

03058
3



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

INSTITUTO DE ECOLOGIA

**“FILOGENIA Y EVOLUCION DE LA SUBTRIBU
PLEUROTHALLIDINAE (ORCHIDACEAE)”**

TESIS PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN ECOLOGIA
QUE PRESENTA EL BIOL.:

ANICETO RODOLFO SOLANO GOMEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. DANIEL PIÑERO DALMAU

CIUDAD UNIVERSITARIA, MEXICO D.F., MARZO 2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DEDICATORIAS

A mis padres: José y Joaquina.

A mis hermanos: Ana, Rosa, Luis e Israel.

A mis cuñados: Carlos, Benjamín, Anabel y Ana María.

A mis sobrinos: Alejandro, Brenda y Aline.

Para Alma Rosa y Salvador, por compartir conmigo durante muchos años una gran
amistad.

AGRADECIMIENTOS

A Miguel Soto por toda su ayuda, por su revisión, su aportación de ideas y comentarios, así como por el material vegetal de su colección que proporcionó durante el desarrollo de esta tesis.

Quisiera agradecer de manera muy especial al Ing. Eric Hágsater, director del Herbario AMO, por todas las facilidades que me brindó para trabajar en esta institución, la cual ha sido parte fundamental en mi formación como orquideólogo. Gracias también a Luis Sánchez y Rolando Jiménez por su ayuda logística en el Herbario AMO.

A mis compañeros del Instituto de Ecología: David Gernandt, Fabiola Ramírez, Patricia Delgado, Katya Frank, Ana Rosa Vázquez, Elleli Huerta, Omar Chasin, Rocío Esteva y Sonia Dávila, quienes compartieron sus experiencias y ayuda durante el trabajo de laboratorio en el tiempo en que convivimos ahí.

Al Dr. Alec Pridgeon por invitarme a hacer una estancia de investigación en el Laboratorio Jodrell, en los Reales Jardines Botánicos de Kew, Inglaterra. Agradezco también a Gerardo Salazar por su asistencia durante mi estancia en el Laboratorio Jodrell y por alojarme en su casa en Londres. A los señores Alberto Mulás (qpd) y Oscar Francke por conseguirme material vegetal en el extranjero.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para mis estudios de doctorado. Al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP) por proporcionar dos apoyos económicos anuales para la realización de trabajo de laboratorio. PAEP también proporcionó apoyo económico para una estancia de investigación en el Laboratorio Jodrell.

Finalmente, agradezco toda la ayuda que recibí de parte de Carolina y Alicia Cervantes en el Instituto de Ecología.

CONTENIDO

Resumen general.	1
Capítulo I: Introducción general.	2
Capítulo II. Arquitectura vegetativa de la subtribu Pleurothallidinae.	15
Resumen.	15
Introducción.	16
Metodología.	18
Resultados.	20
Discusión.	39
Conclusiones.	44
Apéndice 1.	45
Capítulo III: Análisis filogenético de la subtribu Pleurothallidinae a partir de datos morfológicos.	49
Resumen.	49
Introducción.	50
Materiales y métodos.	56
Resultados.	59
Discusión.	81
Conclusiones.	100
Apéndice 2.	101
Capítulo IV: Datos moleculares y morfológicos para evaluar las relaciones filogenéticas de <i>Stelis sensu lato</i> .	106
Resumen.	106
Introducción.	107
Materiales y métodos.	109
Resultados.	115
Discusión.	128
Conclusiones.	134
Apéndice 3.	136
Apéndice 4.	144
Capítulo V: La columna de la subtribu Pleurothallidinae: Variación morfológica, desarrollo y evolución.	146
Resumen.	146
Introducción.	147
Metodología.	149
Resultados.	152
Discusión.	168
Conclusiones.	175
Apéndice 5.	176
Conclusiones generales.	179
Referencias.	182

RESUMEN GENERAL

La taxonomía de Pleurothallidinae se ha basado en rasgos florales, pero una filogenia molecular reciente revela que éstos no reflejan sus relaciones filogenéticas, sino una evolución convergente hacia síndromes de polinización similares. Esto ha sugerido la idea de modificar la clasificación del grupo, pero las nuevas delimitaciones genéricas no estarían apoyadas por sinapomorfías morfológicas conocidas, las cuales permitan el reconocimiento de los grupos por los botánicos. Para generar información que sea útil a la taxonomía y evolución de Pleurothallidinae, en esta tesis se analizó su morfología vegetativa, se reconstruyó su filogenia morfológica, así como la de *Stelis sensu lato* con datos moleculares y morfológicos y finalmente, se analizó la variación, desarrollo y evolución de la columna en la subtribu. Las plantas de Pleurothallidinae presentan un crecimiento simpodial, reconociéndose siete diferentes hábitos: plantas heteromodulares, plantas con la región preyema de renuevo alargada y plagiotrópica, plantas con la región preyema de renuevo alargada y ortotrópica, plantas cespitosas y plagiotrópicas, plantas cespitosas y ortotrópicas, plantas rizomatosas y ortotrópicas y, plantas que producen módulos adventicios. Se seleccionó y codificó un conjunto de caracteres para la filogenia de Pleurothallidinae, la cual fue congruente con el actual sistema de clasificación del grupo, dividiendo a la subtribu en los linajes *Octomeria*, *Pleurothallis*, *Acianthera* y *Specklinia*. *Pleurothallis* fue polifilético, pudiendo delimitarse por los subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*. *Dracula*, *Lepanthes* y *Myoxanthus* fueron monofiléticos, pero no *Lepanthopsis*, *Masdevallia* y *Trichosalpinx*. En la filogenia de *Stelis sensu lato* *Stelis* es monofilético si incluye a las especies con estigma entero y *Pleurothallis rufobrunnea*. *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Crocodelanthe*, *Dracontia*, *Effusia*, *Elongatia*, *Physothallis* y *Physosiphon* constituyen junto con *Stelis* el clado de *Stelis s.l.* La variación de la columna se resume a cinco tipos básicos (antera dorsal-estigma apical, antera dorsal-estigma apical bilobado, antera dorsal-estigma ventral, antera y estigma apicales, antera-estigma ventrales). La columna con antera-estigma apicales en su desarrollo pasa por la etapa madura de columna con antera dorsal-estigma apical. La columna con antera-estigma ventrales en su desarrollo pasa por las etapas maduras de columnas con antera dorsal-estigma apical y con antera-estigma apicales. La columna con antera-estigma apicales es primitiva, de ella surgió la columna con antera-estigma ventrales, de esta última derivan los otros tipos.

CAPITULO I

GENERALIDADES DE LA SUBTRIBU PLEUROTHALLIDINAE

De acuerdo al sistema de clasificación de Dressler (1993) para la familia Orchidaceae, la subtribu Pleurothallidinae pertenece a la tribu Epidendreae, la cual es parte de la subfamilia Epidendroideae. Pleurothallidinae, con cerca de 4000 especies y unos 33 géneros actualmente reconocidos (Luer, 1986a, 1986c, ver Tabla 1.1) es la subtribu más numerosa de Orchidaceae. La subtribu presenta una variación morfológica amplia, sobre todo en rasgos florales. Como consecuencia de ello, la taxonomía del grupo es un tema confuso y durante mucho tiempo ha permanecido sin ser estudiada. A esto hay que agregar el hecho de que sus rasgos florales son diminutos o microscópicos, lo cual hace difícil la determinación de los taxa, ya sea a partir de ejemplares vivos o de herbario. Sin embargo, en las últimas dos décadas se han logrado importantes avances en la taxonomía del grupo, aunque otras áreas de estudio, como desarrollo, dinámica y genética de poblaciones han sido poco explorados. Este capítulo es una introducción general que describen los aspectos más relevantes de la subtribu en su morfología, distribución, biología y taxonomía. También se presenta los objetivos generales del estudio y una breve descripción de las partes en que éste fue dividido.

Morfología. Las plantas presentan un crecimiento modular y simpodial. Cada módulo se divide en tres regiones: pre-yema de renuevo, post-yema de renuevo e inflorescencias (Fig. 1.1). La región pre-yema de renuevo comprende el segmento entre dos tallos adyacentes hasta la yema de renuevo, incluyendo raíces y escamas. En la mayoría de los casos esta región crece postrada al sustrato y forma un rizoma abreviado o alargado, pero en otros casos puede ser erecta o colgante. Las raíces son delgadas, flexibles, sencillas o a veces ramificadas cerca del ápice. La región post-yema de renuevo incluye el tallo, hoja y vainas caulinares. Los tallos no forman pseudobulbos como en otras orquídeas, están formados desde uno hasta doce entrenudos, cada uno cubierto por una vaina. En muchos grupos hay un engrosamiento anular en el entrenudo superior del tallo, debajo de su ápice, denominado como anillo. Cada tallo presenta una sola hoja apical, generalmente de textura carnosa. La base de la hoja puede ser peciolada, sésil o bien, atenuada y conduplicada, pero sin formar un peciolo bien desarrollado. Existe una articulación entre el

ápice del tallo y la base de la hoja, conocida como zona de abscisión, de la cual la última se desprende cuando muere. Las inflorescencias por lo general surgen de la parte superior del tallo, en la zona de abscisión o en el anillo del tallo. En unos cuantos casos la inflorescencia surge de la base del tallo. La inflorescencia puede ser un racimo, un conjunto de flores solitarias o una flor única. El ovario presenta una articulación con el pedicelo, por lo que el primero es deciduo si no ocurre la polinización. Las flores por lo general son diminutas o pequeñas, siendo los sépalos el segmento del perianto más conspicuo, mientras que los pétalos por lo general son de menor tamaño (Fig. 1.2). El labelo y la columna también son muy reducidos en relación a los sépalos. De los caracteres morfológicos de la subtribu, sólo la articulación entre el ovario y el pedicelo parece constituir la única sinapomorfía conocida para Pleurothallidinae (Brieger et al., 1975; Dressler, 1993, Luer, 1986a; Neyland & Urbatsch, 1994). Los tallos que no forman pseudobulbos y una sola hoja apical se presentan en otros grupos de Epidendreae. No obstante, es la combinación de éstos tres rasgos lo que hace diferente a un miembro de Pleurothallidinae de otros grupos de orquídeas.

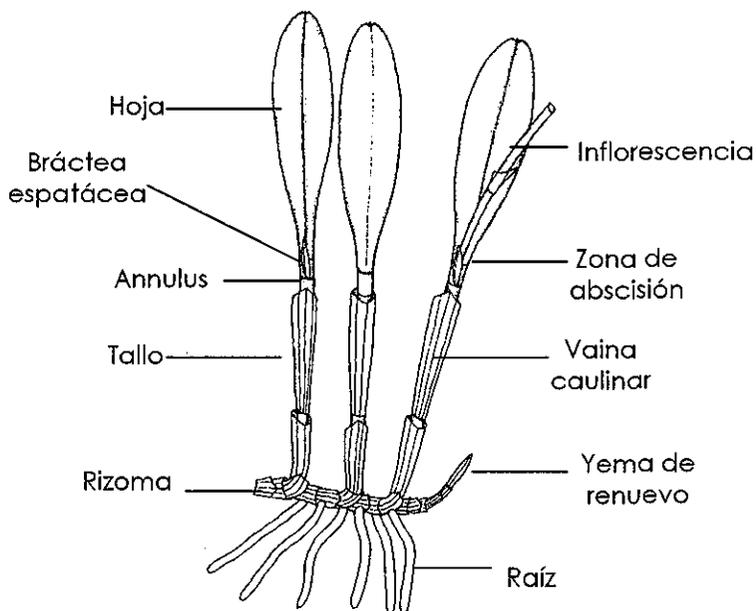


FIGURA 1.1. Dibujo simplificado de una planta de Pleurothallidinae.

Distribución. Las Pleurothallidinae habitan en los bosques de América tropical, desde México y Florida, hasta el norte de Argentina, el sur de Brasil, Paraguay y las Antillas. Las especies crecen desde apenas unos cuantos metros arriba del nivel del mar, hasta alrededor de los 4,000 m de altitud en las montañas de los Andes. Debido a que los bosques nublados de los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú son los que albergan el mayor número de géneros y la mayor riqueza de especies de la subtribu, se ha supuesto que la subtribu tuvo su origen en estas regiones. Hacia el norte y hacia el sur del Ecuador la diversidad de la subtribu disminuye marcadamente (ver Tabla 1.1). Los géneros más diversos como *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Stelis* y *Trichosalpinx*, presentan especies en casi toda la zona del Neotrópico. En muchos casos las especies de estos grupos presentan una distribución geográfica restringida y una alta especificidad por cierto tipo de hábitat. Algunas especies llegan a tener una distribución continua desde Mesoamérica hasta el norte o incluso el sur de Sudamérica, como ocurre en *Barbosella prorepens*, *Lepanthopsis floripecten*, *Platystele stenostachya*, *Pleurothallis erinacea*, *Pleurothallis ruscifolia*, *Restrepiella ophiocephala* y *Trichosalpinx ciliaris*. Algunos géneros muy pequeños o monotípicos presentan una distribución muy restringida, como *Andinia* (2 especies) que sólo se localiza en Ecuador, *Barbrodria* (1 especie) sólo habita en Colombia, mientras que *Chamelophyton* (1 especie) sólo se conoce de Venezuela y la Guyana, mientras que *Salpistele* (4 especies) sólo se presenta en Costa Rica.

Hábitat. La gran mayoría de especies de Pleurothallidinae son hierbas que crecen como epífitas en los bosques tropicales húmedos, pero algunas especies crecen en ambientes secos, como *Pleurothallis xerophila* que crece en bosques semiáridos del noroeste de México. Otras especies tienen la capacidad de crecer como litófitas o terrestres en zonas donde la humedad ambiental es muy elevada. Las especies que habitan en los bosques húmedos tienen preferencias por crecer en sitios protegidos por la sombra del dosel y a lo largo de los ambientes riparios, en donde las condiciones de humedad son favorables y las plantas están protegidas de la radiación solar intensa. En las regiones andinas donde la vegetación arbórea ya no se presenta y es sustituida por páramos de alta montaña, con neblinas frecuentes, las plantas crecen sobre rocas o directamente en el suelo, pero en estos casos lo hacen sobre una capa de humus. No se

sabe que las Pleurothallidinae jueguen un papel clave en el funcionamiento de su hábitat, pero sí se sabe que la subtribu es uno de los principales componentes de la vegetación epifítica en los bosques húmedos de montaña, en donde pueden llegar a presentar una fuerte competencia con otros grupos de epífitas, como musgos, helechos y aráceas, por el acceso y establecimiento en los doseles del bosque. Por otra parte, muchas especies muestran especificidad por ciertos tipos de hábitat, pues no se establecen en ambientes con vegetación secundaria o en donde la vegetación original está muy perturbada, como en el caso de muchas especies de *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Platystele* y *Stelis*. Por tanto, las especies de estos grupos pueden ser buenas indicadores de la calidad del ambiente que habitan.

Polinización. Si bien algunas especies de *Masdevallia* de flores tubulares y colores anaranjados o rojizos son polinizadas por colibríes, la subtribu en su mayoría es uno de los principales grupos de orquídeas polinizados por dípteros pequeños, en especial de las familias Culicidae, Drosophilidae y Sciaridae (Dodson, 1962; van der Pijl y Dodson, 1969, Duque, 1993; Christensen, 1994). Como las Pleurothallidinae alcanzan su mayor diversidad en los bosques nublados de montaña, donde por el clima más templado la presencia de abejas llega a ser escasa, algunos autores suponen las especies tomaron ventaja de la mayor disponibilidad de dípteros en estos ambientes para adaptarse a una polinización por este tipo de insectos (Dodson, 1962; Christensen, 1994). Los dípteros, por otra parte, tienen capacidades de vuelo mucho menores que las abejas, por lo que es probable que esto tenga efectos sobre los niveles de flujo genético entre las poblaciones de Pleurothallidinae, permitiendo así su diferenciación genética (Christensen, 1994). Los polinizadores pueden ser recompensados con el néctar que es producido en el labelo, particularmente en los grupos que tienen un labelo muy carnoso, como *Stelis* (van der Pijl y Dodson, 1969). Sin embargo, en la mayoría de las veces los insectos son atraídos por engaño. En este sentido, la morfología floral de Pleurothallidinae presenta muchos rasgos relacionados con síndromes de polinización por pequeños dípteros. Así, la atracción de los insectos es debido a la producción de olores desagradables o de fragancias en osmóforos o regiones que actúan como tales sobre sépalos y pétalos (como en *Barbosella*, *Dresslerella*, *Myoxanthus* y *Restrepia*). La coloración de las flores, con tonos o manchas de rojo, anaranjado o castaño, constituyen otro atrayente para las mosquitas.

Otros señuelos para los polinizadores son la pubescencia sobre los sépalos de un color contrastante a la de éstos, apéndices sumamente vibrátiles en los sépalos (como los de *Pleurothallis ornata*), estructuras que mimetizan sitios de crianza y/o alimentación para insectos (como los labelos de *Dracula*) y la presencia de labelos vibrátiles a la más ligera corriente de aire. La morfología floral altamente especializada de algunas especies de *Lepanthes* parece sugerir que la polinización de éstas ocurre por un proceso de pseudocopulación. Chase & Peacor (1987) sugieren que la presencia de rafidios de oxalato de calcio en el ápice de pétalos y labelo de algunas especies de *Stelis* constituye un tipo de pseudonéctar que atrae a los polinizadores. Sin embargo, estos rafidios actúan más bien como un mecanismo para proteger las flores (cuyos segmentos por lo general son carnosos o suculentos) en contra de insectos herbívoros como los áfidos. En algunas especies de *Stelis* las flores permanecen cerradas durante el día o cuando la humedad ambiental es baja, pero abren cuando de ésta se eleva o durante la noche (Solano, 1993, 2000). Por lo tanto, en estas especies la actividad de los polinizadores debe estar regulada por las condiciones de humedad ambiental (Christensen, 1992) o presentarse durante la noche.

Ecología poblacional. Los estudios poblacionales con especies de Pleurothallidinae han sido escasos hasta ahora y mucho de lo que se sabe proviene de observaciones hechas directamente en campo. Las poblaciones de algunas especies llegan a ser relativamente abundantes y éstas pueden tener una distribución geográfica extensa. No obstante, en muchos casos las especies tienen poblaciones geográficamente restringidas y sólo conocidas en unas cuantas localidades. Hasta el momento el único estudio de dinámica de poblaciones en el grupo se ha realizado con *Lepanthes caritensis*, una especie endémica de Puerto Rico (Tremblay, 1997). En este estudio se encontró que las poblaciones de la especie tienen un éxito reproductivo bajo, una tasa de reclutamiento baja y una tasa de mortalidad alta, sobre todo en los estadios juveniles. Es posible que situaciones como ésta sean comunes en otras especies de *Lepanthes* y de otros géneros de la subtribu. Por otra parte, las poblaciones de algunas especies parecen estar sujetas a los efectos de factores ambientales y a eventos estocásticos que provocan fluctuaciones en el tamaño de sus poblaciones, por lo que es posible que los procesos de extinciones y recolonizaciones sean comunes a nivel local (Salazar & Soto, 1996). Los efectos de la

destrucción del hábitat sobre el vigor de las plantas y el crecimiento de las poblaciones fueron estudiados en *Lepanthes woodburyana* de Puerto Rico (Tremblay, 2001). Este estudio demostró que inmediatamente después de un disturbio las plantas de un sitio alterado tienen un menor crecimiento vegetativo y una menor producción de flores y frutos, en comparación con plantas de sitios intactos. Sin embargo, con el tiempo las plantas del sitio alterado presentaron mayor crecimiento vegetativo que en el sitio intacto, pero su producción de frutos disminuyó. De acuerdo a Tremblay (2001), el claro formado en un bosque recién alterado crea condiciones de iluminación y humedad favorables para el crecimiento vegetativo de las plantas, pero provocan un efecto negativo en la actividad de los polinizadores, por lo que disminuye el éxito reproductivo (Tremblay, 2001).

Genética de poblaciones. Los estudios en este campo hasta ahora sólo se han hecho para las poblaciones de unas cuantas especies de *Lepanthes* de Puerto Rico (Trembay, 1996) y *Pleurothallis* de Brasil (Borba *et al.*, 2000, 2001). En términos generales, los valores de la heterocigosis esperada para estas especies están entre los más altos registrados para orquídeas ($H_e = 0.25-0.43$). Por su parte, los valores de diferenciación genética entre poblaciones (F_{st}) fueron de 0.046 a 0.31 y, en varios casos, están también entre los más altos para orquídeas (Ackerman, 1998; Borba *et al.*, 2000, 2001). Estos resultados indican que las poblaciones están genéticamente bien estructuradas y que el flujo genético entre ellas es bajo (Ackerman, 1998; Borba *et al.*, 2001). En cambio, las poblaciones de *Lepanthes rupestris* y *L. eltoroensis* tienen poblaciones poco diferenciadas y el flujo genético entre ellas es alto (Ackerman, 1998). Para el caso de *Pleurothallis*, las poblaciones de varias especies mostraron niveles de variación genética altos. Por otra parte, estas especies de *Pleurothallis* de Brasil tienen valores de flujo genético altos, lo cual previene la diferenciación genética de sus poblaciones (Borba *et al.*, 2001).

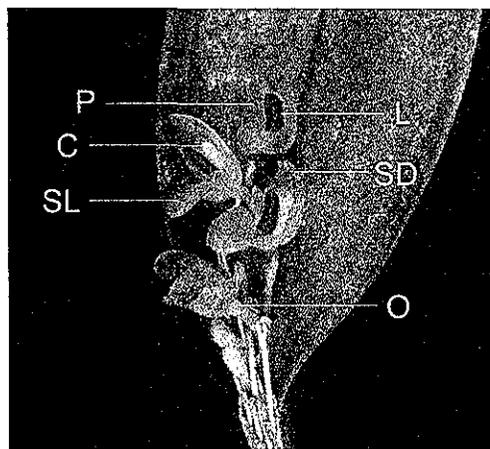
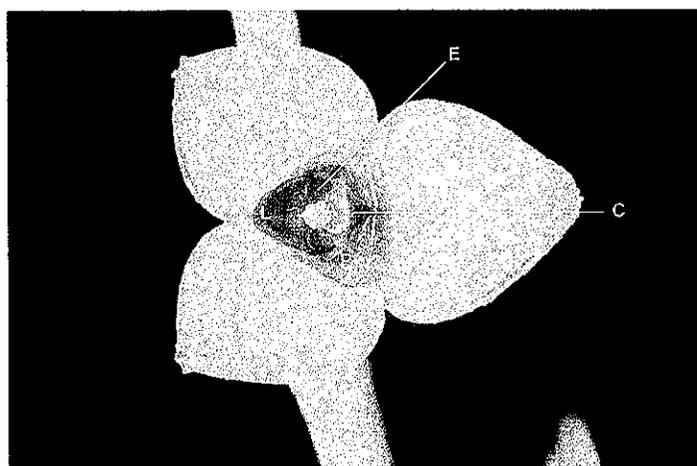
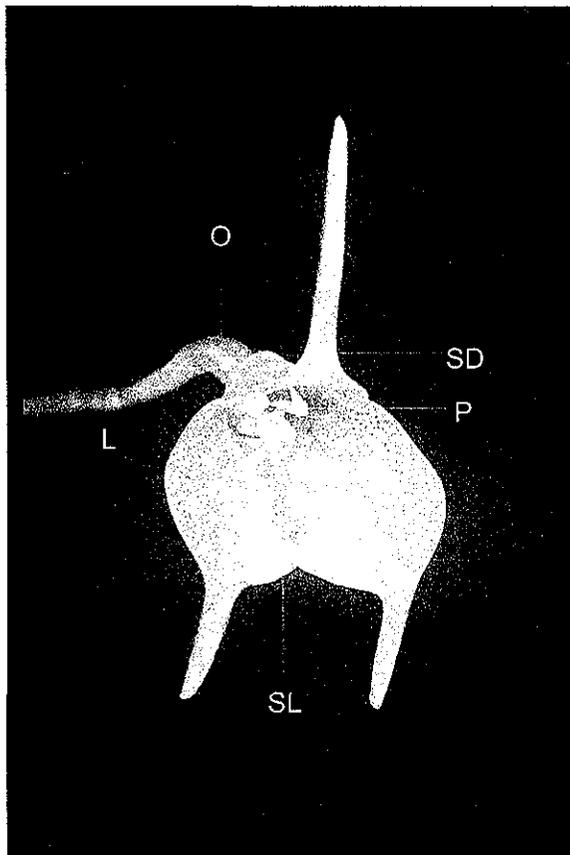
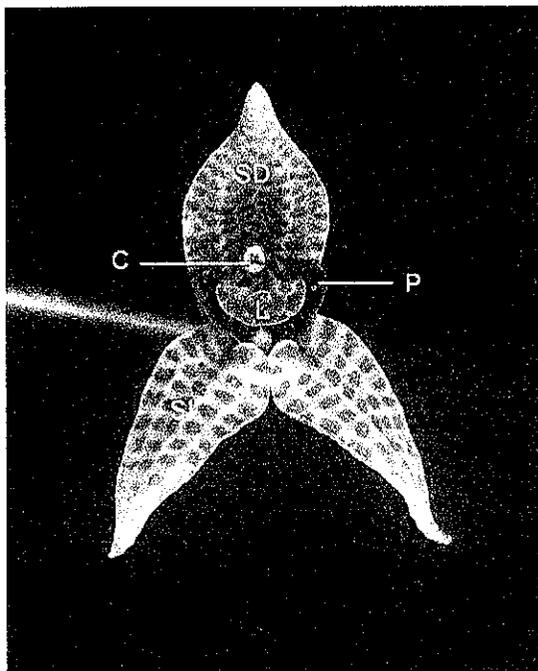


FIGURA 1.2. Morfología floral de Pleurothalidinae. a) flor de *Dryadella guatemalensis*, b) flor de *Masdevallia floribunda*, c) flor de *Stelis martinezii*; d) inflorescencia de *Trichosalpinx blaisdellii*. A= antera, C=columna, L= labello, O= Ovario, P= pétalo, SD= sépalo dorsal, SL= sépalo lateral y E= estigma.

Taxonomía. El estudio taxonómico de Pleurothallidinae se inició en el siglo XIX con autores como Lindley (1830, 1842, 1858-1859), Pfitzer (1882, 1886, 1889), Cogniaux (1893-1896, 1909-1910) y fue continuado en los primeros años del siglo XX por Cogniaux (1909-1910), Schlechter (1915) y Kraenzlin (1925). Sin embargo, el mayor avance en la taxonomía de la subtribu se ha logrado con el trabajo del Dr. Luer, quien ha estado elaborando los tratamientos genéricos y subgenéricos para toda la subtribu (Luer 1986a, 1986b, 1986c, 1987, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996a, 1996b, 1997, 1998, 1999, 2000a, 2000b). Este trabajo hasta el momento constituye la principal referencia para la taxonomía de Pleurothallidinae. El campo de la anatomía comparativa ha sido bien trabajado en este grupo y ha proporcionado información adicional para la taxonomía de la subtribu, con la cual se ha podido seleccionar caracteres adicionales para establecer la delimitación en algunos géneros y para inferir sus relaciones filogenéticas (Pridgeon, 1981b, 1982a, 1982b, 1982c, 1983, 1984, 1986, 1987; Pridgeon & Stern, 1982, 1983; Pridgeon & Williams, 1979; Stern *et al.*, 1985; Neyland y Urbatsch, 1993, Neyland *et al.* 1995). Aunque se han hecho intentos para suponer *a priori* las relaciones filogenéticas dentro de Pleurothallidinae con base en la morfología floral (Garay, 1974a; Brieger *et al.*, 1975-1976; Luer, 1986c, Szlachetko, 1995) o mediante análisis fenéticos (Pridgeon, 1982b), hasta apenas recientemente las metodologías cladísticas han empezado a utilizarse en la subtribu. El primer trabajo de este tipo fue publicado por Neyland *et al.* (1995) quienes emplearon los caracteres anatómicos seleccionados y codificados por Pridgeon (1982a, 1982b). Un segundo trabajo es el de Pridgeon, Solano & Chase (2001), quienes a partir de tres tipos de secuencias del ADN infirieron las relaciones genéricas dentro de la subtribu.

Objetivos

Desde hace varios años la subtribu Pleurothallidinae ha pasado de ser un grupo poco conocido, a ser un grupo bien estudiado dentro de las orquídeas. Sin embargo, no se ha realizado hasta ahora un análisis explícito y comparativo de la variación vegetativa y floral presente en la subtribu. Un estudio de este tipo resulta necesario en la actualidad, en vista de los cambios que deberá sufrir la clasificación de la subtribu, apoyados por los resultados de análisis filogenéticos recientes (Pridgeon, Solano & Chase, 2001; Solano,

ver capítulo III). Bajo este panorama, la delimitación de los géneros y subgéneros dentro de la subtribu, como grupos monofiléticos, deberá estar apoyada por un conjunto de sinapomorfías morfológicas que permitan su reconocimiento. Es por ello que es importante contar con un análisis que permita la selección y codificación de un conjunto de caracteres morfológicos que puedan ser integrados en los estudios taxonómicos y evolutivos de Pleurothallidinae. En esta tesis la subtribu Pleurothallidinae fue estudiada a diferentes niveles, primero realizando un análisis de su variación morfológica, lo cual permitió seleccionar y codificar un conjunto de caracteres morfológicos. En segundo lugar, reconstruyendo las relaciones filogenéticas de la subtribu a partir de esta información morfológica, así como de *Stelis sensu lato* (entendiendo que actualmente éste resulta ser el género más numeroso y heterogéneo de la subtribu) a partir de datos de secuencias del ADN y morfológicos. Finalmente, un estudio sobre la variación, desarrollo y evolución de la columna, una estructura floral que ha tenido gran importancia en la taxonomía del grupo. Los objetivos planteados para este trabajo fueron los siguientes:

- a) Hacer un análisis de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae y determinar cuales son los principales hábitos de crecimiento en este grupo.
- b) Llevar a cabo un análisis de caracteres para la selección y codificación de caracteres vegetativos y florales para la subtribu Pleurothallidinae.
- c) Reconstruir las relaciones filogenéticas dentro de Pleurothallidinae a partir de un conjunto de datos morfológicos.
- d) Reconstruir las relaciones filogenéticas de *Stelis sensu lato* a partir de datos de secuencias de la región ITS del ADNr y de caracteres morfológicos.
- e) Analizar la variación morfológica de la columna de Pleurothallidinae, estableciendo los tipos básicos de esta estructura, evaluando su desarrollo y evolución dentro de la subtribu.

Estructura de la tesis

La tesis está dividida en seis capítulos, siendo el primero una introducción general. El capítulo VI presenta las conclusiones generales. Los capítulos II a V corresponden a los cuatro estudios que se realizaron para esta tesis, los cuales a continuación se describen.

El capítulo II presenta un estudio de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae. Por mucho tiempo la morfología floral de este grupo ha recibido más atención y ha llegado a ser mejor conocida que la morfología vegetativa. Sin embargo, era necesario un estudio en donde la morfología vegetativa fuera analizada de manera comparativa dentro de la subtribu para ser integrada en su taxonomía. Un análisis de la arquitectura vegetativa es el medio de hacer este tipo de estudio. Este es el primer estudio de su tipo para la subtribu Pleurothallidinae y fue importante, en primer lugar, porque permitió hacer la selección y codificación de un conjunto de caracteres vegetativos, que junto con los florales se pueden incorporar en una matriz de datos morfológicos para la filogenia de la subtribu. En segundo lugar, el estudio constituye una fuente de información morfológica para futuros estudios en la taxonomía de la subtribu. En tercer lugar, el conjunto de caracteres vegetativos puede proporcionar apomorfias para los diferentes grupos de Pleurothallidinae en un contexto filogenético, en vista de que la morfología floral de la subtribu no refleja con fidelidad sus relaciones filogenéticas (Pridgeon, Solano & Chase, 2001). Finalmente, el estudio constituye una fuente de información para evaluar el valor adaptativo de varios rasgos vegetativos asociados con el establecimiento de las plantas en los doseles, su expansión, su protección de contra de herbívoros, así como los mecanismos para la absorción y almacenamiento de agua en un medio en donde ésta constituye un recurso limitado.

En el Capítulo III se realizó un análisis filogenético de Pleurothallidinae a partir de datos morfológicos. Un estudio de este tipo no se había realizado debido a las dificultades para la selección y codificación de un número suficiente de caracteres para un grupo tan diverso. Además, se ha supuesto que como muchos caracteres morfológicos son producto de evolución convergente, su variación se presenta sobre todo dentro de las categorías taxonómicas que entre ellas. Sin embargo, un análisis de caracteres permitió codificar un número de caracteres vegetativos y florales suficientes para realizar la filogenia de la subtribu, el cual es hasta ahora el único estudio cladístico basado en información morfológico. Este estudio constituye una herramienta útil para evaluar el sistema de clasificación de Luer (1986a-c), el cual está basado principalmente en criterios intuitivos y no cladísticos. Por otro lado, el estudio proporciona un conjunto de caracteres vegetativos y florales útiles para futuros trabajos en la taxonomía del grupo. Finalmente, esta

información morfológica puede ser comparada o combinada con otro tipo de información (secuencias del ADN), esperando con ello generar un patrón más informativo sobre la filogenia de Pleurothallidinae.

En el capítulo IV se presenta la reconstrucción filogenética de *Stelis sensu lato*. La reciente filogenia molecular para Pleurothallidinae (Pridgeon, Solano & Chase, 2001) revela que varios grupos de *Pleurothallis* están muy estrechamente relacionados con *Stelis* de un mismo clado. *Stelis* comparte con estos grupos de *Pleurothallis* una morfología vegetativa muy similar, pero la morfología floral es sumamente diferente entre ellos. Esta relación ha provocado que la delimitación de *Stelis* tenga que ampliarse para incluir a estos grupos de *Pleurothallis* (Pridgeon & Chase, *en prensa*). Sin embargo, en el análisis de Pridgeon, Solano & Chase (2001) no fueron evaluadas las relaciones dentro de *Stelis s.l.* Este estudio es necesario, en vista de que *Stelis* pasaría a ser el género más diverso y heterogéneo de la subtribu Pleurothallidinae. Por tanto, en este estudio se reconstruyen las relaciones filogenéticas dentro de *Stelis s.l.*, usando para ello datos de secuencias de la región ITS del ADN ribosomal y morfológicos. Este análisis, por un lado, permite obtener evidencias para una clasificación infragenérica de *Stelis s.l.* basada en criterios cladísticos. Por otro lado, al usar caracteres morfológicos, en este estudio se podrá encontrar las apomorfías que definan los diferentes grupos infragenéricos de *Stelis s.l.*

En el Capítulo V se presenta un estudio sobre la variación morfológica, el desarrollo y la evolución de la columna de Pleurothallidinae. En la taxonomía de Pleurothallidinae la columna ha sido una estructura que tradicionalmente ha tenido gran importancia y con base a ésta se ha supuesto *a priori* las relaciones filogenéticas dentro del grupo. Sin embargo, la columna es una estructura que ha sido poco estudiada y no existen análisis detallados sobre su variación morfológica y evolución. Además, como otros rasgos florales, la columna parece reflejar más las relaciones de los taxa con sus polinizadores que las relaciones filogenéticas dentro de Pleurothallidinae, por lo que suponer *a priori* éstas puede conducir a interpretaciones erróneas de su filogenia. En este estudio se realizó un análisis de la variación morfológica de la columna de Pleurothallidinae, donde se determinan los tipos básicos de esta estructura en su fase madura. Se estudió también el desarrollo de un representante de cada tipo de columna y finalmente, se optimizó la evolución de estos tipos sobre una filogenia molecular de la subtribu. Este estudio

presenta el primer análisis comparativo de la variación morfológica de la columna en Pleurothallidinae. Por otro lado, es el primer estudio que evalúa la evolución de una estructura floral en un contexto filogenético incluyendo casi todos los grupos genéricos y subgenéricos de la subtribu. Por último, al optimizar los tipos de columna sobre la filogenia de la subtribu es posible determinar en que linajes su evolución ha sido más intensa y si estos linajes incluyen a los grupos más diversos de la subtribu.

TABLA1.1. Géneros reconocidos en Pleurothallidinae (de acuerdo a Luer, 1986a-c) con el número de especies estimado y su distribución conocida. América tropical= el grupo se distribuye sólo en el continente (desde México hasta Bolivia y Brasil). América tropical= el grupo se distribuye en el continente y las Antillas.

Género	Subgénero	Especies	Distribución
<i>Acostaea</i> Schltr.		4	Centroamérica, noroeste de Sudamérica
<i>Andinia</i> Luer		2	Ecuador
<i>Barbosella</i> Schltr.		18	América tropical 1
<i>Barbrodria</i> Luer		1	Brasil
<i>Brachionidium</i> Lindl.		63	América tropical 2
<i>Chamelophyton</i> Garay		1	Norte de Sudamérica
<i>Condytogo</i> Luer		2	Colombia
<i>Draconanthes</i> Luer		2	Andes de Sudamérica
<i>Dracula</i> Luer		108	América tropical 1
<i>Dresslerella</i> Luer		9	Centroamérica, noroeste de Sudamérica
<i>Dryadella</i> Luer		ca. 40	América tropical 1
<i>Fronitaria</i> Luer		1	Andes de Sudamérica
<i>Jostia</i> Luer		1	Ecuador
<i>Lepanthes</i> Sw.		ca. 700	América tropical 2
<i>Lepanthopsis</i> (Cogn.) Ames		37	América tropical 2
<i>Masdevallia</i> Ruiz & Pavón		ca. 400	América tropical 1
<i>Myoxanthus</i> Poepp. & Endl.		44	América tropical 1
<i>Octomeria</i> R. Br.		ca. 150	Centroamérica, Sudamérica, Antillas
<i>Ophidion</i> Luer		4	Centroamérica, Sudamérica
<i>Platystele</i> Schltr.		82	América tropical 2
<i>Pleurothallis</i> R. Br.	<i>Acianthera</i>	ca. 120	América tropical 2
	<i>Acuminatia</i>	50	América tropical 2
	<i>Aenigma</i>	7	Andes de Sudamérica
	<i>Ancipitia</i>	20	Mesoamérica, Andes de Sudamérica
	<i>Andreettaea</i>	1	Ecuador
	<i>Antilla</i>	9	Las Antillas
	<i>Apoda-Proreptentia</i>	5	Andes de Sudamérica
	<i>Arthrosia</i>	9	Brasil, Bolivia (1 sp. en las Antillas)
	<i>Crocodelanthae</i>	64	América tropical 1
	<i>Dracontia</i>	11	Mesoamérica, las Antillas

Género	Subgénero	Especies	Distribución
<i>Pleurothallis</i> R. Br.	<i>Dresslera</i>	1	Costa Rica
	<i>Effusia</i>	40	América tropical 1
	<i>Elongatia</i>	9	Mesoamérica, Andes de Sudamérica
	<i>Empusella</i>	1	Mesoamérica, norte de Sudamérica
	<i>Kraenzlinella</i>	10	Mesoamérica, Andes de Sudamérica
	<i>Masdevalliantha</i>	2	Ecuador, Perú
	<i>Mirabilia</i>	1	Brasil
	<i>Mirandia</i>	1	Ecuador
	<i>Mystax</i>	1	Panamá
	<i>Physosiphon</i>	5	Mesoamérica, Brasil
	<i>Physotallis</i>	2	Ecuador
	<i>Pleurobotryum</i>	7	Brasil
	<i>Pleurothallis</i>	ca. 1500	América tropical 2
	<i>Pseudoctomeria</i>	1	Costa Rica
	<i>Pseudostelis</i>	6	América tropical 1
	<i>Restrepioidia</i>	7	Andes de Sudamérica
	<i>Rhyncopera</i>	8	Andes de Sudamérica
	<i>Rubellia</i>	1	Colombia
	<i>Sarracenella</i>	2	Brasil
	<i>Scopula</i>	6	Noroeste de Sudamérica
	<i>Specklinia</i>	ca. 100	América tropical 2
	<i>Talpinaria</i>	4	Andes de Sudamérica
	<i>Xenion</i>	2	Colombia
<i>Porroglossum</i> Schltr.		23	Andes de Sudamérica
<i>Restrepia</i> H.B.K. (49)		49	América tropical 1
<i>Restrepiella</i> Garay & Dunsterv.		1	América tropical 1
<i>Restrepiopsis</i> Luer		15	América tropical 1
<i>Salpistele</i> Dressler		4	Centroamérica
<i>Scaphosepalum</i> Pfltz.		35	América tropical 1
<i>Stelis</i> Sw.		ca. 600	América tropical 2
<i>Teagueia</i> Luer		6	Centroamérica, noroeste Sudamérica
<i>Trichosalpinx</i> Luer		108	América tropical 2
<i>Trisetella</i> Luer		21	Centroamérica, Sudamérica
<i>Zootrophion</i> Luer		15	Centroamérica, Sudamérica

CAPITULO II

ARQUITECTURA VEGETATIVA DE LA SUBTRIBU PLEUROTHALLIDINAE

RESUMEN

Pleurothallidinae presenta una variación morfológica amplia, tanto vegetativa como floral. Sin embargo, son los caracteres florales, sobre todo los relacionados al polinario y la columna, los que han tenido mayor importancia en la taxonomía del grupo. La variación vegetativa, aunque no comparable con la floral, llega a ser también considerable, pero no ha sido analizada de manera explícita y comparativa para ser integrada en la taxonomía de Pleurothallidinae. Una herramienta que permite realizar este tipo de estudio es el análisis de la arquitectura vegetativa, con la cual será posible encontrar patrones en la morfología vegetativa de un grupo que como Pleurothallidinae, es sumamente diverso. Este análisis por otra parte, constituye una fuente importante para seleccionar y codificar caracteres vegetativos que puedan ser utilizados en la filogenia del grupo. En este capítulo se realizó un análisis de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae, analizando la variación de las estructuras que constituyen un módulo o unidad de crecimiento de las plantas, para luego determinar los principales hábitos de crecimiento. Las plantas de Pleurothallidinae son simpodiales y modulares, cada módulo se divide en las regiones pre-yema de renuevo, pos-yema de renuevo e inflorescencias. Se reconocieron siete hábitos de crecimiento: *i)* simpodios isomodulares, cespitosos y ortotrópicos; *ii)* simpodios isomodulares, rizomatosos y ortotrópicos; *iii)* simpodios isomodulares, rizomatosos y plagiotrópicos; *iv)* simpodios heteromodulares; *v)* simpodios que producen módulos adventicios; *vi)* simpodios con la región pre-yema de renuevo ortotrópica y, *vii)* simpodios con la región pre-yema de renuevo plagiotrópica. Los caracteres que permiten reconocer estos hábitos de crecimiento son el tamaño de la región pre-yema de renuevo, el tipo de crecimiento de esta región, el lugar de origen de la inflorescencia, el tipo de crecimiento de la región post-yema de renuevo y la presencia de módulos adventicios. Varios rasgos vegetativos de la subtribu están asociados con funciones que tienen que ver con el establecimiento, expansión, crecimiento, protección y soporte de las plantas, lo cual ha garantizado su éxito para vivir como epífitas en los bosques del Neotrópico.

INTRODUCCION

Aunque no comparable con la variación en la morfología floral, la variación en la morfología vegetativa de Pleurothallidinae es también considerable. No obstante, como tradicionalmente la taxonomía de este numeroso grupo de orquídeas se ha basado sobre todo en rasgos florales, la morfología vegetativa ha estado descuidada por mucho tiempo y hasta ahora su variación es poco conocida. Esta situación se ve reflejada en la mayoría de los sistemas de clasificación de la subtribu, los cuales están basados principalmente en unos cuantos caracteres florales relacionados con la columna y el polinario (Misas y Arango, 1974; Garay, 1974a, 1979; Brieger *et al.*, 1975; Szlachetko, 1995). Sin embargo, las clasificaciones de este tipo, basadas juicios intuitivos de que la morfología floral refleja las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu, sin tomar en cuenta criterios cladísticos, puede llevar a relaciones erróneas, como recientemente se ha demostrado en el análisis filogenético de Pridgeon, Solano & Chase (2001). En este caso, los caracteres florales reflejan eventos de evolución convergente hacia síndromes de polinización similares en diferentes grupos de la subtribu y no las relaciones filogenéticas entre ellos. Situaciones parecidas se han encontrado en otros grupos de orquídeas, como Laeliinae (van der Berg *et al.*, 2000), Oncidiinae (Chase & Palmer, 1997; Williams *et al.*, 1999; Williams *et al.*, 2001) y *Platanthera* (Hapeman & Inoue, 1997). En los casos de Laeliinae y Oncidiinae su clasificación ha sido modificada tomando en cuenta los resultados de las filogenias recientes (van der Berg, 2000, 2001; Dilaström, 2001; Williams *et al.*, 2001).

La variación en la morfología vegetativa de Pleurothallidinae parece ser producto en gran medida de los efectos de una selección impuesta por factores ambientales, en especial por la notable adaptación de la mayoría de especies a vivir como epífitas en los bosques del Neotrópico, como han supuesto Benzing (1987, 1990), Benzing & Atwood (1984) y Pridgeon (1982a). En un ambiente epifítico el espacio en el dosel y la disponibilidad de agua y nutrientes son los factores limitantes, de modo que se establece una fuerte competencia por el acceso y permanencia en el dosel entre musgos, helechos, aráceas, bromelias y orquídeas, grupos importantes de plantas epífitas. Es por ello que la morfología vegetativa de Pleurothallidinae debe de reflejar adaptaciones que les permita a sus plantas vivir exitosamente como epífitas. Este tipo de adaptaciones tiene que ver con

procesos que favorecen la expansión, desplazamiento, establecimiento y protección de las plantas. Pero también la morfología vegetativa de la subtribu debe presentar adaptaciones que favorezcan la adquisición y economía de agua en un medio xerófilo como el epifítico.

No obstante que la morfología vegetativa de Pleurothallidinae ha contribuido de manera importante en el éxito del grupo como uno de los elementos más conspicuos en los doseles de los bosques neotropicales, básicamente su estudio sólo ha sido abordado en las descripciones generalizadas para los tratamientos taxonómicos de la subtribu (Cogniaux, 1909-1910; Schlechter, 1915; Ames & Correll, 1952-1953; Garay, 1974; Brieger, *et al.*; 1975; Dressler, 1981, 1993; Rasmussen, 1985; Luer, 1986a; Szlachetko, 1995). Otros trabajos como lo de Luer (Luer, 1986a, 1986c), presentan una descripción detallada de los rasgos vegetativos para la subtribu y *Pleurothallis*. Sin embargo, hasta el momento no se ha elaborado un estudio que analice la morfología vegetativa del grupo de manera detallada y comparativa entre sus integrantes. Por otra parte, un estudio de este tipo será importante debido a los eminentes cambios que sufrirá la clasificación de Pleurothallidinae, basados en criterios cladísticos (Pridgeon & Chase, *en prensa*) y la poca utilidad que tendrá la mayoría de caracteres florales como apomorfías para reconocer los grupos monofiléticos dentro de la subtribu. Debido a esto, será necesario contar con un conjunto de caracteres vegetativos, que una vez seleccionados y codificados, en un contexto filogenético tengan potencial como las apomorfías que definan los grupos dentro de Pleurothallidinae.

Un estudio que analice de manera comparativa la variación en la morfología vegetativa de Pleurothallidinae se puede realizar a través de su arquitectura vegetativa. Aunque generalmente estos estudios se limitan a describir los hábitos de crecimiento de un grupo de plantas, tienen el potencial para generar más información. Mediante estos estudios también es posible analizar la variación en todas y cada una de las estructuras vegetativas de un grupo de plantas, lo cual permite seleccionar y codificar caracteres vegetativos que pueden usarse en un análisis filogenético. Hasta ahora no se ha estudiado la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae de manera comparativa e integrada. Soto (1987) fue el primero en caracterizar el modelo de crecimiento más común en Pleurothallidinae. Este consiste en un crecimiento simpodial, con una sucesión rítmica y continua de módulos equivalentes, el cual produce un módulo en cada estación de crecimiento, que por lo general se da con una periodicidad anual. Luer (1986a) por su parte reconoce tres hábitos

de crecimiento en la subtribu, uno formado por simpodios rizomatosos, otro formado por simpodios cespitosos y uno más para aquel en donde las plantas producen módulos adventicios en el ápice de los tallos. Existen aún otros modelos de crecimiento dentro de la subtribu, pero éstos no han sido aún analizados ni caracterizados. El objetivo del presente estudio fue analizar la variación en la morfología vegetativa de la subtribu Pleurothallidinae mediante su arquitectura vegetativa, seleccionando y codificando un conjunto de caracteres vegetativos y determinando sus diferentes hábitos de crecimiento. Mediante este estudio se podrá contar con un conjunto de caracteres vegetativos que se pueda incluir en el análisis filogenético de la subtribu.

METODOLOGIA

Se estudio material vegetal vivo, herborizado y preservado en FAA (Formaldehído: etanol:ácido acético glacial), así como ilustraciones botánicas e información bibliográfica para los diferentes taxa genéricos y subgenéricos reconocidos en Pleurothallidinae (de acuerdo a Luer, 1986a-c). Para los géneros más diversos y que presentan mayor variación morfológica, como *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Pleurothallis*, *Stelis* y *Trichosalpinx*, se incluyó varias especies que representaran a todos o la mayoría de sus taxa subgenéricos. Se elaboraron especímenes de respaldo, ya sea herborizados o preservados en FAA para los ejemplares vivos que fueron estudiados. El Apéndice 1 presenta la información de los ejemplares examinados en este estudio.

En Pleurothallidinae las plantas están formadas por módulos, cada módulo se divide en tres regiones que se reconocen por su posición y el tipo de yema de la cual se originan (Hallé *et al.*, 1978; Rasmussen, 1986; Andersen *et al.*, 1988; Pérez-García, 1993). Estas regiones son las siguientes:

1. *Región pre-yema de renuevo*, comprende desde la articulación entre dos módulos adyacentes hasta la yema de renuevo. Esta región está formada por los entrenudos que separan dos tallos adyacentes (segmento que cuando crece postrado al sustrato se denomina rizoma), las raíces, las escamas y las yemas de renuevo y de reserva. Algunos autores denominan a esta región como la parte basal o subterránea (Rasmussen, 1986), pero puede crecer también de manera erecta (ortotrópica) o colgante (plagiotrópica). Para evitar

confusiones debido a que en las orquídeas epifitas todas las partes de la planta son aéreas, se decidió denominar a esta región como pre-yema de renuevo.

2. *Región post-yema de renuevo*, comprende la región entre la yema de renuevo y la yema de la inflorescencia. Está formada por el tallo, la hoja y las vainas caulinares. Rasmussen (1986) denomina a esta región como la parte erecta o aérea del módulo, pero si bien en la mayoría de los casos tiene un crecimiento ortotrópico, en otros llega a ser plagiotrópico, por lo que se optó por designarla con el nombre de región post-yema de renuevo. El tallo está formado por uno a varios entrenudos y su crecimiento está determinado por la producción de una yema de la inflorescencia.
3. *Inflorescencias*, esta comprende la región reproductiva de cada módulo, la cual se origina a partir de la yema apical o de la inflorescencia y está formada por el pedúnculo, los pedicelos, las brácteas y las flores.

En cada región modular fue analizada la variación presente en cada una de las estructuras vegetativas en todos los ejemplares examinados. Para el reconocimiento de los hábitos de crecimiento se consideró la variación en el tamaño y la forma de crecimiento de la región pre-yema de renuevo, la forma de crecimiento de la región post-yema de renuevo, el lugar de origen de la yema de la inflorescencia y si ésta se transforma o no en una yema de renuevo para producir módulos adventicios. Se elaboraron fotografías e ilustraciones de algunas plantas para ejemplificar cada uno de los diferentes hábitos de crecimiento y la variación en las estructuras vegetativas. La terminología empleada para la morfología sigue a Dressler (1981, 1993) y Luer (1986a, 1986c). Sin embargo, aquí se prefirió designar simplemente con el nombre de tallo al eje caulinar de las Pleurothallidinae, en lugar del nombre de ramicaule (propuesto por Stern & Pridgeon, 1984, 1985) y que ha sido aceptado por Luer (1986a-c) para este grupo. Con ello, se sigue la propuesta de Soto (1987) de usar el nombre de tallo para Pleurothallidinae, ya que este término designa sin ninguna confusión al eje caulinar portador de hojas e inflorescencias, como ocurre con otros grupos de orquídeas.

RESULTADOS

Morfología vegetativa de Pleurothallidinae

Región pre-yema de renuevo

Entrenudos. Los entrenudos que constituyen esta región por lo general crecen postrados al sustrato y constituyen el rizoma de las plantas simpodiales. A veces los entrenudos de esta región son erectos u ortotrópicos (como en *Andinia* y *Brachionidium*) y en otros casos son colgantes o plagiotrópicos (como en *Lepanthes pilosella*, *L. stalagmites* y *Pleurothallis testifolia*). Cuando los entrenudos crecen postrados al sustrato, éstos pueden ser alargados y las plantas están formadas por simpodios rizomatosos, con los módulos adyacentes separados entre sí, como en *Chamelophyton*, *Platystele repens*, *Pleurothallis minutalis*, *P. sertularioides* y *Salpistele*. En cambio, en la mayor parte de las especies de *Dracula*, *Dryadella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Restrepia*, *Scaphosepalum*, *Stelis*, *Trisetella* y *Zootrophion*, los entrenudos son abreviados y las plantas están constituidas por simpodios cespitosos, con los módulos adyacentes apretados entre sí.

Escamas. Cada entrenudo de la región pre-yema de renuevo está cubierto totalmente por una escama de forma tubular, la cual varía de tamaño dependiendo de la longitud del mismo. El conjunto de escamas presenta un arreglo dístico a lo largo de ésta región modular. Cuando los entrenudos de la región pre-yema de renuevo son abreviados, la escama del entrenudo distal generalmente se extiende sobre el entrenudo basal del tallo, por lo que puede confundirse con una vaina más del tallo.

Raíces. Las raíces sólo se localizan en la región pre-yema de renuevo, por lo general en la zona adyacente a cada nudo. Sin embargo, a veces las raíces pueden extenderse a lo largo del entrenudo cuando estos son alargados, presentando una disposición dística sobre éste. En muchos casos se presenta una raíz por entrenudo cuando éstos son cortos, pero pueden ser dos o tres cuando son alargados. Cuando la región pre-yema de renuevo es ortotrópica o plagiotrópica, las raíces por lo general se limitan y son abundantes en el módulo que está en contacto con el sustrato, mientras que en los demás módulos son escasas o carecen de ellas. Las raíces en la gran mayoría de los

casos son sencillas, pero en algunas especies de *Myoxanthus* y en *Pleurothallis johnsonii*, éstas se ramifican cerca del ápice en crecimiento.

Las raíces están cubiertas por una capa de tejido no vivo y de consistencia esponjosa, llamado velamen, el cual constituye el principal órgano para la absorción de agua y nutrientes (Pridgeon, 1982a, 1987). El velamen también tiene capacidad para almacenar agua en el interior de sus células que carecen de citoplasma. Por otra parte, como el velamen es un tejido no vivo, puede actuar como una barrera que minimiza los daños mecánicos a los tejidos internos de la raíz, así como previniendo la deshidratación de éstos (Sinclair, 1990). El velamen consiste de una sólo capa de células en *Dryadella*, *Platystele*, *Trisetella*, *Pleurothallis fenestrata* y *P. tubata*; de dos capas en *Dresslerella*, *Octomeria* y *Stelis* o bien, de tres a cinco capas en *Barbosella*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Restrepiella*. En el cortex de la raíz se presentan dos capas unicelulares, una externa llamada exodermis y otra interna llamada endodermis. Las células de ambas capas presentan paredes con engrosamientos secundarios debido a la acumulación de lignina. Estos engrosamientos son de dos tipos, uno sobre las paredes tangencial y radial de las células, el otro con engrosamientos uniformemente distribuidos en la pared celular. Pridgeon (1982a) sugiere que estos tejidos cuyas células presentan engrosamientos en sus paredes, constituyen un tejido de soporte para las raíces. Una médula de parenquima se presenta en las raíces de algunas especies de *Myoxanthus*, *Octomeria* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. En el resto de taxa examinados hasta ahora, el parénquima medular está ausente.

Yemas. En el entrenudo distal de cada región pre-yema de renuevo se presentan dos tipos de yemas, la de renuevo y la de reserva. La primera se encarga de producir un nuevo módulo en cada estación de crecimiento, que por lo general ocurren en periodos anuales, llevando a cabo la expansión de las plantas. En la mayoría de los casos hay una sola yema de renuevo, pero pueden llegar a ser dos en *Myoxanthus* y *Octomeria*. La yema de reserva por lo general no es viable, pero cuando la yema de renuevo es destruida, cuando la planta sufre daños físicos o cuando se presentan condiciones de crecimiento favorables, esta yema se activa y origina un nuevo módulo, provocando la ramificación de las plantas y con ello, un crecimiento más masivo.

Región post-yema de renuevo

Por lo general esta región presenta un crecimiento ortotrópico. Sin embargo, en *Lepanthes pilosella*, *L. stalagtites*, *Pleurothallis calypso* y *P. testifolia*, su crecimiento es plagiotrópico. Por lo general esta región es erecta con relación al sustrato, pero llega a estar postrada al sustrato en *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Pleurathallis determannii*, *P. dressleri* y *P. peperomioides*. El tallo y la hoja se unen mediante una articulación, denominada como la zona de abscisión, la cual constituye el ápice del tallo. Cuando una hoja muere y se seca, se desprende a partir de esta zona.

Tallos. Los tallos están formados por un entrenudo en *Lepanthes pilosella* y *L. stalagtites*. En *Fronitaria*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Ophidion*, *Pleurothallis miranda*, *Restrepia*, *Restrepiopsis* y *Zootrophion*, los tallos consisten de tres hasta doce entrenudos. En el resto de Pleurothallidinae los tallos están formados por sólo dos entrenudos. Por lo general todos los entrenudos del tallo son de una longitud relativamente similar, pero en *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Sacaphosepalum* y *Teagueia* el entrenudo basal llega a ser mucho más pequeño que el entrenudo superior, de manera que el primero es inconspicuo.

En muchos grupos el entrenudo superior del tallo presenta una estructura anular y engrosada debajo de la zona de abscisión, denominada como anillo (Luer, 1986a). Cuando esta estructura se presenta es el lugar de donde se origina la inflorescencia. El anillo se localiza muy cerca del ápice del entrenudo superior del tallo en grupos como *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. En cambio, en otros grupos el anillo se localiza cerca de la base del entrenudo superior del tallo, como en *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum* y *Scaphosepalum*. Esta estructura no presenta grandes diferencias con respecto a los tejidos adyacentes del tallo (Stern *et al.*, 1985), por lo que el engrosamiento parece deberse sólo a un ensanchamiento de los haces vasculares a este nivel. Salazar & Soto (1996) consideran que la región localizada entre la zona de abscisión y el anillo podría tratarse del remanente de una vaina foliar, la cual carece de articulación con el ápice del tallo. Si este fuera el caso, la yema de la inflorescencia se origina entonces del ápice del tallo.

En sección transversal los tallos son cilíndricos en la mayoría de la subtribu. En *Pleurothallis* subgénero *Ancipitia* los tallos están lateralmente comprimidos y se les designa como ancipitosos (con doble filo en las superficies adaxial y abaxial). En cambio, en muchas especies de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* los tallos son triangulares en sección transversal, a veces con los márgenes de la superficie adaxial proyectados a manera de alas en la parte terminal del tallo. *Pleurothallis tetragona* es la única especie de la subtribu en donde los tallos son cuadrangulares en sección transversal.

El tallo está cubierto por una cutícula que puede medir de 5 a 15 μm de espesor en *Octomeria*, *Pleurothallis neoharlingii*, *P. uncinatus* y *Restrepiella*. En la mayoría de los taxa de la subtribu la cutícula mide menos de 5 μm de espesor (Pridgeon, 1982a). Debajo de la cutícula se encuentra una epidermis que consiste de una capa de células. Las células de la epidermis pueden tener la pared lignificada en *Octomeria*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Restrepia*, pero en en la mayoría de los casos las células tienen paredes no lignificadas. En grupos como *Condylago*, *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Trichosalpinx*, *Pleurothallis fenestrata* y *Pleurothallis* subgéneros *Dracontia*, *Physosiphon*, *Pleurothallis* y *Rhynchopera*, debajo de la epidermis se presenta una subepidermis de hasta tres capas de células cuyas paredes se encuentran lignificadas. Los tallos siempre son de color verde, por lo que deben de contar con cierta capacidad fotosintética adicional a la que realizan las hojas.

Vainas caulinares. Cada entrenudo está envuelto por una vaina y el conjunto de ellas se dispone de manera dística a lo largo del tallo. Estas estructuras son verdosas cuando el tallo está en crecimiento y se vuelven estructuras no vivas en los tallos maduros. En cuanto a su forma, las vainas son de cuatro tipos. i) Vainas tubulares, que son estrechas en toda su longitud al entrenudo que cubren, carinadas a lo largo de la nervadura media, por lo general glabras, pero a veces cubiertas de cilios, escamas o manchas rojizas. Este tipo de vaina es el más común en la subtribu, se presentan en *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum* y *Stelis*, entre otros grupos. ii) Vainas lepanthiformes, que son estrechas al entrenudo que cubren, pero con el ápice ensanchado en forma de embudo, traslapadas entre sí, carinadas a lo largo de todas sus nervaduras y por lo general cubiertas de cilios en el

margen y las nervaduras. Este tipo de vainas se presentan en *Draconanthes*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis* y *Trichosalpinx*. iii) Vainas infladas y traslapadas, las cuales están lateralmente comprimidas, muy traslapadas entre sí, infladas hacia la mitad apical y por lo general cubiertas de manchas rojizas. Este tipo de vainas se presentan en *Ophidion*, *Restrepia*, *Restrepiosis*, *Zootrophion*, *Pleurothallis herrerae* y *P. johnsonii*. iv) Vainas foliosas, son tubulares y estrechas al entrenudo que cubren, pero su ápice se prolonga en una estructura foliar, de modo que da la impresión de que los tallos son portadores de más de una hoja, al igual que los otros tipos de vainas, pero son estructuras no vivas en los tallos maduros, por lo que no realizan funciones fotosintéticas. Este tipo de vaina sólo se presenta en *Fronitaria*. Debido a la consistencia rígida de las vainas, sobre todo las lepanthiformes, es posible que estas estructuras proporcionen algún tipo de soporte a los tallos y protección contra la herbivoría.

Hojas. Las hojas tienen un desarrollo conduplicado, persisten durante varias temporadas de crecimiento, son las estructuras que concentran la mayor parte de la biomasa y la función de captación de energía de la planta. Su textura por lo general es carnosa, aunque a veces llega a ser coriacea. En general las hojas son planas o ligeramente acanaladas, de forma elíptica, lanceolada u ovada, mucho más largas que anchas. En *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis* las hojas tienen la base muy amplia, biauriculada, con un seno en medio del cual se articula el ápice del tallo y de forma general cordada. Por su parte, en *Pleurothallis deterrmannii*, *P. dressleri*, *P. involuta*, *P. minutalis* y *P. peperomioides* las hojas son de forma casi circular. En algunas especies de *Dryadella*, *Octomeria*, *Stelis* y *Pleurothallis*, la lámina foliar está muy comprimida lateralmente y plegada a lo largo de su vena media, de modo que adquiere una forma cilíndrica o subcilíndrica en sección transversal. La superficie de las hojas es glabra en la mayoría de las Pleurothallidinae, pero en varias especies de *Lepanthes* subgénero *Brachycladium* éstas son ciliadas a lo largo de su margen, mientras que en *Dresslerella* son densamente pubescentes en ambas superficies.

La base de la hoja puede presentar un peciolo bien formado y distinguible de la lámina como en *Dracula*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. En cambio, una hoja sésil se presenta

en *Barbosella*, *Brachionidium*, *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Octomeria* y varios subgéneros de *Pleurothallis* (*Acianthera*, *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*). Una hoja con la base atenuada y ligeramente canaliculada, pero sin formar un peciolo bien definido (hojas subsésiles) se presenta en *Restrepiella* y en varias especies de *Myoxanthus*. En *Pleurothallis circumplexa* la hoja sésil tiene los márgenes decurrentes sobre una buena parte del tallo, de modo que la zona de abscisión y el origen de la inflorescencia parecen localizarse a la mitad de la hoja. En la gran mayoría de Pleurothallidinae las hojas son erectas o ligeramente arqueadas, pero en grupos como *Pleurothallis* subgéneros *ancipitia* y *Pleurothallis* la hoja es deflexa.

El patrón de venación foliar está representado por una vena media y dos marginales, todas prominentes y extendidas desde la base hasta el ápice de la hoja, en donde se unen. Entre la vena media y las marginales se presentan varias venas intermedias, que se originan ya sea de la vena media o de las marginales, para después anastomosarse entre sí antes del ápice foliar. La vena media, las marginales y las intermedias están conectadas entre sí mediante comisuras transversales. La venación se encuentra más cercana a la superficie abaxial de la hoja y da la impresión de ser más abundante aquí que en la superficie adaxial. El ápice de la hoja está ligeramente emarginado y en medio del seno se localiza un mucrón diminuto, el cual representa la extensión terminal de la vena media. Sin embargo, en *Dresslerella* el ápice de la hoja es entero.

Las hojas presentan una cubierta de tricomas glandulares en ambas superficies, sin un orden espacial y con una densidad variable. Estos tricomas son sencillos, formados por 2-3 células y hundidos sobre la epidermis foliar. Cada tricoma tiene una célula apical de forma globosa, con la pared celular delgada, pero las otras células tienen paredes engrosadas por la acumulación de cutina, excepto las paredes transversales que son delgadas (Pridgeon, 1981a). Benzing & Pridgeon (1983) señalan que este engrosamiento diferencial de la pared celular confiere a los tricomas funciones en la absorción de agua y nutrientes en disolución, aunque esta capacidad absorbente es mínima comparada con la de las raíces. Antes de que la hoja se despliegue y los estomas sean funcionales, la pared de la célula apical de los tricomas se rompe y éstos comienzan a secretar una sustancia mucilaginosa cuando la hoja alcanza su madurez (Pridgeon, 1981). Debido a esto es posible que la principal función de los tricomas sea la secreción de gotas de

mucílago que forman una capa que cubre la superficie foliar, ayudando así a reducir la transpiración y evitando la deshidratación de la hoja (Pridgeon, 1981a; Benzing y Pridgeon, 1983).

El aparato estomático está restringido en el envés de la hoja. Este es ciclocítico y en la mayoría de especies los estomas se localizan hundidos en la epidermis foliar, con las dos células guarda rodeados por 2-7 células subsidiarias (Pridgeon, 1982b, 1982c). Sin embargo, en *Dresslerella* y las secciones *Satyria* y *Silenia* de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*, los estomas se localizan encima del nivel de la epidermis, con las células guarda rodeadas por 4-8 células subsidiarias (Pridgeon, 1981b, 1982a).

La hoja está protegida por una cutícula, la cual puede medir menos de 3 µm de espesor en *Brachionidium*, *Dresslerella* y la mayoría de géneros con dos polinios. En *Pleurothallis tubata* y *Restrepia* el grosor de la cutícula es de 6 a 14 µm. En cambio, en *Barbosella*, *Octomeria*, *Pleurothallis uncinatus* y *Restrepiella* la cutícula mide de 15 a 22.5 µm de grosor. En el interior de la hoja se encuentra una hipodermis, tanto adaxial como abaxial, la cual constituye un órgano muy importante para el almacenamiento de agua (Pridgeon, 1982b). La mayoría de Pleurothallidinae tienen una hipodermis adaxial, excepto *Brachionidium*, *Dracula* y *Pleurothallis fenestrata*. *Brachionidium* y *Dracula* carecen además de una hipodermis abaxial, por lo que en ambos grupos las hojas son estructuras muy delicadas. En la mayoría de Pleurothallidinae la pared de las células hipodérmicas tiene engrosamientos anulares o helicoidales, pero están ausentes en grupos como *Barbosella*, *Brachionidium*, *Dresslerella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria* y *Restrepiella*. Otro tipo de células cuyas paredes presentan engrosamientos en espiral, principalmente de celulosa, son los idioblastos, los cuales carecen de citoplasma en su madurez y se localizan en la hipodermis o en el mesófilo de grupos como *Dracula*, *Octomeria*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y *Stelis* (Pridgeon, 1982a). Sinclair (1990) señala que los idioblastos almacenan agua en su interior, pues carecen de citoplasma en las hojas maduras. Además, dependiendo de la disponibilidad de agua para las plantas, los idioblastos pueden liberar o asimilar agua en su interior, con lo cual evitan el colapso de las hojas en periodos de sequía (Sinclair, 1990). El clorénquima foliar puede estar diferenciado en un

parénquima en empalizada en muchos géneros de Pleurothallidinae, pero en *Barbosella*, *Dresslerella*, *Platystele*, *Pleurothallis fenestrata*, *P. neoharlingii* y *Salpistele* el clorénquima es homogéneo o no está bien diferenciado.

Inflorescencias

Las inflorescencias se desarrollan no sólo a partir del módulo formado recientemente, sino también de los módulos producidos en años anteriores, a diferencia de otros grupos de orquídeas en los que un módulo sólo produce una inflorescencia en la estación en que éste se desarrolla. La inflorescencia por lo general se localiza sobre la superficie adaxial de la hoja, pero en *Lepanthes*, *Restrepia*, *Pleurothallis mirandia* y *Trichosalpinx* subgénero *Trichosalpinx*, la inflorescencia se localiza sobre la superficie abaxial debido a un enrollamiento de la base del peciolo.

Origen de la inflorescencia. La yema de la inflorescencia puede surgir en el último entrenudo del tallo, ya sea en el ápice del tallo, por lo que entonces se trata de una inflorescencia terminal, como en *Barbosella*, *Brachionidium*, *Dresslerella*, *Octomeria*, *Myoxanthus* y *Restrepia*. En otras ocasiones la inflorescencia surge en el anillo, por lo que entonces la inflorescencia es lateral o subterminal, como en *Dracula*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Platystele*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. En unas cuantas especies la yema de la inflorescencia surge en la base del tallo, como en *Myoxanthus aspacisensis*, *Pleurothallis herrerae* y *P. johnsonii*.

Tipos de inflorescencia. Las inflorescencias pueden ser racimos cuyas flores abren de manera simultánea, como en *Lepanthopsis*, *Stelis*, *Trichosalpinx*, *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Dracontia*, *Physosiphon*, *Pseudostelis* y *Rhyncopera*. En otros grupos los racimos abren sus flores sucesivamente de la base al ápice, como en *Acostaea*, *Dracula*, *Lepanthes*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Pleurothallis* subgéneros *Effusia*, *Empusella* y *Elongatia*. En estos últimos grupos el periodo de floración de las plantas se puede prolongar por varias semanas e incluso algunos meses, a diferencias de los racimos de flores simultáneas, cuyo periodo de floración por lo general dura unas cuantas semanas. Las inflorescencias también pueden consistir de un fascículo de flores solitarias por cada módulo que abren simultáneamente,

como en *Myaxanthus* y *Octomeria*. En otros casos cada fascículo de flores solitarias abre sucesivamente, como en *Dresslerella*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallis* subgénero *Ancipitia*. En otros grupos la inflorescencia consiste de una sola flor por tallo y época de crecimiento, como en *Barbosella*, *Barbrodia*, *Brachionidium* y varias especies de *Masdevallia*. En las inflorescencias racemosas, , el raquis (la parte portadora de las flores) puede ser laxo o congesto dependiendo de la cercanía entre las flores. En el último caso las brácteas florales pueden imbricarse entre sí, como en muchas especies de *Dracula*, *Lepanthes*, *Porroglossum* y *Pleurothallis*. En otros casos el raquis se localiza en el extremo más apical de la inflorescencia y consiste de unas cuantas flores que abren en sucesión, con la bráctea floral más basal cubriendo a todas las demás, por lo que la inflorescencia parece ser subcapitada. Este tipo de racimo se presenta en *Pleurothallis abjecta*, *P. alata* y *P. brighamii*. Por lo normal cada tallo produce un racimo por época de crecimiento, pero varias especies de *Stelis*, *Trichosalpinx* y *Pleurothallis* subgéneros *Crocodeilanthae*, *Pleurothallis* y *Pseudostelis* producen de manera normal dos o más racimos por tallo y época de crecimiento.

Ovario. Esta estructura esta claramente separada del pedicelo, con el que se une mediante una articulación. De esta manera, las flores que no son polinizadas caen junto con el ovario, pero el pedicelo persiste sobre la inflorescencia. El ovario puede tener la superficie glabra o estar cubierta por algún tipo de ornamento, como cilios (en *Dresslerella* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*), papilas espinosas (en *Pleurothallis* subgénero *Kraenzlinella*), verrugas (en *Porroglossum*) o crestas (en *Dracula* y *Trisetella*).

Flores. Por lo general el tamaño de las flores es relativamente pequeño entre las orquídeas, pero pueden llegar a ser grandes en relación con el tamaño de las plantas, como en *Pleurothallis dressleri* y *P. masdevalliopsis*, que tienen flores más grandes que el resto de la planta. La variación en el tamaño de las flores es muy variable, desde apenas unos cuantos mm de diámetro en muchas especies de *Lepanthes*, *Platystele* y *Stelis* (en el extremo está *Lepanthes parvula* cuya flor mide casi 1 mm de diámetro), hasta algunos centímetros en varias especies de *Brachionidium*, *Dracula*, *Masdevallia*, *Octomeria* y *Trisetella* (un caso extremo se encuentra en *Dracula chimaera*, cuyas flores miden hasta 25 cm de diámetro). No obstante, dentro de un mismo género se encuentran

flores desde muy diminutas hasta relativamente grandes. La coloración es quizás el rasgo más variable que exhiben las flores, en ellas se encuentran todos los colores presentes en las orquídeas: verde y amarillo en todas sus tonalidades, blanco, rosa, anaranjado, rojo, e incluso café y púrpura, este último a veces tan oscuro que las flores parecen ser negras. Todos o la mayoría de estos colores pueden encontrarse dentro de un mismo género. La mayoría de colores de las flores se ajustan a síndromes de polinización por pequeños insectos dípteros (Christensen, 1994).

Hábitos de crecimiento en Pleurothallidinae

El análisis de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae permitió reconocer siete hábitos de crecimiento. Abajo se presenta una clave sinóptica y la descripción de los mismos, mientras la Tabla 2.1 resumen cada uno de ellos.

- 1a. Plantas con la inflorescencia producida en la región pre-yema de renuevohábito a
- 1b. Plantas con la inflorescencia producida en la región post-yema de renuevo 2
- 2a. Plantas con la región pre-yema de renuevo plagiotrópica y alargada..... hábito b
- 2b. Plantas con la región pre-yema de renuevo de crecimiento postrado u ortotrópica.
..... 3
- 3a. Plantas con la región pre-yema de renuevo alargada y ortotrópica..... hábito c
- 3b. Plantas con la región pre-yema de renuevo postrada al sustrato..... 4
- 4a. Plantas simpodiales con la región post-yema de renuevo plagiotrópica..... hábito
d
- 4b. Plantas simpodiales con la región post-yema de renuevo ortotrópica..... 5
- 5a. Plantas con la región post-yema de renuevo alargada (simpodios rizomatosos).
..... hábito e
- 5b. Plantas con la región post-yema de renuevo abreviada (simpodios cespitosos)... 6
- 6a. Plantas que no producen módulos adventicios en el ápice del tallo..... hábito f
- 6b. Plantas que producen módulos adventicios en el ápice del tallo..... hábito g

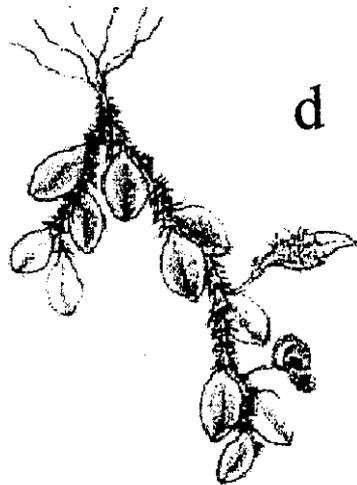
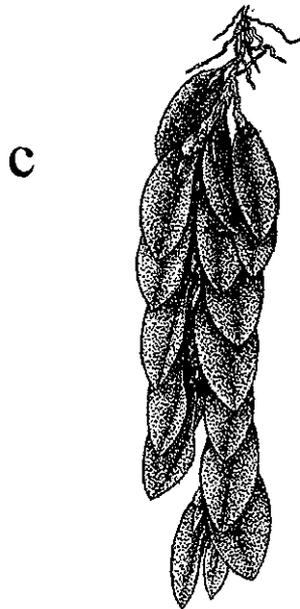
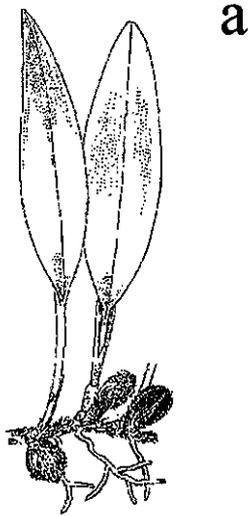
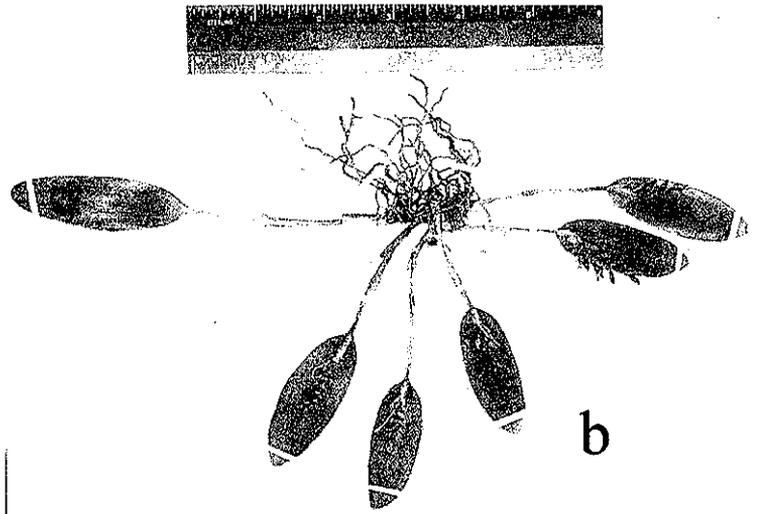
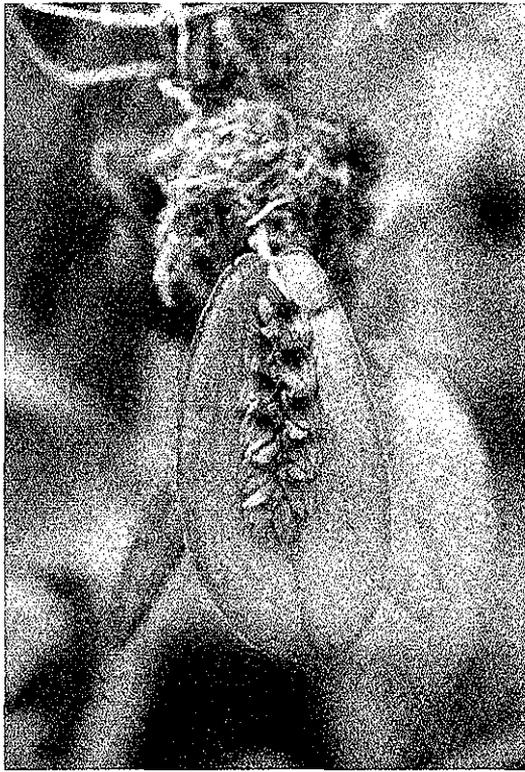
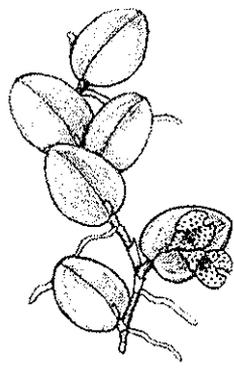


Fig. 2.1. Tipos de crecimiento en Pleurothallidinae. Plantas con simpodios heteromodulares y ortotrópicas (hábito a), a) *Pleurothallis aspasicensis*, b) *P. johnsonii*. Plantas simpodiales con la región preyema de renuevo alargada y plagiotrópica (hábito b), c) *P. testifolia* y d) *Lepanthes pilosella*.



a

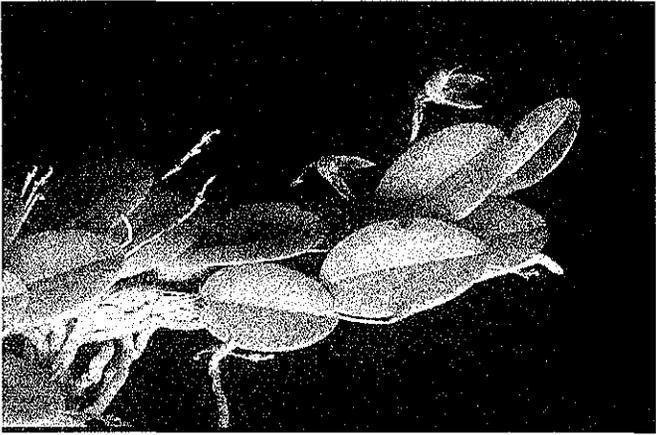


c

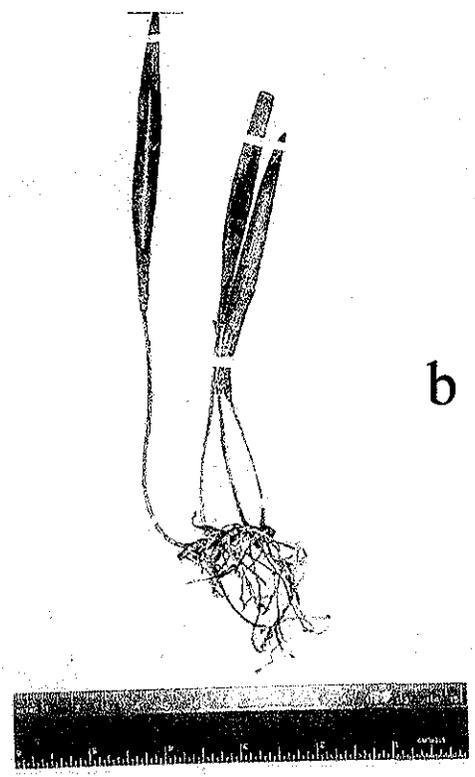


d

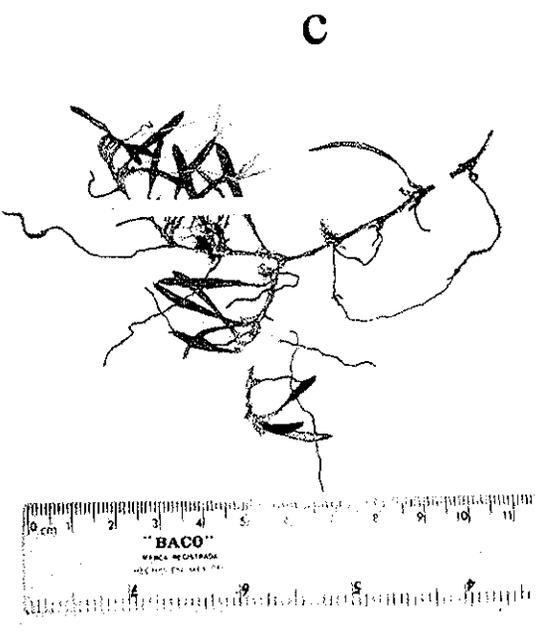
Fig. 2.2. Tipos de crecimiento en Pleurothallidinae. Plantas simpodiales con la región preyema de renuevo alargada y ortotrópica (hábito c), a) *Pleurothallis morenoi* y b) *Brachionidium tuberculatum*. Plantas simpodiales con la región preyema de renuevo abreviada y la región posyema de renuevo plagiotrópica (hábito d), c) *Pleurothallis tikalensis* y d) *P. pubescens*.



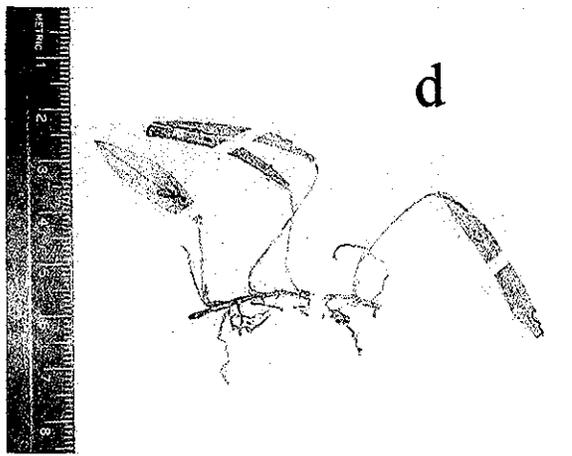
a



b



c

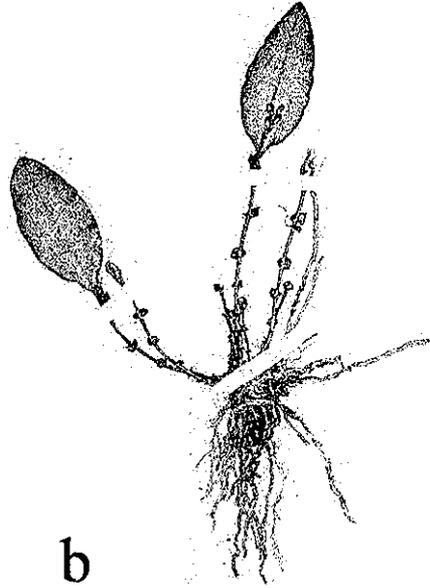


d

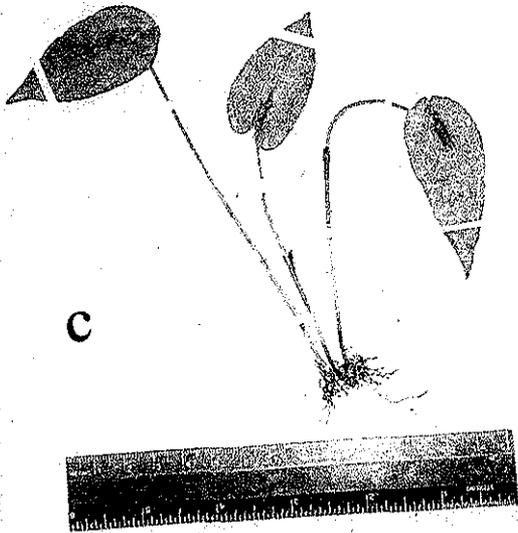
Fig. 2.3. Tipos de crecimiento en Pleurothallidinae. Plantas simpodiales, con la región preyema de renuevo alargada, postrada al sustrato y la región posyema de renuevo ortotrópica (hábito e), (a) *Pleurothallis minutalis*, (b) *Pleurothallis obscura*, (c) *Barbosella prorepens* y (d) *Pleurothallis angustifolia*.



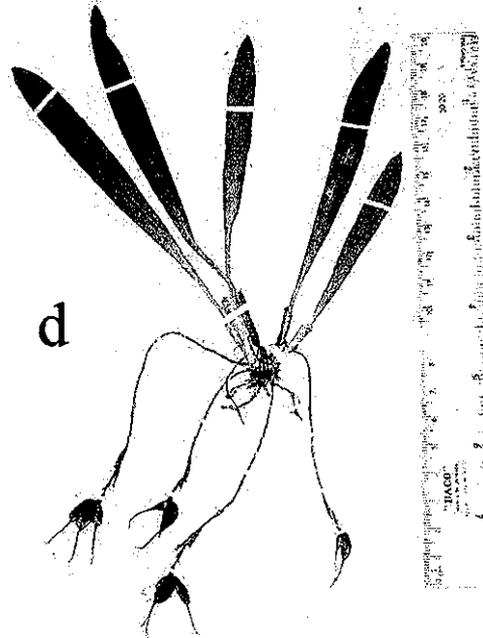
a



b



c



d

Fig. 2.4. Hábitos de crecimiento en Pleurothallidinae. Plantas simpodiales, con la región preyema de renuevo abreviada, postrada al sustrato y la región posyema de renuevo ortotrópica (hábito f), (a) *Stelis guatemalensis*, (b) *Trichosalpinx menor*, (c) *Pleurothallis homalantha* y (d) *Dracula pusilla*.

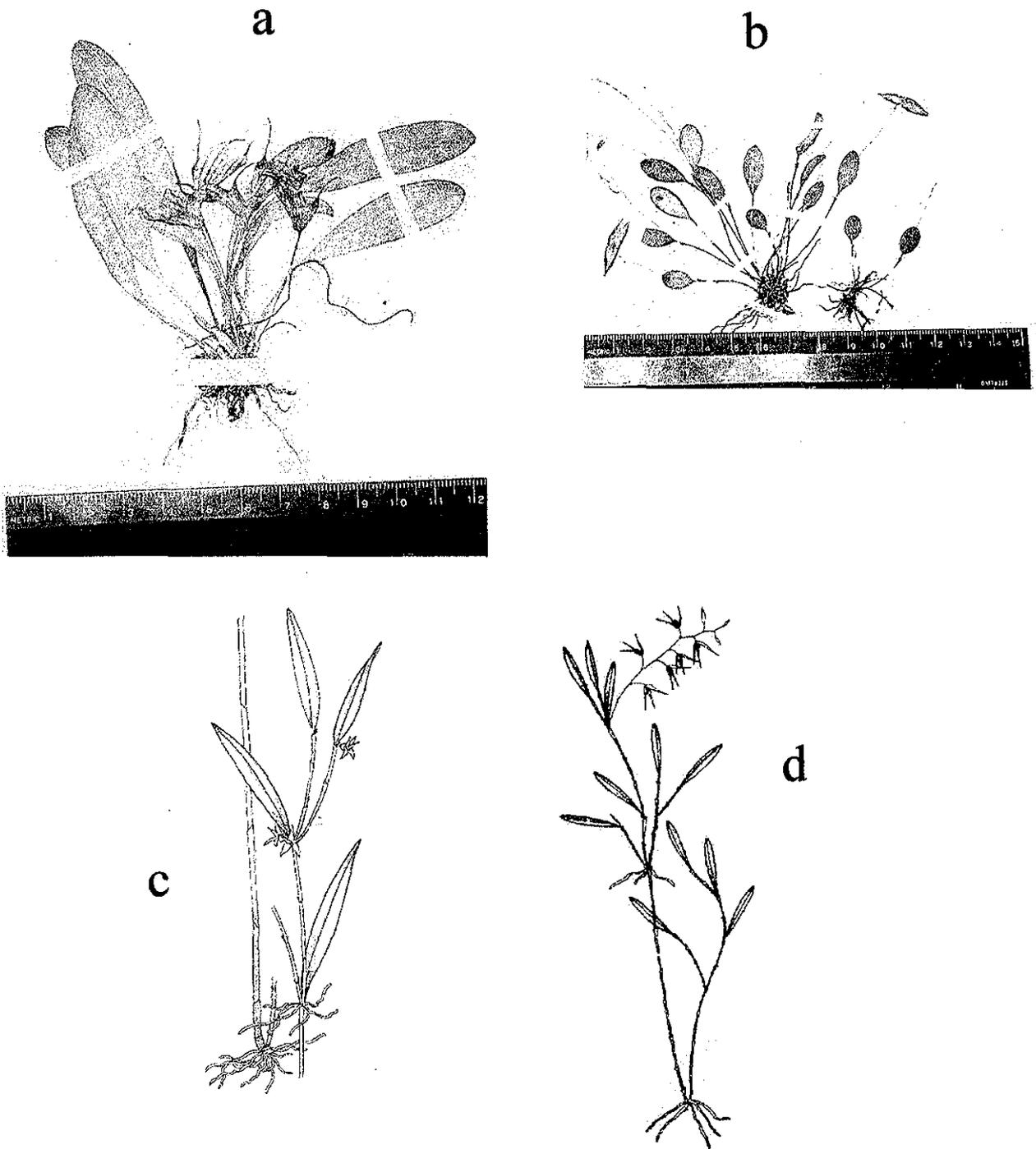


Fig. 2.5. Hábitos de crecimiento en Pleurothallidinae. Plantas simpodiales, con la región preyema de renuevo abreviada y la región posyema de renuevo ortotrópica (hábito f), (a) *Masdevallia floribunda*, (b) *Lepanthes maxima*. Plantas que producen módulos adventicios en el ápice del tallo (hábito g), (c) *Myoxanthus frutex*, (d) *Trichosalpinx acremona*.

Hábito a: Plantas simpodiales y heteromodulares. Las plantas que presentan este hábito tiene la región pre-yema de renuevo alargada y postrada al sustrato, por lo que éste actúa como un rizoma. Las raíces pueden ser sencillas o ramificarse cerca de su ápice (Fig. 2.1a-b). Estas plantas presentan una sucesión rítmica y continua de módulos ortotrópicos, pero la continuidad entre la región pre-yema de renuevo y la post-yema de renuevo se ve alterada por la formación de una región reproductiva (inflorescencia) en la base del tallo (Fig. 2.1b), no en la parte terminal de éste como normalmente sería el caso. Este tipo de crecimiento con módulos no equivalentes se le denomina como heteromodular (Hallé *et al.*, 1978; Andersen *et al.*, 1988) y parece deberse a que una yema de renuevo se diferencia para producir una inflorescencia y no un nuevo módulo. Este hábito de crecimiento es el menos frecuente en Pleurothallidinae, sólo se presenta en unas cuantas especies, como *Pleurothallis aspasicensis*, *P. johnsonii*, *P. herrerae* y *P. pan.* En el caso de *Pleurothallis johnsonii*, además de que la inflorescencia se desarrolla en la región pre-yema de renuevo, se puede llegar a formar otra inflorescencia en el ápice del tallo del mismo módulo, por lo que esta especie forma inflorescencias en dos regiones modulares de una misma planta. No obstante, es posible que este fenómeno tenga que ver con plantas en condiciones de crecimiento muy favorables.

Hábito b: Plantas simpodiales, isomodulares, con la región pre-yema de renuevo alargada y de crecimiento plagiotrópico. Este hábito presenta una sustitución continua de módulos equivalentes, con los entrenudos de la región pre-yema de renuevo alargados, plagiotrópicos y los módulos adyacentes bien separados entre sí. La región post-yema de renuevo también es plagiotrópica y se va sucediendo de manera alterna sobre la sucesión de los módulos de una planta (Fig. 2.1c-d). La yema de la inflorescencia se origina ya sea en el ápice del tallo o del anillo del mismo. Las raíces por su parte, suelen ser abundantes en el módulo que está en contacto con el sustrato, mientras que en el resto de los módulos éstas son escasas o están ausentes. Este hábito de crecimiento tampoco es frecuente en la subtribu Pleurothallidinae, pero es característico de especies como *Barbrodria miersii*, *Lepanthes pilosella*, *L. stalagtites* y *Pleurothallis testaefolia*. La sucesión de módulos en plantas con este hábito de crecimiento puede ramificarse por la activación de una o varias yemas de reserva.

Hábito c: Plantas simpodiales, isomodulares, con la región pre-yema de renuevo alargada y de crecimiento ortotrópico. Este hábito ocurre mediante la sustitución continua de módulos ortotrópicos y equivalentes, con los entrenudos de la región pre-yema de renuevo alargados, ortotrópicos y los módulos adyacentes bien separados entre sí. La región post-yema de renuevo también es ortotrópica, presentando una disposición alterna a lo largo de la sucesión de módulos en la planta (Fig. 2.2a-b). La yema de la inflorescencia se origina en el ápice del tallo o en el anillo. Las raíces por lo general se presentan en la región pre-yema de renuevo del módulo que está en contacto con el sustrato (Fig. 2.2b), pero a veces pueden presentarse en todos los módulos de la planta (Fig. 2.2a). En ocasiones la yema de reserva de las plantas que presentan este hábito pueden activarse y producir módulos, por lo que entonces las plantas presentan ramificación. Este hábito de crecimiento, que no es tan frecuente, se encuentra en *Andinia*, *Brachionidium*, *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* y *Pleurothallis xenion*.

Hábito d. Plantas simpodiales, isomodulares, cespitosas, con la región post-yema de renuevo plagiotrópica. Este hábito consisten en una sucesión continua de módulos simpodiales y equivalentes, con los entrenudos de la región pre-yema de renuevo abreviados y postrados al sustrato. La región post-yema de renuevo crece de forma plagiotrópica, por lo que las plantas son colgantes (Fig. 2.2c-d). La yema de la inflorescencia surge del anillo o del ápice del tallo. Este hábito de crecimiento es muy parecido al hábito f, sólo que en éste la región post-yema de renuevo es ortotrópica, por lo que lo más adecuado es clasificarlos como hábitos diferentes, siguiendo el criterio de Pérez-García (1993). Este hábito de crecimiento, poco común en la subtribu, se presenta en especies como *Lepanthes orchestris*, *Pleurothallis vazquezii*, *Trichosalpinx berlineri*, *T. dependens* y *T. patula*, entre otras.

Hábito e: Plantas simpodiales, isomodulares, rizomatosas, con la región post-yema de renuevo ortotrópica. Las plantas con este hábito presentan una sucesión rítmica y continua de módulos equivalentes, con la región pre-yema de renuevo creciendo postrada al sustrato, por lo que se trata de un verdadero rizoma. En este hábito los entrenudos de la región pre-yema de renuevo son alargados y forman un rizoma muy conspicuo, a veces tan largo como la longitud de los tallos. De esta manera, los módulos adyacentes de una

planta se encuentran claramente separados entre sí por un segmento de rizoma (Fig. 2.3a-d). La región pre-yema de renuevo crece de manera ortotrópica, casi en un eje perpendicular a la dirección de crecimiento del rizoma. Las raíces son sencillas, excepto en algunas especies de *Myoxanthus* y *Octomeria* en donde se ramifican cerca del ápice. Las escamas que cubren los entrenudos del rizoma son de forma similar a las vainas que cubren al tallo. Las raíces se distribuyen de manera uniforme a lo largo de los entrenudos del rizoma. La yema de la inflorescencia surge del anillo o del ápice del tallo. Este hábito de crecimiento se presenta en *Barbosella*, *Chamelophyton*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Dresslera*, *Kraenzlinella*, *Physothallis*, *Pleurobotryum*, *Sarracena* y *Specklinia*.

Hábito f. Plantas simpodiales, isomodulares, cespitosas, con la región post-yema de renuevo ortotrópica. Este hábito también presenta una sucesión rítmica y continua de módulos equivalentes, con la región pre-yema de renuevo postrada al sustrato y la región post-yema de renuevo ortotrópica. A diferencia del anterior, en este hábito los entrenudos del rizoma son abreviados, por lo que éste es inconspicuo y los módulos de una planta están apretados entre sí, adquiriendo un aspecto cespitoso (Fig. 2.4a-d, 2.5a-b). Las escamas que cubren el rizoma son muy cortas, pero a veces la escama del entrenudo más distal se prolonga en la base del primer entrenudo del tallo y lo cubre parcialmente. La yema de la inflorescencia se origina ya sea del anillo o del ápice del tallo. Este hábito es de los más comunes en la subtribu y se presenta en la mayoría de las especies de *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Ophidion*, *Platystele*, *Porroglossum*, *Restrepia*, *Scaphosepalum*, *Stelis*, *Trichosalpinx*, *Trisetella* y *Zootrophion*, así como en la mayoría de las especies de *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Acuminatia*, *Ancipitia*, *Dracontia*, *Effusia* y *Pleurothallis*.

Hábito g. Plantas simpodiales, cespitosas, con producción de módulos adventicios. En este hábito las plantas de manera normal constituirían simpodios isomodulares, cespitosos y ortotrópicos, sin embargo, es diferente de los otros hábitos que presentan estas características porque produce módulos adventicios en la región post-yema de renuevo. En este caso la yema de la inflorescencia no da origen a una inflorescencia, sino que se transforma en una yema de renuevo y produce un nuevo módulo en o cerca

del ápice del tallo (Fig. 2.5c-d). El módulo adventicio presenta todos los órganos vegetativos de un módulo producido normalmente, sólo que por lo general es menos vigoroso y la yema de la inflorescencia puede producir a su vez una inflorescencia u otro módulo adventicio. Este hábito de crecimiento es característico de algunos grupos como *Myoxanthus* sección *Scadentia*, *Pleurothallis* subgénero *Crocodeilanthe* y *Trichosalpinx* subgénero *Tubella*, pero también llega a presentarse en especies de varios géneros, como en *Lepanthes prolifera* y *L. vivípara*. Algunas plantas de *Pleurothallis nelsonii* y *Stelis ovatilabia* que por lo normal no desarrollan módulos adventicios, cuando son cultivadas en invernadero pueden llegar a producirlos.

Tabla 2.1. Resumen para los hábitos de crecimiento identificados en Pleurothallidinae.

Hábito	Características	Taxa representativos
Hábito a	Plantas con simpodios heteromodulares, la región pre-yema de renuevo alargada, región post-yema de renuevo ortotrópica.	<i>Pleurothallis</i> subgénero <i>Acianthera</i> sección <i>Satyria</i> , <i>P. herrerae</i> , <i>P. johnsonii</i> .
Hábito b	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo alargada, de crecimiento plagiotrópico.	<i>Lepanthes</i> subgénero <i>Brachycladium</i> , <i>Pleurothallis</i> subgénero <i>Apoda-Proreperntia</i> .
Hábito c	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo alargada, de crecimiento ortotrópico.	<i>Andinia</i> , <i>Brachionidium</i> ; <i>Pleurothallis</i> subgéneros <i>Aenigma</i> y <i>Xenion</i> .
Hábito d	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo abreviada, la región post-yema de renuevo plagiotrópica.	<i>Lepanthes orchestris</i> , <i>Pleurothallis eximia</i> , <i>P. pubescens</i> , <i>P. vazquezii</i> , <i>Trichosalpinx berlineri</i> , <i>T. dependens</i> y <i>T. patula</i> .
Hábito e	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo alargada, la región post-yema de renuevo ortotrópica.	<i>Barbosella</i> , <i>Barbrodria</i> , <i>Chamelophyton</i> , <i>Myoxanthus</i> , <i>Octomeria</i> , <i>Platystele</i> ; <i>Pleurothallis</i> subgéneros <i>Acianthera</i> , <i>Dresslera</i> , <i>Kraenzlinella</i> , <i>Physothallis</i> , <i>Pleurobotryum</i> , <i>Sarracena</i> y <i>Specklinia</i> .
Hábito f	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo abreviada, la región post-yema de renuevo ortotrópica.	<i>Acostaea</i> , <i>Condylago</i> , <i>Dracula</i> , <i>Dresslerella</i> , <i>Dryadella</i> , <i>Lepanthes</i> , <i>Lepanthopsis</i> , <i>Masdevallia</i> , <i>Myoxanthus</i> , <i>octomeria</i> , <i>Ophidion</i> , <i>Platystele</i> , <i>Porroglossum</i> , <i>Restrepia</i> , <i>Restrepiella</i> , <i>Restrepiopsis</i> , <i>Salpistele</i> , <i>Scaphosepalum</i> , <i>Stelis</i> , <i>Teagueia</i> , <i>Trichosalpinx</i> , <i>Trisetella</i> , <i>Zootrophion</i> ; <i>Pleurothallis</i> subgéneros <i>Acianthera</i> , <i>Acuminatia</i> , <i>Ancipitia</i> , <i>Andreettaea</i> , <i>Antilla</i> , <i>Arthrosia</i> , <i>Dracontia</i> , <i>Effusia</i> , <i>Elongatia</i> , <i>Masdevalliopsis</i> , <i>Mirabilia</i> , <i>Mirandia</i> , <i>Mystax</i> , <i>Physosiphon</i> , <i>Pleurothallis</i> , <i>Pseudoctomeria</i> , <i>Pseudostelis</i> , <i>Restrepioidea</i> , <i>Rhyncopera</i> , <i>Rubellia</i> , <i>Specklinia</i> , <i>Talpinaria</i> , <i>Unciferia</i> .
Hábito g	Plantas con simpodios isomodulares, la región pre-yema de renuevo abreviada, la región post-yema de renuevo ortotrópica y produciendo módulos adventicios.	<i>Myoxanthus</i> sección <i>Scadentia</i> , <i>Pleurothallis</i> subgénero <i>Crocodeilanthae</i> , <i>Trichosalpinx</i> subgénero <i>Tubella</i> , <i>Lepanthes prolifera</i> y <i>L. vivípara</i> .

DISCUSION

El estudio de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae permitió analizar la variación morfológica en raíces, tallos, vainas, hojas e inflorescencias. Esto a su vez, permitió identificar y seleccionar un conjunto de caracteres vegetativos cuya variación entre taxa genéricos y subgenéricos puede ser codificada en estados de carácter. Estos caracteres se presentan en el análisis de caracteres del capítulo III, caracteres 1-44, los cuales fueron integrados en una matriz de datos morfológicos para la reconstrucción filogenética de Pleurothallidinae. Este estudio es novedoso para este grupo orquídeas, en vista de que hasta el momento no se contaba con una fuente de información para seleccionar y codificar de un número semejante de caracteres vegetativos. Luer (1986a) consideró que los grupos de Pleurothallidinae “deben ser reconocidos por la apariencia de las plantas como un todo”, por lo que con base a este criterio fue el primero en considerar la morfología vegetativa en la taxonomía del grupo, al elaborar las claves genéricas y subgenéricas para la subtribu y *Pleurothallis*, respectivamente (Luer, 1986a, 1986c). Sin embargo, Luer solamente analizó la variación en unos cuantos rasgos vegetativos, en especial la longitud relativa de la región pre-yema de renuevo, la capacidad de las plantas para producir módulos adventicios, la forma de las vainas caulinares y el tipo de inflorescencia. Otros rasgos vegetativos, como la presencia del anillo del tallo, el número de entrenudos del tallo, la forma de crecimiento de las regiones pre-yema de renuevo y post-yema de renuevo, el tipo de base foliar y el lugar de origen de la inflorescencia, no fueron considerados con la misma importancia en los tratamientos de Luer (1986a, 1986c). El presente estudio demuestra que la variación en muchos rasgos vegetativos de la subtribu pueden ser útiles en su taxonomía. Estudios previos donde se analizaron algunos caracteres morfológicos de la subtribu incluyen la filogenia de Neyland *et al.* (1995), donde fueron codificados 10 caracteres morfológicos, pero todos ellos fueron florales. Otro de estos estudios se encuentra en la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001), quienes presentan la optimización de 4 caracteres morfológicos, pero sólo uno de ellos, la presencia o ausencia del anillo, fue un carácter vegetativo.

Algunos de los caracteres analizados aquí fueron útiles para determinar los hábitos de crecimiento en la subtribu Pleurothallidinae. Entre estos caracteres se encuentran el lugar de origen de la yema de la inflorescencia, la forma de crecimiento de la región pre-

yema de renuevo, el tamaño relativo de los entrenudos de la región pre-yema de renuevo, la forma de crecimiento de la región post-yema de renuevo y la capacidad de las plantas para producir módulos adventicios (ver Tabla 2.1). La forma de crecimiento de la gran mayoría de Pleurothallidinae consiste en un crecimiento simpodial debido a la sucesión rítmica y continua de módulos equivalentes. En modelo de crecimiento la región pre-yema de renuevo se encuentra postrada al sustrato y sus entrenudos pueden ser abreviados o cortos, mientras que la región post-yema de renuevo tiene un crecimiento ortotrópico. Este tipo de crecimiento se ajusta al modelo arquitectónico de Tomlinson para plantas con transición a hierbas (Hallé *et al.*, 1978) y ya ha sido descrito en Pleurothallidinae para *Trichosalpinx* (Soto, 1987) y *Lepanthes* (Salazar & Soto, 1996). En este modelo las plantas son ortotrópicas, pero debido a la longitud relativa de los entrenudos de la región pre-yema de renuevo y al aspecto que adquieren las plantas por ello (rizomatosas o cespitosas), se prefirió dividir este tipo de crecimiento en dos hábitos diferentes, uno para aquellas plantas con simpodios rizomatosos (hábito e) y otro para aquellas con simpodios cespitosos (hábito f). Luer ya había reconocido estos dos hábitos de crecimiento en la subtribu, designándolos como hábitos rastrero y cespitoso (Luer, 1986a).

El hábito de crecimiento que consiste en la sucesión de simpodios heteromodulares (hábito a) es el más escaso en Pleurothallidinae, hasta ahora sólo conocido para seis especies de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. Sin embargo, las plantas con simpodios heteromodulares se presentan en otros grupos de Orchidaceae, como en las subtribus Blettiinae, Cyrtopodiinae (Hallé, 1977; Senghas, 1984), Eriinae (Andersen *et al.*, 1988) y Laeliinae (Pérez-García, 1993), por lo que su ocurrencia no parece ser rara dentro de las orquídeas. De acuerdo a Andersen *et al.* (1988) este hábito de crecimiento representa un paso en una transición evolutiva hacia los simpodios que están formados por una alternancia de módulos vegetativos y reproductivos, como ocurre en *Eria*.

El hábito de crecimiento con simpodios isomodulares, región post-yema de renuevo abreviada y plagiotrópica (hábito d), morfológicamente es similar al hábito f, que tiene la región post-yema de renuevo ortotrópica. Sin embargo, el segundo hábito se ajusta al modelo arquitectónico de Tomlinson (Hallé *et al.*, 1978), el cual no contempla aquellas plantas que presentan un crecimiento plagiotrópico. Debido a esto, se optó por clasificar

al hábito d como una forma de crecimiento diferente, como ya antes lo había considerado Pérez-García (1993) para *Epidendrum*. Una situación parecida se presenta también en las plantas que presentan hábitos de crecimiento b y c. En ambos casos las plantas producen simpodios isomodulares, con la región pre-yema de renuevo alargada, pero en el hábito b la región post-yema de renuevo es plagiotrópica, mientras que en el hábito c la región post-yema de renuevo es ortotrópica. Los dos hábitos de crecimiento son característicos para ciertos grupos de Pleurothallidinae, el hábito b para *Lepanthes* subgénero *Blachycladium* y *Pleurothallis* subgénero *Apoda-Prorepentia*, mientras que el hábito c para *Andinia*, *Brachionidium* y *Pleurothallis* subgénero *Aenigma*.

Las plantas que presentan un hábito de crecimiento cuyos simpodios tienen la capacidad de producir módulos adventicios (hábito g), son características para ciertas especies de Pleurothallidinae (Tabla 2.1), pero también llega a presentarse en otras cuyas plantas de manera normal desarrollan el hábito f. Algunas plantas de *Pleurothallis* y *Stelis* que producen este último hábito de crecimiento, cuando son mantenidas en cultivo llegan a producir módulos adventicios (*obs. Pers.*). Es probable que en estas plantas las condiciones de un crecimiento favorable proporcionadas en el cultivo tengan que ver con el hecho de que la yema de la inflorescencia no produzca una inflorescencia, sino que se transforme en una yema de renuevo y produzca un nuevo módulo. Las plantas que producen módulos adventicios son comunes en muchos grupos de orquídeas y han sido denominados también con el nombre de 'keikis' (que quiere decir bebe en la lengua de los nativos de Hawai). Estos módulos adventicios o 'keikis' tienen un gran potencial como un medio para la expansión clonal de las plantas, por lo que son una fuente importante como material de propagación en el cultivo de orquídeas. Las plantas que producen módulos adventicios fue considerado por Luer como un hábito de crecimiento importante en la taxonomía de la subtribu, denominando a las plantas que lo presentan como plantas con tallos prolíficos (Luer, 1986a).

Varios caracteres vegetativos de Pleurothallidinae están relacionados con el éxito de las plantas para llegar a ser uno de los elementos más importantes de la vegetación epifítica en los bosques del Neotrópico, en donde se presenta una fuerte competencia con otros grupos de epífitas, principalmente musgos y helechos. Es posible que varios de estos rasgos vegetativos representen adaptaciones que permiten el establecimiento y

expansión de las plantas en los doseles, proteger y proporcionar soporte mecánico a las plantas, así como obtener y almacenar agua en un microhábitat donde la disponibilidad de este elemento es limitante. Algunos de estos rasgos se mencionan a continuación.

i) Establecimiento y expansión en el dosel. Como cada planta consiste de varias series de módulos y cada una de ellas produce un módulo por estación de crecimiento, en poco tiempo las plantas llegan a presentar un notable incremento en su biomasa. Las plantas que producen módulos adventicios (hábito g), tienen la capacidad de invertir más recursos en la producción de biomasa que en funciones reproductivas. Estos módulos adventicios tienen el potencial para que en poco tiempo se separen de la planta madre y se establezcan como plantas independientes, con lo cual llevan a cabo un mecanismo de expansión clonal de la población. Las plantas que forman simpodios rizomatosos (hábitos b, c y e) pueden extenderse y cubrir una buena porción del sustrato sobre el que crecen, a manera de alfombras. En ocasiones algún daño mecánico puede provocar que la planta se fragmente y las porciones resultantes actúen como plantas independientes, ayudando así también a una expansión clonal de las mismas. Las plantas que crecen de manera plagiotrópica (Hábitos b y d) por lo general se establecen en la parte inferior de las ramas de los árboles, creciendo hacia el suelo, con lo cual evitan la competencia por la disponibilidad de luz con las epífitas que crecen en dirección contraria.

ii) Protección y soporte de las plantas. Otros rasgos de las plantas están relacionados con la protección de las plantas contra daños físicos o provocados por herbívoros, así como para dar soporte a los tallos y hojas. El velamen de la raíz puede ser un mecanismo de protección, no obstante que su principal función es la absorción y almacenamiento de agua. Cuando ocurre algún tipo de daño superficial sobre las raíces, el velamen, por estar formado de células muertas, puede constituir una barrera que minimiza los efectos de estos daños en los tejidos internos de la raíz. Además de almacenar agua, los idioblastos de la hoja pueden actuar también como un mecanismo de soporte. Cuando se presentan cambios en la disponibilidad de agua para las plantas, los idioblastos pueden liberar o asimilar agua, haciendo que la hipodermis foliar se expanda o contraiga, por lo que proporcionan un tipo de soporte para los tejidos foliares en periodos de sequía. Otro mecanismo de soporte los constituyen las vainas caulinares de *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Restrepia*, *Trichosalpinx* y *Zootrophion*. Estas vainas tienen

las nervaduras engrosadas y son de aspecto rígido, por lo que parecen ser estructuras que proporcionan soporte al tallo durante su desarrollo. Este tipo de vainas por otro lado, parecen dar protección a las plantas en contra de los herbívoros una vez que los tallos han madurado.

iii) Mecanismos para la absorción y almacenamiento de agua. El velamen es el principal órgano para la absorción de agua. Cuando las raíces se mojan, el velamen absorbe rápidamente agua y nutrientes en disolución. Por otro lado, como el velamen consiste de una capa de células que carecen de citoplasma, éstas tiene la capacidad de almacenar agua, tal como ocurre en una esponja. Además, el tejido muerto y esponjoso del velamen forma una capa que previene la deshidratación de las raíces en periodos de sequía. Las células de la exodermis radicular cuyas paredes presentan engrosamientos de lignina, también constituyen una barrera para proteger la raíz de la deshidratación. Benzing & Pridgeon (1983) reportan que las hojas tienen cierta capacidad para absorber de la humedad atmosférica agua y nutrientes en disolución a través de los tricomas. No obstante, la principal función de los tricomas foliares parece ser la secreción de gotas de mucílago que forman una capa que cubre las hojas, reduciendo así la transpiración y evitando la deshidratación de la hoja (Pridgeon, 1981a; Benzing & Pridgeon, 1983). Como las plantas de la subtribu carecen de tallos engrosados, el principal órgano para el almacenamiento de agua es la hoja. Esta función la realiza la hipodermis, la cual presenta células que carecen de citoplasma y su espacio es ocupado por agua, lo que confiere cierto grado de succulencia a la hoja.

CONCLUSIONES

Este estudio analizó la variación vegetativa de la subtribu *Pleurothallidinae* y fue posible seleccionar un conjunto de caracteres cuya variación se pudo codificar en estados de carácter y utilizarse en una filogenia con datos morfológicos para el grupo. Por otro lado, este estudio representa una fuente de información de caracteres vegetativos para futuros estudios taxonómicos y evolutivos en la subtribu. El análisis de la arquitectura vegetativa también permitió reconocer aquellos caracteres vegetativos cuya variación determina los diferentes hábitos de crecimiento dentro de la subtribu.

El hábito de crecimiento más común en la subtribu es el que consiste de simpodios isomodulares, cespitosos y ortotrópicos (hábito f). Le sigue en abundancia el que consiste de simpodios isomodulares, rizomatosos y ortotrópicos (hábito e). El hábito de crecimiento con simpodios cuya región pre-yema de renuevo es alargada y plagiotrópica (hábito b), así como el de simpodios con la región pre-yema de renuevo alargada y ortotrópica (hábito c), son menos comunes, pero característicos en ciertos grupos de la subtribu. Otros hábitos aún menos comunes y presentes sólo en algunas especies de ciertos géneros, son el de simpodios cespitosos que producen módulos adventicios (hábito g) y el de simpodios isomodulares, cespitosos y plagiotrópicos (Hábito d). El más raro de los hábitos de crecimiento es el que consiste de simpodios heteromodulares (hábito a), que sólo se presenta en seis especies de *Pleurothallidinae*.

Algunos caracteres vegetativos de *Pleurothallidinae* parecen estar relacionados con estrategias que permiten a las plantas sobrevivir con éxito como epífitas en los doseles de los bosques del neotrópico, en donde establecen una fuerte competencia con otros grupos importantes de plantas epífitas, como musgos y helechos. Estos caracteres pueden ser adaptaciones que favorecen el establecimiento y expansión de las plantas en el dosel, proporcionan protección y soporte mecánico a las plantas, así como para obtener y almacenar agua en un microambiente donde la disponibilidad de ésta es limitante.

APENDICE I

Lista del material vegetal analizado en el estudio de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae.

Género	Subgénero	Especies	Voucher o referencia
<i>Acostaeta</i>		<i>A. costaricensis</i> Schltr.	Solano 875, Hort.
<i>Andinia</i>		<i>A. pensilis</i> (Schltr.) Luer	Luer, 2000b
<i>Barbosella</i>		<i>B. cucullata</i> (Lindl.) Schltr. <i>B. prorepens</i> (Rchb. f.) Schltr. <i>B. vazquezii</i> Luer	Vázquez & Ibisch, 2000 Salazar 4305, AMO Vázquez & Ibisch, 2000
<i>Barbrodria</i>		<i>B. miersii</i> (Lindl.) Luer	Solano 871, Hort.
<i>Brachionidium</i>		<i>B. diaphanum</i> Luer & Vázquez <i>B. muscosum</i> Luer & Vázquez <i>B. oxium</i> Luer y Vázquez <i>B. valerioi</i> Ames et C. Schweinf.	Vázquez & Ibisch, 2000 Vázquez & Ibisch, 2000 Vázquez & Ibisch, 2000 Solano 874, AMO
<i>Chamelophyton</i>		<i>C. kegelii</i> (Rchb.f.) Garay	Luer, 1986a
<i>Condylago</i>		<i>C. rodrigoii</i> Luer	Luer, 1987
<i>Draconanthes</i>		<i>D. aberrans</i> (Schltr.) Luer	Luer, 1996b
<i>Dracula</i>	<i>Dracula</i>	<i>D. chimera</i> (Rolfe) Luer <i>D. erythrochaetae</i> (Rchb. f.) Luer <i>D. pusilla</i> Luer <i>D. sodiroi</i> (schltr.) Luer <i>D. vampira</i> (Luer) Luer	Luer, 1993 Atwood 89-243a , AMO Soto 4805, AMO Hågsater 10755, AMO Luer, 1993
<i>Dresslerella</i>		<i>D. hirsutissima</i> (C. Schweinf.) Luer <i>D. pilosissima</i> (Schltr.) Luer	Luer, 1988 Luer, 1988
<i>Dryadella</i>		<i>D. guatemalensis</i> (Schltr.) Luer <i>D. linearifolia</i> (Rchb. f.) Luer <i>D. chinantlensis</i> Soto, Salazar & Solano ined.	Soto 9059, AMO Martínez 15898, AMO Soto 9439, AMO
<i>Fronitaria</i>		<i>F. caulescens</i> (Lindl.) Luer	Luer, 1986a
<i>Jostia</i>		<i>J. teaguei</i> (Luer) Luer	Luer, 2000b
<i>Lepanthes</i>	<i>Lepanthes</i>	<i>L. ancylopetala</i> Dressler <i>L. aprica</i> Catling & V.R. Catling <i>L. arachnion</i> Luer & Dressler <i>L. avis</i> Rchb.f. <i>L. calopetala</i> Salazar & Soto Arenas <i>L. distica</i> (A. Rich. & Galeotti) Garay & R.E. Schultes <i>L. maxima</i> Salazar & Soto Arenas <i>L. motozintlensis</i> Salazar & Soto Arenas <i>L. nagelii</i> Salazar & Soto Arenas <i>L. nummularia</i> Rchb. f. <i>L. pilosella</i> Rchb.f. <i>L. schidei</i> Rchb. f. <i>L. scopula</i> Schltr. <i>L. stalagtites</i> Luer <i>L. vivipara</i> Salazar & Soto Arenas <i>L. williamsii</i> Salazar & Soto Arenas	Soto 5403, AMO Jiménez 1391, AMO Solano 843, AMO Pérez 356, AMO Salazar 4729, AMO Salazar 3274, AMO Soto 7319, AMO Soto, 7319, AMO Soto 5948, AMO Salazar 5154, AMO Jameson s.n. , K Solano 929, AMO Salazar 5149, AMO Pérez 647, AMO Solano 930, AMO E. Pérez 647, AMO Salazar 4705, AMO
<i>Lepanthopsis</i>		<i>L. acetabulum</i> Luer <i>L. astrophora</i> (Rchb. f. ex Kraenzl.) Garay <i>L. floripecten</i> (Rchb.f.) Ames	Vázquez & Ibisch, 2000 Luer, 1991 Soto s.n., AMO
<i>Masdevallia</i>		<i>M. adamsii</i> Luer <i>M. floribunda</i> Lindley <i>M. nidifica</i> Rchb. f. <i>M. rolfeana</i> Kraenzl. <i>M. tuerckheimii</i> Ames <i>M. urosalpinx</i> Luer <i>M. veitchiana</i> Rchb. f.	Soto 5289, AMO R. Solano 910, AMO Atwood 89-293, AMO Atwood 89-119, AMO Equihua s.n., AMO Carnevali 3365, AMO Hågsater 3258, AMO
<i>Myoxanthus</i>		<i>M. affinis</i> (Lindl.) Luer <i>M. chloe</i> Luer & Vázquez <i>M. frutex</i> (Schltr.) Luer <i>M. gyas</i> (Luer & Vázquez) Luer	Vázquez & Ibisch, 2000 Vázquez & Ibisch, 2000 Vázquez & Ibisch, 2000 Vázquez & Ibisch, 2000

<i>Myoxanthus</i>		<i>M. octomeriae</i> (Schltr.) Luer <i>M. octomerioides</i> (Lindl.) Luer <i>M. serripetalus</i> (Kraenzl.) Luer	Salazar 3027, AMO Soto 4254, AMO Francke s.n., AMO
<i>Octomeria</i>		<i>O. brevifolia</i> Cong. <i>O. graminifolia</i> R. Br.	Vázquez & Ibsch, 2000 Solano 876, Hort.
<i>Ophidion</i>		<i>O. pleurothallopsis</i> (Krzl.) Luer	Vázquez & Ibsch, 2000
<i>Platystele</i>		<i>P. compacta</i> (Ames) Ames <i>P. jungermanniioides</i> (Schltr.) Garay <i>P. minimiflora</i> (Schltr.) Garay <i>P. ovatilabia</i> (Ames y C. Schweinf.) Garay <i>P. oxyglossa</i> (Schltr.) Garay <i>P. pedicellaris</i> (Schltr.) Garay <i>P. repens</i> (Schltr.) Garay <i>P. stenostachya</i> (Rchb.f) Garay <i>P. stonyx</i> Luer et Hirtz	Martínez s.n., AMO Espejo 1988, AMO Jiménez 1328, AMO Soto 6869, AMO Soto 7304, AMO Soto 7304, AMO Salazar 5083, AMO Aguirre 1149, AMO Hágsater 10812, AMO
<i>Pleurothallis</i>	<i>Acianthera</i>	<i>P. aspasicensis</i> (Luer) Luer <i>P. angustifolia</i> Lindl. <i>P. circumplexa</i> Lindl. <i>P. chrysantha</i> Lindl. <i>P. cogniauxiana</i> hartw. ex Lindl. <i>P. johnsonii</i> Ames <i>P. obscura</i> A. Rich. & Galeotti <i>P. pubescens</i> Lindl. <i>P. tikalensis</i> Correll & C. Schweinf.	Luer, 1992 Jiménez 1132, AMO Soto 6335, AMO Soto 2382, AMO Hágsater 6702, AMO Soto 7984a, AMO Solano 920, AMO Soto 5735, AMO Martínez 25552, AMO
	<i>Acuminatia</i>	<i>P. acuminatia</i> Lindl. <i>P. angustisepala</i> Ames & Correll <i>P. dolichopus</i> Schltr. <i>P. scariosa</i> (Lex.) Lindl. <i>P. sclerophylla</i> Lindl.	Hort (K 115-1999), K Luer, 1999 Soto 3605, AMO Luer, 1999 Soto 5824, AMO
	<i>Aenigma</i>	<i>P. ibex</i> Luer <i>P. schizopogon</i> Luer	Luer, 1994 Luer, 1994
	<i>Ancipitia</i>	<i>P. anceps</i> Luer <i>P. nelsonii</i> Ames <i>P. vorator</i> Luer & Vázquez	Luer, 1989 Hágsater 4746, AMO Vázquez & Ibsch, 2000
	<i>Andreettaea</i>	<i>P. ocellus</i> (Luer) Luer	Luer, 1986c
	<i>Antilla</i>	<i>P. parvula</i> Lindl.	Luer, 2000b
	<i>Apoda-Prorepentia</i>	<i>P. calypso</i> Luer <i>P. testifolia</i> (Sw.) Lindl.	Luer, 1986c Wright s.n., K
	<i>Arthrosia</i>	<i>P. auriculata</i> Lindl.	Luer, 1986c
	<i>Crocodelanthae</i>	<i>P. divaricans</i> Schltr. <i>P. expansa</i> Lindl. <i>P. velaticaulis</i> Rchb.f.	Vázquez & Ibsch, 2000 Luer, 1998 Luer, 1998
	<i>Dracontia</i>	<i>P. cobanensis</i> Schltr. <i>P. pachyglossa</i> Lindl. <i>P. tuerckheimii</i> Schltr.	Soto 3665, AMO Hágsater 9300, AMO Salazar 4287, AMO
	<i>Dresslera</i>	<i>P. dressleri</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Effusia</i>	<i>P. aristocratica</i> L.O. Williams <i>P. jalapensis</i> (Kraenzl.) Luer <i>P. oaxacana</i> ined. <i>P. ornata</i> Wittm. <i>P. nigriflora</i> L.O. Williams <i>P. platystylis</i> Schltr. <i>P. racemiflora</i> Lindl. ex Lodd. <i>P. resupinata</i> Ames <i>P. retusa</i> (Lex.) Lindl.	Hágsater 4829, AMO Soto 8135, AMO Soto 6545, AMO Soto 4947, AMO Hágsater 7814, AMO Salazar 4752, AMO Soto 4149, AMO Hágsater 2867, AMO Jiménez 1029, AMO
	<i>Elongatia</i>	<i>P. guttata</i> Luer <i>P. janetiae</i> Luer	Luer, 1998 Ospina 1371, AMO
	<i>Empusella</i>	<i>P. endotrachys</i> Rchb.f.	Salazar 4550, AMO
	<i>Kraenzlinella</i>	<i>P. erinacea</i> Rchb.f. <i>P. hintonii</i> L.O. Williams	Soto s.n., AMO Soto s.n., AMO

<i>Pleurothallis</i>	<i>Kraenzlinella</i>	<i>P. aff. otopetala</i>	Francke s.n., AMO
	<i>Masdevalliantha</i>	<i>P. masdevalliopsis</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Mirabilia</i>	<i>P. mirabilis</i> Schltr.	Luer, 1986c
	<i>Mirandia</i>	<i>P. miranda</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Mystax</i>	<i>P. mystax</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Physosiphon</i>	<i>P. tacanensis</i> Soto & Solano inedit. <i>P. tubata</i> (Lodd.) Steud.	Soto 2939, AMO Aguirre 1216, AMO
	<i>Physothallis</i>	<i>P. neoharlingii</i> Luer	Hort., KEW
	<i>Pleurobotryum</i>	<i>P. sp.</i>	Solano 950, AMO
	<i>Pleurothallis</i>	<i>P. antonensis</i> L.O. Williams <i>P. cardiothallis</i> Rchb.f. <i>P. correllii</i> Luer <i>P. hippocrepica</i> Luer <i>P. homalantha</i> Schltr. <i>P. pansamalae</i> Schltr. <i>P. saccatilabia</i> C. Schweinf. <i>P. sanchoi</i> Ames	Soto 420, AMO Soto 5232, AMO Soto 4529, AMO Hort., K Soto 5073, AMO Soto 4643, AMO Hágsater 11750, AMO Salazar 4545, AMO
	<i>Pseudoctomeria</i>	<i>P. lentiginosa</i> Lehm. & Kraenzl.	Lehmann 1750, K
	<i>Pseudostelis</i>	<i>P. rufobrunnea</i> Lindl.	Hágsater 3921, AMO
	<i>Restrepioidia</i>	<i>P. hemirroda</i> Lindl.	Vázquez & Ibsch, 2000
	<i>Rhyncopera</i>	<i>P. fastidiosa</i> Luer <i>P. loranthophylla</i> Rchb.f.	Luer, 1998 Luer, 1998
	<i>Rubellia</i>	<i>P. rubella</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Sarracenia</i>	<i>P. sarracenia</i> Luer	Luer, 1986c
	<i>Scopula</i>	<i>P. penicillata</i> Luer <i>P. scoparum</i> Rchb.f.	Luer, 1989 Luer, 1989
	<i>Specklinia</i>	<i>P. abjecta</i> Ames <i>P. abbreviata</i> <i>P. alata</i> A. Rich. & Galeotti <i>P. brighamii</i> S. Wats. <i>P. corniculata</i> L.O. Williams <i>P. digitale</i> Luer <i>P. fuegi</i> Rchb.f. <i>P. grobyi</i> Bataeman ex Lindl. <i>P. involuta</i> L.O. Williams <i>P. lewisae</i> Ames <i>P. marginata</i> Lindl. <i>P. minutalis</i> Lindl. <i>P. pisinna</i> Luer <i>P. sertularioides</i> (Sw.) Spreng. <i>P. setosa</i> C. Schweinf. <i>P. tribuloides</i> (Sw.) Lindl. <i>P. yucatanensis</i> Ames & C. Schweinf.	Soto 4601, AMO Soto s.n., AMO Soto 5624, AMO Solano 761, AMO Martínez 25035, AMO Aguirre 1263, AMO Soto s.n., AMO Grisebach 22, K Solano 951, AMO Soto 4227, AMO Hágsater 4875, AMO Jiménez 1044, AMO Soto 5657, AMO Jiménez 1129, AMO Martínez 25239, AMO Salazar 5206, AMO Martínez 25048, AMO
	<i>Talpinaria</i>	<i>P. talpinaria</i> (Karst.) Rchb.f.	Luer, 1986c
	<i>Xenion</i>	<i>P. xenon</i> Luer et Escobar	Luer, 1986c
<i>Porroglossum</i>	<i>Porroglossum</i>	<i>P. meridionale</i> P. Ortiz <i>P. muscossum</i> (Rchb. f.) Schltr. <i>P. procul</i> Luer & Vázquez	Solano 872, Hort. Luer, 1987 Vázquez & Ibsch, 2000
<i>Restrepia</i>		<i>R. antennifera</i> HBK <i>R. brachypus</i> Rchb.f. <i>R. muscifera</i> (Lindl.) Rchb.f. <i>R. tricoglossa</i> F. Lehm. ex Sander	Luer, 1996a Luer, 1996a Salazar 3024, AMO Hágsater 4233, AMO
<i>Restrepiella</i>		<i>R. ophiocephala</i> (Lindl.) Garay & Dunsterv.	Salazar 2579, AMO
<i>Restrepiopsis</i>		<i>R. carnosa</i> Luer & Vázquez <i>R. striata</i> Luer & Escobar <i>R. ujarrensis</i> (Rchb.f.) Luer	Vázquez & Ibsch, 2000 Luer, 1991 Luer, 1991
<i>Salpistele</i>		<i>S. brunnea</i> Dressler	Luer, 1991
<i>Salpistele</i>		<i>S. dielssi</i> (Mansf.) Luer	Luer, 1991
<i>Scaphosepalum</i>		<i>S. antenniferum</i> Rolfe <i>S. breve</i> (Rchb.f.) Rolfe	Vázquez & Ibsch, 2000 Vázquez & Ibsch, 2000

<i>Scaphosepalum</i>		<i>S. microdactylum</i> Rolfe <i>S. swertifolium</i> (Rchb. f.) Rolfe	Luer, 1988 Solano 869, Hort.
<i>Stelis</i>		<i>S. aemula</i> Schltr. <i>S. aprica</i> Lindl. <i>S. argentata</i> Lindl. <i>S. bidentata</i> Schltr. <i>S. brueckmuelleri</i> Hook <i>S. chiapensis</i> Solano <i>S. ciliaris</i> Lindl. <i>S. crassifolia</i> Lindl. <i>S. endresii</i> Rchb.f. <i>S. gracilis</i> Ames <i>S. guatemalensis</i> Schltr. <i>S. hymenantha</i> Schltr. <i>S. jimenezii</i> Schltr. <i>S. johnsonii</i> Ames <i>S. leucopogon</i> Rchb.f. <i>S. martinezii</i> Solano <i>S. microchila</i> Schltr. <i>S. nagelii</i> Solano <i>S. oaxacana</i> Solano <i>S. oxypetala</i> Schltr. <i>S. ovatilabia</i> Schltr. <i>S. pardipes</i> Schltr. <i>S. pulchella</i> Schltr. <i>S. purpurascens</i> A. Rich. & Galeotti <i>S. rubens</i> Schltr. <i>S. salazarii</i> Solano <i>S. sotoana</i> Solano <i>S. thecoglossa</i> Rchb. f. <i>S. tenuissima</i> Schltr. <i>S. veracruzensis</i> Solano <i>S. vespertinae</i> Solano & Soto Arenas <i>S. wendtii</i> Solano	Endres s.n., W Pannagel 111, AMO Hostman 1322, W Soto 5500, AMO Wallin s.n., W Soto 5475, AMO Solano 610, AMO Lindley 81, K Soto 4210, AMO Aguirre 1169, AMO Soto 5758, AMO Soto 5269, AMO Endres s.n., W Solano 749, AMO Soto 4907, AMO Soto 6911, AMO Soto 7222, AMO Solano 617, AMO Salazar 4232, AMO Solano 89, AMO Soto 5886, AMO Wendland 895, W Lindley 107, K Solano 605, AMO Soto 4270, AMO Salazar 7599, AMO Solano 544, AMO Wendland 1259, W Hágsater 11722, AMO Solano 618, AMO Soto 3401, AMO Wendt 4968, AMO
<i>Tagueia</i>		<i>T. rex</i> (Luer & Escobar) Luer	Luer, 1990
<i>Trichosalpinx</i>	<i>Pseudolepanthes</i> <i>Trichosalpinx</i>	<i>T. pseudolepanthes</i> Luer & Escobar <i>T. arbuscula</i> (Lindl.) Luer <i>T. berlinerii</i> (Luer) Luer <i>T. blaisdellii</i> (S. Wats.) Luer <i>T. cedradensis</i> (Ames) Luer <i>T. ciliaris</i> (Lindl.) Luer <i>T. dependens</i> (Luer) Luer <i>T. foliata</i> (Griseb.) Luer <i>T. menor</i> (Rchb.f.) Luer <i>T. nageliana</i> Soto Arenas <i>T. patula</i> Luer <i>T. pringlei</i> (Schltr.) Luer <i>T. sp.</i> <i>T. tamayoana</i> Soto Arenas	Luer, 1997 Luer, 1997 Pérez 162, AMO Luer, 1997 Soto s.n., AMO Vázquez & Ibisch, 2000 Soto s.n., AMO Soto 2763, AMO Salazar 2166, AMO Luer, 1997 Soto s.n., AMO Hort., KEW Soto 2125, AMO
<i>Trisetella</i>		<i>T. cordeliae</i> <i>T. triaristella</i> (Rchb.f.) Luer <i>T. trigloch</i> (Rchb.f.) Luer	Solano 870, Hort. Luer, 1989 Luer, 1989
<i>Zootrophion</i>		<i>Z. atropurpureum</i> (Lindl.) Luer <i>Z. dayanum</i> (Rchb.f.) Luer	Hágsater s.n., AMO Vázquez & Ibisch, 2000

CAPITULO III

FILOGENIA DE LA SUBTRIBU PLEUROTHALLIDINAE A PARTIR DE DATOS MORFOLOGICOS

RESUMEN: Tradicionalmente las relaciones filogenéticas de Pleurothallidinae se han supuesto intuitivamente a partir de su morfología floral, haciendo a un lado la información que pueda proporcionar la morfología vegetativa, la cual hasta ahora no ha sido incorporada adecuadamente en la filogenia del grupo. Esto se debe a que la subtribu exhibe una variación morfológica muy amplia, la cual no ha sido analizada para seleccionar y codificar un número suficiente de caracteres que permitan inferir sus relaciones filogenéticas. En este estudio se realizó un análisis de caracteres morfológicos para Pleurothallidinae, el cual permitió seleccionar y codificar 113 caracteres vegetativos y florales que fueron empleados para la filogenia de la subtribu. Estos caracteres fueron codificados para 94 taxa genéricos y subgenéricos de Pleurothallidinae, más *Arpophyllum*, *Dilomilis* y *Ponera* como grupos externos. Las relaciones filogenéticas de este análisis fueron bastante congruentes con la clasificación de Luer (1986a, 1986c). *Octomeria* y *Restrepiopsis* constituyen el clado más basal de la subtribu. Los taxa con antera dorsal y apical constituyen un clado que corresponde al linaje de *Pleurothallis*. Los taxa con antera ventral forman dos clados, uno que corresponde al linaje de *Acianthera* y el otro al linaje de *Specklinia*. *Pleurothallis* sensu Luer (1986c) es un grupo polifilético y puede delimitarse como grupo monofilético incluyendo a los subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*. *Dracula* y *Lepanthes* aparecen como grupos monofiléticos, mientras que *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Trichosalpinx* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Specklinia* aparecen como grupos no monofiléticos. Dentro del linaje *Pleurothallis* los taxa con estigma bilobado aparecen como un grupo monofilético, al igual que los taxa que presentan vainas lepanthiformes y antera dorsal/apical. La topología del árbol de consenso estricto en general está bien resuelta, pero los valores de soporte para la mayoría de los clados fue de baja a moderada. Por otra parte, hubo pocas ramas de longitud cero y apoyadas por un número muy bajo de apomorfías.

INTRODUCCION

El estudio taxonómico de Pleurothallidinae fue iniciado por Lindley (1830, 1842, 1858-1859), Pfitzer (1886), Cogniaux (1893-1896, 1909-1910), Schlechter (1915) y Kraenzlin (1925). Estos trabajos fueron en el s. XX las referencias para los tratamientos de la subtribu en las orquídeas del Neotrópico (Williams, 1946; Ames & Correll, 1952-1953; Schweinfurth, 1958; Dunsterville & Garay, 1959-1976; Schultes, 1960; Foldats, 1970; Garay, 1974a; Pabst & Dungs, 1975-1977; Hamer, 1974, McVaugh, 1985). Sin embargo, la subtribu permaneció por mucho tiempo como un grupo olvidado y poco interesante. Fue hasta finales del s. XX que se dió un renovado interés en el estudio taxonómico de Pleurothallidinae con los trabajos de Misas & Arango (1974), Garay (1974a), Brieger *et al.*, (1975), Dressler (1981, 1993), Rasmussen (1985) y Szlachetko (1995). Pero la mayor contribución a la taxonomía de la subtribu la está realizando el Dr. Luer, quien ha estado elaborado una revisión del grupo, incluyendo tratamientos genéricos y subgenéricos, basada en criterios intuitivos acerca de las relaciones entre los taxa a partir de su morfología (Luer, 1986a, 1986b, 1986c, 1987, 1988b, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000a, 2000b, 2000c). Esta revisión ha sido ampliamente aceptada y por ahora es considerada como la principal referencia para la subtribu. La Tabla 3.1 presenta un resumen histórico de las principales clasificaciones para Pleurothallidinae, la mayoría de ellas basadas fundamentalmente en caracteres de la morfología floral para delimitar los géneros y suponer sus relaciones filogenéticas. Por su parte, la morfología vegetativa tradicionalmente ha estado olvidada y sólo recientemente ha empezado a ser tomada en cuenta (Luer, 1986a, 1986c).

Dentro de Pleurothallidinae la taxonomía de grupos como *Masdevallia*, *Pleurothallis* y *Restrepia* ha llegado a ser confusa y sólo en los últimos años ha llegado a ser bien estudiada. Anteriormente estos géneros eran considerados con una delimitación muy amplia y resultaban ser grupos heterogéneos. Con el tiempo de *Masdevallia* se segregó a *Dracula*, *Dryadella*, *Jostia*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum* y *Trisetella*. De *Pleurothallis* fueron segregados *Dresslerella*, *Fronitaria*, *Ophidion*, *Salpistele*, *Trichosalpinx* y *Zootrophion*. En tanto que de *Restrepia* fueron separados *Chamelophyton* y *Restrepiopsis*. Otros géneros como *Acostaea*, *Lepanthopsis*,

Myoxanthus y *Platystele*, no obstante que ya habían sido publicados, por mucho tiempo fueron mantenidos en la sinonimia de *Pleurothallis* y apenas hace relativamente poco tiempo se les consideró como géneros válidos. En estas decisiones taxonómicas han sido importantes los estudios de anatomía comparada, pues han proporcionado información para apoyar la separación de *Restrepiopsis* a partir de *Restrepia* y la de *Dresslerella* y *Myoxanthus* a partir de *Pleurothallis* (Pridgeon, 1981b, 1982b, 1984; Pridgeon & Williams, 1979). No obstante, la taxonomía de Pleurothallidinae se ha enfocado sobre todo en describir especies y establecer la delimitación entre los géneros. Aún persisten dudas en cuanto a la adecuada delimitación de géneros como *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Pleurothallis*, *Stelis* y *Trichosalpinx*, así como en establecer las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu. Un problema taxonómico particularmente complicado es el que representa la delimitación del género más numeroso de la subtribu, *Pleurothallis* (*sensu* Luer, 1986c), el cual exhibe una variación morfológica comparable a la que se presenta en el resto de la subtribu, por lo que resulta ser un ensamblaje de taxa con una morfología muy heterogénea. La naturaleza polifilética de *Pleurothallis* ya había sido sugerida incluso por Lindley (1858-1859), quien hizo notar la conveniencia de dividirlo.

Con respecto al estudio de las relaciones filogenéticas dentro de Pleurothallidinae, apenas recientemente éstas han empezado a ser estudiadas. El primer intento fue abordado por Luer (1986c), quien mediante criterios intuitivos señaló la subtribu se divide en tres linajes (designados por el autor como 'afinidades'). El primer linaje fue nombrado como *Acianthera*, que está integrado por aquellos taxa que carecen de un anillo y que poseen una antera ventral. El segundo linaje es el de *Pleurothallis*, constituido por los taxa que presentan o no un anillo, pero que tienen una antera apical y dorsal. El tercer linaje es el de *Specklinia*, formado por los taxa que tienen un anillo y una antera ventral. Es interesante resaltar que en bajo el esquema Luer, *Pleurothallis* presenta grupos subgenéricos en cada una de los tres linajes, por lo que el género resulta ser polifilético. El primer análisis filogenético para la subtribu lo realizaron Neyland *et al.* (1995), usando para ello un grupo de taxa de la subtribu y un conjunto

de datos anaómicos, que incluyó también 10 caracteres florales, que previamente habían sido seleccionados y codificados por Pridgeon (1982b). Aunque este estudio demostró que *Pleurothallis* es polifilético, sus resultados no fueron incorporados en la taxonomía de la subtribu. Finalmente, Pridgeon, Solano & Chase (2001) realizaron el análisis filogenético que incluyó representantes de casi todos los grupos genéricos y subgenéricos de la subtribu, utilizando tres diferentes secuencias del ADN (ITS del ADNrn, el gen del cloroplasto *matK* y el intrón-espaciador intergénico *trnL-F*). Los árboles obtenidos separadamente para cada secuencia de ADN y combinando las tres fueron altamente congruentes, por lo la taxonomía de Pleurothallidinae sufrirá en breve cambios que reflejen estas relaciones filogenéticas. Sin embargo, fuera del análisis de Neyland *et al.* (1995) que incluyó 10 caracteres florales, hasta ahora no se ha realizado un estudio en donde la información morfológica constituya la principal fuente para reconstruir las relaciones filogenéticas de Pleurothallidinae.

La situación anterior se debe sobre todo a las dificultades para seleccionar y codificar un número suficiente de caracteres morfológicos para un grupo sumamente diverso, no sólo en el número de especies, sino también en el de categorías genéricas e infragenéricas. En este estudio se llevó a cabo un análisis de caracteres que incluyó rasgos vegetativos y florales de la subtribu, los cuales fueron codificados para la mayoría de taxa genéricos y subgenéricos de Pleurothallidinae. Con este conjunto de caracteres se realizó una filogenia del grupo cuya principal fuente de información fueron los datos morfológicos, tratando de conocer las relaciones filogenéticas entre los diferentes géneros de Pleurothallidinae, en particular entre los taxa de *Pleurothallis sensu lato*. Por otra parte, este estudio es una herramienta útil para evaluar el sistema de clasificación de Luer (1986a, 1986c), el cual se basa fundamentalmente en criterios intuitivos y no en cladísticos. Adicionalmente, el estudio proporciona un conjunto de caracteres que constituyen una fuente de información para futuros trabajos en la taxonomía de la subtribu.

TABLA 3.2. Material vegetal estudiado en este análisis. Entre paréntesis el número de especies conocidas o estimadas en cada grupo.

Género	Subgénero	Sección	Especie	Referencia
<i>Acostaea</i> Schltr. (4)			<i>A. costaricensis</i> Schltr.	Luer, 1987
<i>Andinia</i> Luer (2)			<i>A. pensilis</i> (Schltr.) Luer	Luer, 2000b
<i>Barbosella</i> Schltr. (18)			<i>B. prorepens</i> (Rchb. f) Schltr.	Salazar 4305
<i>Barbrodria</i> Luer (1)			<i>B. miersii</i> (Lindl.) Luer	Luer, 2000b
<i>Brachionidium</i> Lindl. (63)			<i>B. valerioi</i> Ames & Schweinf.	Luer, 1995
<i>Chamelophyton</i> Garay (1)			<i>C. kegelii</i> (Rchb. f.) Garay	Dunsterville y Garay, 1959
<i>Condylago</i> Luer (1)			<i>C. rodrigoii</i> Luer	Luer, 1987
<i>Draconanthes</i> Luer (2)			<i>D. aberrans</i> Luer	Luer, 1996b
<i>Dracula</i> Luer	<i>Dracula</i> (105)		<i>D. erythrochaetae</i> (Rchb. f) Luer	Atwood 89-243a
	<i>Sodirola</i> (2)		<i>D. sodiroi</i> (Schltr.) Luer	Hágsater 10755
	<i>Xenosia</i> (1)		<i>D. xenos</i> Luer & Escobar	Luer, 1993
<i>Dresslerella</i> Luer (9)			<i>D. hirsutissima</i> (C. Schweinf.) Luer	Luer, 1988
<i>Dryadella</i> Luer (ca. 40)			<i>D. linearifolia</i> (Rchb.f) Luer	Martínez 15898
<i>Fronitaria</i> Luer (1)			<i>F. caulescens</i> Luer	Luer, 1986a
<i>Jostia</i> Luer (1)			<i>J. teaguei</i> (Luer) Luer	Luer, 2000b
<i>Lepanthes</i> Sw.	<i>Brachycladium</i> (25)		<i>L. pilosella</i> Rchb. f	Solano s.n.
	<i>Lepanthes</i> (ca. 700)		<i>L. maxima</i> Salazar & Soto Arenas	Soto 7319
	<i>Marsiphanthes</i> (7)		<i>L. felix</i> Luer & Escobar	Luer, 1996b
<i>Lepanthopsis</i> (Cogn.) Ames	<i>Lepanthopsis</i> (30)		<i>L. floripecten</i> (Rchb. f.) Ames	Soto 7924
	<i>Microlepanthes</i> (7)		<i>L. apoda</i> (Garay y Dunsterv.) Luer	Luer, 1991
<i>Masdevallia</i> Ruiz et Pavón	<i>Amandae</i>		<i>M. caloptera</i> Rchb.f.	Luer, 1986b
	<i>Masdevallia</i> (ca. 350)		<i>M. floribunda</i> Ruiz & Pavón	Solano 910
	<i>Meleagris</i> (2)		<i>M. ximena</i> Luer y Hirtz	Luer, 1986b
	<i>Polyantha</i> (88)		<i>M. pinocchio</i> Luer	Luer, 2000a
	<i>Pelecanceps</i> (1)		<i>M. pelecanceps</i> Luer	Luer, 1986b
<i>Myoxanthus</i> Poepp. & Endl. (37)			<i>M. serripetalus</i> (Kraenzl.) Luer	Francke s.n.
<i>Octomeria</i> R. Br.	<i>Octomeria</i> (ca. 150)		<i>O. graminifolia</i> R. Br.	Atwood, 1989
	<i>Pleurothallopsis</i> (1)		<i>O. nemorosa</i> (Barb. Rodr.) Luer	Luer, 1991
<i>Ophidion</i> Luer (4)			<i>O. pleurothallopsis</i> (Kraenzl.) Luer	Luer, 1982
<i>Platystele</i> Schltr. (82)			<i>P. stenostachya</i> (Rchb. f.) Garay	Aguirre 1149
<i>Pleurothallis</i> R. Br.	<i>Acianthera</i>	<i>Brachystachyae</i> (ca. 70)	<i>P. pubescens</i> Lindl.	Soto 5735
		<i>Cryptophorantha</i> (5)	<i>P. johnsonii</i> Ames	Soto 3638
		<i>Phloeophilae</i> (5)	<i>P. fenestrata</i> Barb. Rodr.	Luer, 1986c
		<i>Satyria</i> (4)	<i>P. peperomioides</i> Ames	Luer, 1986c
<i>Pleurothallis</i>	<i>Acianthera</i>	<i>Sicariae</i> (30)	<i>M. aspasicensis</i> Rchb.	Luer, 1992
		<i>Silenia</i> (3)	<i>P. circumplexa</i> Lindl.	Soto 6335
			<i>M. uncinatus</i> Fawc.	Luer, 1992

Género	Subgénero	Sección	Especie	Referencia	
<i>Pleurothallis</i>	<i>Acuminata</i> (50)		<i>P. sclerophylla</i> Lindl.	Soto 4358	
	<i>Aenigma</i> (5)		<i>P. pentamyptera</i> Luer	Luer, 1994	
	<i>Ancipitia</i> (20)		<i>P. nelsonii</i> Ames	Solano 901	
	<i>Andreeftaea</i> (1)		<i>P. ocellus</i> (Luer) Luer	Luer, 1986c	
	<i>Antilla</i> (9)		<i>P. parvula</i> Lindl.	Luer, 2000b	
	<i>Apoda-Prorepentia</i> (5)		<i>P. calypso</i> Luer	Luer, 1986c	
	<i>Arthrosia</i> (9)		<i>P. auriculata</i> Lindl.	Luer, 1986c	
	<i>Crocodelanthus</i> (64)		<i>P. velaticaulis</i> Rchb.f.	Luer, 1998	
	<i>Dracontia</i> (11)		<i>P. tuerckheimii</i> Schltr.	Hágsater 7804	
	<i>Dresslera</i> (1)		<i>P. dressleri</i> Luer	Luer, 1986c	
	<i>Effusia</i> (40)		<i>P. resupinata</i> Ames	Hágsater 2867	
	<i>Elongatia</i> (9)		<i>P. janetiae</i> Luer	Ospina 1371	
	<i>Empusella</i> (1)		<i>P. endotrachys</i> Rchb.f.	Salazar 4350	
	<i>Kraenzlinella</i> (10)		<i>P. erinacea</i> Rchb.f.	Francke s.n.	
	<i>Masdevalliantha</i> (2)		<i>P. masdevalliopsis</i> Luer	Luer, 1986c	
	<i>Mirabilia</i> (1)		<i>P. mirabilis</i> Schltr.	Luer, 1986c	
	<i>Mirandia</i> (1)		<i>P. miranda</i> Luer	Luer, 1986c	
	<i>Mystax</i> (1)		<i>P. mystax</i> Luer	Luer, 1986c	
	<i>Physosiphon</i> (5)		<i>P. tubata</i> (Lodd.) Steud.	Aguirre 1216	
	<i>Physotallis</i> (2)		<i>P. neoharlingii</i> Luer	Solano s.n.	
	<i>Pleurobotryum</i> (7)		<i>P. crepiniana</i> Cogn.		
	<i>Pleurothallis</i>	<i>Abortivae</i>		<i>P. excavata</i> Schltr.	
		<i>Pleurothallis</i>		<i>P. cardiothallis</i> Rchb.f.	Soto 5232
				<i>P. hippocrepica</i> Luer y Escobar	Luer, 1999
				<i>P. lindenii</i> Lindl.	Luer, 1999
				<i>P. questionis</i> Luer & Escobar	Luer, 1999
				<i>P. ruscifolia</i> (Jacq.) R. Br.	Luer, 1999
				<i>P. xanthochlora</i> Rchb.f.	Luer, 1999
				<i>P. lentiginosa</i> Lehm. & Kraenzl.	Lehmann 1750, K
		<i>Pseudoctomeria</i> (1)		<i>P. rufobrunnea</i> Lindl.	Jiménez 1116
		<i>Pseudostelis</i> (6)		<i>P. hemirhoda</i> Lindl.	Luer, 2000b
		<i>Restrepioidia</i> (7)		<i>P. loranthophylla</i> Rchb. f.	Luer, 1998
		<i>Rhyncopera</i> (8)		<i>P. rubella</i> Luer	Luer, 1986c
		<i>Rubellia</i> (1)		<i>P. sarracenia</i> Luer	Luer, 1986c
		<i>Sarraceniella</i> (1)		<i>P. penicillata</i> Luer	Luer, 1989
		<i>Scopula</i> (6)		<i>P. marginata</i> Lindl.	Hágsater 4875
		<i>Specklinia</i>	<i>Hymenodantheae</i> (39)		
			<i>Mentosae</i> (3)	<i>P. deterrmannii</i> Luer	Vázquez e Ibisch, 2000
			<i>Muscariae</i> (32)	<i>P. alata</i> C. Schweinf.	Soto 5624
			<i>Muscosae</i> (34)	<i>P. minutalis</i> Lindl.	Jiménez 1044
			<i>Tribuloides</i> (2)	<i>P. tribuloides</i> (Sw.) Lindl.	Salazar 5021
	<i>Talpinaria</i> (4)		<i>P. talpinaria</i> (Karst.) Rchb. f.	Luer, 1998	
	<i>Xenion</i> (2)		<i>P. xenion</i> Luer & Escobar	Luer, 1986c	
			<i>P. uxorium</i> Luer	Luer, 1987	
<i>Porroglossum</i> Schltr. (23)			<i>R. muscifera</i> (Lindl.) Rchb. f.	Salazar 3024	
<i>Restrepia</i> H.B.K. (49)			<i>R. ophiocephala</i> (Lindl.) Garay	Salazar 2579	
<i>Restrepiella</i> Garay & Dunsterv. (1)			<i>R. striata</i> Luer & Escobar	Luer, 1991	
<i>Restrepiopsis</i> Luer (15)			<i>S. brunnea</i> Dressler	Luer, 1991	
<i>Salpistele</i> Dressler (4)					

Género	Subgénero	Sección	Especie	Referencia
<i>Scaphosepalum</i> Pfitz. (35)			<i>S. swertifolium</i> (Rchb. f.) Rolfe	Luer, 1988
<i>Stelis</i> Sw. (ca. 600)			<i>S. purpurascens</i> A. Rich. & Galeotti	Aguirre 1255
<i>Teagueia</i> Luer (6)			<i>S. ciliaris</i> Lindl. <i>T. rex</i> (Luer & Escobar)	Hágsater 2319 Luer, 1990, 1991
<i>Trichosalpinx</i> Luer	<i>Pseudolepanthes</i> (10)		<i>T. pseudolepanthes</i> Luer y Escobar	Luer, 1997
	<i>Trichosalpinx</i> (24)		<i>T. ciliaris</i> (Lindl.) Luer	Soto s.n.
	<i>Tubella</i> (68)		<i>T. foliata</i> (Griseb) Luer	Soto s.n.
	<i>Xenia</i> (5)		<i>T. xenon</i> Luer	Luer, 1997
<i>Trisetella</i> Luer (21)			<i>T. triglochin</i> (Rchb. f.) Luer	Luer, 1989
<i>Zootrophion</i> Luer (11)			<i>Z. hypodiscus</i> (Rchb. f.) Luer	Hágsater
<i>Arpophyllum</i> Lex.			<i>A. giganteum</i> Hartw. ex Lindl.	Ibarra 2356
<i>Dilomilis</i> Raf.			<i>D. montana</i> (Sw) Summerhayes	Solano 931
<i>Ponera</i> Lindl.			<i>P. pellita</i> Rchb. f.	Soto 9098

MATERIALES Y METODOS

Selección del grupo externo. Hay varias hipótesis sobre el posible grupo hermano de Pleurothallidinae. Dressler (1961) y Garay (1974b) sugieren que *Arpophyllum* y *Meiracyllium* representar los sobrevivientes actuales del linaje que dio origen a Pleurothallidinae. Por su parte, en la filogenia de Burns-Balogh & Funk (1986) Laeliinae aparece como el grupo hermano de un grupo denominado como *Pleurothallis*. Mientras tanto, Dressler (1993) señala que *Dilomilis* y Pleurothallidinae presentan un mismo tipo de semilla, por lo que ambos deben ser grupos hermanos. En la filogenia molecular de Neyland & Urbatsch (1995, 1996) para la subfamilia Epidendroideae, *Arpophyllum* aparece como grupo hermano de Pleurothallidinae, mientras que *Meiracyllium* queda fuera del clado de Laeliinae, pero este estudio no incluyó a *Dilomilis*. En la filogenia de Cameron *et al.* (1999) para la familia Orchidaceae, *Dilomilis* sí aparece como grupo hermano de Pleurothallidinae, mientras que *Arpophyllum* y *Meiracyllium* son parte del clado de Laeliinae. Finalmente, en la filogenia de van der Berg *et al.* (2000) para Laeliinae, *Dilomilis* y *Neocogniauxia*

forman un clado que es el grupo hermano de Pleurothallidinae, mientras que el clado de Laeliinae s.s. (que incluye a *Arpophyllum* y *Meiracyllium*) es el grupo hermano de Pleurothallidinae, *Dilomilis* y *Neocogniauxia*. En este mismo análisis *Ponera* y géneros relacionados (*Helleriella* e *Isochilus*) forman un clado que corresponde a la subtribu Poneriinae y que aparece como el grupo hermano de Pleurothallidinae y Laeliinae s.s. Con base en las filogenias moleculares más recientes, en este estudio se utilizó como grupos externos a *Arpophyllum*, *Ponera* y *Dilomilis*.

El grupo interno. Los taxa del grupo interno representan todos los géneros de la subtribu, incluyendo aquellos establecidos después del tratamiento de Luer (1986a): *Andinia* (Luer, 2000), *Draconanthes* (Luer, 1996), *Jostia* (Luer, 2000) y *Teagueia* (Luer, 1991). En este análisis los taxa terminales fueron representados por especies ejemplares en cada categoría genérica e infragenérica. Con este enfoque se evita codificar grupos taxonómicas que presentan variación interespecifica y sus posibles efectos sobre la reconstrucción de los árboles (Evans *et al.* 2000; Wiens, 1995). Hasta donde fue posible, se seleccionaron las mismas especies usadas en la filogenia molecular de Pridgeon, Solano & Chase (2001), de modo que los resultados de los dos análisis puedan ser comparables. Varios géneros de la subtribu son monotípicos y no hay problema para representarlos con una especie, pero *Dracula*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Octomeria*, *Pleurothallis*, *Stelis* y *Trichosalpinx* son géneros muy diversos y se dividen en varias categorías subgenéricas. Para estos grupos se incluyó en el muestreo a todos o la mayoría de sus grupos infragenéricos. Todos los subgéneros de *Pleurothallis* fueron representados, incluyendo aquellos recientemente establecidos: *Acuminatia* (Luer, 1999), *Antilla* (Luer, 2000), *Effusia* (Luer, 2000) y *Pseudostelis* (Luer, 1999). La información para las especies ejemplares usadas en el análisis se presenta en la Tabla 3.1, con el número de especies conocidas o estimadas en cada categoría genérica e infragenérica, así como la fuente de información o voucher de donde se obtuvo la información.

Selección de caracteres. Como fuente de información para la selección y codificación de los caracteres se recurrió al estudio de material vivo, herborizado y preservado en FAA. Para cada especie estudiada a partir de material vivo se preparó

un ejemplar de respaldo que fue depositado en el Herbario AMO. El material herborizado y preservado en FAA estudiado se obtuvo de la colección del mismo herbario. Sin embargo, la principal fuente de información consistió en la revisión de los tratamientos taxonómicos y de ilustraciones publicadas para los diferentes grupos de Pleurothallidinae (Garay, 1974a, 1979; Dunsterville & Garay, 1959-1976; Luer, 1986a, 1986b, 1986c, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995, 1996a, 1996c, 1997, 1998, 1999, 2000a, 2000b, 2000c; Salazar y Soto, 1996; Solano, 1993, 1999; Soto, 1987; Vásquez & Ibsch, 2000). Los tres grupos externos fueron estudiados a partir de material vivo o preservado en FAA, pero adicionalmente se obtuvo información de los tratamientos de Garay (1974b) y Whitner (1998) para *Arpophyllum*, Nir (1998) para *Dilomilis* y Soto (1993) y Whitner (1998) para *Ponera*. También se incluyeron algunos caracteres anatómicos, cuya selección y codificación se obtuvo de los trabajos de Pridgeon (1982a, 1982b, 1987). Para los grupos externos la información anatómica sólo estuvo disponible para *Arpophyllum*, la cual se obtuvo de Neyland *et al.* (1995). En la selección de caracteres se tomaron en cuenta dos criterios: a) suponer que cada carácter representa una hipótesis de homología táxica y b) considerar caracteres cuya variación se presenta principalmente entre los taxa terminales más que dentro de ellos.

Análisis cladístico. La matriz de datos estuvo formada por 94 taxa para el grupo interno y 3 taxa para el grupo externo, para los que fueron codificados 107 caracteres binarios y multiestados (ver Apéndice 2). Esta matriz fue analizada con el programa PAUP 4.0b8 (Swofford, 2001), con los caracteres tratados como no ordenados (parsimonia de Fitch) y con la opción ACCTRAN para optimizar su evolución sobre los árboles. Debido al tamaño de la matriz, una búsqueda heurística no garantiza encontrar todos los árboles óptimos. Para superar este inconveniente se empleó una estrategia de búsqueda que permitiera explorar más de una isla y aumentar las posibilidades de encontrar el árbol óptimo (Olmstead *et al.*, 1993; Olmstead & Palmer, 1994). Esta estrategia consistió en una búsqueda inicial de 1000 replicas, con la opción SPR como algoritmo para intercambiar las ramas del árbol, pero salvando sólo 10 árboles en cada réplica y sin límite en el número de árboles mínimos retenidos.

Los árboles resultantes fueron posteriormente utilizados como árboles de inicio en una búsqueda heurística completa, pero esta vez con TBR como el algoritmo para el intercambio de ramas del árbol. Posteriormente se aplicó una estrategia de ponderación sucesiva (Farris, 1969), la cual consistió en aplicar nuevos pesos basados en el valor del índice de consistencia reescalada (CR) y un peso base de 1000. Se realizaron búsquedas sucesivas con esta estrategia hasta obtener dos búsquedas sucesivas en donde la longitud de los árboles no cambió. Mediante esta estrategia se da mayor peso a los caracteres que presentan bajos niveles de homoplasia o que carecen de ella y así, cada carácter es ponderado individualmente y no en conjunto, favoreciendo los caracteres que son consistentes con la topología del árbol, independientemente de su naturaleza (Farris, 1969; Chase & Palmer, 1997). Se calcularon los índices que muestran el ajuste entre el conjunto de datos empleados y la topología de los árboles resultantes: índice de consistencia (IC), índice de retención (IR) e índice de consistencia re-escalada (CR). El soporte de los clados fue evaluado mediante análisis de jackknife (Farris *et al.*, 1996), usando para ello la matriz con los caracteres ponderados. Para ello se realizaron 500 réplicas de adición simple de los taxa, usando TBR como algoritmo para el intercambio de ramas del árbol y salvando sólo 100 árboles por réplica. Si bien el análisis de bootstrap es más común para evaluar el soporte de las ramas de un árbol, éste presenta algunos inconvenientes, como el no suprimir las ramas de longitud cero, ser sensible al orden con el cual los taxa terminales son adicionados al árbol, reemplazar los caracteres para crear una nueva matriz y además, requiere de mucho tiempo para el análisis (Farris *et al.*, 1996). El análisis de jackknife supera estos inconvenientes y por ello fue elegido para evaluar el soporte de los clados en este análisis.

RESULTADOS

Análisis de caracteres

1. *Forma de crecimiento de la región pre-yema de renuevo.* Los entrenudos de esta región por lo general crecen postrados al sustrato y constituyen el rizoma de las plantas simpodiales, el cual puede ser abreviado o alargado. Sin embargo, en ocasiones la región pre-yema de renuevo tiene un crecimiento ecto u ortotrópico, como en *Andinia*, *Brachionidium* y *Pleurothallis* subgénero *Aenigma*. En otros casos la región pre-yema

- de renuevo presenta un crecimiento colgante o plagiotrópico, como en *Barbrodria*, *Lepanthes* subgénero *Brachycladium* y *Pleurothallis* subgénero *Apoda-Prorepenia*. Codificación: crecimiento postrado (0), crecimiento ortotrópico (1), crecimiento plagiotrópico (2).
2. *Tamaño de la región pre-yema de renuevo*. Los entrenudos de la región pre-yema de renuevo pueden ser alargados y los módulos adyacentes estar separados entre sí, como en *Andinia*, *Barbosella*, *Barbrodria*, *Brachionidium*, *Chamelophyton*, *Salpistele*, *Lepanthes* subgénero *Brachycladium*, *Pleurothallis* subgéneros *Apoda-Prorepenia* y *Kraenzlinella*. En otros casos los entrenudos de la región pre-yema de renuevo son abreviados y los módulos adyacentes están muy apretados entre sí, como en la mayoría de especies de *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Restrepia*, *Restrepiopsis*, *Scaphosepalum*, *Stelis*, *Trisetella* y *Zootrophion*. Codificación: región pre-yema de renuevo alargada (0), región pre-yema de renuevo abreviada (1).
 3. *Escamas*. Cada entrenudo de la región pre-yema de renuevo está cubierto por una escama de forma tubular, que por lo general son glabras, pero llegan a ser pubescentes en *Brachionidium*, *Dresslerella*, *Lepanthes* subgénero *Brachycladium* y en algunas especies de *Myoxanthus*. Codificación: escamas glabras (0), escamas pubescentes (1).
 4. *Raíces*. En la gran mayoría de *Pleurothallidinae* las raíces son sencillas, pero en *Dresslerella*, *Pleurothallis lappiformis* y *P. johnsonii* llegan a ramificarse cerca de su ápice. Codificación: raíces no ramificadas (0), raíces ramificadas (1).
 5. *Tipo de velamen*. La codificación de este carácter fue de acuerdo a la información que aparecen en Dressler (1993). Este autor señala que la subtribu *Pleurothallidinae* presenta un velamen de tipo *Pleurothallis*, mientras que *Arpophyllum* (*Arpophyllinae*), *Dilomilis* y *Ponera* (*Laeliinae*) tienen velamen de tipo *Epidendrum*. Codificación: tipo *Epidendrum* (0), tipo *Pleurothallis* (1).
 6. *Número de capas del velamen*. El velamen es el tejido no vivo que cubre las raíces y consiste de una capa de células en *Dryadella*, *Platystele*, *Trisetella*, *Pleurothallis fenestrata* y *P. tubata*. En *Dresslerella*, *Octomeria* y *Stelis* está formado por 2 capas de células. En cambio, en *Barbosella*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Restrepiella* el velamen consiste de 3-5 capas de células. Codificación: velamen de 1 capa (0), velamen de 2 capas (1), velamen de 3-5 capas (2).
 7. *Células de la exodermis radicular*. La exodermis es la capa unicelular más externa del cortex radicular. Las células de esta capa tienen paredes celulares con engrosamientos secundarios por la acumulación de lignina. Estos engrosamientos son de dos tipos, uno con engrosamientos en las paredes tangencial y radial de las células (en *Barbosella*, *Dracula*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Trisetella*, *Pleurothallis fenestrata* y *P.* subgénero *Pleurothallis*). En el otro tipo los engrosamientos están uniformemente distribuidos en la pared celular (en *Dryadella*, *Myoxanthus* subgénero *Silenia*, *Restrepiella* y *Stelis*). Codificación: engrosamientos en la pared tangencial y radial (0), engrosamiento uniforme de la pared (1).
 8. *Células de la endodermis radicular*. La endodermis es la capa unicelular más interna del cortex de la raíz y sus células tienen la pared lignificada con mismos dos patrones de engrosamiento que las células de la exodermis. Engrosamientos limitados a la pared tangencial y radial de la endodermis se presentan en *Dresslerella*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Restrepia* y *Scaphosepalum*. Engrosamientos uniformemente

- distribuidos en la pared de las células endodérmicas se presentan en *Barbosella*, *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Octomeria*, *Platystele*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis febrata*, *P. tubata*, *Porroglossum*, *Restrepiella*, *Stelis* y *Trisetella*. Codificación: engrosamientos limitados a la pared celular tangencial y radial (0), engrosamientos uniformes en la pared celular (1).
9. *Parénquima medular de la raíz*. Una médula de parénquima está presente en las raíces de algunas especies de *Myoxanthus*, *Octomeria* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. En el resto de géneros y especies examinados hasta ahora el parénquima medular está ausente. Codificación: ausente (0), presente (1).
 10. *Yemas*. En el entrenudo distal de la región pre-yema de renuevo se presentan dos tipos de yemas, una de renuevo y uno o dos de reserva. En la mayoría de los casos hay una sola yema de renuevo, pero pueden ser dos en *Myoxanthus* y *Octomeria*. Codificación: módulos con una yema de renuevo (0), módulos con dos yemas de renuevo (1).
 11. *Forma de crecimiento de la región post-yema de renuevo*. En la mayoría de los casos esta región tiene un crecimiento erecto u ortotrópico. Sin embargo, en *Barbrodria*, *Lepanthes* subgénero *Brachycladium* y *Pleurothallis calypso*, el crecimiento de esta región es colgante o plagiotrópico. Codificación: crecimiento ortotrópico (0), crecimiento plagiotrópico (1).
 12. *Plantas que producen módulos adventicios*. En ocasiones la yema de la inflorescencia no desarrolla una inflorescencia, pues se transforma para convertirse en una yema de renuevo, la cual produce un módulo adventicio en el ápice del tallo. Plantas con esta capacidad son características en grupos como *Pleurothallis* subgénero *Crocodellanthe*, *Trichosalpinx* subgénero *Tubella*, *Myoxanthus* sección *Scadentia* y en algunas especies de *Lepanthes*, *Pleurothallis* y *Stelis*. Codificación: ausentes (0), presentes (1).
 13. *Ramificación de la región post-yema de renuevo*. En las plantas de *Dilomilis* y *Ponera*, la región post-yema de renuevo presenta yemas axilares que tienen la capacidad para ramificar esta parte del módulo, las cuales no se presentan en Pleurothallidinae. Codificación: ramificación ausente (0), ramificación presente (0).
 14. *Plantas reptantes*. En la mayoría de los casos las plantas cuya región post-yema de renuevo tiene un crecimiento ortoprópico, las hojas y los tallos son erectos con relación al sustrato. Pero en *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Pleurothallis determanii*, *P. dressleri* y *P. peperomioides*, los tallos y las hojas, al igual que el rizoma, crecen postrados o de manera reptante sobre el sustrato. Codificación: ausentes (0), plantas reptantes presentes (1).
 15. *Número de entrenudos del tallo*. Los tallos de *Lepanthes* subgénero *Brachycladium* están formados por un sólo entrenudo. En *Fronitaria*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Ophidion*, *Pleurothallis miranda*, *Restrepia*, *Restrepiopsis* y *Zootrophion* los tallos consisten de tres hasta doce entrenudos. En el resto de Pleurothallidinae los tallos están formados por sólo dos entrenudos. Codificación: un entrenudo (0), dos entrenudos (1), más de tres entrenudos (2).
 16. *Tamaño de los entrenudos del tallo*. Por lo general todos los entrenudos de un mismo tallo presentan una longitud relativamente similar. Sin embargo, en los tallos de *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Sacaphosepalum* y *Teagueia* el entrenudo basal es mucho más pequeño que el entrenudo superior, de manera que el primero llega a ser inconspicuo. Codificación: entrenudos de longitud similar (0), entrenudo basal mucho más pequeño que el superior (1).

17. *Tallos en sección transversal*. En la mayoría de los casos los tallos son cilíndricos en sección transversal. En *Pleurothallis* subgénero *Ancipitia* los tallos están lateralmente comprimidos. En cambio en *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* llegan a ser triangulares en sección transversal. Codificación: cilíndricos (0), lateralmente comprimidos (1), triangulares (2).
18. *Anillo del tallo*. En las plantas que tiene hojas pecioladas el entrenudo superior del tallo tiene un anillo engrosado, que puede localizarse próximo al ápice del entrenudo superior del tallo, como en *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Ophidion*, *Salpistele*, *Stelis*, *Teagueia*, *Trichosalpinx*, *Zootrophion* y varios subgéneros de *Pleurothallis*. En otros casos el anillo se localiza cerca de la base del entrenudo superior del tallo, como en *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum*, *Trisetella* y *Pleurothallis endotrachys*. Codificación: anillo ausente (0), anillo cerca del ápice del entrenudo superior del tallo (1), anillo cerca de la base del entrenudo superior del tallo (2).
19. *Cutícula del tallo*. La cutícula del tallo puede medir 5-15 μm de espesor en *Octomeria*, *Pleurothallis neoharlingii*, *P. uncinatus* y *Restrepiella*. En el resto de taxa la cutícula mide menos de 5 μm de espesor. Codificación: espesor de la cutícula menor a 5 μm (0), espesor de la cutícula de 5 a 15 μm (1).
20. *Células epidérmicas del tallo*. Hasta donde se sabe, la epidermis consiste de una capa de células que pueden tener la pared celular lignificada, como en *Octomeria*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Restrepia*. En la mayoría de *Pleurothallidinae* las células epidérmicas tienen paredes no lignificadas. Codificación: células con la pared no lignificada (0), células con la pared lignificada (1).
21. *Subepidermis del tallo*. Debajo de la epidermis del tallo puede o no estar presente una capa de células con la pared celular lignificada y que forman una subepidermis de hasta tres capas, como en *Condylago*, *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Trichosalpinx*, *Pleurothallis fenestrata* y *Pleurothallis* subgéneros *Dracontia*, *Physosiphon*, *Pleurothallis* y *Rhynchopera*. Codificación: ausente (0), presente (1).
22. *Número de hojas por tallo*. En todos los miembros de *Pleurothallidinae* y en *Arpophyllum* sólo se presenta una hoja por tallo. En cambio, *Dilomilis* y *Ponera* presentan una hoja por cada nudo del tallo, aunque en los nudos basales éstas caen durante el desarrollo de la planta. Codificación: más de dos (0), una sola (1).
23. *Forma de la hoja*. La forma general de la hoja en la mayoría de *Pleurothallidinae* es elíptica, lanceolada u ovada, mucho mas larga que ancha. En *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis* las hojas tienen el ápice acuminado, mientras que la base esta muy ensanchada y bilobada, lo cual les confiere una forma cordada. En tanto, en *Pleurothallis deterrmannii*, *P. dressleri*, *P. minutalis* y *P. peperomioides*, la hoja tiene una forma circular. Codificación: hojas elípticas, lanceoladas u ovadas (0), hojas cordadas (1), hojas circulares (2).
24. *Lámina foliar*. La lámina de la hoja generalmente es extendida, plana o ligeramente acanalada. Sin embargo, en algunas especies de *Dryadella*, *Octomeria*, *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurobotryum* la lámina lateralmente es reducida y se pliega a lo largo de su vena media, de modo que las hojas pueden llegar a ser cilíndricas o subcilíndricas en sección transversal. Codificación: lámina extendida (0), lámina lateralmente comprimida (1).
25. *Base de la hoja*. Una hoja sésil se presenta en *Barbosella*, *Brachionidium*, *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Octomeria* y varios subgéneros de *Pleurothallis* (*Acianthera*, *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*). Una hoja con un peciolo bien definido

- se presenta en *Acostaea*, *Dracula*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Masdevallia*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. Una hoja con la base atenuada y acanalada, pero sin formar un peciolo bien definido (hoja subsésil) se presenta en *Restrepiella*, *Myoxanthus* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*. Por su parte, una hoja con los márgenes decurrentes sobre la parte superior del ápice del tallo se presenta en *Pleurothallis circumplexa* y algunas especies de *Pleurothallis* subgénero *Ancipitia*. Codificación: base envainante (0), base sésil (1), base peciolada (2), base subsésil (3) base decurrente sobre el tallo (4).
26. *Peciolo de la hoja*. En *Lepanthes*, *Restrepia*, *Trichosalpinx* y *Pleurothallis miranda*, la base del peciolo se encuentra torcida sobre su eje, de modo que la inflorescencia queda recargada sobre el envés de la hoja, a diferencia de resto de las Pleurothallidinae, en donde el peciolo no está torcido y la inflorescencia está recargada sobre el haz de la hoja. Codificación: no torcido en su base (0), torcido en su base (1).
 27. *Posición de la hoja con respecto al tallo*. En la gran mayoría de Pleurothallidinae las hojas son erectas con respecto al eje del tallo, pero en *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula* las hojas son fuertemente deflexas con respecto al eje del tallo, por lo que entre ambas estructuras se forma un ángulo recto o agudo. Codificación: hojas erectas (0), hojas deflexas (1).
 28. *Tricomas foliares*. Las hojas de grupos como *Brachionidium*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Restrepiella* y *Restrepiopsis* tienen hojas cuya superficie carece de tricomas. Por su parte, *Dresslerella* y algunas especies de *Lepanthes* tienen tricomas en forma de cilios que forman una densa cubierta en ambas superficies de la hoja. Algunas especies de *Lepanthes* y *Porroglossum* tienen tricomas en forma de papilas, lo cual confiere a la hoja un aspecto verrucoso a simple vista. En la mayoría de Pleurothallidinae los tricomas son microscópicos, glandulares, formados por 2-3 células. Codificación: tricomas ausentes (0), tricomas microscópicos (1), tricomas ciliados (2), tricomas verrucosos (2).
 29. *Nivel del aparato estomático*. *Dresslerella* y *Pleurothallis uncinatus* tienen un aparato estomático localizado por encima del nivel de la epidermis foliar, en cambio, en el resto de Pleurothallidinae hasta ahora investigados el aparato estomático se encuentra hundido en la epidermis foliar. Codificación: estomas sobre la epidermis foliar (0), estomas hundidos en la epidermis foliar (1).
 30. *Grosor de la cutícula foliar*. Una cutícula menor de 3 µm de espesor se presenta en *Brachionidium*, *Dresslerella* y la mayoría de géneros con dos polinios. En cambio, una cutícula que mide 6-14 µm se encuentre en *Pleurothallis tubata* y *Restrepia*. Por su parte *Barbosella*, *Octomeria*, *Pleurothallis uncinatus* y *Restrepiella* tienen una cutícula que mide 15-22.5 µm de grosor. Codificación: grosor de la cutícula < 3 µm (0), grosor de la cutícula 5-14 µm (1), grosor de la cutícula 5-15 µm (2).
 31. *Hipodermis adaxial*. Una hipodermis adaxial se presenta en la mayoría de los grupos de Pleurothallidinae, excepto *Brachionidium*, *Dracula* y *Pleurothallis fenestrata*. Codificación: ausente (0), presente (1).
 32. *Hipodermis abaxial*. *Brachionidium* y *Dracula* carecen de una hipodermis abaxial. Estos grupos, que además carecen de una hipodermis adaxial, tienen hojas de textura delicada, mientras que en los grupos que presentan ambas capas de hipodermis las hojas son de textura carnosa. Codificación: ausente (0), presente (1).
 33. *Engrosamientos de las células hipodérmicas*. En muchos géneros la pared de las células hipodérmicas presenta engrosamientos de forma anular o helicoidal, pero éstos están ausentes en *Barbosella*, *Brachionidium*, *Dresslerella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*,

- Octomeria*, *Pleurothallis fenestrata* y *Restrepiella*. Codificación: sin engrosamientos en su pared (0), con engrosamientos en su pared (1).
34. *Idioblastos*. Otro tipo de células con la pared celular engrosada son el que se encuentra en el mesofilo de la hoja. Estas células se les denomina como idioblastos y su pared presenta engrosamientos en forma de espiral. Los idioblastos están presentes en *Dracula*, *Octomeria*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y *Stelis*. Codificación: idioblastos ausentes (0), idioblastos presentes (1).
35. *Clorénquima*. El clorénquima está diferenciado en un parénquima en empalizada en muchos géneros de Pleurothallidinae. En *Barbosella*, *Dresslerella*, *Platystele*, *Pleurothallis fenestrata*, *P. neoharlingii* y *Salpistele* el clorénquima es homogéneo o no está diferenciado. Codificación: clorénquima bien diferenciado (0), clorénquima no diferenciado (1).
36. *Forma de la vaina caulinar*. Por su forma las vainas son tubulares, lepanthiformes, lateralmente comprimidas y foliosas. Las vainas tubulares son estructuras cilíndricas que cubren parcial o totalmente a los entrenudos y por lo general son estrechas a éstos en toda su longitud. Este tipo de vainas es el más común en Pleurothallidinae. Las vainas Lepanthiformes cubren totalmente al entrenudo, pero mientras que su parte basal se encuentra apretada a éste, su parte apical se ensancha a manera de embudo, con el margen apical recurvado, todas las venas son prominentes y provistas de cilios más o menos conspicuos. Las venas lepanthiformes se presentan en *Lepanthes*, *Lepanthopsis* y *Trichosalpinx*. Las vainas lateralmente comprimidas presentan una compresión en toda su longitud, son más o menos estrechas en su parte basal y muy infladas hacia su ápice, se traslapan entre sí y cubren por completo a los entrenudos. Este tipo de vainas se presentan en *Restrepia*, *Restrepiopsis*, las secciones *Satyria* y *Silenia* de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*, *Zootrophion* y *Pleurothallis herrerae* y *P. johnsonii*. Por último, las vainas foliosas son tubulares y apretadas al entrenudo que cubren por completo, pero su ápice se prolonga en una estructura foliosa, dando la apariencia de ser una hoja envainante, pero ésta no realiza funciones fotosintéticas. Este tipo de vaina sólo se presenta en el género monotípico *Fronitaria*. Codificación: vainas tubulares (0), vainas lepanthiformes (1), vainas lateralmente comprimidas (2), vainas foliosas (3).
37. *Ornamentación de las vainas caulinares*. Las vainas pueden ser glabras o bien, estar cubiertas por algún tipo de ornamentación, que pueden ser manchas rojizas (en *Ophidion*, *Restrepia*, *Zootrophion* y algunos grupos de *Pleurothallis*), escamas (en *Brachionidium* y *Myoxanthus*) o cilios (en *Dresslerella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Trichosalpinx* y *Myoxanthus*). Codificación: ornamentación ausente (0), manchas rojizas (1), escamas (2), cilios (3).
38. *Origen de la inflorescencia*. En la mayoría de los casos la inflorescencia se origina en la región post-yema de renuevo, siendo terminal si surge directamente del ápice del tallo, como en *Barbosella*, *Brachionidium*, *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Ancipitia*, *Antilla*, *Kraenzlinella*, *Pleurothallis* (parte) y *Scopula*. En otros casos la inflorescencia surge a cierta distancia debajo del ápice del tallo, en el anillo, por lo que entonces la inflorescencia es lateral o subterminal, como en *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Platystele*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. En unos cuantos casos la yema de la inflorescencia se origina en la base del tallo, por lo que entonces las inflorescencias son basales, como en

- Pleurothallis aspasicensis*, *P. herrerae* y *P. johnsonii*. Codificación: inflorescencia terminal (0), inflorescencia lateral (1), inflorescencia basal (2).
39. *Posición de la inflorescencia con respecto a la hoja*. Las inflorescencias por lo general se encuentran recargada sobre la superficie adaxial de la hoja, pero en *Lepanthes*, *Restrepia*, *Pleurothallis mirandia* y *Trichosalpinx* la inflorescencia se encuentra recargada en la superficie abaxial. Codificación: inflorescencia recargada en la superficie adaxial (0), inflorescencia recargada en la superficie abaxial (1).
40. *Inflorescencias racemosas*. Cuando la inflorescencia está formado por un racimo, éste tener flores que abren todas o casi todas (excepto las más apicales), al mismo tiempo, como en *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Acuminatia*, *Antilla*, *Crocodelanthe*, *Kraenzlinella*, *Physosiphon*, *Pleurobotryum* y *Pseudostelis*, así como *Fronitaria*, *Lepanthopsis*, *Stelis* y *Trichosalpinx*. Otras veces el racimo abre las flores en sucesión, generalmente una a la vez, desde la base hacia el ápice, como en *Acostaea*, *Dracula*, algunas especies de *Masdevallia*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Scaphosepalum* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma* y *Effusia*. Codificación: con flores simultáneas (0), con flores sucesivas (1), ausentes (2).
41. *Inflorescencias solitarias*. Las inflorescencias solitarias pueden presentar una sola flor por tallo y época de crecimiento, como *Barbosella*, *Barbrodia*, *Brachionidium* y varias especies de *Masdevallia*. En otros casos cada tallo produce un conjunto o fascículo de flores solitarias. En este caso las flores pueden abrir simultáneamente, como en *Myaxanthus* y *Octomeria*, o sucesivamente, como en *Dresslerella*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y en *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Scopula*. Codificación: ausentes (0), flor solitaria única (1), conjunto de flores solitarias sucesivas (2), conjunto de flores solitarias simultáneas (3).
42. *Disposición de las flores en el racimo*. En *Arpophyllum* las flores tienen una disposición en espiral sobre el raquis. *Dilomilis*, *Ponera* y varios grupos de Pleurothallidinae con racimos sucesivos tienen flores dispuestas en dos hileras dísticas. En otros grupos de Pleurothallidinae con racimos simultáneos, las flores forman dos hileras pero orientadas hacia el mismo lado del raquis (flores secundas). Codificación: en espiral (0), dísticas (1), secundas (2).
43. *Racimos subcapitados*. El raquis del racimo por lo general ocupa una buena parte de la inflorescencia, con las flores distribuidas uniformemente en éste. Sin embargo, a veces el raquis está condensado en la parte apical de la inflorescencia, con las brácteas florales traslapadas entre sí, por lo que entonces se trata de un racimo subcapitado. Este tipo de racimo se presenta en algunas especies de *Dracula*, *Lepanthes*, *Porroglossum* y *Pleurothallis*, como *P. alata* y *P. brighamii*. Codificación: ausente (0), presente (1).
44. *Número de racimos por tallo*. Normalmente un tallo produce un racimo por época de crecimiento, pero *Pleurothallis* subgéneros *Crocodelanthe* y *Pleurothallis* producen de manera normal más de un racimo por tallo y época de crecimiento. Los tallos de algunas especies de *Stelis* y *Trichosalpinx* también llegan a producir más de un racimo por tallo. Codificación: un racimo por tallo (0), más de un racimo por tallo (1).
45. *Tamaño del pedúnculo*. El pedúnculo es mucho más corto que la longitud de la hoja en *Dryadella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Restrepiopsis*, *Stelis*, *Trichosalpinx* y en *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Ancipitia*, *Pleurobotryum* y *Scopula*. En cambio, el pedúnculo es casi tan largo o más largo que la hoja en *Barbosella*, *Barbrodia*, *Brachionidium*, *Condylago*, *Masdevallia*,

Porroglossum, *Restrepia*, *Scaphosepalum* y algunas especies de *Pleurothallis*, como *P. masdevalliantha*, *P. mirandia* y *P. mystax*. Codificación: pedúnculo mucho más corto que la hoja (0), pedúnculo igual o más largo que la hoja (1).

46. *Pedúnculo*. Esta estructura generalmente es cilíndrica en sección transversal, pero llega a ser ancipitosa en *Pleurothallis endotrachys*, mientras que en *Masdevallia* subgénero *Polyantha* el pedúnculo es trigono. Codificación: pedúnculo terete (0), pedúnculo ancipitoso (1), pedúnculo trigono (2).
47. *Superficie del pedúnculo*. *Dresslerella* tiene un pedúnculo cuya superficie es ciliada, mientras que *Porroglossum* y *Trisetella* tienen un pedúnculo con la superficie verrucosa. En la mayoría de *Pleurothallidinae* la superficie del pedúnculo es glabra. Codificación: glabra (0), ciliada (1), verrucosa (2).
48. *Bráctea espatácea*. Esta bráctea se localiza en la base del pedúnculo, en donde cubre y protege a la yema de la inflorescencia durante su desarrollo, tiene forma triangular y como la hoja, presenta un desarrollo conduplicado y una venación paralela. La principal variación que se presenta en esta estructura es en cuanto a su tamaño con respecto al tamaño de la hoja. Por lo general, esta bráctea es apenas 1/10 o menos el tamaño de la hoja. En cambio en *Pleurothallis* subgéneros *Crocodeilantae*, *Dracontia*, *Mirandia* y *Rhyncopera*, *Pleurothallis calypso* y *P. talpinaria*, la bráctea espatácea es de aspecto folioso y puede ser de 1/5 a 1/2 del tamaño de la hoja. Codificación: bráctea 1/10 o menos el tamaño de la hoja (0), bráctea 1/5 a 1/2 el tamaño de la hoja (1).
49. *Brácteas florales*. Estas brácteas se origina del nudo que produce la yema floral, protegiendo a ésta durante su desarrollo. En la mayoría de los casos son estructuras tubulares, ensanchadas hacia la parte apical, de textura membránacea. En *Pleurothallis* subgénero *Kraenzlinella* y *Scaphosepalum* las brácteas son estructuras infundibuliformes, muy infladas en la parte apical, de textura caríacea. Por su parte, en *Arpophyllum* las brácteas florales no envuelven al raquis, sino sólo parte del pedicelo de la flor, dando la apariencia de ser diminutas escamas. Codificación: tubulares (0), infundibuliformes (1), sin envolver al raquis (2).
50. *Ornamentación de la brácteas floral*. Estas brácteas son glabras en la mayoría de los grupos, pero en algunos casos pueden estar ornamentadas con cilios, como en *Dresslerella*, *Lepanthes* y *Myoxanthus*. Codificación: glabras (0), ciliadas (1).
51. *Ovario*. En todas las *Pleurothallidinae* el ovario está unido al pedicelo mediante una articulación, de modo que cuando la flor cae, lo hacen junto con el ovario, pero el pedicelo persiste sobre la inflorescencia. En los grupos externos en cambio, el ovario y el pedicelo están fusionados y no es posible distinguir una separación entre ellos. Codificación: fusionado al pedicelo (0), articulado al pedicelo (1).
52. *Ornamentación del ovario*. La superficie del ovario puede ser glabra o presentar algún tipo de ornamentación. Un ovario ciliado es común en *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Restrepia*, varias especies de *Lepanthes*, *Trichosalpinx* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. En *Andinia*, *Salpistele*, *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* y *Pleurothallis tribuloides* la superficie del ovario está cubierta por papilas glandulares. En varias especies de *Porroglossum* la superficie del ovario es verrucosa. Codificación: glabro (0), ciliado (1), glandular-papiloso (2), verrucoso (3).
53. *Ovarios con crestas longitudinales*. Por lo general las costillas del ovario son lisas, pero a veces se desarrollan en forma de carinas o lamelas, con el margen formando crestas onduladas, como en *Draconanthes*, *Dracula*, *Lepanthes* subgénero *Marsiphanthes*, *Masdevallia* subgéneros *Amanda*, *Cucullatia*, *Fissia*, *Nidifica* y *Pigmaeia*, así como en *Zootrophion*. Codificación: ausentes (0), presentes (1).

54. *Pedicelo con un filamento.* En *Barbosella*, *Barbrodria*, *Brachionidium*, *Chamelophyton*, *Octomeria*, *Restrepia*, *Restrepiella* y *Restrepiopsis*, la parte apical del pedicelo produce un apéndice filamentoso de longitud variable. Puede ser mucho más pequeño que la bráctea floral, como en *Dresslerella* y *Restrepia* o bien, más largo como el ovario y el pedicelo juntos en *Barbosella*, *Brachionidium* y *Restrepiopsis*. Luer (1986a) señala que en todas las inflorescencias de Pleurothallidinae, tanto solitarias como racemosas, el pedicelo tiene un apéndice que corresponde a la última yema floral, la cual persiste como una estructura residual. Si el apéndice fuera en realidad el residuo de una yema floral abortiva, entonces las inflorescencias serían no determinadas. Sin embargo, el último botón floral de un racimo surge del raquis de la inflorescencia y está rodeado por una bráctea floral, mientras que el apéndice surge directamente del pedicelo y carece de una bráctea floral. Codificación: ausente (0), presente (1).
55. *Flores con periantos planos.* En *Platystele*, *Salpistele*, *Stelis* y *Teagueia* los tres sépalos son libres, extendidos y forman un perianto plano que tiene una simetría actinomorfa. En *Lepanthes* y *Lepanthopsis* los sépalos también son libres y forman un perianto plano, pero con simetría zigomorfa, debido a que los sépalos laterales son paralelos entre sí y se unen en cierto grado. Codificación: perianto plano ausente (0), perianto plano y actinomorfo (1), perianto plano y zigomorfo (2).
56. *Flores con periantos bilabiados.* En estas flores el sépalo dorsal forma un ángulo agudo o recto con los sépalos laterales. En *Acostaea*, *Barbosella*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Dracula*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Restrepia*, *Restrepiopsis* y varios subgéneros de *Pleurothallis* los sépalos laterales están fusionados en un sinsépalo más o menos cóncavo. En *Myoxanthus*, *Octomeria* y *Pleurothallis* subgéneros *Acuminata*, *Crocodelanthus* y *Kraenzlinella* los tres sépalos son libres. Codificación: perianto bilabiado ausente (0), perianto bilabiado con los sépalos laterales fusionados (1), perianto bilabiado con los tres sépalos libres (2).
57. *Flores con periantos que envuelven al resto de los segmentos florales.* En varios grupos los tres sépalos se encuentran unidos entre sí en la mayor parte de su longitud, formando así un perianto tubular que encierra en su interior al resto de los segmentos florales. Las flores de *Pleurothallis sarracenia*, *P. tubata* y varias especies de *Dracula* y *Masdevallia* tienen los sépalos fusionados hasta cerca de su ápice, formando un perianto tubular, cilíndrico en sección transversal, trilobado en el ápice, con una abertura apical. Las flores de la mayoría de especies de *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum* y *Trisetella* tienen los sépalos unidos entre sí un poco más allá de su base y constituyen un perianto en forma de copa. Por su parte, en *Ophidion*, *Zootrophion*, *Pleurothallis fenestrata* y *P. tribuloides* las flores tienen los sépalos laterales fusionados en un sinsépalo y el sépalo dorsal libre de éste. En estos grupos el sépalo dorsal y el sinsépalo se unen en su ápice, dejando un par de ventanas laterales como únicas aberturas al interior de la flor. Codificación: flores sin perianto tubular (0), flores con perianto tubular (1), flores con perianto cupuliforme (2), flores con los sépalos unidos en el ápice y con aberturas laterales (3).
58. *Segmentos del perianto.* Por lo general los sépalos son de forma diferente y de mayor tamaño que los pétalos, pero en *Brachionidium* y *Octomeria* los sépalos llegan a ser semejantes en forma y tamaño a los pétalos. Codificación: sépalos semejantes a los pétalos (0), sépalos diferentes en forma y tamaño a los pétalos (1).
59. *Textura de los sépalos.* La textura de los sépalos puede ser carnosa, como en *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Kraenzlinella* y *Pleurobotryum*,

Stelis y *Zootrophion*. En cambio en *Brachionidium*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Salpistele* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Aenigma* y *Pleurothallis*, los sépalos tienen una textura membranosa. Codificación: textura carnosa (0), textura membranacea (1).

60. *Unión de los sépalos*. Los sépalos pueden estar completamente libres entre sí o unidos muy cerca de subbase en la mayoría de *Pleurothallidinae*, pero en algunos casos se encuentran unidos más allá de la mitad de su longitud o hasta su ápice, en *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon*, *Physothallis*, *Sarracenia* y algunas especies de *Lepanthes*, *Masdevallia* y *Stelis*. Codificación: sépalos libres o unidos entre sí en menos de 1/3 de su longitud (0), sépalos unidos más allá de 1/2 de su longitud (1).
61. *Unión de los sépalos laterales*. En muchos grupos los sépalos laterales son libres entre sí o están unidos muy cerca de su base. Sin embargo, los sépalos laterales a veces se unen completamente formando un sinsépalo en *Acostaea*, *Barbosella*, *Brachionidium*, *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis*, *Trichosalpinx*, *Zootrophion* y varios grupos de *Pleurothallis*. En otros casos, los sépalos laterales que forman un sinsépalo no se unen hasta su ápice, por lo que el sinsépalo es bilobado, como en *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum*, *Trisetella*, *Pleurothallis dressleri*, *P. mystax* y *P. tubata*. Codificación: sépalos laterales libres (0), sépalos laterales formando un sinsépalo completamente unido (1), sépalos laterales formando un sinsépalo bilobado (2).
62. *Sinsépalo*. Cuando se presenta un sinsépalo, este puede ser de forma y tamaño similar al sépalo dorsal, como ocurre en *Salpistele* y *Pleurothallis* subgéneros *Pleurothallis* y *Rhyncoptera*. Codificación: similar al sépalo dorsal (0), diferente del sépalo dorsal (1).
63. *Superficie abaxial de los sépalos*. La superficie interna de los sépalos por lo general es glabra, pero en ocasiones puede estar ornamentada por verrugas o cilios, pero este es un carácter que presenta variación interespecífica, aunque constante en el nivel específico. Por su parte, la superficie externa de los sépalos puede ser también glabra, pero en *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Restrepiella* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Apoda-Prorepenia* ésta superficie es ciliada. Mientras tanto, en *Zootrophion*, *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pseudoctomeria*, *Pleurothallis cucumeris* y *P. tribuloides*, la superficie externa de los sépalos es verrucosa. Algunas especies de *Dracula* y *Myoxanthus* tienen la superficie externa de los sépalos glandular-papilosa. Codificación: glabros (0), sépalos ciliados (1), sépalos verrucosos (2), sépalos glandular-papilosos (3).
64. *Sépalo dorsal caudado*. En algunos grupos el ápice del sépalo dorsal se atenúa para formar una cauda cilíndrica y alargada, como en *Andinia*, *Barbosella*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Restrepia*, *Scaphosepalum*, *Trisetella* y *Pleurothallis alata*, *P. dressleri*, *P. masdevalliopsis*, *P. mystax*, *P. setosa* y *P. xenion*. Codificación: sépalo dorsal sin cauda (0), sépalo dorsal con cauda (1).
65. *Sépalos con osmóforos especializados*. Por lo general el extremo apical de la cauda de los sépalos actúa como un osmóforo. Por su localización se considera a estos osmóforos como especializados, a diferencia de los osmóforos generalizados presentes en la superficie interna de los sépalos, como en *Restrepiella ophiocephala* (Pridgeon, 1986). En *Barbosella*, *Dresslerella* y *Restrepia* el ápice engrosado de la cauda del sépalo dorsal tienen una superficie cubierta de células papilosas con actividad glandular, las cuales secretan una fragancia osmofílica y/o lipídica (Rridgeon, 1983; Pridgeon y Stern, 1983). Las caudas de los sépalos de *Dracula*, *Dryadella*,

- Porroglossum*, *Scaphosepalum* y *Trisetella* funcionan también como osmóforos especializados, pero estas caudas no están engrosadas en su ápice. Codificación: sépalos sin osmóforos especializados (0), sépalos con osmóforos especializados (1).
66. *Sépalos laterales con caudas*. Los sépalos laterales también pueden presentar una cauda cilíndrica, que puede ser corta o alargada, como en *Andinia*, *Dracula*, *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum*, *Trisetella*, *Pleurothallis alata*, *P. dressleri*, *P. masdevalliopsis*, *P. mystax* y *P. xenion*. Codificación: sépalos laterales sin caudas (0), sépalos laterales con caudas (1).
67. *Callos sobre los sépalos laterales*. La superficie interior de los sépalos laterales presenta callos engrosados cerca de su base en *Dryadella*, o cerca de su ápice en *Scaphosepalum* (los cuales tienen forma de cojín). En el resto de Pleurothallidinae los sépalos no presentan callos. Codificación: callos ausentes (0), callos en la base de los sépalos (1), callos en el ápice de los sépalos (2).
68. *Posición del sépalo dorsal con respecto a la columna*. El sépalo dorsal puede guardar una posición paralela con respecto al eje de la columna en *Acostaea*, *Barbosella*, *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Ophidion*, *Restrepiopsis*, *Trichosalpinx* y *Zootrophion*. En tanto, en *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y *Teagueia* el sépalo dorsal tiene una posición casi perpendicular con respecto al eje de la columna. Codificación: sépalo dorsal perpendicular a la columna (0), sépalo dorsal paralelo a la columna (1).
69. *Posición de los sépalos laterales con respecto a la columna*. Los sépalos laterales o el sinsépalo, tienen una posición perpendicular al eje de la columna en *Acostaea*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Platystele*, *Stelis*, *Trichosalpinx* y *Teagueia*, así como en la mayoría de grupos de *Pleurothallis*. En cambio, la posición de los sépalos laterales es paralela al eje de la columna en *Masdevallia*, *Ophidion*, *Zootrophion* y en *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis*. Codificación: sépalos laterales perpendiculares a la columna (0), sépalos laterales paralelos a la columna (1).
70. *Pétalos lineares*. Pétalos mucho más largos que anchos y que tienen una forma lineal o ligulada son característicos en algunos grupos como *Draconanthes*, *Salpistele* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Ancipitia*, *Pleurothallis*, *Rhyncopera* y *Talpinaria*. Codificación: pétalos lineares ausentes (0), pétalos lineares presentes (1).
71. *Textura de los pétalos*. Los pétalos tienen una textura membranosa en grupos como *Brachionidium*, *Platystele* y *Teagueia*. En cambio, en la mayoría de la subtribu la textura de los pétalos es carnosos. Sin embargo, en *Stelis* los pétalos son estructuras muy engrosadas y de textura suculenta. Codificación: pétalos membranosos (0), pétalos carnosos (1), pétalos suculentos (2).
72. *Pétalos vestigiales*. *Andinia*, *Pleurothallis pentamyptera*, *P. vestigipetala* y algunas especies de *Lepanthes* tienen pétalos muy reducidos en tamaño, por lo que éstos parecen ser estructuras vestigiales. Codificación: pétalos vestigiales ausentes (0), pétalos vestigiales presentes (1).
73. *Pétalos transversalmente bilobados*. A diferencia del resto de Pleurothallidinae, los pétalos de la mayoría de especies de *Lepanthes* tienen pétalos mucho más anchos que largos, frecuentemente con una pequeña constricción en la parte media. Estos pétalos consisten de un lóbulo superior dirigido hacia el sépalo dorsal y un lóbulo inferior dirigido hacia los sépalos laterales, por lo cual se les conoce como transversalmente bilobados.

Codificación: pétalos no transversalmente bilobados (0), pétalos transversalmente bilobados (1).

74. *Pétalos bivalvados*. Todos los taxa subgenéricos de *Dracula* tienen un tipo especial de pétalos que no se presenta en otros grupos. En este género la mitad superior de los pétalos adquiere la forma de dos especies de valvas fusionadas que se encuentran abiertas en un ángulo más o menos agudo. A este tipo de pétalos Luer (1993) lo denomina con el nombre de bivalvados. Codificación: pétalos bivalvados ausentes (0), pétalos bivalvados presentes (1).
75. *Pétalos con un callo marginal*. Un rasgo distintivo de los pétalos de *Masdevallia* es que éstos presentan un engrosamiento en el margen que está en contacto con el labelo. El engrosamiento puede estar extendido en mayor o menor medida sobre el margen y con frecuencia se prolonga en un proceso triangular o dentado entre la mitad y la base del pétalo. Codificación: pétalos sin un callo marginal (0), pétalos con un callo marginal (1).
76. *Posición de los pétalos con respecto a la columna*. Los pétalos son paralelos con respecto a la columna en *Acostaea*, *Barbosella*, *Dryadella*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Masdevallia*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Scaphosepalum*, *Stelis*, *Trichosalpinx*, *Zootrophion* y varios grupos de *Pleurothallis*. En cambio, en *Andinia*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Salpistele*, *Teagueia* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma* y *Pleurothallis* los pétalos son perpendiculares con respecto a la columna. Codificación: pétalos perpendiculares a la columna (0), pétalos paralelos al eje de la columna (1).
77. *Pétalos caudados*. En *Dresslerella*, algunas especies de *Myoxanthus*, *Restrepia*, *Pleurothallis hemirhoda* y *P. rubellia*, el ápice de los pétalos se prolonga en una cauda similar a la cauda de los sépalos. La cauda de los pétalos por lo general es cilíndrica y a veces está engrosada en su ápice. Codificación: ausentes (0), presentes (1).
78. *Pétalos con un mucrón apical*. Un corto proceso en la parte media del ápice de los pétalos, en forma de mucrón, es un rasgo que con frecuencia está presente en grupos como *Masdevallia*, *Trichosalpinx*, *Trisetella*, *Zootrophion* y *Pleurothallis* subgéneros *Crocodelanthe* y *Effusia*. Codificación: pétalos sin un mucrón apical (0), pétalos con un mucrón apical (1).
79. *Pétalos teretes en sección transversal*. En varios grupos de *Pleurothallis* los pétalos que son lineares o mucho más largos que anchos, en sección transversal llegan a ser cilíndricos o teretes. Codificación: ausentes (0), presentes (1).
80. *Pétalos con osmóforos especializados*. Este tipo de osmóforos tiene una forma y función parecida a la de los osmóforos especializados de los sépalos. Se presentan en *Dresslerella*, *Myoxanthus* y *Restrepia*. En el caso de *Restrepia* toda la superficie de la cauda del pétalo tiene actividad secretora (Pridgeon y Stern, 1983). En varias especies de *Myoxanthus* el osmóforo consiste en un engrosamiento en la parte apical de los pétalos, sin que se forme una cauda. Codificación: pétalos sin osmóforos especializados (0), pétalos con osmóforos especializados (1).
81. *Labelo*. El labelo puede ser entero cuando éste no presenta lóbulos laterales, pero en muchos casos se presentan lóbulos laterales de forma variable, por lo que entonces el labelo es trilobado. Los lóbulos laterales pueden tener la forma de filamentos delgados e incurvados, a manera de cirros, cerca de la base del labelo, como en *Dresslerella* y *Restrepia*. En *Chamelophyton*, *Fronitaria*, *Octomeria*, *Restrepiopsis* y algunas especies de *Pleurothallis* los lóbulos laterales son apéndices laminares e incurvados, de forma falcada, en la parte media del labelo. Los lóbulos laterales también pueden ser estructuras laminares, erectas, conspicuas, de forma ablonga, triangular o redondeada, en la parte media del labelo, como en *Pleurothallis* subgéneros *Dracontia*,

Kraenzlinella, *Physosiphon* y *Physothallis*. En *Ophidion* los lóbulos laterales son un par de callos engrosados, redondeados cerca de la base del labelo. En todos estos casos los lóbulos laterales son pequeños con relación al tamaño del labelo, pero en *Andinia*, *Draconanthes*, *Salpistele*, *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* y la mayoría de especies de *Lepanthes*, los lóbulos laterales son la parte más conspicua del labelo y tienen forma de láminas que abrazan a la columna. Codificación: lóbulos laterales ausentes (0), lóbulos laterales en forma de cirros (1), lóbulos laterales en forma falcada (2), lóbulos laterales en forma de callos (3), lóbulos laterales laminares y erectos (3), lóbulos laterales laminares abarcando la mayor parte del labelo (4).

82. *Labelo con un conectivo*. En *Andinia*, *Lepanthes* y *Salpistele*, los lóbulos laterales del labelo que están bien desarrollado se unen entre sí mediante una estructura llamada laminar, corta y en forma de V, llamada conectivo (Salazar y Soto, 1996; Luer, 1998). El conectivo corresponde a la parte inferior del labelo, la cual se une en su base a la columna y por lo general en estos grupos está poco desarrollada. Codificación: conectivo ausente (0), conectivo presente (1).
83. *Lóbulo medio del labelo en forma de apéndice*. En grupos con un labelo trilobado, el lóbulo medio por lo general es la parte más conspicua del labelo. Sin embargo, en *Andinia*, *Lepanthes* y *Salpsitele*, el lóbulo medio llega a ser una estructura muy reducida o casi vestigial, por lo general en forma de apéndice provisto de cilios (Salazar y Soto, 1996; Luer, 1998). Es posible que el apéndice sea una estructura que resulte atractiva para atraer insectos que puedan actuar como polinizadores de las flores. Codificación: apéndice ausente (0), apéndice presente (1).
84. *Textura del labelo*. El labelo por lo general es de textura carnosa, pero en *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y algunas especies de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, presenta una textura más bien succulenta. Codificación: labelo carnoso (0), labelo succulento (1).
85. *Labelo con un epiquilo*. En algunos grupos el labelo se divide en dos regiones bien definidas, un hipoquilo inferior y un epiquilo superior. En *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Pleurothallis crepiniana* y *P. mystax* el epiquilo representa la mayor parte del labelo, mientras que el hipoquilo es mucho más corto y angosto. En cambio, en *Scaphosepalum*, *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis*, así como *Masdevallia* subgéneros *Amandae*, *Cucullatia*, *Fissia* y *Polyantha*, el epiquilo es mucho más pequeño y angosto que el hipoquilo y por lo general tiene la forma de un lóbulo apical. Por otro lado, en *Dresslerella*, *Ophidion* y *Restrepia* el epiquilo es de un tamaño comparable y casi tan ancho como el hipoquilo, separándose ambas regiones por una constricción cerca de la mitad del labelo. Codificación: epiquilo ausente (0), epiquilo mucho más grande que el hipoquilo (1), epiquilo mucho más pequeño que el hipoquilo (2), epiquilo casi tan grande como el hipoquilo (3).
86. *Tipo de ornamento del labelo*. En la mayoría de las veces la superficie del labelo a simple vista parece glabra, pero en realidad está cubierta densamente por papilas glandulares microscópicas. En ocasiones estas papilas se desarrollan y forman tricomas glandulares en forma de cilios, como en *Andinia*, *Dresslerella*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Trichosalpinx* y varias especies de *Pleurothallis*. Parece ser que estas células papilosas y los tricomas glandulares presentan una actividad secretora, por lo que pueden actuar como osmóforos y atraer a los polinizadores, como sucede en *Dryadella* y *Masdevallia* (Pridgeon, 1986). Codificación: labelo cubierto de papilas glandulares (0), labelo cubierto de cilios glandulares (1).

87. *Labelo con nervaduras carinadas y radiales.* El labelo de *Dracula* resulta bastante especial, pues en éste la superficie interna del epiquilo, que es cóncava, presenta lamelas carinadas a lo largo de las nervaduras, las cuales se distribuyen de forma radial desde la base del epiquilo hasta su margen. Este tipo de labelo parece asemejar la forma del cuerpo fructífero de un hongo y en ocasiones presenta un olor fúngico. Es probable que esta forma de labelo sea una estructura que imita sitios de crianza y alimentación para pequeños dípteros que son atraídos por las flores para polinizarlas (Christensen, 1994). Codificación: labelo sin nervaduras carinadas (0), labelo con nervaduras carinadas (1).
88. *Labelo con un glenion.* En *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis*, *Teagueia* y en *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Mystax*, *Pleurothallis* y *Rubellia*, la parte superior del labelo presenta una pequeña excavación, circular o alargada, que fue denominada como glenion por Luer (1986a). El glenion se localiza enfrente del rostelo y del estigma, por lo que es posible que actué como otro mecanismo en la atracción de los polinizadores (Luer, 1986a). Codificación: glenion ausente (0), glenion presente (1).
89. *Movilidad del labelo.* *Acostaea*, *Condylago*, *Jostia* y *Porroglossum* presentan un labelo sensible a estímulos de contacto mediante un mecanismo activo. Este labelo responde al contacto de un polinizador o un estímulo similar, activándose por un cambio de presión osmótica en sus tejidos al recibir dicho estímulo y ser inmediatamente disparado contra la parte ventral de la columna. Como resultado de este mecanismo, el polinizador queda atrapado momentáneamente y sólo puede salir removiendo la antera y llevándose los polinios (Oliver, 1888; Luer, 1987). En otros grupos el labelo es móvil por un mecanismo pasivo. Este labelo se une delicadamente a la columna por medio de una membrana y tiene una gran sensibilidad a las corrientes de aire, moviéndose de manera continua hacia la columna, como sucede en *Dryadella*, *Chamelophyton*, *Masdevallia*, *Restrepiella*, *Scaphosepalum*, *Trichosalpinx*, *Trisetella* y *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Effusia* y *Specklinia*. Este tipo de movimientos pasivos son otro señuelo para la atracción de insectos a las flores. En el resto de grupos el labelo no presenta un mecanismo de movilidad. Codificación: labelo sin movimiento (0) labelo con un mecanismo de movimiento activo (1), labelo con un mecanismo de movimiento pasivo (2).
90. *Callos longitudinales del labelo.* En muchos grupos el labelo presenta un par de callos longitudinales, marginales, engrosados y elevados sobre la superficie adaxial, por lo general dejan un sulco entre ellos. Estos callos se presentan en *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis*, *Scaphosepalum*, *Trisetella*, *Zootrophion*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Dracontia*, *Kraenzlinella*, *Physosiphon* y *Physothallis*. Codificación: labelo sin callos longitudinales (0), labelo con callos longitudinales (1).
91. *Callo basal del labelo.* El labelo de *Acostaea*, *Brachionidium*, *Condylago*, *Porroglossum* y *Trichosalpinx* presenta en su base un callo engrosado, elevado y prominente sobre la superficie basal del labelo. Codificación: labelo sin un callo en la base (0), labelo con un callo en la base (1).
92. *Aurículas en la base del labelo.* En algunos casos los márgenes laterales del labelo se prolongan a cada lado de su base en forma de lóbulos diminutos y membranáceos, conocidos como aurículas. Estas aurículas basales se presentan en el labelo de *Dresslerella*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Restrepiopsis*, *Scaphosepalum*, *Trichosalpinx* y muchos grupos de *Pleurothallis*. En *Condylago*, estas extensiones marginales se prolongan a manera de láminas, prominentes y oblongas, las cuales parecen formar

una especie de condilos con el ápice bulboso del pie de columna. Codificación: labelo sin aurículas basales (0), labelo con aurículas basales (1).

93. *Labelo abrazado a la columna*. En los grupos que tienen un pie de columna el labelo sólo está en contacto con la columna en el punto en que ambos se unen. En cambio, en algunos grupos que carecen de pie de columna, el labelo puede proyectar sus márgenes o sus lóbulos para abrazar parcial o completamente a la columna, como en *Andinia*, *Draconanthes*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Salpistele* y *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* y *Pleurothallis*. Codificación: labelo sin abrazar a la columna (0), labelo abrazando a la columna (1).
94. *Posición del labelo con respecto a la columna*. En grupos como *Barbrodria*, *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Stelis*, así como *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis*, el labelo llega a ser perpendicular con respecto al eje de la columna. En la mayoría de grupos de la subtribu el labelo es paralelo al eje de la columna. Codificación: perpendicular (0) paralelo (1).
95. *Forma de la columna*. Por su forma la columna puede ser robusta y corta cuando tiene casi el mismo largo que ancho, como en *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Stelis*, *Teagueia* y algunas especies de *Dracula* y *Myoxanthus*. En el resto de grupos la columna es delgada y alargada, cuando su longitud es dos o más veces su ancho, como en *Barbosella*, *Dresslerella*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Octomeria*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Scaphosepalum*, *Trisetella* y *Trichosalpinx*. Codificación: columna robusta (0), columna delgada (1).
96. *Posición de la columna*. Por su posición la columna puede ser erecta en toda su longitud, como en *Andinia*, *Brachionidium*, *Draconanthes*, *Lepanthes*, *Platystele*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Stelis*, *Teagueia* y *Zootrophion*. En otros casos la columna está arqueada sólo hacia su ápice, como en *Barbosella*, *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Restrepiopsis*, *Trichosalpinx* y *Trisetella*. Mientras tanto, en *Acostaea*, *Dresslerella*, *Ophidion*, *Restrepia* y *Scaphosepalum*, la columna está arqueada desde muy cerca de su base. Codificación: columna erecta (0), columna arqueada hacia su ápice (1), columna arqueado antes de la mitad (2).
97. *Columna en sección transversal*. En grupos como *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis*, *Teagueia* y algunas especies de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* la columna es triangular en sección transversal. En cambio, en *Andinia*, *Barbrodria*, *Draconanthes*, *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Ancipitia*, *Crocodelanthe*, *Rhyncopera* y *Scopula* la columna es cilíndrica en sección transversal. Finalmente, en el resto de grupos la superficie ventral de la columna es aplanada o ligeramente cóncava, por lo que en sección transversal es semiterete. Codificación: columna trígona (0), columna cilíndrica (1), columna semiterete (2).
98. *Base de la columna*. La base de la columna puede o no prolongarse en una extensión perpendicular y engrosada conocida como pie. El pie puede ser una extensión plana, maciza y en forma de pedestal como en *Dresslerella*, *Ophidion*, *Pleurothallis* subgénero *Rhyncopera* y *Restrepia*. En otros grupos el pie es una estructura muy prominente y canaliculada, a veces tan larga como la porción erecta de ésta, como en *Acostaea*, *Barbosella*, *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Restrepiopsis*, *Trichosalpinx*, *Zootrophion* y muchos grupos de *Pleurothallis*. El pie también puede ser una estructura rudimentaria u obsoleta, como en *Brachionidium*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis*. Codificación: pie de columna ausente

- (0), pie de columna en forma de pedestal (1), pie de columna prominente (2), pie de columna rudimentario (3).
99. *Alas de la columna*. Los márgenes de la superficie ventral de la columna pueden presentar prolongaciones laminares hacia el frente conocidas como alas. En algunos grupos de Epidendroideae las alas se forman a partir de los primordios de los estambres (Rasmussen, 1982; Kurzweil, 1987a), por lo que es apropiado considerarlas como estaminodios. A veces las alas sólo se presentan en la parte apical de la columna, como en *Dresslerella*, *Ophidion*, *Porroglossum*, *Restrepia* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*, *Apoda-Prorepentia* y *Physosiphon*. En otros casos, las alas son más prominentes y se extienden hasta la mitad o cerca de la base de la columna, como en *Acostaea*, *Barbosella*, *Condylago*, *Dryadella*, *Myoxanthus*, *Restrepiella*, *Scaphosepalum*, *Trichosalpinx*, *Zootrophion* y varios grupos de *Pleurothallis*. Codificación: alas ausentes (0), alas sólo en el ápice de la columna (1), alas extendidas hasta la mitad o la base de la columna (2).
100. *Margen del clinandrio*. El margen del clinandrio es entero en *Barbosella*, *Barbrodria*, *Condylago*, *Fronitaria*, *Lepanthes*, *Octomeria* y *Restrepiopsis*. Llega ser dentado en *Dracula*, *Dryadella*, *Restrepiella*, *Scaphosepalum* y *Trichosalpinx*. Mientras tanto, en *Brachionidium*, *Ophidion*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Stelis* el margen del clinandrio es lobulado. Codificación: clinandrio entero (0), clinandrio dentado (1), clinandrio lobulado (2).
101. *Forma del clinandrio*. El margen apical de la columna se le conoce como clinandrio y en muchos grupos está bien desarrollado y se prolonga apicalmente más allá de la antera. Un clinandrio que sólo cubre la parte basal de la antera se presenta en *Barbrodria*, *Brachionidium*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis*, *Teagueia* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Ancipitia*, *Crocodylanthae* y *Pleurothallis*. Por su parte, un clinandrio que cubre completamente la antera se presenta en *Acostaea*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Scaphosepalum*, *Trichosalpinx*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Acuminata*, *Effusia*, *Kraenzlinella* y *Physosiphon*. Finalmente, un clinandrio que no se proyecta apicalmente se presenta en *Andinia* y *Salpistele*. Codificación: clinandrio cubriendo sólo la base de la antera (0), clinandrio cubriendo por completo a la antera (1), clinandrio no proyectado (2).
102. *Unión entre la columna y el labelo*. La columna se une al labelo de tres formas, por medio de una fusión firme entre ambos, como en *Lepanthes*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Salpistele* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma* y *Rhyncopera*. Un segundo tipo de unión es mediante una membrana a manera de una bisagra entre la base del labelo y el ápice del pie de columna, como sucede en *Acostaea*, *Condylago*, *Dracula*, *Dryadella*, *Jostia*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Octomeria*, *Porroglossum*, *Trichosalpinx*, *Trisetella*, *Zootrophion* y varios grupos de *Pleurothallis*. Un tercer tipo de unión es por medio de una articulación entre una cavidad localizada en la base del labelo y un ápice bulboso del pie de columna, como ocurre en *Barbosella* y *Pleurothallis* subgéneros *Crocodylanthe* y *Masdevalliantha*. Por último, en *Brachionidium*, *Platystele*, *Stelis*, *Teagueia* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* la base del labelo forma una corta uña (extensión membranosa) que se une a la base de una columna que carece de pie. Codificación: unión fija (0), mediante una membrana a manera de bisagra (1), mediante una articulación (2), mediante una uña (3).
103. *Posición de la antera*. La posición de la antera sobre la columna es dorsal y antrorsa cuando ésta se localiza en la parte terminal de la columna, con el su ápice dirigido hacia

arriba, como en *Andinia*, *Barbrodria*, *Brachionidium*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis*, *Porroglossum*, *Salpistele*, *Stelis*, *Teagueia* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Mirandia*, *Mystax*, *Pleurothallis*, *Rhyncopera* y *Scopula*. Otros grupos tienen una antera apical e incumbente, cuando su eje basal-apical es perpendicular al eje de la columna, como en *Octomeria*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallis* subgénero *Crocodeilanthé*. Finalmente, en el resto de grupos de la subtribu, la antera es ventral y retrorsa, cuando su base se dirige hacia arriba y su ápice hacia la parte basal de la columna. Codificación: antera ventral (0), antera apical (1), antera dorsal (2).

104. *Tipo de estigma*. Esta estructura puede estar formada por una cavidad profundamente excavada en la parte subapical o ventral de la columna, como en *Barbosella*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Octomeria*, *Restrepiopsis* y *Trichosalpinx*. En grupos como *Andinia*, *Lepanthes*, *Porroglossum*, *Salpistele* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Ancipitia*, *Rhyncopera* y *Scopula* el estigma está formado por una ranura ligeramente excavada en la parte apical o subapical de la columna. En *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis*, *Teagueia* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* el estigma está formado por dos lóbulos apicales, uno a cada lado del rostelo. La superficie del estigma, sea entera o bilobado, está cubierta por un material de consistencia pegajosa y transparente. Codificación: estigma formado por una cavidad profundamente excavada (0), estigma formado por una ranura ligeramente excavada (1), estigma formado por dos lóbulos (2).

105. *Posición del estigma*. El estigma puede localizarse en la superficie ventral de la columna, como en *Lepanthes* y los grupos que tienen un estigma profundamente excavado (excepto *Octomeria* y *Restrepiopsis*). El estigma también puede localizarse en la parte apical de la columna en los grupos que tienen un estigma bilobado, los que tienen un estigma en forma de ranura ligeramente excavada y en *Octomeria* y *Restrepiopsis*. En cambio, en *Fronitaria* y *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Crocodeilanthé* y *Pseudostelis* el estigma tiene una posición subapical a la columna. Codificación: estigma ventral (0), estigma apical (1), estigma subapical (2).

106. *Tipo de rostelo*. Esta estructura es una modificación del estigma medio. En los grupos que tienen un estigma profundamente excavado el rostelo es porrecto, formado por una membrana transversal, cóncava, con los márgenes laterales recurvados hacia abajo y de área similar a la del estigma. En los grupos que tienen un estigma bilobado o que está formado por una ranura apical, el rostelo es arrecto, formado por un apículo erecto, laminar y triangular, aunque en *Salpistele* éste adquiere la forma de un filamento que sólo se extiende una vez que la antera se ha liberado. En *Octomeria* y *Restrepiopsis* el rostelo tiene la forma de una lámina más o menos carnosa y perpendicular al eje de la columna, pero en este caso sus márgenes laterales no están recurvados hacia abajo. Finalmente, en *Lepanthes* el rostelo consiste en una lámina erecta, amplia y muchas veces emarginada, con un corto apículo en el seno. Codificación: rostelo porrecto y membranoso (0), rostelo porrecto y carnoso (1), rostelo arrecto y apicular (2), rostelo arrecto y ampliamente laminar (3).

107. *Posición del rostelo*. Un rostelo apical se presenta cuando existe una antera dorsal. Por su parte, un rostelo subapical se presenta cuando la antera es apical. En cambio, un rostelo ventral sólo se presenta cuando la antera es ventral sobre la columna. Codificación: rostelo apical (0), rostelo ventral (1), rostelo subapical (2).

108. *Número de polinios*. Los granos de polen se unen de manera compacta para constituir los polinios, los cuales son estructuras duras y de tamaño microscópico (longitud menor a 0.5 mm). En *Octomeria* y algunas especies de *Brachionidium* se presentan

- ocho polinios. Seis polinios se presentan en varias especies de *Brachionidium* y *Chamelophyton*. En *Barbosella*, *Barbrodria*, *Dresslerella*, *Restrepia*, *Restrepiella* y *Restrepiopsis* el número de polinios es de cuatro. En el resto de grupos se presentan sólo dos polinios. Codificación: 2 polinios (0), 4 polinios (1), 6 polinios (2), 8 polinios (3).
109. *Forma de los polinios*. La forma de los polinios puede ser ovoide y lateralmente comprimidos o claviformes y teretes en sección transversal. Codificación: polinios claviformes (0), polinios lateralmente comprimidos (1).
110. *Polinios vestigiales*. *Chamelophyton* (con 4 polinios) y *Dresslerella* (con 6 polinios) presentan un par de polinios de menor tamaño que los otros, por lo que parecen ser polinios rudimentarios u vestigiales. En el resto de Pleurothallidinae todos los polinios son de igual tamaño. Codificación: polinios rudimentarios ausentes (0), polinios rudimentarios presentes (1).
111. *Caudículas*. Las caudículas son estructuras formadas en el interior de la antera, al igual que los polinios, pero de un material mucho más suave. En los grupos con polinios lateralmente comprimidos las caudículas son laminares, formadas por una sustancia hialina, pegajosa y granulosa. Este aspecto granuloso posiblemente se debe a la presencia de granos de polen en el material que forma las caudículas. Por su parte, los grupos con polinios clavados tienen caudículas hialinas y pegajosas, pero de consistencia elástica. No obstante, en algunos grupos con polinios clavados las caudículas están ausentes o no son visibles. Codificación: caudículas ausentes (0), caudículas granulosas (1), caudículas elásticas (2).
112. *Viscario*. El viscarío es una estructura cuyo material se forma a partir del rostelo, no de la antera. El viscarío consiste en una gota microscópica transparente y pegajosa. El viscarío está presente sólo en los grupos que tienen polinios clavados, pero no siempre está unido a las caudículas, pues como ya se señaló, éstas no siempre están presentes en este tipo de polinios. Codificación: viscarío ausente (0), viscarío presente (1).
113. *Semillas*. Dressler (1993) señala que la subtribu presenta una semilla de tipo *Pleurothallis*. Estas semillas son de forma ahusada, miden 150 a 300 µm de un extremo al otro, de color amarillo o café, las células de la testa son del mismo tamaño, la pared anticlinal de las células presentan engrosamientos prominentes y cubiertas de verrugas o escamas que son solubles en agua. Este tipo de semilla también se presenta en *Dilomilis*. Por otra parte, Dressler (1993) señala que *Arpophyllum* y *Ponera* presentan una semilla de tipo *Elleanthus*. Estas semillas tienen forma granular, miden casi 200 µm de largo, las células basales y apicales de la testa son alargadas y enrolladas, excavadas en sección transversal, con bordes celulares bien definidos, la pared periclinal de las células presenta engrosamientos longitudinalmente reticulados. Codificación: tipo *Elleanthus* (0), tipo *Pleurothallis* (1).

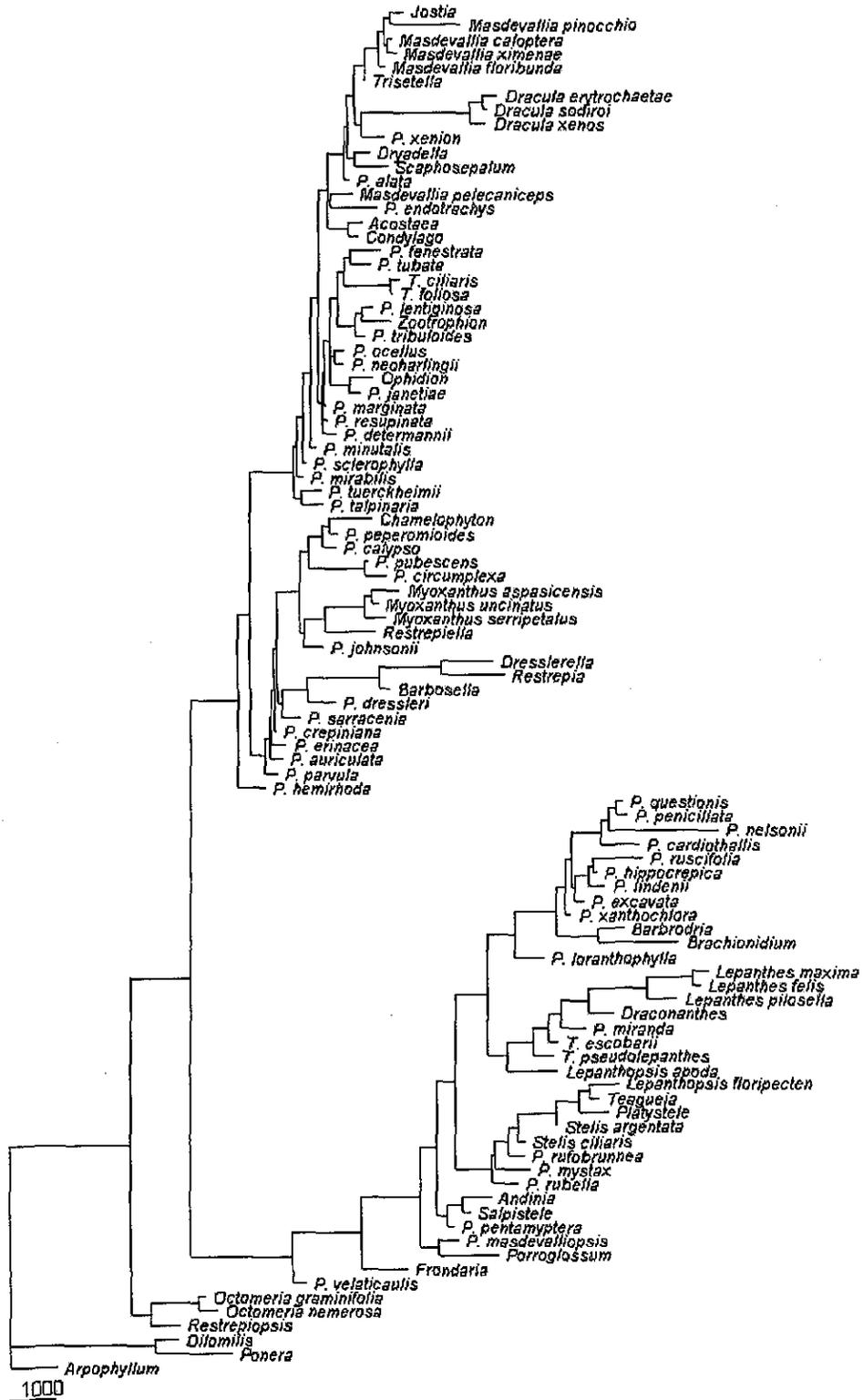


FIGURA 3.1. Uno de los 81 árboles mínimos generados en el análisis con los caracteres sucesivamente ponderados (91291 pasos, IC= 0.389, IR= 0.822, CR = 0.320). La longitud de las ramas es proporcional al número de cambios ocurridos sobre ellas. Todos los taxa con el nombre genérico abreviado con una P pertenecen a *Pleurothallis*.

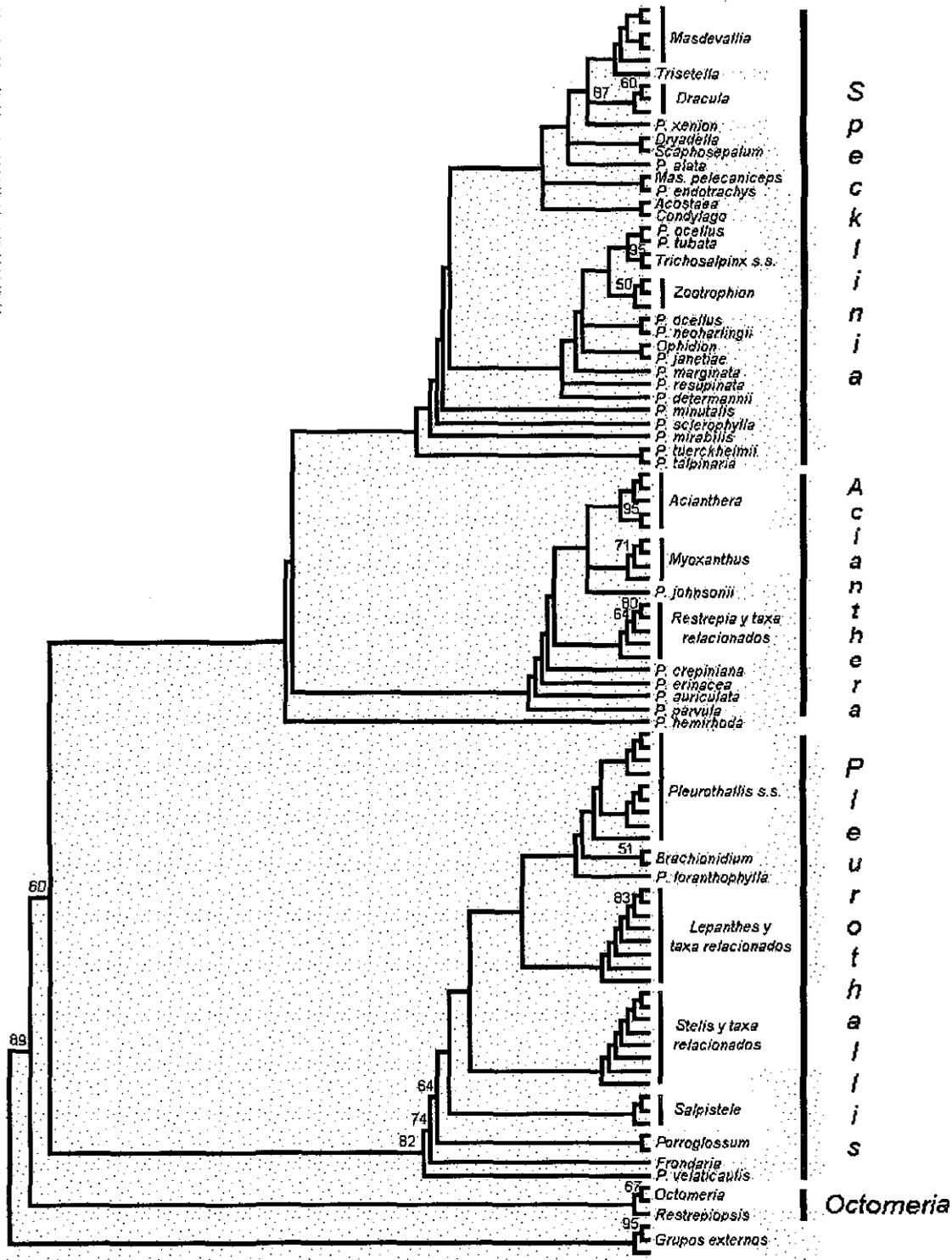


FIGURA 3.2. Arbol de consenso estricto simplificado que resume los 81 árboles del análisis con los caracteres sucesivamente ponderados. Los nombres de los clados son aquellos que se mencionan en el texto. Las líneas negras de la derecha señalan los 4 linajes dentro de Pleurothallidinae de acuerdo a este análisis (*Octomeria*, *Pleurothallis*, *Acianthera* y *Specklinia*). Arriba de las ramas aparecen los valores de jackknife mayores al 50%.

Análisis filogenético.

La búsqueda con los caracteres recibiendo el mismo peso generó 17652 árboles mínimos, cada uno con una longitud de 809 pasos, IC = 0.211 (0.209 excluyendo caracteres no informativos), IR = 0.630 e CR = 0.133 (árboles no mostrados). La búsqueda con los caracteres sucesivamente ponderados generó 81 árboles mínimos, cada uno con una longitud de 91291 pasos, con valores de IC = 0.389 (0.376 excluyendo caracteres no informativos), IR = 0.822 e CR = 0.320. Uno de estos árboles mínimos se presenta en la Fig. 3.1, mientras que un árbol simplificado del consenso estricto que resume estos árboles, mostrando los principales clados, se presenta en la Fig. 3.2. Aunque la topología del árbol de consenso estricto está bastante resuelta, los valores de soporte de jackknife para la mayoría de los clados fueron menores al 50 %. Sólo en unos cuantos tuvieron valores de jackknife del 75% o mayores.

Pleurothallidinae formó un grupo monofilético bien soportado (jackknife = 82%), cuyas apomorfías son el velamen de tipo *Pleurothallis* y la articulación ovario-pedicelo. La subtribu quedó dividida en cuatro linajes principales, los cuales están simplificados en los árboles de las Figuras 3.2 a 3.6. El linaje más basal está formado por los taxa que tienen antera apical e inflorescencias solitarias, denominado aquí como el clado de *Octomeria* (Figuras 3.2 y 3.3), que es el grupo hermano del resto de Pleurothallidinae. El segundo linaje corresponde a clado integrado por los taxa que tienen una antera dorsal o apical, polinios claviformes y viscario, el cual fue nombrado como el clado de *Pleurothallis* (Fig. 3.2 y 3.4). El tercer linaje lo constituye un clado formado por aquellos taxa que tienen antera ventral, hojas sésiles y tallo que carece de un anillo, el cual fue designado como el linaje de *Acianthera* (Fig. 3.2 y 3.5). Finalmente, el cuarto linaje corresponde a un clado formado por los taxa que tienen antera ventral, hojas pecioladas y un anillo en el tallo, el cual fue nombrado como el linaje de *Specklinia* (Fig. 3.2 y 3.6). Estas relaciones Pleurothallidinae son bastante congruentes con la clasificación de Luer (1986a, 1986c), pudiendo reconocerse las tres afinidades que este autor había señalado dentro de la subtribu (*Acianthera*,

Pleurothallis y *Specklinia*) de manera muy similar, excepto por los taxa del clado de *Octomeria* que Luer había colocado dentro de la afinidad *Acianthera* (Luer, 1986c).

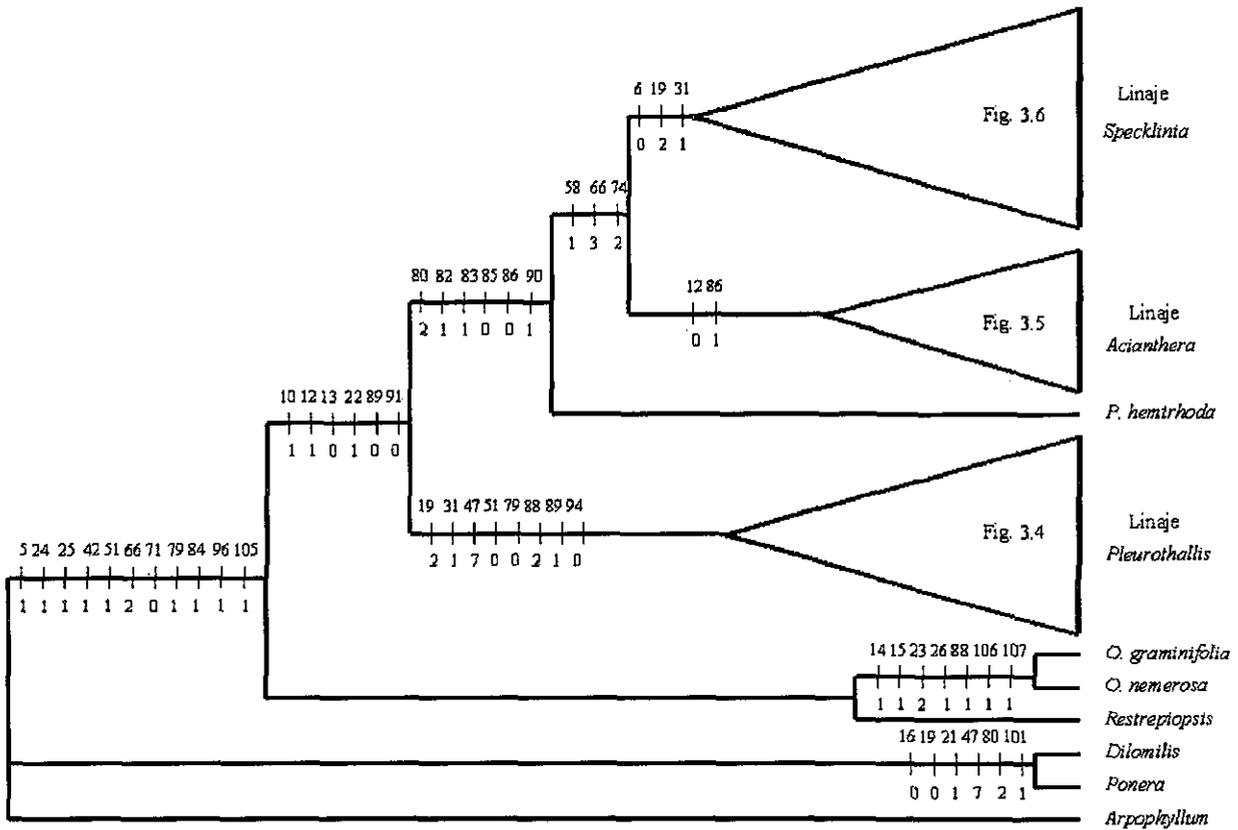


FIGURA 3.3. Arbol simplificado que muestra las relaciones filogenéticas entre los principales linajes de la subtribu Pleurothallidinae. Sobre las ramas se muestran las apomorfías homoplásicas y no homoplásicas para cada linaje. En las Figuras 3.4 a 3.6 se muestran las relaciones dentro de los linajes *Pleurothallis*, *Acianthera* y *Specklinia*.

Dentro del linaje de *Pleurothallis* se reconocen a su vez varios clados, los cuales fueron designados con los nombres de *Porroglossum*, *Salpistele*, *Stelis*, *Lepanthes*, *Brachionidium* y *Pleurothallis* s.s. (ver Fig 3.2). En el árbol de la Figura 3.4 se muestran las relaciones entre estos clados y dentro de ellos, así como las apomorfías que soportan a cada uno de ellos. El linaje de *Acianthera* se divide a su vez en los clados

3.5 se muestran las relaciones entre y dentro de estos clados, así como las apomorfias que apoyan a cada uno de ellos. Por su parte, el linaje de *Specklinia* quedó integrado por los clados de *Acostaea*, *Scaphosepalum*, *Dracula* y *Masdevallia* (Fig. 3.2). Las relaciones entre los taxa de estos clados y las apomorfias que soportan a cada uno de ellos se presentan en el árbol de la Figura 3.6. Los clados que integran al linaje de *Pleurothallis*, en términos generales, aparecen apoyados por un mayor número de apomorfias en comparación con las apomorfias que soportan los clados de los linajes *Acianthera* y *Specklinia*. Los valores de soporte de jackknife también resultaron ser más altos para los clados del linaje *Pleurothallis* que dentro de los otros tres linajes. *Pleurothallis* resultó ser un grupo polifilético, pero dentro del linaje de *Pleurothallis* aparece un clado formado sólo por taxa de este género, el cual fue designado con el clado de *Pleurothallis* s.s. (Figuras 3.2 y 3.4). Como la especie tipo del género, *P. ruscifolia*, está incluida aquí, éste clado sería el grupo con el cual podría delimitarse a *Pleurothallis* como un grupo monofilético.

DISCUSION

El linaje basal de Pleurothallidinae.

Octomeria graminifolia, *O. nemerosa* y *Restrepiopsis striata* constituye el clado más basal de Pleurothallidinae, pero su soporte de jackknife fue menor al 50% (Fig. 3.3). Las apomorfias de este clado son células hipodérmicas con engrosamientos en su pared, presencia de idiobláastos, inflorescencias solitarias, pedicelo con un filamento, labelo con callos longitudinales y columna arqueada hacia el ápice. El clado comparte con los grupos externos el tener tallos formados por más de tres entrenudos, inflorescencias terminales y antera y estigma apicales.

Dentro de este clado *Octomeria nemerosa*, especie con la cual se había establecido el género monotípico *Pleurothallopsis*, es el taxón hermano de *Octomeria graminifolia*, mientras que *Restrepiopsis striata* es el taxón hermano de estos dos. Los resultados de este análisis apoyan entonces la transferencia de *Pleurothallopsis* a *Octomeria* (Luer, 1991), de modo que éste queda como un grupo monofilético. Sin embargo, estudios palinológicos revelan que algunas especies de *Octomeria* y

Myoxanthus tienen la superficie de los polinios lisa y con perforaciones que varían en cantidad, mientras que en *Pleurothallopsis nemerosa* la superficie de los polinios es rugosa-estriada y carece de perforaciones (Deanna Bouna, 1998). Esta evidencia sugiere que *Octomeria* está más relacionado con *Myoxanthus* que con *Pleurothallopsis*. Por otra parte, Luer (1986a) establece que de no ser porque *Octomeria* tiene ocho polinios y *Restrepiopsis* cuatro, los dos grupos podrían constituir un sólo género, idea que es apoyada por esta filogenia.

Otros estudios filogenéticos para Pleurothallidinae revelan relaciones diferentes a las encontradas aquí. En el análisis de Neyland *et al.* (1995) *Octomeria* y *Restrepiopsis* no presentan una relación cercana, aunque *Octomeria* ocupa la rama más basal de la subtribu y está estrechamente relacionada con el grupo de *Pleurothallis peduncularis* (*Myoxanthus*). En la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) *Octomeria* también ocupa la posición más basal de Pleurothallidinae, pero *Restrepiopsis* y *Pleurothallopsis* quedan como taxa hermanos en una posición más interna, dentro de un clado que incluye a taxa con 4 polinios (*Barbosella*, *Dresslerlla*, *Restrepia* y *Restrepiella*).

El linaje de *Pleurothallis*.

Este linaje numeroso constituye un clado bien soportado (valor de jackknife= 82%). Las apomorfías del clado son labelo sin movimiento (excepto en *Porroglossum*), estigma apical, rostelo apicular-erecto y caudículas ausentes, aunque en *Stelis* y taxa relacionados se presentan caudículas elásticas (Fig. 3.4). Este clado está formado por los taxa que Luer consideró como miembros de la afinidad *Pleurothallis* (Luer, 1986c). *Pleurothallis velaticaulis* (subgénero *Crocodelanthe*) y *Fronitaria caulescens* aparecen en las ramas más basales de este linaje y, a diferencia del resto de taxa, presentan antera apical y estigma subapical. El resto de los taxa forman parte de seis clados que en el árbol de la Fig. 3.4 reciben los nombres de *Porroglossum*, *Salpistele*, *Stelis*, *Lepanthes*, *Brachionidium* y *Pleurothallis sensu stricto*.

Clado de *Porroglossum*. Este clado está formado por *Porroglossum uxorium* y *Pleurothallis masdevalliopsis* (subgénero *Masdevalliantha*), el cual presenta un valor

de jackknife menor al 50%. Dentro del linaje *Pleurothallis*, de entre los taxa que presentan un anillo en el tallo, éstos dos lo tienen cerca de la base del entrenudo superior del tallo. Además, ambos taxa tienen sépalos provistos de caudas y pie de columna prominente, siendo estos rasgos las apomorfías para el clado (Fig. 3.4). En las filogenias de Neyland *et al.* (1995) y de Pridgeon, Solano & Chase (2001), *Porroglossum* aparece como el taxón hermano de *Masdevallia*. En el segundo análisis *Fronitaria* aparece muy relacionado a *Lepanthes*. *Pleurothallis masdevalliopsis* no fue incluido en ninguno de estos dos análisis.

Clado de *Salpistele*. Este clado está formado por *Andinia pensilis*, *Salpistele brunnea* y *Pleurothallis pentamyptera* (subgénero *Aenigma*), pero su valor de jackknife fue menor al 50%. Las apomorfías para el clado son región pre-yema de renuevo alargada y ortotrópica (aunque en *Salpistele* es abreviada y postrada), pétalos membranosos, labelo paralelo a la columna y abrazando a ésta, pétalos lineares (excepto en *Andinia*) y columna delgada y terete (Fig. 3.4). *Andinia pensilis* y *Salpistele brunnea* aparecen como taxa hermanos entre sí, por lo que ambos forman un grupo monofilético, aunque el primero recientemente fue segregado a partir del segundo (Luer, 2000b). Por su parte, *Pleurothallis pentamyptera* aparece como el taxón hermano de *Andinia* y *Salpistele*. Debido a la morfología floral muy similar entre *Andinia*, *Pleurothallis* subgénero *Aenigma*, *Salpistele* y *Lepanthes*, algunos autores han supuesto una estrecha relación entre ellos (Luer, 1991, 1994; Salazar y Soto, 1996), al grado que de no ser por las vainas tubulares en los tres primeros y lepanthiformes en *Lepanthes*, podrían formar un solo género (Luer, 1994). Sin embargo, los resultados de este análisis no apoyan una relación estrecha entre *Lepanthes* y los otros tres grupos, pero sí revelan que *Andinia*, *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* y *Salpistele* forman un grupo monofilético. En el análisis de Neyland *et al.* (1995) *Salpistele* quedó como grupo hermano de *Acostaea*, en un clado que incluye también a *Brachionidium*, *Condylogo* y *Dracula*. Por su parte, en el análisis de Pridgeon, Solano & Chase (2001) *Salpistele* aparece muy relacionado con *Stelis*, mientras que *Andinia* ocupa en una posición más alejada, en un clado junto con

Platystele, *Scaphosepalum* y *Pleurothallis* subgénero *Specklinia*. *Pleurothallis* subgénero *Aenigma* no fue incluido en este último análisis.

Clado de *Stelis*. *Lepanthopsis floripecten* (subgénero *Lepanthopsis*), *Platystele stenostachya*, *Pleurothallis mystax* (subgénero *Mystax*), *P. rubella* (subgénero *Rubellia*), *P. rufobrunnea* (subgénero *Pseudostelis*), *Stelis purpurascens*, *S. ciliaris* y *Teagueia rex* son los taxa que integran este clado, el cual tiene un valor de jackknife menor al 50%. Las apomorfías del clado son células de la exodermis radicular con engrosamientos uniformes en su pared, pétalos tan anchos como largos, labelo con un glenion, caudículas elásticas y presencia de viscario (Fig. 3.4). Dentro de este clado *Teagueia rex* y *Lepanthopsis floripecten* aparecen como taxa hermanos entre sí. Las apomorfías entre estos dos taxa son racimos de flores dísticas, flores transversales con respecto al raquis, pétalos dos veces más largos que anchos y labelo abrazando a la columna. Posteriormente aparece *Platystele stenostachya* como el taxón hermano de *Lepanthopsis* y *Teagueia*. Las apomorfías que definen la relación de estos tres taxa son velamen uniseriado, células de la exodermis radicular engrosadas en su pared tangencial y radial, idioblastos ausentes, sépalos membranosos, pétalos membranosos y perpendiculares a la columna. *Stelis purpurascens* es a su vez el taxón hermano de *Lepanthopsis*, *Teagueia* y *Platystele*. Las apomorfías para esta relación son columna trígona, antera dorsal y estigma bilobado. *Stelis ciliaris* (que tiene un estigma entero) aparece como el taxón hermano de los taxa con estigma bilobado, por lo que en este análisis *Stelis* no es monofilético. *Pleurothallis rufobrunnea*, *P. mystax* y *P. rubella* (que también tienen un estigma entero) aparecen como los taxa más basales del clado.

Luer (1986a), Solano (1993) y Salazar & Soto (1996) habían sugerido una estrecha relación entre *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Stelis* y *Teagueia*, los cuales podrían formar un grupo monofilético. Los resultados de este análisis apoyan la relación entre estos grupos, sin incluir a *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* ni a las especies de *Lepanthopsis* y *Stelis* que tienen estigma entero. *Brachionidium valerioi* y *Pleurothallis cardiantha*, también tienen un estigma bilobado, pero sus hojas son sésiles y sus inflorescencias solitarias, mientras que en los taxa

del clado de *Stelis* las hojas son pecioladas y las inflorescencias racemosas. *Pleurothallis rufobrunnea* es el representante del subgénero *Pseudostelis*, recientemente creado para acomodar a *Stelis rufobrunnea* y varias especies de *Pleurothallis* subgénero *Crocodelanthe* que tienen estigma entero y una morfología floral similar. Los resultados de este análisis indican que *Pleurothallis rufobrunnea* está más relacionado con los taxa de estigma bilobado que con otros grupos de *Pleurothallis*, por lo que no apoyan su transferencia a un nuevo subgénero de *Pleurothallis* (Luer, 1999).

En comparación con otros análisis, *Platystele* aparece como parte de un clado que incluye a *Dryadella*, *Masdevallia*, *Porroglossum* y *Trisetella* en la filogenia de Neyland *et al.* (1995), mientras que *Stelis* y *Lepanthopsis* forman un clado que también incluye a *Lepanthes*, *Restrepia* y *Pleurothallis ruscifolia* (subgénero *Pleurothallis*). Por otro lado, los resultados de la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) indican que *Stelis* es monofilético y que varios grupos de *Pleurothallis* forman un clado junto a éste, incluido *P. mystax*. *Stelis* comparte con estos *Pleurothallis* una morfología vegetativa muy similar, aunque la morfología floral es muy diferente entre ellos. En este último estudio *Lepanthopsis* aparece como el grupo hermano de *Lepanthes*, mientras que *Platystele* aparece más alejado, quedando como grupo hermano de *Scaphosepalum*. Teagueia y *Pleurothallis* subgéneros *Pseudostelis* y *Rubellia* no fueron incluidos en ninguno de estos dos análisis filogenéticos.

Clado de *Lepanthes*. Los taxa de este clado son *Draconanthes aberrans*, *Lepanthes felis* (subgénero *Marsipanthes*), *L. maxima* (subgénero *Lepanthes*), *L. pilosella* (subgénero *Brachycladium*), *Lepanthopsis apoda* (subgénero *Microlepanthes*), *Pleurothallis miranda* (subgénero *Mirandia*), *Trichosalpinx pseudolepanthes* (subgénero *Pseudolepanthes*) y *T. xenion* (subgénero *Xenia*). El clado tiene un valor de jackknife menor al 50% y sus apomorfías son tallos con más de tres entrenudos, vainas caulinares lepanthiformes y provistas de cilios (Fig. 3.4). En este clado *Lepanthopsis apoda* aparece como el taxón más basal, seguido por los dos taxa de *Trichosalpinx* y *Pleurothallis miranda*, el cual no presenta vainas lepanthiformes sino tubulares. Los tres taxa de *Lepanthes* forman un grupo

monofilético bien soportado (valor de jackknife de 83%), en donde *Lepanthes felis* y *L. maxima* aparecen como taxa hermanos. Por lo tanto, este análisis confirma la monofilia de *Lepanthes* tal como fue delimitado por Luer (1996b). Las apomorfias de *Lepanthes* son pétalos perpendiculares a la columna, lóbulos laterales del labelo prominentes y unidos por un conectivo, lóbulo medio del labelo en forma de apéndice y estigma ventral (Fig. 3.4). *Draconanthes* queda como grupo hermano de *Lepanthes* y las apomorfias para esta relación son flores extendidas con sépalos laterales paralelos entre sí y rostelo laminar y erecto. La posición de *Draconanthes* como grupo hermano de *Lepanthes* hace que puede ser igualmente válido considerarlo como un género separado de *Lepanthes* (Luer, 1999b) o bien, incluirlo dentro de éste.

Draconanthes, *Lepanthes*, *Lepanthopsis* y *Trichosalpinx* son los Pleurothallidinae que tienen en común vainas lepanthiformes, aunque la morfología floral es muy diferente entre ellos. Esto ha llevado a sugerir que este tipo de vainas se originó independientemente en estos grupos (Luer, 1991, 1996b; Salazar & Soto, 1996). Sin embargo, los resultados de esta filogenia apoyan una relación estrecha entre los taxa de vainas lepanthiformes, excepto aquellos que son parte de *Trichosalpinx* subgéneros *Trichosalpinx* y *Tubella*, que aparecen en el clado de los taxa con antera ventral (Fig. 3.6). En este análisis *Lepanthopsis* no es monofilético, pues mientras *L. floripecten*, que tiene estigma bilobado, está incluido en el clado de *Stelis*, *Lepanthopsis apoda*, que tiene estigma entero, es parte del clado de *Lepanthes*. Las relaciones de *Lepanthopsis* subgénero *Microlepanthes* y *Trichosalpinx* subgéneros *Pseudolepanthes* y *Xenia* han sido consideradas como confusas dentro de sus respectivos géneros, e incluso, las especies de estos grupos han sido consideradas en *Lepanthopsis* y *Trichosalpinx* en diferentes tiempos (Luer, 1986a, 1991, 1997).

Lepanthes es el único taxa de este clado que fue incluido en las filogenias de Neyland *et al.* (1995) y Pridgeon, Solano & Chase (2001). En el primer caso formó un clado junto con *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Specklinia*. La segunda filogenia incluyó representantes de los subgéneros *Lepanthes* y *Marsipanthes*, los cuales constituyen un grupo monofilético en un clado que incluyó además a *Lepanthopsis*, *Fronitaria*, *Trichosalpinx* y *Zootrophion*.

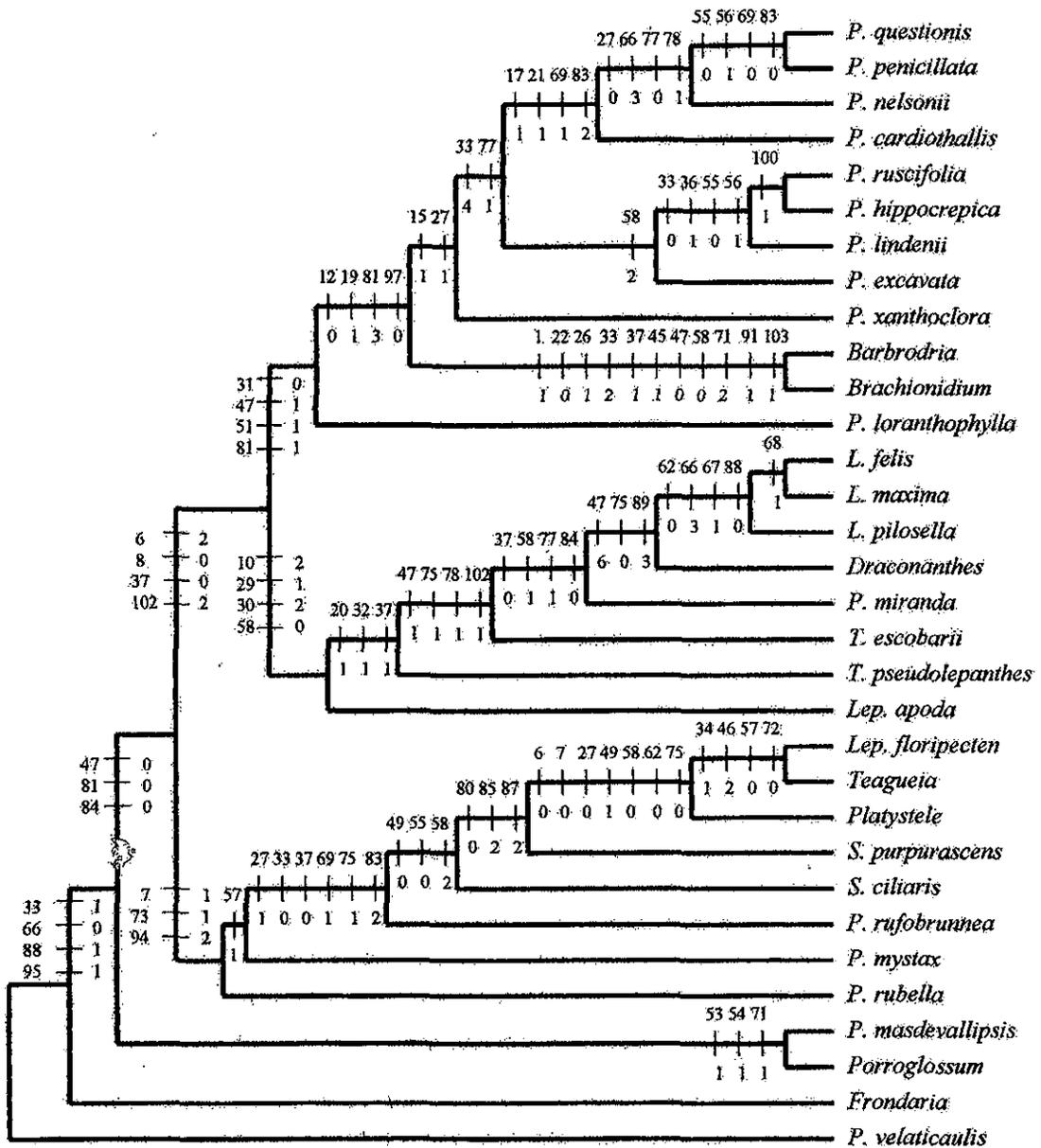


FIGURA 3.4. Relaciones entre los taxa del linaje *Pleurothallis*, mostrando sobre las ramas las apomorfias homoplásicas y no homoplásicas que soportan los diferentes clados de la misma, excepto en las ramas de los taxa terminales. Las relaciones son iguales a las señaladas en la Figura 3.1.

Clado de *Brachionidium*. Este pequeño clado está formado sólo por *Barbrodria miersii* y *Brachionidium valerioi*, su valor de jackknife fue de 51%. Las apomorfias del clado son región pre-yema de renuevo alargada, inflorescencia uniflora, pedúnculo floral más largo que la hoja y pedicelo con un filamento (Fig. 3.4). Este clado es el grupo hermano del clado de *Pleurothallis* s.s. La relación entre estos dos cladros está apoyada por un valor de jackknife de 52% y como apomorfias presenta tallos sin anillo, hojas sésiles, inflorescencias apicales, sépalos laterales formando un sinsépalo, columna sin pie y sinsépalo similar al sépalo dorsal. En la filogenia de Neyland *et al.* (1995) *Barbrodria* no fue incluido como taxa terminal, pero sí *Brachionidium*, el cual aparece como el grupo hermano de *Dracula*. En tanto, en la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) *Barbrodria* aparece muy estrechamente relacionado con *Restrepia*, *Restrepiella*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallopsis*. *Brachionidium* por su parte, queda como grupo hermano de *Octomeria*, en el linaje más basal éste último análisis.

Clado de *Pleurothallis* s.s. Este clado está formado por *Pleurothallis nelsonii* (subgénero *Ancipitia*), *P. cardiantha*, *P. excavata*, *P. hippocrepica*, *P. lindenii*, *P. questionis*, *P. ruscifolia*, *P. xanthochlora* (subgénero *Pleurothallis*) y *P. penicillata* (subgénero *Scopula*). Las apomorfias para el clado son tallo con una subepidermis, presencia de idioblastos, flores bilabiadas, sépalos laterales formando un sinsépalo y pétalos membranosos (Fig. 3.4). Sin embargo, el clado presentó un valor de jackknife menor al 50%. *Pleurothallis xanthochlora* (subsect. *Longiracemosae*) aparece como el taxón más basal del clado, los demás taxa se dividen en dos subclados. Uno formado por *P. cardiothallis*, *P. nelsonii*, *P. penicillata* y *P. questionis*. Este subclado presenta como apomorfias hojas cordiformes, inflorescencias solitarias y hojas deflexas con relación al tallo. El otro subclado está formado por *P. excavata*, *P. hippocrepica*, *P. lindenii* y *P. ruscifolia*. Sólo hay una apomorfia para este subclado, inflorescencia racemosa. De acuerdo a los resultados de este análisis, los subgéneros *Ancipitia* y *Scopula* están incluidos en el subgénero *Pleurothallis*, por lo que lo más adecuado es considerarlos a todos ellos como un sólo grupo. La especie tipo de *Pleurothallis*, *P. ruscifolia* (subgénero *Pleurothallis* sección *Pleurothallis* subsección *Pleurothallis*), está

incluida en este clado, por lo que con éste se podría delimitar al género como un grupo monofilético, *Pleurothallis sensu stricto*.

Luer (1986c) había sugerido una relación cercana de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* con *Pleurothallis* subgénero *Crocodelanthæ*. Sin embargo, en este análisis no hay una relación cercana entre ellos. Por otra parte, el mismo autor supuso que *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* secciones *Abortivæ* y *Macrophyllæ-Racemosæ* (representada por *P. cardiantha*) están más relacionadas con *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Scopula* que con otros taxa de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, relación que es confirmada en este análisis. La filogenia de Neyland *et al.* (1995) sólo incluyó dos taxa de este clado, los complejos de *Pleurothallis scoparium* (subgénero *Scopula*) y *P. ruscifolia* (subgénero *Pleurothallis*), pero no aparecen relacionados entre sí. El primero quedó como taxón hermano de un clado que incluyó a *Masdevallia*, *Porroglossum*, *Physosiphon* y *Trisetella*, mientras que el segundo quedó más alejado, más relacionado con *Lepanthopsis* y *Restrepia*. En la filogenia molecular de Pridgeon, Solano & Chase (2001) los taxa de este clado aparecen incluidos dentro de un clado que corresponde a también a *Pleurothallis s.s.*, pero este último clado incluye también a *Pleurothallis* subgéneros *Restrepioidia*, *Rhyncopera* y *Talpinaria*.

El linaje de *Acianthera*.

Excepto por *Octomeria*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallis fenestrata*, este linaje está formado por los taxa que Luer (1986c) consideró como parte de la afinidad *Acianthera*. Estos taxa pertenecen a *Barbosella*, *Chamelophyton*, *Dresslerella*, *Myoxanthus*, *Restrepia*, *Restrepiella*, así como *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Antilla*, *Apoda-Porrepentia*, *Arthrosia*, *Dresslera*, *Kraenzlinella*, *Pleurobotryum* y *Sarracenella*. El clado tiene un valor de jackknife menor al 50% y está apoyado por tres apomorfias: tallos sin un anillo, hojas sésiles y clinandrio que cubre por completo a la antera (Fig. 3.5). *Pleurothallis parvula* (subgénero *Antilla*) aparece como el taxón más basal, seguido sucesivamente por *P. auriculata* (subgénero *Arthrosia*), *P. erinacea* (subgénero *Kraenzlinella*) y *P. crepiniana* (subgénero *Pleurobotryum*). El resto de taxa se divide en tres clados, designados con los nombres de *Restrepia*, *Myoxanthus* y

Pleurothallis johnsonii, forman una politomía en el árbol de consenso estricto, pero constituyen un clado que presenta cuatro apomorfías: velamen formado por 3-5 capas de células, células de la exodermis radicular con engrosamientos uniformes en su pared, ovario ciliado y sépalos ciliados en el exterior (Fig. 3.5).

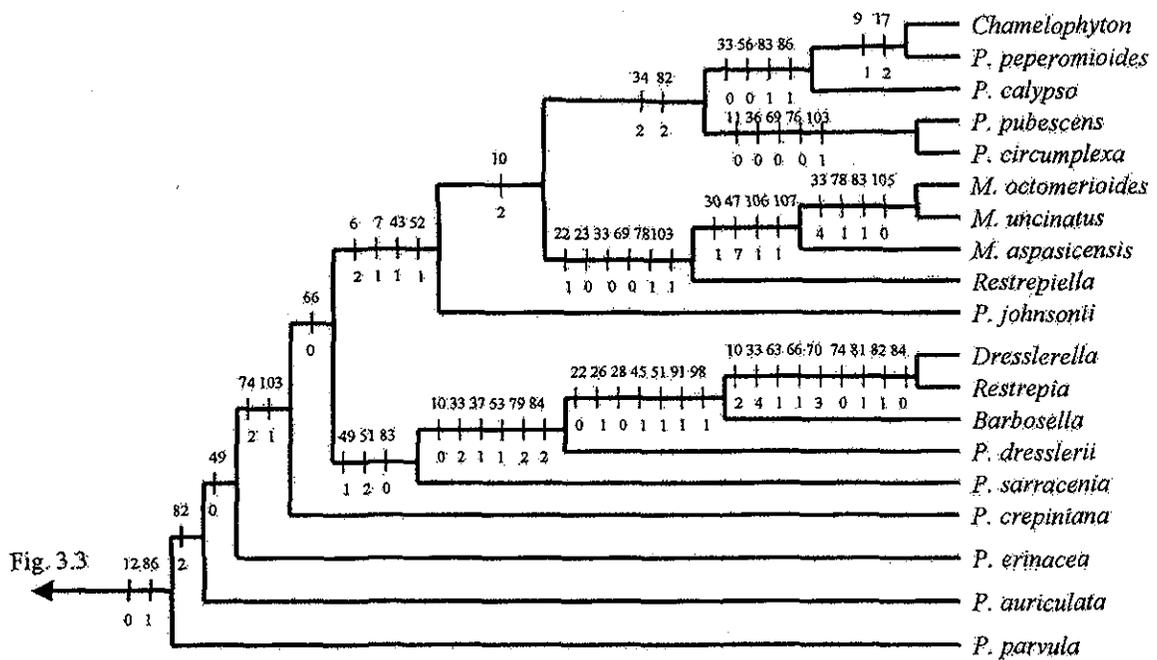


FIGURA 3.5. Relaciones entre los taxa del linaje *Acianthera*, mostrando sobre las ramas las apomorfías que soportan los diferentes clados de la misma, excepto en las ramas que conducen a los taxa terminales. Las relaciones entre los taxa son iguales a las señaladas en el árbol de la Figura 3.1.

Clado de *Restrepia*. Este clado está formado por las especies que representan a *Barbosella*, *Dresslerella*, *Restrepia*, así como *Pleurothallis dressleri* (subgénero

Clado de *Restrepia*. Este clado está formado por las especies que representan a *Barbosella*, *Dresslerella*, *Restrepia*, así como *Pleurothallis dressleri* (subgénero *Dresslera*) y *P. sarracenia* (subgénero *Sarracenella*). El clado presentó un valor de jackknife menor del 50% y las apomorfias son sépalos de textura membranosa, sépalos laterales formando un sinsépalo completamente fusionado y clinandrio con el margen entero (Fig. 3.5). Este clado aparece como el grupo hermano de *Pleurothallis johnsonii*, *Acianthera* y *Myoxanthus*. Dentro del clado *Dresslerella* queda como taxón hermano de *Restrepia* (valor de jackknife= 80%) y *Barbosella* como taxón hermano de estos dos. La relación para estos tres taxa tiene un valor de jackknife de 64% y sus apomorfias son células hipodérmicas con engrosamientos en su pared, clorénquima no diferenciado en empalizada, pedicelo con un filamento, 4 polinios, sépalo dorsal con una cauda y osmóforo claviforme en las caudas (Fig. 3.5). *Pleurothallis sarracenia* y *P. dressleri* aparecen sucesivamente como los taxa más basales del clado.

De los taxa de este clado el estudio de Neyland *et al.* (1995) sólo incluyó a *Barbosella*, *Dresslerella* y *Restrepia*, pero no hubo una relación cercana entre ellos. En este análisis *Barbosella* y *Dresslerella* ocupan ramas basales, mientras que *Restrepia* aparece como taxón hermano de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*. Por su parte, la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) muestra relaciones similares al presente estudio, pues indica una relación cercana entre *Barbosella*, *Dresslerella* y *Restrepia*, los cuales son parte de un clado que también incluye a *Myoxanthus*, *Restrepiella* y *Restrepiopsis*. Sin embargo, en este último análisis *Dresslerella* aparece como taxón hermano de *Myoxanthus*. *Pleurothallis dressleri* fue también incluido en el análisis de Pridgeon, Solano & Chase (2001), apareciendo dentro del clado de *Acianthera*.

Clado de *Myoxanthus*. *Myoxanthus serripetalus*, *Pleurothallis aspasicensis* (subgénero *Acianthera* sección *Satyria*), *P. uncinatus* (subgénero *Acianthera* sección *Silenia*) y *Restrepiella ophiocephala* son los taxa que integran este clado, cuyo valor de jackknife fue menor al 50%. Los tres primeros taxa forman un grupo monofilético, del cual *Restrepiella* es su taxón hermano. Las apomorfias del clado son velamen formado por 3-5 capas de células, células de la exodermis radicular con

engrosamientos uniformes en su pared, tricomas foliares ausentes o escasos, cutícula foliar de 12-22 μm de grosor, flores solitarias que abren simultáneamente, labelo carnoso, columna robusta y región pre-yema de renuevo abreviada (Fig. 3.5). En este clado *Pleurothallis aspacisensis* y *P. uncinatus* aparecen más relacionados con *Myoxanthus* que con *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. Por lo tanto, esta relación no apoya la transferencia de los grupos *Satyria* y *Silenia* a *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* realizada por Luer (1995). Por otro lado, los resultados de este estudio indican que *Myoxanthus* es un grupo monofilético sólo si incluye a los grupos de *Satyria* y *Silenia*, tal como ya antes habían sido considerado por Luer (1991).

En la filogenia de Neyland *et al.* (1995) *Myoxanthus* (representado por *Pleurothallis peduncularis*) aparece como taxón hermano de *Octomeria*, en la rama más basal de la subtribu, *Pleurothallis alexandrae* (subgénero *Acianthera* sección *Silenia*) ocupa la rama subsecuente y *Restrepiella* aparece en una posición más alejada. La filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) muestra una relación similar a la del presente estudio, en donde *Myoxanthus* está muy relacionado con los grupos *Satyria* y *Silenia*, pero también con *Dresslerella*. Por su parte, en este mismo análisis *Restrepiella* es parte del clado hermano de *Myoxanthus*, el cual está formado por los géneros que tienen 4 polinios (*Barbosella*, *Restrepia*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallopsis*).

Clado de *Acianthera*. Los taxa incluidos en este clado son *P. circumplexa* (subgénero *Acianthera* sección *Sicariae*), *P. peperomioides* (subgénero *Acianthera* sección *Phloeophilae*), *Pleurothallis pubescens* (subgénero *Acianthera* sección *Brachystachyae*), *P. calypso* (subgénero *Apoda-Prorepenia*) y *Chamelophyton kegelii*. El clado presenta un valor de jackknife menor al 50% y sus apomorfías son racimos de flores dísticas y columna alada en el ápice (Fig. 3.5). Este clado está dividido en dos subclados, en uno de ellos *Chamelophyton* es el taxón hermano de *Pleurothallis peperomioides*, mientras que *P. calypso* es el taxón hermano de los dos primeros. Este subclado tiene un valor de jackknife menor al 50%, sus apomorfías son inflorescencias solitarias que abren en sucesión, sépalos laterales paralelos a la columna, clinadrio entero y cubriendo completamente a la antera y región pre-yema de renuevo alargada. El otro subclado está integrado por *Pleurothallis pubescens* y *P.*

circumplexa, el cual presenta un valor de jackknife de 95% y sus apomorfias son tallos trígono, más de un racimo por tallo, labelo muy carnoso y región pre-yema de renuevo abreviada. Este análisis confirma una relación que ya había sido sugerida por Luer (1986c), sobre una estrecha relación entre *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* secciones *Brachystachyae* y *Sicaria* con *Chamelophyton*. Los resultados de esta filogenia sugieren que *Acianthera* podría establecerse como género monofilético en la subtribu, delimitándolo al menos con las secciones *Brachystachyae* y *Sicariae* de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*, *Pleurothallis* subgénero *Apoda-Prorepentia* y, posiblemente *Chamelophyton*.

En la filogenia de Neyland *et al.* (1995) *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* y *Chamelophyton* no fueron incluidos. En el análisis de Pridgeon, Solano & Chase (2001) también aparece un clado que corresponde a *Acianthera* y que incluye a taxa de *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Apoda-Prorepentia*. Pero en esta filogenia el clado de *Acianthera* incluye además a *Pleurothallis auriculata*, *P. fenestrata* y *P. johnsonii*. En cambio, *P. peperomioides* aparece en una posición alejada, mientras que *Chamelophyton* no fue incluido en el análisis. *Acianthera* ya había sido propuesto como un género para Pleurothallidinae, con *A. punctata* (sinónimo de *Pleurothallis recurva*) como especie tipo, la cual pertenece a la sección *Brachystachyae*.

El linaje de *Specklinia*.

Este linaje está formado por taxa miembros de la afinidad *Specklinia* (Luer, 1986c), excepto *Pleurothallis hemirhoda*, que es el taxón hermano de los linajes *Acianthera* y *Specklinia* (Fig. 3.2). El valor de jackknife para el linaje fue menor al 50% y está apoyado por tres apomorfias, velamen uniseriado, hojas pecioladas e inflorescencia laterales (Fig. 3.3). *Pleurothallis talpinaria* (subgénero *Talpinaria*) y *P. tuerckheimii* (subgénero *Dracontia*) aparecen como taxa hermanos entre sí y constituyen la rama más basal del linaje. Después aparecen sucesivamente como *P. mirabilis* (subgénero *Mirabilia*), *P. sclerophylla* (subgénero *Acuminatia*) y *P. minutalis* (subgénero *Specklinia* sección *Muscosae*). El resto de taxa de este linaje aparecen formando

parte de dos clados, uno incluyendo a *Masdevallia* y taxa relacionados, el otro formado por *Ophidion*, *Zootrophion* *Trichosalpinx* s.s. y varios taxa de *Pleurothallis* (Fig. 3.6).

Clado de *Ophidion*, *Trichosalpinx* s.s. y *Zootrophion*. Este clado presenta un valor de jackknife menor al 50% y está apoyado por dos apomorfías: racimos de flores sucesivas y columna alada desde la mitad o cerca de la base. *Pleurothallis deterrmannii* (subgénero *Mentosa*) y *P. resupinata* (subgénero *Effusia*) aparecen en la base del clado, pero forman una politomía junto con el clado que incluye al resto de taxa (Fig. 3.2). El resto de taxa forman un grupo monofilético, del cual *P. marginata* (subgénero *Specklinia* sección *Hymenodanthae*) es el taxón más basal. Los otros taxa forman parte de los subclados *Ophidion*, *Physothallis*, *Zootrophion*, *Trichosalpinx* s.s. y *Physosiphon*. En la base de este clado aparecen los subclados de *Ophidion* y *Physothallis*, formando una politomía con el clado que agrupa al resto de taxa (Fig. 3.6). El subclado de *Trichosalpinx* s.s. es el único que presenta un soporte alto (95%) y es el grupo hermano del subclado de *Physosiphon*. El subclado de *Zootrophion* es a su vez el grupo hermano de los dos subclados anteriores.

El subclado de *Ophidion* está integrado por *Ophidion pleurothallopsis* y *Pleurothallis janetiae* (subgénero *Elongatia*) y sus apomorfías son labelo sin movimiento, pie de la columna en forma de pedestal y labelo fusionado a la columna. El subclado de *Physothallis* está formado por *Pleurothallis neoharlingii* (subgénero *Physothallis*) y *P. ocellus* (subgénero *Andreettaea*), presentando como apomorfías flores tubulares, sépalos fusionados más allá de la mitad de su longitud, sépalos laterales libres y labelo con lóbulos laterales falcados. Por su parte, el subclado de *Zootrophion* está formado por *Z. atropurpureum*, *Pleurothallis lentiginosa* (subgénero *Pseudoctomeria*) y *P. tribuloides* (subgénero *Specklinia* sección *Tribuloides*). *Zootrophion* es el taxón hermano de *Pleurothallis lentiginosa* y *P. tribuloides* es el taxón hermano de estos dos. Las apomorfías para el subclado de *Zootrophion* son sépalos unidos en el ápice, flores con aberturas laterales entre los sépalos, sépalos laterales formando un sinsépalo, sépalos verrucosos en el exterior y superficie del labelo verrucosa (aunque las flores de *Pleurothallis lentiginosa* son tubulares y no tienen aberturas laterales).

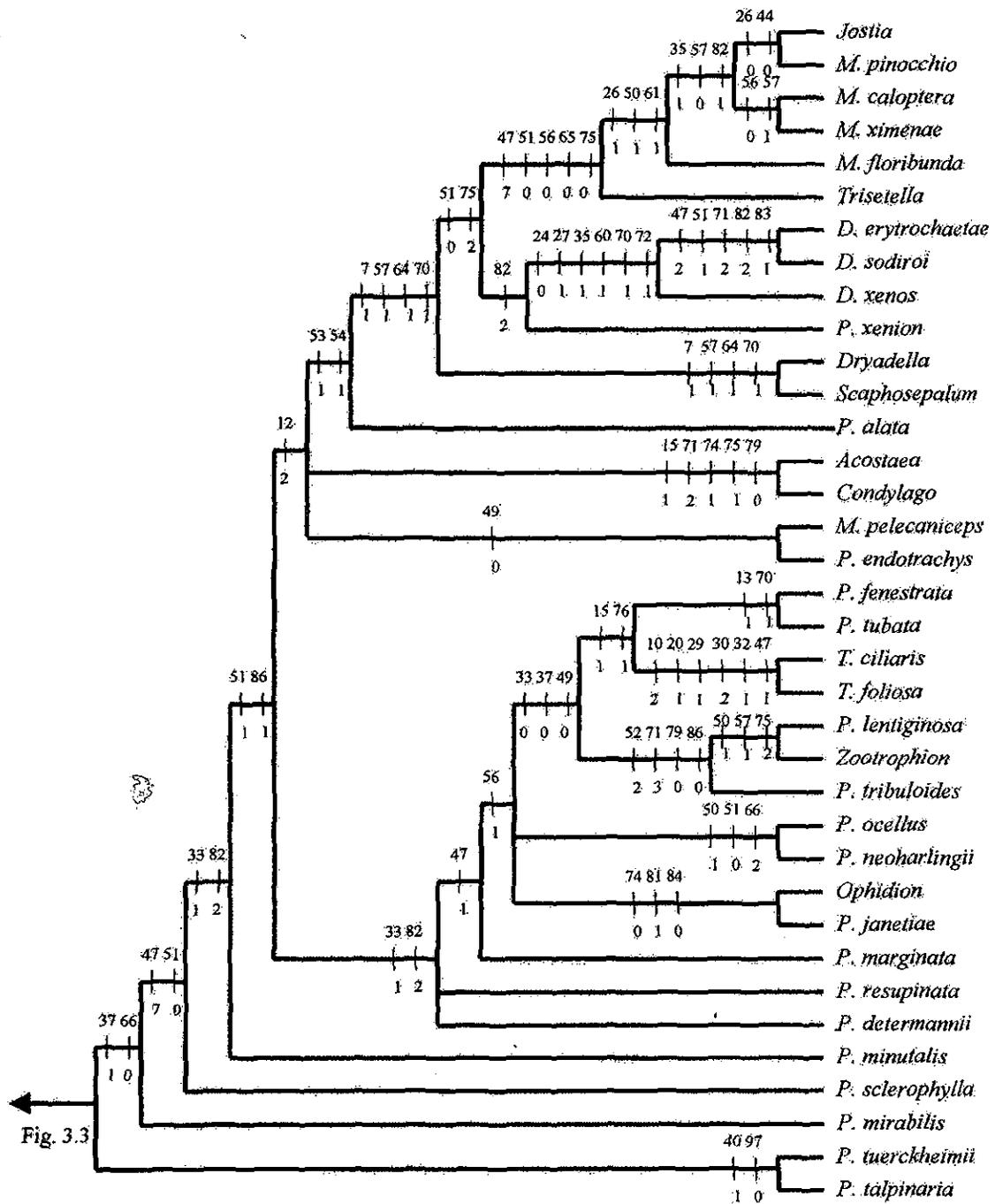


FIGURA 3.6. Relaciones entre los taxa del linaje *Specklinia*, mostrando sobre las ramas las apomorfías que soportan los diferentes clados, excepto en las ramas de los taxa terminales. Las relaciones son iguales a las señaladas en la Figura 3.1.

El subclado de *Trichosalpinx* s.s. está integrado por *T. orbicularis* (subgénero *Trichosalpinx*) y *T. berlinerii* (subgénero *Tubella*). Sus apomorfias son tallos de más de tres entrenudos, tallos sin subepidermis, peciolo torcido, vainas lepanthiformes con cilios, inflorescencia recargada en el envez foliar y racimos de flores simultáneas. Por último, el subclado de *Physosiphon* esta formado por *Pleurothallis tubata* (subgénero *Physosiphon*) y *P. fenestrata* (subgénero *Acianthera* sección *Cryptophoranthae*). Esta relación resulta inesperada y sólo está apoyada por una apomorfia, cutícula del tallo de 5 a 15 µm de grosor. Por mucho tiempo las *Pleurothallidinae* con sépalos unidos en sus ápices eran consideradas en el género *Cryptophoranthus*, muy aceptado hasta hace poco tiempo. Este rasgo fue el único carácter usado para delimitar *Cryptophoranthus*, pero en vista de que la unión entre los sépalos puede ser porque éstos son adherentes o porque están fusionados, Luer (1986c) consideró al caracter como homoplásico y no una sinapomorfia. De esta manera, las especies de *Cryptophoranthus* fueron segregadas en los géneros *Ophidion* y *Zootrophion*, quedando *Cryptophoranthus* reducido a una sección de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* (Luer, 1986c).

En este análisis *Trichosalpinx* es monofilético incluyendo sólo a los taxa de los subgéneros *Trichosalpinx* y *Tubella*, mientras que los subgéneros *Pseudolepanthes* y *Xenia* aparecen más relacionados con *Lepanthes*. Luer (1986c) propuso una relación cercana entre los grupos de *Trichosalpinx*, indicando además que el género relaciona a los taxa de la afinidad *Specklinia* con los de la afinidad *Pleurothallis*. Sin embargo, esta relación no fue confirmada en el presente análisis. Neyland *et al* (1995) representaron *Trichosalpinx* con *Pleurothallis blaisdellii* (subgénero *Trichosalpinx*) y *P. dura* (subgénero *Tubella*), pero el primero quedó más relacionado con *Pleurothallis sclerophylla* (subgénero *Acuminatia*) y *P. tuerckheimii* (subgénero *Dracontia*), el segundo está más relacionado con *Cryptophoranthus*. Este análisis también incluyó a *Physosiphon*, que aparece como grupo hermano de *Masdevallia*, *Porroglossum* y *Trisetella*. *Physothallis*, en cambio, aparece en una posición más alejada, sin relación con ninguno de los taxa que son parte de este clado.

En filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001) las relaciones entre los taxa de este clado son diferentes a las del presente análisis, aunque aparece hay una relación cercana entre *Trichosalpinx* y *Zootrophion*, incluidos dentro del clado de *Lepanthes*. Por otro lado, *Trichosalpinx berlineri* (subgénero *Trichosalpinx*), con un hábito de crecimiento colgante, queda fuera del resto de *Trichosalpinx*, como taxón hermano de *Zootrophion*. Por su parte, *Pleurothallis marginata*, *P. lentiginosa* y *P. tribuliodes* aparecen como miembros del clado de *Specklinia s.s. Pleurothallis mentosa*, una especie del mismo grupo al que pertenece *P. deterrmannii*, resulta ser parte de un clado que es hermano a *Pleurothallis s.s.* En cambio, *Pleurothallis* subgéneros *Elongatia*, *Physosiphon* y *Physothallis*, así como *P. resupinata*, aparecen más relacionados con *Stelis* que con *Trichosalpinx* y *Zootrophion*.

Clado de *Masdevallia* y taxa relacionados. Este clado esta formado por las especies que representa a *Acostaea*, *Condylago*, *Dracula*, *Dryadella*, *Masdevallia*, *Scaphosepalum* y *Trisetella*, así como por *Pleurothallis alata* (subgénero *Specklinia* sección *Muscariae*), *P. endotrachys* (subgénero *Empusella*) y *P. xenion* (subgénero *Xenion*). El clado presenta un valor de jackknife menor al 50% y sus apomorfías son un anillo cerca de la base del entrenudo superior del tallo y sépalos con caudas en el ápice (Fig. 3.6). En clado se divide a su vez en varios subclados, los cuales fueron designados en el árbol de la Fig. 3.2 con los nombres de *Acostaea*, *P. endotrachys*, *Scaphosepalum*, *Dracula* y *Masdevallia*. En la parte basal del clado los subclados de *Acostaea* y *Pleurothallis endotrachys* forman una politomía junto con el clado que incluye al resto de taxa. Dentro de éste último, *Pleurothallis alata*, el subclado de *Dryadella* y el clado formado por el resto de taxa también forman una politomía. Los taxa de *Masdevallia* (excepto *M. pelecanceps*) forman un subclado del cual *Trisetella* es su taxón hermano. *Dracula* aparece como un grupo monofilético, formando un subclado que es el único dentro del clado que presenta un valor de jackknife alto (87%). Sin embargo, en el árbol de consenso *Pleurothallis xenion* y los subclados de *Masdevallia* y *Dracula* forman una politomía (Fig. 3.2).

El subclado de *Pleurothallis endotrachys* está integrado sólo por este taxón y *Masdevallia pelecanceps* (subgénero *Pelecanceps*). El subclado sólo presenta una

apomorfia, sépalos de textura carnosa. De acuerdo a este resultado, *Masdevallia* no es un grupo monofilético si incluye a *M. pelecaniceps*, por lo tanto, esta especie debe ser considerada en un grupo diferente. Esto indica que es correcto el nombre de *Luerella* para esta especie, el cual había sido propuesto como un género monotípico (Braas, 1979), pero que había sido relegado a la sinonimia de *Masdevallia*. El subclado de *Acostaea* está formado por los taxa que representan a este género y a *Condylago*. Las apomorfias del subclado son tallos con una subepidermis, superficie del labelo sin ornamento, labelo movable por un mecanismo activo, labelo con un callo elevado en la parte media o basal y columna erecta. Otro subclado también formado por dos taxa es el que incluye a los taxa de *Scaphosepalum* y *Dryadella*. Las apomorfias para este subclado son pétalos tan largos como anchos, callos engrosados en el interior de los sépalos laterales, epiquilo del labelo más grande que el hipoquilo y labelo con callos longitudinales y carinados.

El subclado de *Dracula* está integrado por *D. erytrochaetae* (subgénero *Dracula*), *D. sodoroi* (subgénero *Sodiroa*) y *D. xenos* (subgénero *Xenosia*) que forman un grupo monofilético, con *Pleurothallis xenion* (subgénero *Xenion*) como su taxón hermano. Las apomorfias para este subclado son labelo sin callos callos marginales en su superficie y columna alada en el ápice. Dentro del subclado *Dracula erytrochaetae* aparece como taxón hermano de *D. sodoroi*, mientras que *D. xenos* es el taxón hermano de estos dos. De acuerdo a este análisis, *Dracula* es un grupo monofilético y sus apomorfias son hojas sin hipodermis adaxial y abaxial, raquis abreviado en el ápice de la inflorescencia, pétalos bivalvados, labelo con un epiquilo mayor que el hipoquilo y labelo con las nervaduras carinadas.

El subclado de *Masdevallia* está formado por *Jostia teaguei*, *Masdevallia caloptera* (subgénero *Amandae*), *M. floribunda* (subgénero *Masdevallia*), *M. pinocchio* (subgénero *Polyantha*), *M. ximena* (subgénero *Meleagris*) y *Trisetella trigloch* (Fig. 3.6). Las apomorfias para este subclado son flores cupuliformes, sépalos laterales unidos cerca de la mitad de su longitud, pétalos con un proceso apicular y labelo con callos longitudinales y carinados. Dentro de este subclado *Jostia teaguei* es el taxón hermano de *Masdevallia pinocchio* y *M. caloptera* el taxón hermano de *M. ximena*.

Estos dos pares de taxa hermanos son a su vez grupos hermanos entre sí y *M. floribunda* es el taxón hermano de ellos. Las apomorfias para estos cinco taxa son pared de las células hipodérmicas sin engrosamientos, sépalos laterales unidos arriba de la mitad y pétalos con un callo marginal engrosado. *Trisetella* aparece como el taxón hermano de *Masdevallia* y *Jostia*, lo que confirma la gran similitud vegetativa y floral entre estos grupos. Este análisis indica que *Masdevallia*, como fue delimitado por Luer (1986b, 2000a, 2000c), no es monofilético. Por un lado, *Jostia*, que recientemente fue segregada de *Masdevallia* como género monotípico (Luer, 2000b), aparece dentro de *Masdevallia*, lo cual no apoya su establecimiento como un género diferente. Por otra parte, *M. pelecaniceps* no aparece con el resto de *Masdevallia*, por lo que es necesario reconocer a *Luerella* como un género válido para esta especie.

El análisis de Neyland *et al.* (1995) muestra que *Dryadella*, *Masdevallia* y *Scaphosepalum* están muy relacionados entre sí, dentro de un clado que también incluye a *Physosiphon*, *Platystele* y *Porroglossum*. Pero en este análisis *Masdevallia* es el taxón hermano de *Porroglossum*, mientras que *Trisetella* es el grupo hermano de estos dos. Por otra parte, *Acostaea*, *Condylago* y *Dracula* están muy relacionados entre sí y son parte de un clado que incluye también a *Salpistele* y *Brachionidium*. Sin embargo, aquí *Dracula* aparece como taxón hermano de *Brachionidium*, mientras que *Acostaea* es el taxón hermano de *Salpistele*. En la filogenia de Pridgeon, Solano & Chase (2001 las relaciones entre estos taxa llegan a presentar algo similares con las obtenidas en el presente análisis. Entre ellas está que *Dryadella* y *Scaphosepalum* aparecen muy relacionados entre sí, dentro de un mismo clado. Por otro lado, *Dracula*, *Masdevallia* y *Trisetella* aparecen también dentro de un mismo clado. Que *M. pelecaniceps* queda fuera del resto de *Masdevallia* y debe ser considerado como un género diferente, *Luerella*. No obstante, en el análisis de Pridgeon, Solano & Chase (2001) *Condylago* aparece más relacionado con *Stelis*, *Porroglossum* es el grupo hermano de *Masdevallia* y *Dracula xenos* aparece dentro de *Masdevallia*, no con el resto de taxa de su género.

CONCLUSIONES

Las relaciones filogenéticas de este análisis fueron muy congruentes con el sistema de clasificación de Luer (1986a, 1986c). La subtribu se divide en cuatro linajes: *Octomeria* (el más basal), *Pleurothallis*, *Acianthera* y *Specklinia*. Excepto por *Pleurothallis*, los otros linajes tuvieron valores de soporte bajos.

Dracula es monofilético y el grupo hermano de *Masdevallia*. *Lepanthes* también fue monofilético, para el cual *Draconanthes* fue su grupo hermano. *Lepanthopsis* no es monofilético, pues las especies de estigma entero están más relacionadas con *Lepanthes*, mientras que las de estigma bilobado lo están más relacionadas con *Stelis* y *Platystele*. *Masdevallia* es monofilético sólo si incluye a *Jostia* y excluye a *Masdevallia pelecanceps*. *Myoxanthus* es monofilético sólo si incluye a las secciones *Satyria* y *Silenia* de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. Aunque los *Stelis* de estigma bilobado y los de estigma entero se encuentran dentro de un mismo clado, éstos no aparece formando un grupo monofilético. *Trichosalpinx* no es monofilético, pero se presenta un grupo monofilético formado por las especies de antera ventral incluidas en *Trichosalpinx* subgéneros *Trichosalpinx* y *Tubella*.

Pleurothallis (*sensu* Luer, 1986c) es un grupo polifilético cuyos taxa pertenecen a los linajes *Acianthera*, *Pleurothallis* y *Specklinia*. Dentro del linaje *Pleurothallis* se presenta un clado que corresponde a *Pleurothallis* s.s., formado por los subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*. *Acianthera* puede considerarse como un género diferente de *Pleurothallis* que podría delimitarse con las secciones *Brachystachyae* y *Sicariae* del subgénero *Acianthera*, *Pleurothallis* subgénero *Apoda-Prorepentia* y posiblemente *Chamelophyton*. En cambio, *Pleurothallis* subgénero *Specklinia* no es un grupo monofilético, ya que sus taxa aparecen en varios clados del linaje *Specklinia*.

Los taxa con estigma bilobado y dos polinios claviformes de *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y *Teagueia* forman un grupo monofilético. *Draconanthes*, *Lepanthes*, *Lepanthopsis* subgénero *Microlepanthes* y *Trichosalpinx* subgéneros *Pseudolepanthes* y *Xenia*, que tienen vainas lepanthiformes, también forman un grupo monofilético.

Es necesario evaluar estos resultados con los de la filogenia molecular de *Pleurothallidinae*, integrando ambos tipos de información en una sola filogenia.

APENDICE 2

Matriz de datos para la filogenia morfológica de Pleurothallidinae. ? = estado de carácter desconocido por no contarse con información para codificarlo. - = estado de carácter no aplicable.

<i>Acostaea</i>	00001??00	00001102??	?100200100	1100100101	0200100000	1000010110	11000000100
	1000010100	0000020011	100112220	11000001010	101		
<i>Andinia</i>	01001??00	00001001??	?100200100	1100100101	0200100000	1100100100	0101010000
	0100000000	3000020001	0011101010	2021110000	011		
<i>Arpophyllum</i>	010002??00	00002-0010	0100100002	0000?00000	0000000120	02000010110	01000000100
	0000010000	0000020000	0011101000	2010120310	100		
<i>Barboseella</i>	01001?0100	0000010000	0100100002	1110000002	1-00100000	1001010110	1101100100
	1000010000	0000020022	0001112220	1200000110	101		
<i>Barbrodria</i>	21001??00	1000110000	012010000?	11?0?00002	1-00100000	1001100110	01000000100
	0000010000	0000120000	0000001300	2321210100	011		
<i>Brachionidium</i>	11101??00	00001100??	?100100000	0010101002	1-00100000	1001200010	10000000001
	0000000000	0001020101	1010000300	2322110300	011		
<i>Chamelophyton</i>	01001??00	00011100??	?12010030?	11?0100002	1-00000000	1001010100	11000000100
	1000010000	2000000022	0001112212	01000001211	101		
<i>Condylago</i>	00001??00	0000110200	1100200100	1100100101	0200100000	1000020110	01000000101
	1000010000	3000020011	1001102211	11000001010	101		
<i>Dilomilis</i>	00000??00	00102-00??	?000001?0?	?????00000	0200000000	0000020010	01000000100
	0000010000	3000020001	0011112320	2010020310	101		
<i>Draconanthes</i>	00001??00	00002-01??	?100210100	1100112111	0200100000	1000200110	01200000100
	1000010000	0000000000	0011101000	2021131000	011		
<i>Dracula erythrochaetae</i>	00001?0100	0000110200	0100200100	0001100101	0210100000	10100002110	2131010101
	1001010000	0000121020	0001012221	11000001010	101		
<i>D. sodiroi</i>	00001??00	000011020?	?100200100	00??00101	0210100000	10100001111	1101010110
	1001010000	0000021020	0001112221	11000001010	101		
<i>D. xerces</i>	00001??00	000011020?	?100200100	00??00101	0210100000	1010020110	0101010100
	10011100?0	0000101020	0001112210	01000001010	101		
<i>Dresslerella</i>	011111?00?	00012-0000	1100100210	1110002002	2-00001001	1101010100	1111100100
	1000011001	1000300002	0101122112	00000001111	101		
<i>Dryadella</i>	0000101100	0000110100	0101200100	1100100102	2200000000	1000020110	0101011101
	1000010000	0000100022	0101112221	11000001010	101		
<i>Fronitaria</i>	00001??00	00002-01??	?100200100	1100130100	0200100000	1000020110	01000000100
	0000010000	2000020020	0001011200	0111212000	001		
<i>Jostia</i>	00001??00	00001102??	?100200100	1100100101	0210100000	10000002111	0101010110
	1000110100	0000000010	0001102210	11000001010	101		
<i>Lepanthes felis</i>	00001??00	00002-0100	0100210100	1100112111	0200000001	10000001111	01000000110
	1010010000	3110000000	0011101000	2021030000	011		

L. maxima 00001??00 00002-0100 0100210100 1100112111 0110000001 1000200110 0100000002
1010000000 3110000000 0011101010 2021030000 011
L. pilosella 21101??00 10000-0100 0120210200 1100112111 0200000001 1100200110 1100000100
1110000000 3100000000 0011001000 2021030000 011
Lepanthopsis apoda 00001??00 00002-0100 0100200100 1100112101 0200000000 1000100110 0100000100
0000010000 3000000100 0010001000 2321131000 011
L. floripecten 00001??00 00002-0100 0100200100 1100112100 0100000000 1000200110 0100000000
0000010000 0001000100 0010001002 2322110000 211
Masdevallia caloptera 00001?0100 0000110200 0100200100 1110100101 0210100000 1010002111 0101010101
1000110100 0000100022 0001102210 11000001010 101
M. floribunda 00001?0100 0000110200 0100200100 1110100102 1-00100000 1010002111 2101010110
1000110100 0000000022 0001112221 11000001010 101
M. pinocchic 00001??00 00001101?? ?100200?0? 11??00100 0210120000 1000002100 2101010110
1000110100 0000330022 0001112200 11000001010 101
M. ximena 0?001?0100 0000110200 0100200100 1110100101 0200100000 1010010111 0101010101
1000110000 0000000022 0001112210 11000001010 101
M. pelecanceps 0?001?0100 0000100200 0100200100 1110100101 0200100000 10?0010100 1100000101
1000110000 2000000022 0001112221 11000001010 101
Myoxanthus 0000120111 00002-0001 0100100000 1110101002 3-00000001 1100020100 0110000100
1000010001 0001000022 0001012221 01000001010 101
Octomeria graminifolia 0000110111 00002-0011 1101100002 1111100002 2-00000000 1001020010 0100000100
0000010000 2000000022 0001111200 2110120310 101
Octomeria nemerosa 00001??01 00002-00?? ?100100002 1111100002 2-00100000 1001010110 1100000100
0000010000 2000000022 0001111210 2010220310 101
Ophidion 00001??00 00002-01?? ?100200100 1100120101 0200000000 1000003100 1100000110
1000010000 4000000000 0001122110 10000001010 101
Pleurothallis alata 00001??00 0000110200 0100200100 1100100101 0200100000 1000020110 1101010100
1000010000 0001030020 0101112221 11000001010 101
P. aspasicensis 01112?1?1 00002-0000 010010001? 1110122202 2-00000001 1100020100 1110000100
1000010000 1001000022 0001112220 11000001010 101
P. auriculata 00001??00 00001000?? ?100100100 1100100000 0200000000 10000010110 1100000100
1000010000 3000000000 0001112221 12000001010 101
P. calypso 21001??00 10001000?? ?100100100 1100100002 3-00000100 11000020100 0110000110
1000010000 3000000020 0001112210 01000001010 101
P. cardiothallis 0000120000 0000100000 1110101100 1101100002 2-00000000 10000010110 1000000100
1000000000 0001000100 0010000302 2322110000 011
P. circumplexa 00001??00 00001020?? ?100400100 1100100000 0111000000 11000010100 1110000100
1000010000 0001000022 0101112211 11000001010 101
P. crepiniana 01001??00 00001000?? ?101100100 1100100000 0200000000 10000010100 1100000100
1000010000 3000100022 0001112221 11000001010 101

P. determinii 00001??00 0001100100 0120200100 1100100101 0200100000 1000010110 11000000100
1000010100 0000010020 0001112221 11000001010 101
P. dressleri 01001??00 00011000?? ?120100100 1100100002 3-00100000 1000020110 2101010100
1000010000 0000000022 0001122220 12000001010 101
P. endotrachys 00001??00 00001102?? ?100200100 1100100101 0200110000 1000020100 01000000100
1000010000 0000000020 0001112221 11000001010 101
P. erinacea 00001??00 00001000?? ?100100100 1100100000 0200100010 11000020100 01000000100
1000010000 3001000020 0001112221 11000001010 101
P. excavata 0000120000 0000100000 1100100100 1101100002 2-000000000 1000010110 10000000100
2000010000 0000000000 0010101000 2321110000 ?11
P. fenestrata 0100100100 0000110010 1100200100 0110000100 0200000000 11000003100 11100000110
1000010000 0000100022 0101112220 11000001010 101
P. janetiae 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200100000 1000010110 10000000100
1000010000 0000000000 0001112120 10000001010 101
P. johnsonii 01001??00 00002-00?? ?100100100 1100120200 0200000000 11000010100 11100000100
1000010000 1000000022 0001112221 11000001010 101
P. hemirhoda 00001??00 00001001?? ?100100100 1100100002 2200000000 1000010110 10000000100
0000011000 2000000000 0001112111 00000001010 101
P. hippocrepica 0000120000 0000100000 1100100100 1101100000 0201000000 1000010110 10000000010
2000010010 3000000000 0010001300 2321110000 011
P. lentiginosa 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100102 3-000000000 10000001101 11200000111
1000010000 0000000022 0001102221 01000001010 101
P. lindenii 0000120000 0000100000 1110100100 1101100000 0201000000 1000010110 10000000010
2000010000 0000000000 0010000300 2321110000 011
P. loranthophylla 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100000 0200000100 1010010110
1100000000 1000000000 0000000000 0000101100 2001110000 011
P. marginata 00001??00 0000100100 0100200100 1100100101 0200100000 1000010110 11000000110
1000010000 0000000020 0101112221 11000001010 101
P. masdevallioopsis 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100102 3-00100000 1010020110 0101?10101
0000010000 2000030000 0001001200 2211110000 ?11
P. minutalis 01001??00 0000100100 0100200100 1100100101 0200100000 1000020110 01000000100
0000010000 0000000020 0001112221 01000001010 101
P. mirabilis 00001??00 00001010?? ?100200100 11001001000200100000 1000010110 11000000100
1000010000 0000130020 0001112212 01000001010 101
P. miranda 00001??00 00002-01?? ?100210100 1100100112 2-000000100 10000010110 11000001101
10000010000 0000000001 0011010100 2021110000 ?11
P. mystax 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200100000 1000010110 21010001101
10000010000 0000100100 0000001000 2311111000 ?11
P. nelsonii 00001??00 00001010?? ?110401100 1100100002 2-000000000 10000010110 10200000100
2000010010 3001000020 0000111302 2111110000 011

P. neoharlingii 01001??00 0000100100 0100200100 1100000101 0200100000 1000001111 0100000110
1000010000 3000200020 0001112220 1100001010 101
P. ocellus 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200100000 10000003111 01000000110
1000010000 2000000020 0001102210 1100001010 101
P. parvula 00001??00 00001000?? ?100100100 1100100001 0200100000 1000010110 11000000100
0000010000 3000100022 0001112211 1100001010 101
P. penicillata 00001??00 00001000?? ?110101100 1100100002 2-00000000 1000010110 10000000010
1000010000 3000000000 0010101000 2321110000 011
P. pentamyptera 11001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200000000 1000100110 01000000000
0000000010 1000000000 0011101000 2011110000 011
P. peperomioides 01001??00 00011000?? ?120100100 1100100002 1-00000000 1100010101 11100000110
1000010000 0000300022 0001112210 0100001010 101
P. pubescens 00001??00 00001020?? ?100100100 1100100000 0101000000 1100010100 1110000101
1000010000 1001000022 0101112211 1100001010 101
P. questionis 00001??00 00001000?? ?11010110? ???00000 0200000000 1000010110 10000000010
1000010000 3000000000 0000001300 2321110000 011
P. resupinata 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200100000 1000010110 11000000100
1000010000 3000000022 0001112221 1100001010 101
P. rubella 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100101 0200100000 1000020110 01000000100
1000011000 0000010100 0000001000 2011210000 ?11
P. rufobrunnea 00001??00 0000100100 0100200100 1101100100 0200000000 1000100110 0100000111
1000010000 0001000101 0000101302 2211110000 211
P. ruscifolia 0000120000 0000100000 1100100100 1101100100 0201000000 1000010110 10000000010
2000010010 0001000000 0010001302 2321110000 211
P. sarracenia 01001??00 00001000?? ?100100100 1100100000 0210000000 1000001111 21000000110
1000010000 0000030022 0000112220 1100001010 101
P. sclerophylla 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100100 0200000000 1000020110 01000000100
1000010000 0000000022 0001112211 0100001010 101
P. talpinaria 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100102 2-00000100 1000010110 10000000000
0000000000 3000000020 0001111210 0100001010 101
P. tubata 000010?100 0000100110 1100200101 1100100100 0200000000 1000001111 21000000110
1000010000 3000230020 0001112222 1100001010 101
P. tribuloides 00001??00 0000110100 0100200100 1100100100 0210000000 11000003110 11200000110
1000010000 0000030020 0001102220 0100001010 101
P. tuerckheimii 00001??00 0000100100 0100200100 1100100100 0200000100 1000010110 10000000101
1000010000 3001000022 0010012221 0100001010 101
P. uncinatus 0000121111 00002-0010 0100100012 1110101002 2-000000001 11000020100 11100000100
1000010000 0000000022 0001112220 1100001010 101
P. velaticaulis 00001??00 01001001?? ?100200100 1100100100 02010000100 1000020110 01000000101
0000010000 2000000000 0001101200 2210210010 ??1

F. xanthochlora 0000120000 0000100000 1100100100 1101100001 0100000000 1000010110 10000000100
1000010000 0000000000 0000001300 2321110000 011
P. xenion 11001??00 00001102?? ?100200100 1100100102 1-000000000 1010020110 0101010101
1000010000 3000010000 0001112210 1000001010 101
Platysteles 0000100100 0000100100 0100200100 11000000100 0200000000 1000100110 01000000001
0000000000 0001000100 0000000302 2322120000 211
Ponera 01000??00 00102-00?? ?000001?0? ???000001 0111000000 0111020110 01100000101
0000010000 0000020000 0001102200 0010010111 100
Porroglossum 00001?100 0000110200 0100200300 1100100101 0210102000 1200002110 2101010110
1000010000 0000010011 1001101200 2121110000 011
Restrepia 00001?000 00002-0001 0100210001 1101120012 2-00100000 1001010110 1101100100
0000011001 1000300002 0001122110 1000001110 101
Restrepiaella 0000121100 00001-0010 0100300002 1111100002 3-000000000 1101010100 11100000110
1000010000 0001000022 0001002221 1100001110 101
Restreplopsis 00001??00 00002-00-0 0100100000 1101120002 2-000000000 1001010110 11000000100
0000010000 2000000022 0001112200 0110020110 101
Salpistele 10001??00 00001001?? ?100200100 11000000101 0200100000 1000100110 10000000000
0000000000 0011101010 2021110000 011
Scaphosepalum 00001?000 0000110200 0100200100 1100100101 0200100010 1000002110 2101011111
1000010000 3000200022 0001122221 0100001010 101
Stelis ciliaris 0000111100 0000100100 0100200100 1101100100 0200000000 1000100100 01000000001
2000010000 0001000101 0000001002 2311210000 211
S. purpurascens 000111100 0000100100 0100200100 1101100100 0200000000 1000100100 01000000001
2000010000 0001000101 0000000002 2322110000 211
Trichosalpinx ciliaris 00001??00 00002-0100 1100210100 1100112110 0200000000 1000010100 01100000100
1000010000 0000000020 0101112221 1100001010 101
T. escobarii 00001??00 00002-01?? ?100210100 1100112111 0200100000 1000010110 01000000100
0000010000 2000000001 0001101200 2321110000 011
T. foliosa 00001??00 01002-0100 1100210100 1100112110 0200100000 1000010100 01000000100
1000010000 0000000020 0101112220 1100001010 101
T. pseudolepanthes 00001??00 00002-01?? ?100210100 1100112111 0200100000 1000100110 01100000000
0000000000 0000000000 10000001000 2311110000 011
Teagueia 00001??00 00001001?? ?100200100 1100100100 0100100000 1000100110 01000000000
0000000000 0001000100 0011000002 2322110000 211
Trisetella 0000100100 0000110200 0101200100 1100100101 0200102000 10100002110 2101010110
1000010100 0000000022 0001112220 1100001010 101
Zootrophion 00001??00 00002-02?? ?100200100 1100120100 0200000000 10100003101 11200000111
10?0010100 1000030022 ?101102220 0100001010 101

CAPITULO IV

DATOS MOLECULARES Y MORFOLOGICOS PARA EVALUAR LAS RELACIONES FILOGENETICAS DE *STELIS* s.l.

RESUMEN

Dentro de Pleurothallidinae se suponía que *Stelis* estaba estrechamente relacionado con *Lepanthopsis* y *Platystele*. Sin embargo, una filogenia molecular reciente indica que *Stelis* está más relacionado con varios grupos de *Pleurothallis* con los cuales comparte una morfología vegetativamente, pero floralmente son diferentes. Esto abre la posibilidad de que la delimitación de *Stelis* se amplie para incluir estos grupos de *Pleurothallis* (*Stelis sensu lato*), haciéndolo el género más diverso y heterogéneo de la subtribu. En vista de ello, es necesario analizar las relaciones filogenéticas dentro de *Stelis* s.l., elaborar una clasificación infragenérica de éste, determinar el status filogenético de *Stelis* s.s. y la posición de las especies de estigma bilobado y las de estigma entero (*Apatostelis*). En este estudio se realizó la filogenia de *Stelis* s.l. usando datos de secuencias de la región ITS del ADNr y datos morfológicos, analizados por separado y en combinación. Se analizó un total de 74 secuencias para el grupo interno, más dos para el grupo externo. *Stelis* s.l. fue representado por 48 secuencias, 20 de ellas para *Stelis* s.s. Se incluyó caracteres morfológicos para encontrar las apomorfías que definan las relaciones entre y dentro *Stelis* s.l. En los tres análisis *Stelis* s.s. fue un grupo monofilético, dentro del cual quedan incluidas las especies de estigma entero (*Apatostelis*), así como *Pleurothallis* subgénero *Pseudostelis*. Las relaciones generadas en el análisis morfológico fueron diferentes a las del análisis molecular, pero en este último las relaciones fueron muy similares a las del análisis combinado, formándose los clados de *Stelis* s.s., *Dracontia*, *Effusia* y *Physosiphon*. En el análisis molecular el clado de *Stelis* s.l. incluyó a *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* (parte), *Effusia*, *Crocodeilanthé*, *Dracontia*, *Physosiphon*, *Physothallis*, *Pseudostelis* y *Unciferia*. En el análisis combinado el clado que agrupó estos taxa incluyó además a *Pleurothallis* s.s. y *Specklinia* s.s.

INTRODUCCION

Stelis es un género de Pleurothallidinae que se distribuyen desde México hasta Bolivia y el sur de Brasil, incluyendo las Antillas, pero son las regiones andinas de Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela donde presenta su mayor riqueza de especies. Los miembros del género crecen desde unos cuantos metros arriba del nivel del mar hasta casi los 3500 m de altitud, siendo los bosques nublados de altitudes intermedias donde las especies son más abundantes y constituyen uno de los principales elementos de la vegetación epifítica. Las plantas de *Stelis* se caracteriza por tener tallos formados de dos entrenudos, un anillo engrosado cerca del ápice del tallo, una hoja carnosa y peciolada, una inflorescencias racemosa, flores extendidas, sépalos subiguales entre sí, pétalos y labelo mucho más pequeños que los sépalos y muy carnosos, labelo provisto de un glenion, columna corta y robusta, antera dorsal, estigma y rostelo apicales y polinario con dos polinios claviformes (Garay, 1979; Luer, 1986a, Solano, 1993). Algunos de estos rasgos se presentan en otros grupos, como *Lepanthopsis* y *Platystele*, pero no la combinación de todos ellos. No obstante la gran diversidad de *Stelis*, 600-700 especies, la gran mayoría de especies presenta una morfología floral muy constante, por lo que es considerado un género muy homogéneo dentro de Pleurothallidinae. Tradicionalmente este género no ha despertado el interés de los botánicos y su taxonomía ha sido poco estudiada fuera de los trabajos de Garay (1956, 1979) y Luer (1986c). No obstante, *Stelis* ha sido estudiado para los tratamientos de las orquideofloras del Neotrópico (Cogniaux, 1893-96, 1909-10; Williams, 1946; Ames & Correll, 1952; Schweinfurth, 1958; Dunsterville & Garay, 1959-1976; Schultes, 1960; Foldats, 1970; Garay, 1974; Pabst & Dungs, 1975; Solano, 1993, 1999).

A pesar de la homogeneidad en la morfología floral de *Stelis*, algunos grupos pequeños de especies con algún rasgo morfológico diferente al del resto del género han sido segregadas en géneros diferentes, como *Dialissa*, que fue propuesto por Lindley (1845) para unas cuantas especies de flores tubulares. Otro grupo fue *Steliopsis*, propuesto por Brieger (1975) para aquellas especies cuyos sépalos laterales forman un sinsépalo cóncavo. Garay (1979) por su parte, separó de *Stelis* a un grupo de especies que tienen antera apical y estigma entero, en lugar antera dorsal y estigma bilobado que presentan la mayoría del género, en el género *Apatostelis*. Si bien *Apatostelis* fue

aceptado por autores como Hamer (1981, 1985, 1989), McVaugh (1985) y Szlachetko (1995), normalmente está considerado en la sinonimia de *Stelis*, junto con *Dialissa* y *Steliopsis* (Garay, 1979; Luer, 1986a; Solano, 1993). Por último, *Stelis rufobrunnea* y cinco especies de *Pleurothallis* subgénero *Crocodeilanth*e fueron transferidas por Luer a un subgénero de *Pleurothallis* recientemente establecido, *Pseudostelis* (Luer, 1999). Las especies de este grupo exhiben rasgos intermedios entre *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, el racimo y forma de los segmentos florales del primero y la forma de la columna del segundo.

Tradicionalmente la taxonomía de Pleurothallidinae se ha basado en su morfología floral (Lindley, 1858-1859; Cogniaux, 1893-1896; Schlechter, 1915; Williams, 1946; Ames & Correll, 1952-1953; Schweinfurth, 1958; Foldats, 1970; Garay, 1974, Misas & Arango, 1974). Esto ha llevado a juicios intuitivos al suponer que los caracteres florales reflejan con más fidelidad las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu que los caracteres vegetativos. Es así como se ha supuesto que *Stelis* presenta una estrecha relación con *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y *Teagueia*, que tienen una inflorescencia racemosa, antera dorsal, estigma bilobado y 2 polinios claviformes (Luer, 1986c, Solano, 1993, Salazar y Soto, 1996). Aunque esta relación es confirmada en la filogenia con información morfológica de Pleurothallidinae (Capítulo III de esta tesis), no lo es en la filogenia obtenida con tres tipos de secuencias del ADN (Pridgeon, Solano & Chase, 2001). En la filogenia de Pleurothallidinae con datos morfológicos de *Stelis* forma un grupo monofilético junto con otros taxa que tienen estigma bilobado: *Lepanthopsis*, *Platystele* y *Teagueia*, para los cuales *Pleurothallis* subgénero *Pseudostelis* es su grupo hermano. Por su parte, en la filogenia molecular de Pridgeon, Solano & Chase (2001), *Stelis* aparece como un grupo monofilético que incluye a *Apatostelis*, mientras que *Lepanthopsis* y *Platystele* aparecen alejados de este clado, el primero como grupo hermano de *Lepanthes*, el segundo como grupo hermano de *Scaphosepalum*. En cambio, varios grupos de *Pleurothallis* aparecen estrechamente relacionados a *Stelis*, formando un clado bien soportado (*Stelis s.l.*). Estos grupos de *Pleurothallis* presentan una morfología vegetativa muy similar a la de *Stelis*, pero la morfología floral es muy diferente entre ellos. A partir de las relaciones generadas en la filogenia molecular, la delimitación de *Stelis* podría ser ampliada para incluir a estos grupos de *Pleurothallis*

(Pridgeon & Chase, *comn. per.*). Esto hará de *Stelis* el género más numeroso y más heterogéneo de la subtribu Pleurothallidinae.

Las relaciones filogenéticas de *Stelis* con otros grupos de Pleurothallidinae se han supuesto *a priori* a partir de algunos caracteres florales (Luer, 1986c, Solano, 1993, Salazar & Soto, 1996). Sin embargo, esto puede llevar a interpretaciones erróneas de las mismas, sobre todo cuando la evolución de su morfología floral ha estado influenciada por las presiones de selección impuestas por sus polinizadores, como se ha documentado en *Platanthera* (Hapeman & Inoue, 1997) y Oncidiinae (Chase & Palmer, 1997). Bajo este panorama, la morfología floral de Pleurothallidinae parece deberse en gran medida a eventos de evolución convergente y no ser reflejo de su historia filogenética. Debido a las aparentes incongruencias filogenéticas con datos morfológicos y moleculares para inferir las relaciones filogenéticas dentro de Pleurothallidinae, en este estudio se realizó la filogenia de *Stelis s.l.* (Pridgeon, Solano & Chase, 2001) a partir de datos de secuencias de la región ITS del ADNr y datos morfológicos. Mediante este estudio se trata de obtener evidencias que permitan una clasificación infragenérica de *Stelis s.l.* en base a principios cladísticos, evaluar las relaciones entre las especies de estigma bilobado y las de estigma entero (*Apatostelis*), así como el status filogenético de *Pleurothallis* subgénero *Pseudostelis*. Finalmente, el uso de información morfológica permitirá encontrar las apomorfías para *Stelis s.l.* y los grupos subgenéricos de éste.

MATERIALES Y METODOS

Taxa seleccionados. Todos los taxa terminales fueron representados por especies ejemplares. Con este enfoque se evitó codificar aquellas categorías taxonómicas con variación morfológica intra-específica y sus posibles efectos sobre la construcción de los árboles (Evans *et al.*, 2000; Wiens, 2000). Por otro lado, este enfoque permitió seleccionar las mismas especies para las matrices molecular y morfológica, de modo que se puedan ser combinables. El análisis molecular incluyó 74 taxa para el grupo interno, incluyendo los géneros *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* y *Stelis*. Este último fue representado por 20 taxa, 3 de ellos con estigma entero, el resto con estigma bilobado. Los grupos de *Pleurothallis* incluidos en el clado

de *Stelis* s.l. (*sensu* Pridgeon, Solano & Chase, 2001) que fueron son los subgéneros *Acuminatia*, *Crocodelanthe*, *Dracontia*, *Effusia*, *Elongatia*, *Mystax*, *Physosiphon*, *Physothallis*, *Pseudostelis* y *Unciferia*. Otros grupos de *Pleurothallis* incluidos en el análisis fueron los subgéneros *Acianthera*, *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Specklinia*. El análisis morfológico incluyó a 70 de los 74 taxa del grupo interno. *Pleurothallis breviscapa*, *P. corticicola*, *P. lansbergii* y *P. linearifolia* no fueron incluidos en el análisis morfológico por falta de información para codificar los caracteres morfológicos. El análisis combinado incluyó a todos los taxa presentes en las dos matrices. La Tabla 4.1 presenta la información para los ejemplares de las especies que fueron analizados en este estudio, en donde se sigue aún el sistema de clasificación de Luer (1986c). En todos los análisis el grupo externo estuvo integrado por *Arpophyllum giganteum* y *Dilomilis montana*. Se prepararon ejemplares de respaldo para casi todos los taxa, como especímenes herborizados o como flores preservadas en líquido.

Análisis de caracteres morfológicos. Para el análisis morfológico se incluyó un total de 64 caracteres vegetativos y florales, cuya variación fue codificada en estados discretos, tanto binarios como multiestados. La mayoría de estos caracteres fueron incluidos en el análisis de caracteres morfológicos para Pleurothallidinae presentado en el Capítulo III, sólo que éstos fueron re-codificados de acuerdo a la variación presente entre los taxa usados en este estudio. Otros caracteres fueron seleccionados y su variación codificada expresamente para los taxa incluidos en este análisis. En este análisis la selección de caracteres estuvo guiada por dos supuestos, en primer lugar, que cada carácter representa *a priori* una hipótesis de homología taxica, la cual tiene que ser probada en el análisis filogenético. En segundo lugar, que la variación que exhibe cada carácter se presenta entre taxa específicos y no dentro de ellos (Wiens, 1995; Evans *et al*, 2000). Las fuentes de información para la selección y codificación de los caracteres fue el estudio de material vivo, herborizado y preservado en FAA. Para cada especie estudiada a partir de material vivo se preparó un ejemplar de respaldo que fue depositado en el Herbario AMO. Otra fuente de información fue los tratamientos taxonómicos e ilustraciones publicadas para los grupos incluidos en el estudio (Garay, 1979; Dunsterville & Garay, 1959-1976; Luer, 1986a, 1986c, 1989, 1990, 1991, 1992, 1993, 1994, 1998a, 1998b, 1999; Salazar y Soto, 1996; Solano, 1993, 1999; Soto, 1987;

Vásquez & Ibisch, 2000). Los dos grupos externos fueron estudiados a partir de material vivo o preservado en FAA y, adicionalmente de los tratamientos de Garay (1974b) y Whitner (1998) para *Arpophyllum* y Nir (1998) para *Dilomilis*.

Extracción de ADN. Para la extracción de ADN se usó el protocolo de Doyle y Doyle (1987), pero debido a que muchas veces las muestras vegetales fueron de tamaño muy pequeño (menos de 0.5 g), éste fue modificado para optimizar la cantidad del ADN extraído. El tejido vegetal consistió en hojas o flores, ya sea frescas o deshidratadas en sílica gel. El material vegetal fue pulverizado en nitrógeno líquido y buffer CTAB 2X, precalentado a 65°C y adicionado con polivinilpirrolidona (PVP) al 2%. Se hizo una doble extracción de ADN usando cloroformo:alcohol isoamílico (proporción 24:1). Posteriormente el ADN fue precipitado en isopropanol y acetato de amonio 5 M, centrifugado, lavado en etanol al 70% y resuspendido en buffer TE (tris HCl 10 mmol/L, EDTA 1 mmol/L, pH 8.0). Las muestras fueron purificadas mediante extracción en geles de agarosa al 1% y con columnas de sílice QIAquick (QIAGEN, Ltd). Finalmente, las muestras fueron almacenadas a -20° hasta ser amplificadas por PCR.

Amplificación y secuenciación. La región ITS del ADN ribosomal nuclear (incluyendo la subunidad 5.8S) fue amplificada mediante la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa. Se usó un volumen de reacción de 50 µl formado por 1.5 unidades de Taq DNA polimerasa (Life Technologies, Maryland), amortiguador para PCR 1X, MgCl₂ 2 mM, mezcla de dNTP 1 mM, 1 µM de cada cebador, DMSO al 2%, BSA 10 mg/mL y 2 µL de cada muestra de ADN genómico. Los cebadores usados para PCR fueron AB101 y AB102, diseñados por Duozery *et al.* (1999). En algunos casos también se empleo el par de cebadores ITS4 y ITS5, diseñados éstos por Baldwin (1992). Las condiciones de amplificación fueron: un paso inicial de desnaturalización a 94° por 60 s, seguidos por 28 ciclos consistentes en un paso de desnaturalización a 94° por 60 s, un paso de alineamiento a 55° por 60 s y un paso de extensión a 72° por 60 s. Después de estos ciclos siguió un paso de extensión final a 72° por 7 min. Los productos de amplificación fueron purificados mediante extracción en geles de agarosa al 1% y columnas de sílice QIAquick. Finalmente las muestras purificadas fueron sometidas a secuenciación en ciclos con nucleótidos dye-terminator y los cebadores

ITS5 e ITS4, para posteriormente ser secuenciadas en ambas direcciones, usando un secuenciador automático ABI 377.

Análisis filogenético. Las secuencias fueron ensambladas, alineadas y editadas usando el programa BioEdit 5.0.9 (Hall, 2001). Debido a que las secuencias presentaron diferencias en su longitud, los algoritmos para alinearlas con el programa Clustalw (Thompson *et al.*, 1994) no siempre fueron óptimos, por lo que la alineación final se corrigió manualmente. El análisis filogenético con los datos moleculares, morfológicos y combinados se realizó usando algoritmos de parsimonia con el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2001). En los tres análisis los caracteres fueron tratados como no ordenados y con el mismo peso (Parsimonia de Fitch), se usó la opción ACCTRAN para optimizar su evolución sobre los árboles. Para encontrar los árboles más cortos, se empleó una estrategia consistente en una búsqueda inicial de 1000 replicas con adición de los taxa al azar y la opción SPR como algoritmo para intercambiar las ramas del árbol, pero salvando sólo 10 árboles por réplica. Los árboles resultantes fueron salvados y posteriormente usados como árboles de inicio en una búsqueda heurística completa, esta vez usando las opciones adición simple de los taxa y TBR como el algoritmo para el intercambio de ramas del árbol, sin límite en el número de árboles salvados. El ajuste entre los datos y la topología de los árboles fue evaluado obteniendo los índices de consistencia (IC), retención (IR) y consistencia re-escalada (CR). El soporte interno de las ramas de los árboles fue evaluado mediante 250 réplicas de jackknife (Farris *et al.*, 1996), con las opciones de adición simple de los taxa, TBR como el algoritmo para el intercambio de las ramas, pero salvando sólo 100 árboles en cada réplica, registrando sólo los valores superiores al 50%. Finalmente, se optimizó los cambios entre los caracteres morfológicos sobre uno de los árboles mínimos del análisis combinado, con la finalidad de hallar las apomorfias que soportan los diferentes clados encontrados en el análisis combinado.

TABLA 4.1. Material vegetal utilizado en este estudio. Para aquellas secuencias ya depositadas en el GenBank, se da su número de accesión. Los ejemplares de respaldo están depositados en el Herbario AMO a menos que se señale otro. Se sigue el sistema de clasificación de Luer (1986a, 1986c, 1989, 1994, 1998a-b, 1999, 2000b).

Género	Subgénero o grupo	Especie	Origen	Voucher	No. accesión
<i>Apophyllum</i>		<i>A. giganteum</i> Hartw. ex Lindl.	México	M.W. Chase 0-584 (K)	AF266742
<i>Dilomilis</i>		<i>D. montana</i> (Sw.) Summerhayes	Puerto Rico	M.W. Chase 0-206 (K)	AF262915
<i>Dracula</i>		<i>D. eritrochaetae</i> (Rchb. f.) Luer	Ecuador	E. Hágsater s.n.	
<i>Lepanthes</i>		<i>L. arachnion</i> Luer & Dressler	México	R. Solano 843	
		<i>L. calopetala</i> Salazar & Soto	México	G. Salazar 4729	
		<i>L. maxima</i> Salazar et Soto	México	M. Soto 7319	
		<i>L. scopula</i> Schltr.	México	M. Soto 7207	
		<i>L. vivipara</i> Salazar et Soto	México	E. Pérez 647	
<i>Masdevallia</i>		<i>M. Coppei</i> Angel	Cultivado	E. Hágsater s.n.	
<i>Myoxanthus</i>		<i>M. octomerioides</i> (Schltr.) Luer	México	G. Salazar s.n.	
<i>Pleurothallis</i>	<i>Acianthera</i>	<i>P. circumplexa</i> Lindl.	México	Hort.	AF262919
		<i>P. johnsonii</i> Ames	México	M. Soto 3638	AF262920
		<i>P. obscura</i> A. Rich. & Galeotti	México	R. Solano 920	
		<i>P. pubescens</i> Lindl.	México	Hort.	
		<i>P. sicaria</i> Lindl.	Cultivado	Manning 950742 (K)	AF262848
	<i>Acuminata</i>	<i>P. angustilabia</i> Schltr.	Cultivado	Manning 890604 (K)	AF262868
		<i>P. linearifolia</i> Cogn.	Cultivado	Hermans 2336 (K)	AF262869
		<i>P. sclerophylla</i> Lindl.	México	M. Soto 4358	
		<i>P. platystylis</i> Schltr.	México	R. Solano 921	
		<i>P. quadrifida</i> (Lex.) Lindl.	México	R. Solano 922	
	<i>Ancipitia</i>	<i>P. nelsonii</i> Ames	México	R. Solano 901	
	<i>Crocodelianthe</i>	<i>P. velaficuilis</i> Rchb. f.	Cultivado	Kew 1995-40102 (K)	AF262847
	<i>Dracontia</i>	<i>P. cobanensis</i> Schltr.	México	M. Soto 4807	AF262926
		<i>P. pachyglotta</i> Lindl.	México	M. Soto s.n.	
		<i>P. tuerckheimii</i> Schltr.	Cultivado	KEW 1942-9135 (K)	AF262877
	<i>Effusia</i>	<i>P. amparoana</i> Schltr.	Cultivado	Hermans 2039 (K)	AF262831
		<i>P. aristocrática</i> L. O. Williams	México	R. Solano 916	
		<i>P. jalapensis</i> (Kraenzl.) Luer	México	M. Soto 8135	
		<i>P. lansbergii</i> Regel	Cultivado	R. Solano 912	
		<i>P. nigriflora</i> L. O. Williams	México	A. López 2374	
		<i>P. omata</i> Wittm.	México	M. Soto 4947	
		<i>P. resupinata</i> Ames	México	E. Hágsater 2867	
	<i>Elongata</i>	<i>P. guftata</i> Luer	Cultivado	Hermans 2963 (K)	AF262833
	<i>Empusella</i>	<i>P. endotrachys</i> Rchb. f.	México	G. Salazar 4350	AF262859
	<i>Kraenzlinella</i>	<i>P. erinacea</i> Rchb. f.	Perú	O. Francke s.n.	AF262923
	<i>Mystax</i>	<i>P. mystax</i> Luer	Cultivado	J & L Orchids s.n. (K)	AF262876
	<i>Physosiphon</i>	<i>P. tacanensis</i> Soto-Arenas & Solano (nécita)	México	M. Soto 2939	AF262918
		<i>P. tubata</i> (Lodd.) Steud.	México	L. Sanchez 300	AF262845

	<i>Physothalitis</i>	<i>P. neoharlingii</i> Luer	Brasil	Kew 1957-46701 (K)	AF262846
	<i>Pleurothallis</i>	<i>P. antonensis</i> L. O. Williams	México	M. Soto 4220	
		<i>P. cardiantha</i> Rchb. f.	Cultivado	Hermans 2950 (K)	AF262832
		<i>P. cardiothallis</i> Rchb. f.	México	M. Soto 5232	AF262918
		<i>P. correllii</i> Luer	México	M. Soto 3233	
	<i>Pseudostelis</i>	<i>P. rufobrunnea</i> Lindl.	México	M. Soto 7816	
	<i>Specklinia</i>	<i>P. alata</i> A. Rich. & Galeotti	México	R. Solano 743	
		<i>P. breviscapa</i> C. Schweinf.	Cultivado	R. Solano 911	
		<i>P. brighamii</i> S. Watson	México	R. Solano 761	AF262925
		<i>P. corticola</i> Schltr.	Cultivado	Hermans 3685 (K)	AF262870
		<i>P. costaricensis</i> Rolfe	Cultivado	Kew 1997-7405 (K)	AF262862
		<i>P. digitata</i> Luer	México	I. Aguirre 1263	
		<i>P. grobyi</i> Bateman ex Lindl.	Cultivado	Hermans 2095 (K)	AF262860
		<i>P. marginata</i> Lindl.	México	I. Aguirre 1151	AF262921
		<i>P. minutalis</i> Lindl.	México	R. Jiménez 1044	AF262922
		<i>P. pisinna</i> Luer	México	I. Aguirre 1144	
		<i>P. seftularioides</i> (Sw.) Spreng.	México	R. Solano 807	AF282871
		<i>P. setosa</i> C. Schweinf.	México	R. Solano 769	AF262924
	<i>Uncifera</i>	<i>P. segoviensis</i> Rchb. f.	Cultivado	Manning 890812 (K)	AF262866
	<i>Stelis</i>	<i>S. argentata</i> Lindl.	Cultivado	Kew 1984-4053 (K)	AF262878
		<i>S. afroviolacea</i> Rchb. f.	Cultivado	Kew 1997-7410 (K)	AF262879
		<i>S. bidentata</i> Schltr.	México	M. Soto 5526	
		<i>S. endresii</i> Rchb. f.	México	M. Soto 4382	
		<i>S. fragans</i>	Cultivado	R. Solano 903	
		<i>S. gemma</i> Garay	Cultivado	Kew 1997-7411 (K)	AF262889
		<i>S. gracilis</i> Ames	México	G. Salazar 3070	
		<i>S. guatemalensis</i> Schltr.	México	M. Soto 6850	AF262928
		<i>S. hymenantha</i> Schltr.	México	M. Soto 5269	
		<i>S. lanata</i> Lindl.	Cultivado	Hermans 1286 (K)	AF262881
		<i>S. leucopogon</i> Rchb. f.	México	E. Pérez 167	
		<i>S. microchila</i> Schltr.	México	M. Soto 7222	
		<i>S. ophioglossoides</i> Sw	Cultivado	R. Solano 905	
		<i>S. ovatilabia</i> Schltr.	México	M. Soto 6621	
		<i>S. purpurascens</i> A. Rich. & Galeotti	México	R. Solano 610	
		<i>S. tenuissima</i> Schltr.	México	E. Hágsater 11722	
		<i>S. trigoniflora</i> (Sw.) Garay	Cultivado	R. Solano 907	
	<i>Estigma entero</i>	<i>S. ciliaris</i> Lindl.	México	R. Solano 610	AF262927
		<i>S. oxypetala</i> Schltr.	México	R. Solano 847	
		<i>S. rubens</i> Schltr.	México	M. Soto 5650	

RESULTADOS

Análisis de caracteres morfológicos

1. *Entrenudos de la región pre-yema de renuevo.* Los entrenudos de la región pre-yema de renuevo pueden ser alargados y los módulos adyacentes estar separados entre sí. En otros casos los entrenudos de la región pre-yema de renuevo son abreviados y los módulos adyacentes están muy apretados entre sí. Codificación: región pre-yema de renuevo abreviada (0), región pre-yema de renuevo alargada (1).
2. *Tipo de velamen.* La codificación de este carácter fue de acuerdo a la información que aparecen en Dressler (1993). Este autor señala que la subtribu Pleurothallidinae presenta un velamen de tipo *Pleurothallis*, mientras que *Arpophyllum* y *Dilomilis* tienen velamen de tipo *Epidendrum*. Codificación: tipo *Epidendrum* (0), tipo *Pleurothallis* (1).
3. *Plantas que producen módulos adventicios.* En algunas especies y grupos de la subtribu Pleurothallidinae la yema de la inflorescencia se transforma en una yema de renuevo, por lo que entonces produce un módulo adventicio y no una inflorescencia en el ápice del tallo, como normalmente sería el caso. Codificación: (0) ausentes, (1) presentes.
4. *Numero de entrenudos por tallo:* Los tallos de *Lepanthes*, *Myoxanthus* y *Pleurothallis miranda* consisten de tres hasta doce entrenudos. En el resto de grupos los tallos están formados por sólo dos entrenudos. Codificación: dos entrenudos (0), más de tres entrenudos (1).
5. *Tallo en sección transversal.* Los tallos por lo general son cilíndricos en sección transversal. En algunas especies de *Pleurothallis* subgénero *Acianthera* son triangulares en sección transversal, mientras que en *Pleurothallis* subgénero *Ancipitia* están lateralmente comprimidos. Codificación: cilíndricos (0), triangulares (1), lateralmente comprimidos (2).
6. *Tipo de vaina caulinar.* Por su forma las vainas pueden ser tubulares, lepanthiformes y lateralmente comprimidas. Las vainas tubulares son estructuras cilíndricas que cubren parcial o totalmente a los entrenudos y por lo general son estrechas a éstos en toda su longitud. Este tipo de vainas es el más común en Pleurothallidinae. Las vainas Lepanthiformes cubren totalmente al entrenudo, pero mientras que su parte basal se encuentra apretada a éste, su parte apical se ensancha a manera de embudo, con el margen apical recurvado, todas las venas son prominentes y provistas de cilios más o menos conspicuos. Las venas lepanthiformes se presentan en *Lepanthes*. Las vainas lateralmente comprimidas presentan una compresión en toda su longitud, son más o menos estrechas en su parte basal y muy infladas hacia su ápice, se traslapan entre sí y cubren por completo a los entrenudos. Este tipo de vainas se presentan en *Pleurothallis johnsonii*. Codificación: vainas tubulares (0), vainas lepanthiformes (1), vainas lateralmente comprimidas (2).
7. *Tipo de ornamento de la vaina caulinar.* Las vainas pueden ser glabras o bien, estar cubiertas por algún tipo de ornamentación, que pueden ser o cilios. Codificación: ausente (0), con cilios (1), con escamas (2).
8. *Anillo del tallo.* En las plantas que tiene hojas pecioladas el entrenudo superior del tallo presenta un anillo engrosado. Este anillo puede localizarse muy cerca del ápice del entrenudo superior del tallo, o muy cerca de la base del entrenudo superior del tallo. Codificación: anillo ausente (0), anillo cerca del ápice del entrenudo superior del tallo (1), anillo cerca de la base del entrenudo superior del tallo (2).
9. *Numero hojas por tallo.* En todos los miembros de Pleurothallidinae y en *Arpophyllum* sólo se presenta una hoja por tallo. En cambio, *Dilomilis* presenta una hoja por cada nudo del tallo, aunque en los nudos basales éstas caen durante el desarrollo de la planta. Codificación: dos o más hojas por tallo (0), una hoja por tallo (1).
10. *Forma general de la hoja.* Las hojas en la mayoría de Pleurothallidinae son elípticas,

- lanceoladas u ovadas, más largas que anchas. En *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis* las hojas tienen el ápice acuminado, la base muy ensanchada y bilobada, lo cual les confiere una forma cordada. En unas cuantas especies las hojas llegan a estar lateralmente comprimidas y su forma general es linear. Codificación: hojas elípticas, lanceoladas u ovadas (0), hojas lineares (1), hojas cordiformes (2).
11. *Base de la hoja*. La base de la hoja carece de un pecíolo y es sésil en varios grupos de la subtribu. Una hoja con un pecíolo bien definido se presenta en grupos como *Dracula*, *Lepanthes*, *Masdevallia* y *Stelis*. Por su parte, una hoja con los márgenes decurrentes sobre la parte superior del ápice del tallo se presenta en *Pleurothallis circumplexa*. Codificación: base envainante (0), base sésil (1), base peciolada (2) base decurrente sobre el tallo (3).
 12. *Posición de la hoja con relación al tallo*. En la gran mayoría de Pleurothallidinae las hojas son erectas con respecto al eje del tallo, pero en *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula* las hojas son fuertemente deflexas con respecto al eje del tallo, por lo que entre ambas estructuras se forma un ángulo recto o agudo. Codificación: hojas erectas (0), hojas deflexas (1).
 13. *Pecíolo torcido sobre su eje*. En *Lepanthes* y *Pleurothallis miranda* la base del pecíolo se encuentra torcida sobre su eje, de modo que la inflorescencia queda recargada sobre el envés de la hoja, a diferencia de resto de las Pleurothallidinae, en donde el pecíolo no está torcido y la inflorescencia está recargada sobre el haz de la hoja. Codificación: pecíolo no torcido en su base (0), pecíolo torcido en su base (1).
 14. *Bráctea espatácea*. Esta bráctea se localiza en la base del pedúnculo, tiene forma triangular y como la hoja, presenta un desarrollo conduplicado y una venación paralela. Por lo general, esta bráctea es apenas 1/10 o menos el tamaño de la hoja. En cambio en *Pleurothallis* subgéneros *Crocodelante* y *Dracontia*, la bráctea espatácea es de aspecto folioso y puede ser de 1/5 a 1/2 del tamaño de la hoja. Codificación: bráctea 1/10 o menos el tamaño de la hoja (0), bráctea 1/5 a 1/2 el tamaño de la hoja (1).
 15. *Origen de la inflorescencia sobre el tallo*. La inflorescencia es terminal si surge directamente del ápice del tallo, en la zona de abscisión. En otros casos la inflorescencia surge a cierta distancia debajo del ápice del tallo, en el anillo, por lo que entonces la inflorescencia es lateral o subterminal. En unos cuantos casos la yema de la inflorescencia se origina en la base del tallo, por lo que entonces la inflorescencia es basal. Codificación: inflorescencia terminal (0), inflorescencia lateral (1), inflorescencia basal (2).
 16. *Posición de la inflorescencia sobre la hoja*. La inflorescencia por lo general se encuentran recargada sobre la superficie adaxial de la hoja, pero en *Lepanthes* y *Pleurothallis mirandia* la inflorescencia se encuentra recargada en la superficie abaxial. Codificación: inflorescencia recargada sobre la superficie adaxial (0), inflorescencia recargada sobre la superficie abaxial (1).
 17. *Tipo de inflorescencia racemosa*. Los racimos pueden ser de dos tipos, aquellos cuyas flores abren todas o la mayoría de ellas simultáneamente, o bien, racimos cuyas flores abren sucesivamente de la base hacia el ápice. Codificación: racimos ausentes (0), racimos de flores sucesivas (1), racimos de flores simultáneas (2).
 18. *Tipo de inflorescencia solitarias*. Existen tres tipos de inflorescencias solitarias, una flor única por tallo y temporada de crecimiento, un fascículo de flores solitarias que abren sucesivamente una tras otra y un fascículo de flores que abren todas simultáneamente. Codificación: Inflorescencias solitarias ausentes (0), inflorescencia uniflora (1), fascículo de flores solitarias sucesivas (2), fascículo de flores solitarias simultáneas (3).
 19. *Racimo subcapitado*. El raquis del racimo por lo general ocupa una buena parte de la inflorescencia, con las flores distribuidas uniformemente en éste. Sin embargo, a veces el raquis está condensado en la parte apical de la inflorescencia, con las brácteas

- florales traslapadas entre sí, por lo que entonces se trata de un racimo subcapitado. Codificación: racimo subcapitado ausente (0), racimo subcapitado presente (1).
20. *Longitud relativa del pedúnculo*. El pedúnculo puede llegar a ser casi igual o más largo que el tamaño de la hoja, pero en otros casos es mucho más corto que el tamaño de la hoja. Codificación: mucho más corto que la hoja (0), igual o más largo que la hoja (1).
 21. *Unión entre el ovario y el pedicelo*: En todas las Pleurothallidinae el ovario está unido al pedicelo mediante una articulación, de modo que cuando la flor cae, lo hacen junto con el ovario, pero el pedicelo persiste sobre la inflorescencia. En los grupos externos el ovario y el pedicelo están fusionados y no es posible distinguir una separación entre ellos. Codificación: ovario fusionado al pedicelo (0), ovario articulado al pedicelo (1).
 22. *Ornamento del ovario*: La superficie del ovario puede ser glabra o presentar ornamentado por una cubierta de cilios, como en varias especies de *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgénero *Acianthera*. Codificación: ovario glabro (0), ovario ciliado (1).
 23. *Flores con periantos planos*. Se puede reconocer algunas formas básicas de flores que presentan los sépalos extendidos en un perianto plano. En *Stelis* los tres sépalos son libres y forman un perianto que tiene una simetría actinomórfica. En *Lepanthes* los sépalos también son libres y forman un perianto plano, pero éste tiene una simetría zigomórfica, debido a que los sépalos laterales son paralelos entre sí y están unidos en cierto grado. Codificación: flores con un perianto plano y actinomórfico (1), flores con un perianto plano y zigomórfico (2), flores que no tienen un perianto plano (0).
 24. *Flores con periantos bilabiados*. En estas flores el sépalo dorsal forma un ángulo agudo o recto con los sépalos laterales. En *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Effusia* y *Specklinia* los sépalos laterales están fusionados en un sinsépalo más o menos cóncavo. En cambio, en *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Crocodelanthé* y *Kraenzlinella* los tres sépalos son libres. Codificación: perianto bilabiado ausente (0), perianto bilabiado con sépalos laterales fusionados (1), perianto bilabiado con sépalos laterales libres (2).
 25. *Flores con el perianto envolviendo al resto de los segmentos florales*. En *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis* los tres sépalos se encuentran unidos entre sí en la mayor parte de su longitud, formando así un perianto tubular, cilíndrico, trilobado en el ápice, que encierra en su interior al resto de los segmentos florales. En cambio, en varias especies de *Dracula* y *Masdevallia* los sépalos se unen entre sí, pero no en toda su longitud, por lo que el perianto adquiere la forma de una copa muy amplia en la boca. Codificación: flores sin un perianto envolvente (0), flores con un perianto tubular (1), flores con un perianto cupuliforme (2).
 26. *Disposición de las flores en el raquis*. *Arpophyllun* tiene flores con una disposición en espiral sobre el raquis. *Dilomilis* y varios grupos de Pleurothallidinae tienen las flores dispuestas en dos hileras dísticas. En otros grupos de Pleurothallidinae los racimos tienen las flores dispuestas en dos hileras y orientadas el mismo lado del raquis (flores secundas). Codificación: racimos ausentes (0), en espiral (0), dísticas (1), secundas (2).
 27. *Textura de los sépalos*. La textura de los sépalos es carnosa en *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Kraenzlinella* y *Stelis*. En *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis*, los sépalos tienen una textura membranosa. Codificación: textura membranácea (0), textura carnosa (1).
 28. *Unión de los sépalos laterales*. Los sépalos pueden estar completamente libres entre sí o unidos muy cerca de la base en la mayoría de Pleurothallidinae, pero en algunos casos se encuentran unidos más allá de la mitad de su longitud o hasta su ápice, en *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis*. Codificación: sépalos laterales libres entre sí (0), sépalos laterales unidos hasta cerca de la mitad de su longitud (1), sépalos totalmente unidos en un sinsépalo (2).
 29. *Unión del sépalo dorsal con los laterales*. La mayoría de Pleurothallidinae tienen el sépalo dorsal libre de los laterales, pero en *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y

- Physothallis*, el sépalo dorsal está casi totalmente unidos a los laterales. Codificación: sépalo dorsal libre de los laterales (0), sépalo dorsal unido a los laterales (1).
30. *Sinsépalo similar al sépalo dorsal*. Cuando los sépalos laterales se encuentran totalmente unidos en un sinsépalo, éste puede ser similar en forma y tamaño al sépalo dorsal en grupos como *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Dracontia* y *Pleurothallis*, aunque por lo general no siempre ocurre así. Codificación: sinsépalo ausente (0), sinsépalo similar al sépalo dorsal (1), sinsépalo diferente del sépalo dorsal (21).
 31. *Superficie abaxial de los sépalos*. La superficie abaxial o externa de los sépalos puede ser también glabra, pero en *Myoxanthus* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Kraenzlinella* ésta superficie es ciliada. Codificación: superficie abaxial glabra (0), superficie abaxial ciliada (1).
 32. *Superficie adaxial de los sépalos*. La superficie adaxial de los sépalos esta cubierta de una pubescencia glandular-pilosa en varias especies de *Lepanthes* y *Stelis*, aunque en la mayoría de Pleurothallidinae ésta es glabra. Codificación: superficie adaxial glabra (0), superficie adaxial glandular-pilosa (1).
 33. *Sépalos con caudas*. *Dracula*, *Masdevallia* y algunas especies de *Pleurothallis* subgénero *Specklinia* presentan sépalos cuyo ápice se prolonga en una cauda cilíndrica, a veces engrosada. Codificación: sépalos sin caudas (0), sépalos con caudas (1).
 34. *Posición del sépalo dorsal con respecto a la columna*. El sépalo dorsal puede guardar una posición paralela con respecto al eje de la columna en *Dracula*, *Masdevallia* y *Myoxanthus*. En tanto, en *Lepanthes* y *Stelis* el sépalo dorsal tiene una posición casi perpendicular con respecto al eje de la columna. Codificación: sépalo dorsal perpendicular a la columna (0), sépalo dorsal paralelo a la columna (1).
 35. *Posición de los sépalos laterales con respecto a la columna*. Los sépalos laterales o el sinsépalo, tienen una posición perpendicular al eje de la columna en *Lepanthes*, *Myoxanthus*, *Stelis* y varios grupos de *Pleurothallis*. En cambio, la posición de los sépalos laterales es paralela al eje de la columna en *Masdevallia* y *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis*. Codificación: sépalos laterales perpendiculares a la columna (0), sépalos laterales paralelos a la columna (1).
 36. *Textura de los pétalos*. *Stelis* presenta pétalos muy engrosados, casi suculentos. La mayoría de Pleurothallidinae tiene pétalos de textura carnosa. Codificación: pétalos carnosos (0), pétalos suculentos (1), pétalos membranosos (2).
 37. *Pétalos transversalmente bilobados*. A diferencia del resto de Pleurothallidinae, los pétalos de la mayoría de especies de *Lepanthes* tienen pétalos mucho más anchos que largos, frecuentemente con una pequeña constricción en la parte media. Estos pétalos consisten de un lóbulo superior dirigido hacia el sépalo dorsal y un lóbulo inferior dirigido hacia los sépalos laterales, por lo cual se les conoce como transversalmente bilobados. Codificación: pétalos no transversalmente bilobados (0), pétalos transversalmente bilobados (1).
 38. *Pétalos transversalmente oblongos o elípticos*. La mayoría de especies de *Stelis* tienen pétalos que más anchos que largos, de forma general oblonga o elíptica, redondeados u obtusos en el ápice. El resto de Pleurothallidinae no presenta pétalos de este tipo. Codificación: ausentes (0), presentes (1).
 39. *Pétalos lineares*. Pétalos mucho más largos que anchos y que tienen una forma linear o ligulada son característicos en algunos grupos como *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis*. Codificación: pétalos lineares ausentes (0), pétalos lineares presentes (1).
 40. *Posición de los pétalos con la columna*. Los pétalos son paralelos con respecto a la columna en *Dracula*, *Masdevallia*, *Stelis* y varios grupos de *Pleurothallis*. En cambio, en *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* los pétalos son perpendiculares con respecto a la columna. Codificación: pétalos perpendiculares a la columna (0), pétalos paralelos al eje de la columna (1).

41. *Labelo con lóbulos laterales*. El labelo puede ser entero cuando éste no presenta lóbulos laterales, pero en muchos grupos tienen un labelo provisto de lóbulos laterales, por lo que entonces el labelo es trilobado. Entre los taxa de este estudio que presentan lóbulos laterales, éstos por lo general son estructuras laminares, erectas, conspicuas, de forma oblonga, triangular o redondeada, localizadas en la parte media o cerca de la base del labelo, como en *Pleurothallis* subgéneros *Dracontia*, *Kraenzlinella*, *Physosiphon* y *Physothallis*. En *Lepanthes* los lóbulos laterales son la parte más conspicua del labelo y tienen forma de láminas que abrazan a la columna. Codificación: lóbulos laterales ausentes (0), lóbulos laterales erectos, oblongos a redondeados (1), lóbulos laterales laminares y transversos (2).
42. *Textura del labelo*. El labelo por lo general es de textura carnosa, pero en *Stelis* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Pleurothallis*, éste presenta una textura más bien succulenta. Codificación: labelo carnoso (0), labelo succulento (1).
43. *Labelo con un epiquilo*. En algunos grupos el labelo se divide en dos regiones bien definidas, un hipoquilo inferior y un epiquilo superior. En *Dracula* y *Pleurothallis* *mystax* el epiquilo representa la mayor parte del labelo, mientras que el hipoquilo es mucho más corto y angosto. En cambio, en *Pleurothallis* subgéneros *Physosiphon* y *Physothallis*, el epiquilo es mucho más pequeño y angosto que el hipoquilo y por lo general tiene la forma de un lóbulo apical. Codificación: epiquilo ausente (0), epiquilo mucho más grande que el hipoquilo (1), epiquilo mucho más pequeño que el hipoquilo (2).
44. *Labelo con un glenion*. En *Stelis* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Mystax* y *Pleurothallis*, la superficie adaxial del labelo presenta una pequeña excavación, de forma circular o alargada, denominada como glenion (Luer, 1986a). El resto de *Pleurothallidinae* no presenta esta estructura. Codificación: glenion ausente (0), glenion presente (1).
45. *Labelo con un par de callos carinados marginales*. En *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Dracontia*, *Kraenzlinella*, *Physosiphon* y *Physothallis*, el labelo presenta un par de callos longitudinales, marginales, engrosados y elevados sobre la superficie adaxial, por lo general dejan un sulco entre ellos. Codificación: labelo sin callos longitudinales (0), labelo con callos longitudinales (1).
46. *Labelo con aurículas en la base*. En algunos casos los márgenes laterales del labelo se prolongan a cada lado de su base en forma de lóbulos diminutos y membranáceos, conocidos como aurículas. Estas aurículas basales se presentan en el labelo de *Masdevallia* y varios grupos de *Pleurothallis*. Codificación: labelo sin aurículas basales (0), labelo con aurículas basales (1).
47. *Labelo abrazando a la columna*. En los grupos que tienen un pie de columna el labelo sólo está en contacto con la columna en el punto en que ambos se unen. En cambio, en algunos grupos que carecen de pie de columna, el labelo a veces proyecta sus márgenes o los lóbulos laterales para abrazar parcial o completamente a la columna, como en *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*. Codificación: labelo sin abrazar a la columna (0), labelo abrazando a la columna (1).
48. *Lóbulo medio del labelo en forma de apéndice*. En los grupos que tienen un labelo trilobado, el lóbulo medio por lo general es la parte más conspicua del labelo. Sin embargo, en *Lepanthes* el lóbulo medio llega a ser una estructura muy reducida o casi vestigial, por lo general en forma de un apéndice provisto de cilios (Salazar y Soto, 1996; Luer, 1998). Codificación: apéndice ausente (0), apéndice presente (1).
49. *Labelo con un apículo erecto*. Un labelo que presenta un corto apículo, a manera de un mucrón erecto y triangular, se presenta en varias especies de *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*. Codificación: apículo del labelo ausente (0), apículo del labelo presente (1).
50. *Forma de la columna*. Por su forma la columna es robusta y corta, cuando tiene casi el

- mismo largo que ancho, como en *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, *Stelis*. En el resto de grupos la columna es delgada y alargada, cuando su longitud es dos o más veces su ancho. Codificación: columna robusta (0), columna delgada (1).
51. *Posición de la columna*. La columna puede ser erecta en toda su longitud en *Lepanthes* y *Stelis*. En otros casos la columna se encuentra arqueada, como en *Dracula*, *Masdevallia* y *Myoxanthus*. Codificación: columna erecta (0), columna arqueada (1).
 52. *Columna en sección transversal*. En *Stelis* la columna es triangular en sección transversal. En cambio, en *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Crocodelanthus* y *Scopula* la columna es cilíndrica en sección transversal. Codificación: columna cilíndrica (0), columna triangular (1).
 53. *Base de la columna*. La base de la columna puede o no prolongarse en una extensión perpendicular y engrosada conocida como pie. El pie puede ser una estructura muy prominente y canaliculada, a veces tan larga como la porción erecta de la columna, como en *Dracula*, *Masdevallia*, *Myoxanthus* y varios grupos de *Pleurothallis*. El pie también puede ser una estructura rudimentaria u obsoleta, como en *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Pleurothallis*. Codificación: pie ausente (0), pie prominente (1), pie obsoleto (2).
 54. *Alas de la columna*. Los márgenes de la superficie ventral de la columna pueden prolongarse ventralmente a manera de láminas, conocidas como alas, en grupos como *Myoxanthus* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Physosiphon*. Codificación: alas ausentes (0), alas presentes (1).
 55. *Clinandrio*. El clinandrio es el margen apical de la columna y aunque en algunos grupos está poco desarrollado, en otros llega a prolongarse para cubrir total o parcialmente la antera. Codificación: clinandrio sin cubrir la antera (0), clinandrio cubriendo la antera (1).
 56. *Margen del clinandrio*. El margen del clinandrio llega a ser entero en *Lepanthes*. En otros casos el margen del clinandrio está dentado, como en *Dracula*. Mientras tanto, en *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Stelis* el margen del clinandrio es lobulado. Codificación: clinandrio entero (0), clinandrio dentado (1), clinandrio lobulado (2).
 57. *Unión entre la columna y el labelo*. La columna se une al labelo de tres formas, mediante una fusión firme entre ambos (como en *Lepanthes*), por medio de una membrana a manera de una bisagra entre la base del labelo y el ápice del pie de columna (como en *Dracula*, *Masdevallia*, *Myoxanthus* y varios grupos de *Pleurothallis*). En otros grupos existe una extensión membranosa y corta entre la base del labelo y la base de la columna (como en *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*). Finalmente, en *Pleurothallis* subgénero *Crocodelanthus* el pie de la columna es bulbosa y se une mediante una articulación a una cavidad circular en la base del labelo. Codificación: unión fija (0), mediante una membrana a manera de bisagra (1), mediante una articulación (2), mediante una uña (3).
 58. *Posición de la antera*. Por su posición la antera es dorsal y antrorsa cuando ésta se localiza en la parte terminal de la columna, con su ápice dirigido hacia arriba, como en *Lepanthes*, *Stelis* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia*, *Mirandia*, *Mystax*, *Pleurothallis* y *Scopula*. La antera también puede ser apical e incumbente, cuando su eje basal-apical es perpendicular al eje de la columna, como en *Pleurothallis* subgénero *Crocodelanthus*. En otros grupos la antera es ventral y retrorsa, cuando su base se dirige hacia arriba y su ápice hacia la parte basal de la columna. Codificación: antera dorsal (0), antera apical (1), antera ventral (2).
 59. *Forma del estigma*. En *Dracula* y *Masdevallia* el estigma está formado por una cavidad profundamente excavada en la parte subapical o ventral de la columna. En *Lepanthes* y *Pleurothallis* subgéneros *Ancipitia* y *Scopula* el estigma está formado por una ranura ligeramente excavada en la parte apical o subapical de la columna. En cambio, en *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* el estigma está formado por dos lóbulos apicales,

- uno a cada lado del rostelo. Codificación: estigma formado por una cavidad profundamente excavada (0), estigma formado por una ranura ligeramente excavada (1), estigma formado por dos lóbulos (2).
60. *Posición del estigma*. El estigma se localiza en la superficie ventral de la columna en *Lepanthes* y grupos que tienen un estigma profundamente excavado. El estigma también puede localizarse en la parte apical de la columna en los grupos que tienen un estigma bilobado y en los que tienen un estigma en forma de ranura. En cambio, en *Pleurothallis* subgéneros *Crocodelanthé* y *Pseudostelis* el estigma tiene una posición subapical a la columna. Codificación: estigma ventral (0), estigma apical (1), estigma subapical (2).
 61. *Forma del rostelo*. En los grupos que tienen un estigma profundamente excavado el rostelo es porrecto, formado por una membrana transversal, cóncava, con los márgenes laterales recurvados hacia abajo y de área similar a la del estigma. En los grupos con un estigma bilobado o formado por una ranura apical, el rostelo es arrecto, formado por un apículo erecto, laminar y triangular. En *Arpophyllum* y *Dilomilis* el rostelo tiene la forma de una lámina más o menos carnosa y perpendicular al eje de la columna, sin los márgenes recurvados. Finalmente, en *Lepanthes* el rostelo consiste en una lámina erecta, amplia, a veces emarginada, con un corto apículo en el seno. Codificación: rostelo porrecto y membranoso (0), rostelo porrecto y carnoso (1), rostelo arrecto y apicular (2), rostelo arrecto y ampliamente laminar (3).
 62. *Número de polinios*. *Arpophyllum* tiene ocho polinios, mientras que *Dilomilis* presenta cuatro polinios. En el resto de taxa terminales sólo se presentan dos polinios. Codificación: 2 polinios (0), 4 polinios (1), 8 polinios (2).
 63. *Forma de los polinios*. La forma de los polinios puede ser ovoide y lateralmente comprimidos o bien, claviformes y circulares en sección transversal. Codificación: polinios claviformes (0), polinios lateralmente comprimidos (1).
 64. *Caudículas*. Los grupos con polinios lateralmente comprimidos tienen caudículas laminares, formadas por una sustancia hialina, pegajosa y granulosa. En cambio, grupos con polinios clavados tienen caudículas hialinas y pegajosas, pero de consistencia elástica. Codificación: caudículas ausentes (0), caudículas granulosas (1), caudículas elásticas (2).
 65. *Viscario*. El viscario está presente sólo en los grupos que tienen polinios clavados, pero no siempre está unido a las caudículas, pues éstas no siempre están presentes en este tipo de polinios. Codificación: viscario ausente (0), viscario presente (1).
 66. *Tipo de semilla*. Dressler (1993) señala que la subtribu presenta una semilla de tipo *Pleurothallis*. Estas semillas son de forma ahusada, miden 150 a 300 µm de largo, de color amarillo o café; las células de la testa son del mismo tamaño, cubiertas de verrugas o escamas que son solubles en agua, y su pared anticlinal presenta engrosamientos prominentes. Este tipo de semilla también se presenta en *Dilomilis*. Por otra parte, Dressler (1993) señala que *Arpophyllum* presentan una semilla de tipo *Elleanthus*. Estas semillas tienen forma granular, miden casi 200 µm de largo, las células basales y apicales de la testa son alargadas y enrolladas, excavadas en sección transversal, con bordes celulares bien definidos, la pared periclinal de las células presenta engrosamientos longitudinalmente reticulados. Codificación: tipo *Elleanthus* (0), tipo *Pleurothallis* (1).

Análisis molecular. Las secuencias de la región ITS, una vez alineadas consistieron de 754 sitios, de éstos 163 fueron constantes, 179 fueron variables y no informativos, mientras que 412 fueron filogenéticamente informativos. La búsqueda heurística generó

208 árboles mínimos, cada uno de 2476 pasos (IC = 0.447, IR = 0.567 y CR = 0.254). En la Figura 4.1 se muestra el árbol de consenso estricto que resume estos árboles, el cual presentó una topología bien resuelta, excepto en la parte basal del clado que incluye a los taxa de *Stelis*. Los taxa de *Stelis*, excepto *S. fragans*, formaron parte de un clado, el cual también incluyó a *Pleurothallis rufobrunnea* (subgénero *Pseudostelis*). En de este clado las especies con estigma bilobado constituyeron un grupo parafilético, dentro del cual quedaron incluidas las especies con estigma entero (*Apatostelis*), las cuales no formaron un grupo monofilético. Por otro lado, *Stelis fragans* aparece como parte de una politomía que incluye a *Pleurothallis neoharlingii* (subgénero *Physothallis*) *P. sclerophylla* (subgénero *Acuminatia*) y *P. velaticaulis* (subgénero *Crocodeilanthe*). Los dos taxa de *Pleurothallis* subgénero *Physosiphon* (*P. tacanensis* y *P. tubata*) quedaron como taxa hermanos (valor de jackknife= 100%) y constituyen el grupo hermano del clado formado por los taxa antes mencionados. Todos estos taxa formaron un clado que presentó un valor de jackknife de 77%, el cual que fue designado aquí con el nombre de *Stelis*.

Pleurothallis breviscapa, *P. jalapensis*, *P. lansbergii*, *P. nigriflora*, *P. ornata* (del subgénero *Effusia*), *P. obscura* (del subgénero *Acianthera*) y *P. platystylis* (del subgénero *Acuminatia*) aparecen formando un clado muy relacionado al clado de *Stelis*, Este clado fue designado con el nombre de *Effusia*, pero su valor de jackknife fue menor al 50%. Otro clado muy relacionado al de *Stelis* fue el formado por *P. cobanensis*, *P. tuerckheimii* (del subgénero *Dracontia*), *P. guttata* (del subgénero *Elongatia*) y *P. mystax* (del subgénero *Mystax*), el cual fue designado con el nombre de *Dracontia* y presentó un valor de jackknife de 55%. Los clados de *Stelis*, *Effusia* y *Dracontia* constituyeron a su vez un clado, con un valor de jackknife menor al 50%, pero no hubo resolución entre ellos en el árbol de consenso estricto. *Pleurothallis amparoana* y *P. resupinata* (ambos del subgénero *Effusia*) aparecen como los taxa basales del clado formado por *Dracontia*, *Effusia* y *Stelis*, pero la relación entre ellos presentó un valor de jackknife menor al 50%. *P. quadrifida* (subgénero *Acuminatia*) y *P. segoviensis* (subgénero *Unciferia*) quedaron como taxa hermanos entre sí y constituyen a su vez, el grupo hermano de *Pleurothallis amparoana*, *P. resupinata* y los grupos de *Dracontia*, *Effusia* y *Stelis*. Finalmente, *Pleurothallis aristocratica* (subgénero *Effusia*) queda como el taxón

hermano de todos los taxa anteriores, los cuales constituyen el clado de *Stelis sensu lato* (de acuerdo a Pridgeon, Solano & Chase, 2001).

Pleurothallis antonensis, *P. cardiantha*, *P. cardiothallis*, *P. correlli* (del subgénero *Pleurothallis*) y *P. nelsonii* (del subgénero *Ancipitia*) formaron un clado que tuvo un valor de jackknife de 80% y que fue el grupo hermano del clado de *Stelis s.l.* Dos especies de *Pleurothallis* subgénero *Acuminatia*, *P. angustilabia* y *P. linearifolia*, aparecen muy alejados de los demás taxa del mismo grupo, quedando incluidos en un clado que contiene a *P. costaricensis* y *P. minutalis*, el cual a su vez quedó como el grupo hermano de *Lepanthes*.

Análisis morfológico. El análisis con datos morfológicos generó 6000 árboles mínimos (límite del MAXTREE), cada uno de ellos de 254 pasos, IC = 0.358, IR = 0.837 y CR = 0.298. En la Figura 4.2 se muestra el árbol de consenso estricto que resume estos árboles, que a diferencia del árbol de la Figura 4.1 presentó una baja resolución y relaciones diferentes para *Stelis*. En este análisis los taxa formaron dos cladogramas principales, uno de ellos, clado A en la Figura 4.2 estuvo integrado por aquellos grupos que tienen antera ventral y polinios lateralmente comprimidos, con un valor de jackknife de 87%. El otro clado, B en la Figura 4.2, estuvo formado por los grupos que tienen antera dorsal/apical y polinios clavados, con un valor de jackknife de 95%. En el clado A se reconocen algunos subclados en el árbol de consenso estricto, los de *Acianthera*, *Physosiphon* y *Specklinia*, así como el formado por *Dracula* y *Masdevallia*. No obstante, no hubo resolución entre estos cladogramas en el árbol de consenso estricto. En el clado A también quedaron incluidos los taxa de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Dracontia*, *Effusia*, *Elongatia*, *Empusella* y *Unciferia*, los cuales, excepto por *Empusella*, quedaron dentro del clado de *Stelis s.l.* en el análisis molecular. Sin embargo, no hubo resolución en cuanto a las relaciones entre estos taxa, que formaron parte de una politomía numerosa en el árbol de la Figura 4.2. *Pleurothallis velaticaulis* (subgénero *Crocodelanthus*) que a diferencia de los taxa del clado A tiene una antera apical en lugar de ventral, quedó como parte de una tricotomía formada por este taxón y los cladogramas A y B en el árbol de la Figura 4.2.

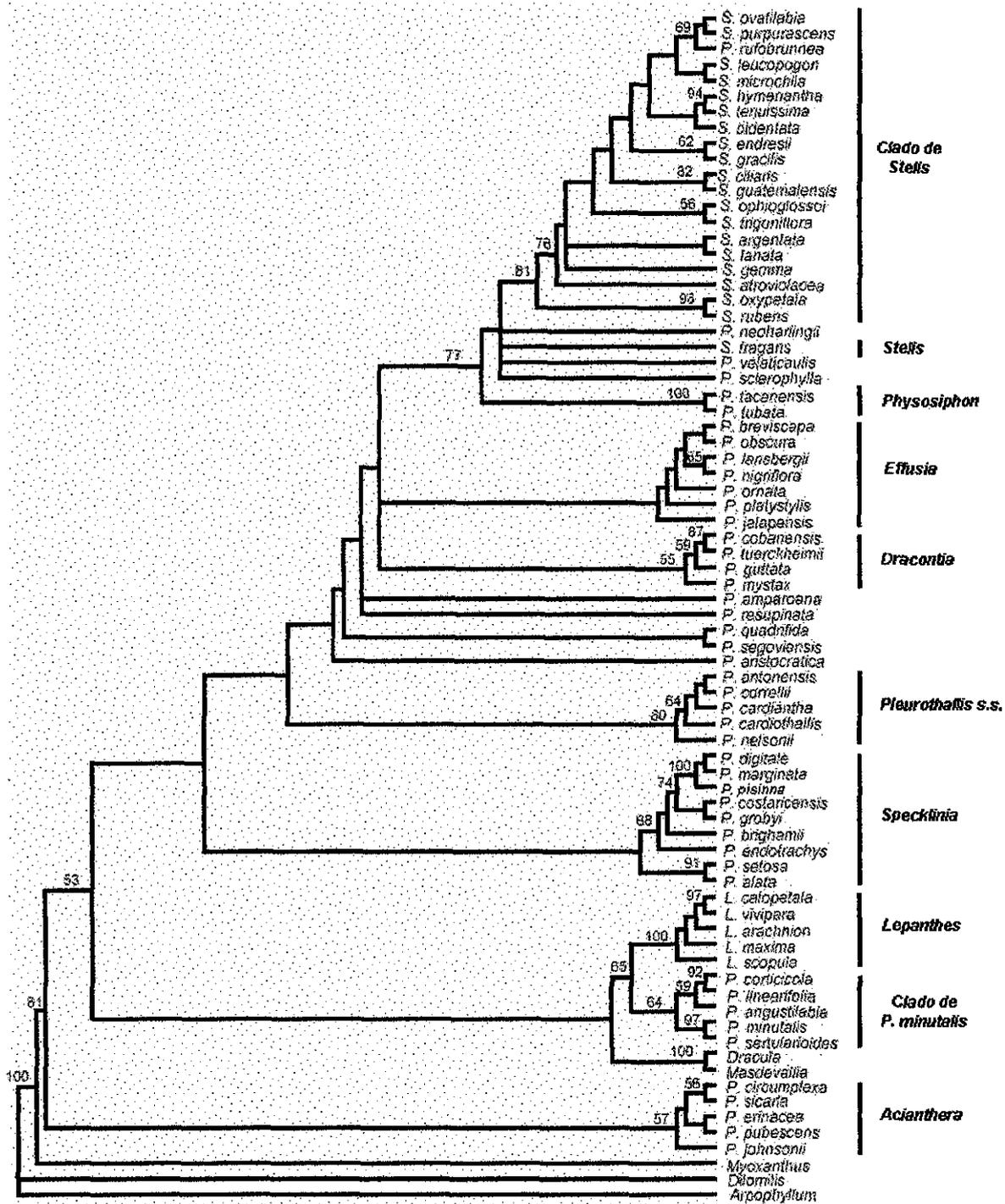


FIGURA 4.1. Arbol de consenso estricto que resume los 208 árboles mínimos generados en el análisis de las secuencias de la región ITS del ADN. La longitud de los árboles fue de 2476 pasos, CI = 0.447, RI = 0.567 y RC = 0.254. Arriba de las ramas se muestran los valores de jackknife superiores a 50%.

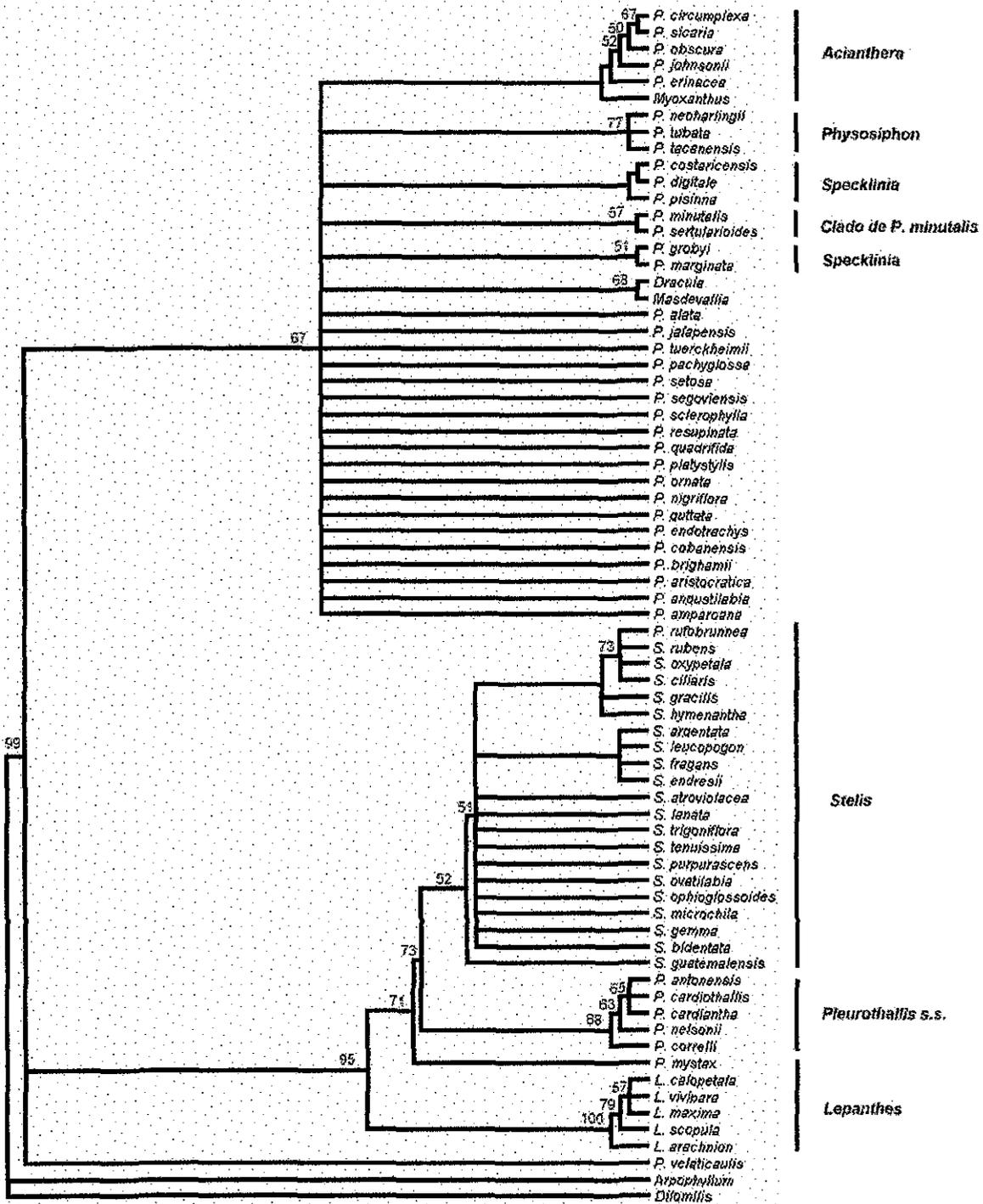


FIGURA 4.2. Arbol de consenso estricto que resume los 6000 árboles mínimos del análisis con datos morfológicos. Longitud de los árboles fue de 254 pasos, IC = 0.358 (0.353 sin incluir caracteres no informativos), IR = 0.837 e CR = 0.298. Arriba de las ramas se muestran los valores de jackknife superiores a 50%.

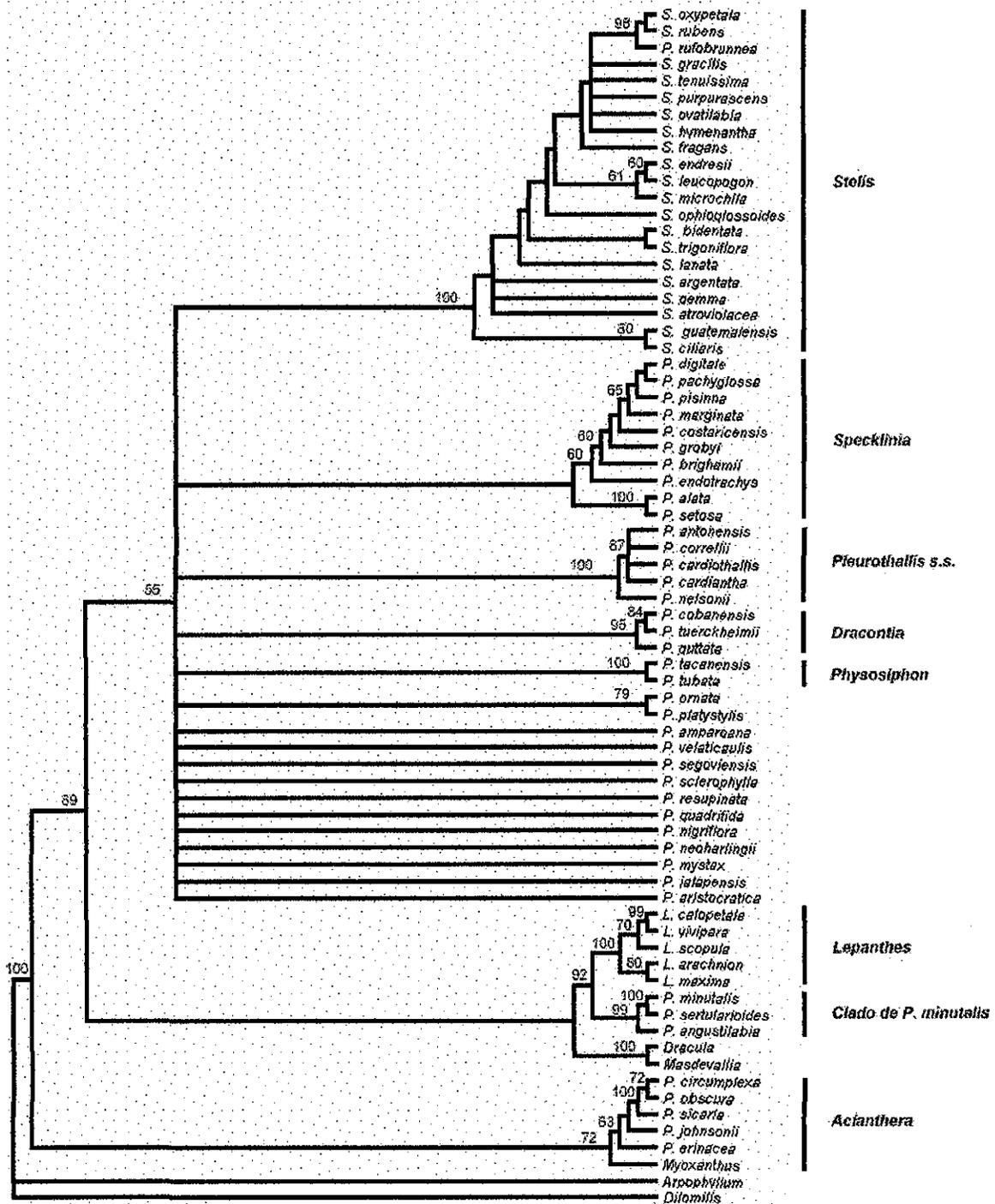


FIGURA 4.3. Arbol de consenso estricto que resume los 414 árboles mínimos del análisis combinado de secuencias de la región ITS del ADNr y datos morfológicos. La longitud de los árboles fue de 2584 pasos, IC= 0.4396 (0.3854 excluyendo caracteres no informativos), IR= 0.6182 y CR= 0.2718.

Dentro del clado B el *Lepanthes* aparece como el grupo monofilético más basal de éste, seguido por *Pleurothallis mistax* y después por el subclado de *Pleurothallis s.s.* Todos los taxa de *Stelis* aparecen dentro de un subclado, el cual incluye a *Pleurothallis rufobrunnea* (subgénero *Pseudostelis*), pero su valor de jackknife fue de 52%. Dentro de *Stelis*, las especies con estigma entero (*Apatostelis*) constituyen un grupo monofilético que incluye también a *Pleurothallis rufobrunnea*. Sin embargo, *Apatostelis* aparece dentro de un clado que incluye a *Stelis gracilis* y *S. hymenantha*, los cuales tienen un estigma bilobado. *Stelis guatemalensis*, que a diferencia del resto de *Stelis* tiene los sépalos laterales fusionados en un sinsépalo cóncavo, aparece como el taxón más basal del clado de *Stelis*. Las relaciones dentro del clado B son similares a aquellas obtenidas en el análisis morfológico del capítulo anterior, sólo que aquí *Stelis* es un grupo monofilético que incluye a *Apatostelis* y *Pleurothallis rufobrunnea*.

Análisis combinado. El análisis combinado generó 414 árboles mínimos, cada uno de 2584 pasos, IC = 0.4396, IR = 0.6182 y CR = 0.2718. En la Figura 4.3 se muestra el árbol de consenso estricto que resume estos árboles. Las relaciones obtenidas en este análisis son similares a las obtenidas en el análisis molecular. Todos los taxa de *Stelis* aparecen dentro de un solo clado, el cual tiene un valor de jackknife de 100%. Este clado también incluye a *Pleurothallis rufobrunnea*. Dentro de *Stelis*, *S. rubens*, *S. oxypetala* y *Pleurothallis rufobrunnea*, los cuales presentan un estigma entero, forman un subclado (valor de jackknife de 96%) dentro de las especies de *Stelis* con estigma bilobado. Sin embargo, *S. ciliaris*, que también tiene estigma entero, ocupa una posición más alejada, quedando como el taxón hermano de *S. guatemalensis*, los cuales a su vez constituyen el grupo más basal de *Stelis*. A diferencia del análisis molecular, *S. fragans* aparece dentro de *Stelis*.

A diferencia del análisis molecular, en el análisis combinado los taxa que son miembros de *Stelis s.l.* (de acuerdo a Pridgeon, Solano & Chase, 2001) forman un clado numeroso con un valor de jackknife de 55%, pero sin resolución entre los grupos que lo integran en el árbol de la Figura 4.3. Este clado también incluye a la mayoría de taxa de *Pleurothallis* subgénero *Specklinia*, los cuales en el análisis molecular aparecen poco relacionados con *Stelis s.l.*, así como a *Pleurothallis s.s.* La mayoría de las especies de *Pleurothallis* subgénero *Specklinia* aparecen dentro del clado denominado aquí como

Specklinia, aunque su valor de jackknife fue menor al 50%. Este clado también incluye a *Pleurothallis pachyglossa*, que es miembro del subgénero *Dracontia*. Dentro del clado de *Specklinia*, *Pleurothallis alata* y *P. setosa*, (del subgénero *Specklinia* sección *Muscariæ*) aparecen como taxa hermanos (valor de jackknife de 100%) y son el grupo más basal de este clado. Las especies de *Pleurothallis* subgénero *Dracontea* (excepto *P. pachyglossa*) y *P. guttata* (subgénero *Elongatia*) integran un clado bien soportado (valor de jackknife= 95%), designado como el grupo de *Dracontia*. Otro clado bien soportado (jackknife de 100%) estuvo formado por las dos especies de *Pleurothallis* subgénero *Physosiphon*, *P. tacanensis* y *P. tubata*. Así como el que forman *P. ornata* y *P. platystylis*, miembros de los subgéneros *Effusia* y *Acuminatia*, respectivamente, aunque este último tuvo un valor de jackknife menor (79%). *Pleurothallis* s.s. también está incluido en este numeroso clado, formado por *Pleurothallis nelsonii* y las especies de *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, igual que en los análisis separados, con un valor de jackknife de 100%. Por lo que toca a las especies de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Crocodelanthe*, *Effusia* y *Mystax*, la mayoría de ellas carecen de resolución entre sí y son parte de la numerosa politomía del árbol de consenso estricto de la Figura 4.3.

Dos especies del subgénero *Specklinia* que presentan plantas diminutas y simpodios rizomatosos, *Pleurothallis minutalis* y *P. sertularioides* ocupan una posición más alejada y junto con *P. angustilabia* (del subgénero *Acuminatia*) constituyen un clado bien soportado (valor de jackknife de 99%), el cual fue denominado como el grupo de *P. minutalis*. Este clado aparece como el grupo hermano de *Lepanthes*, igual a como sucedió en el análisis molecular, sólo que en este último el grupo de *Pleurothallis minutalis* incluyó también a *P. linearifolia*. Como en los análisis separados, en el análisis combinado las especies de *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera* y *Kraenzinella* constituyen también un grupo monofilético (con un valor de jackknife de 63%), del cual *Myoxanthus* aparece como su taxa hermano.

DISCUSION

Comparación entre los diferentes análisis. La topología de los árboles generados en el análisis molecular presentó relaciones entre los taxa que fueron diferentes a las del

análisis morfológico. En primer lugar, en el análisis morfológico los taxa de *Stelis* son parte de un mismo clado, mientras que en el análisis molecular el clado de *Stelis* incluye a *S. fragans* y *Pleurothallis neoharlingii*. En segundo lugar, en cuanto a cuál es el grupo que está más cercanamente relacionado con *Stelis*, pues mientras que en el árbol de consenso estricto del análisis molecular se presentó una politomía entre los clados de *Stelis*, *Effusia* y *Dracontia*, en el árbol de consenso estricto del análisis morfológico el clado de *Pleurothallis* s.s. fue el grupo hermano del clado de *Stelis*. En tercer lugar, sobre las relaciones que existen entre los taxa de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia*, *Dracontia*, *Effusia*, *Elongatia*, *Physosiphon* y *Physothallis*, los cuales en el análisis molecular forman parte de grupos que están estrechamente relacionados al clado de *Stelis*, mientras que en el análisis morfológico estos taxa carecieron de resolución y fueron parte de una numerosa politomía dentro de un clado poco relacionado a *Stelis*, el cual incluye a los taxa con antera ventral y polinios lateralmente comprimidos.

La topología de los árboles del análisis combinado presentó relaciones entre los taxa que fueron más similares a las del análisis molecular, en varios casos, algunos clados del análisis combinado presentaron un soporte mayor que en el análisis molecular, como los clados de *Stelis* s.s., *Pleurothallis* s.s., *Dracontia* y *Pleurothallis minutalis*. No obstante, en el análisis combinado hubo falta de resolución entre el clado de *Stelis* s.s. y aquellos clados formados por los taxa de *Pleurothallis* que forman parte de *Stelis* s.l., los subgéneros *Acuminatia*, *Crocodeilanth*e, *Dracontia*, *Effusia*, *Physosiphon* y *Physothallis*. En cambio, en el análisis molecular estos grupos de *Pleurothallis* aparecen formando un clado junto con *Stelis*, aunque con un valor de jackknife menor al 50%. Por otro lado, fue notable que en el análisis combinado la mayoría de las especies de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* y *Effusia* aparecieron en ramas que carecen de resolución y que formaron parte de una numerosa politomía en un clado que incluye a *Stelis*, *Dracontia*, *Physosiphon* y *Pleurothallis* s.s. En cambio, en el análisis molecular la mayoría de los taxa de *Pleurothallis* subgénero *Effusia*, y algunos del subgénero *Acuminatia*, quedan dentro del clado de *Effusia*, aunque éste no está bien soportado.

El status filogenético de *Stelis*. En los análisis morfológico y combinado los taxa de *Stelis* forman un grupo monofilético (*Stelis* s.s.), el cual también incluye a *Pleurothallis rufobrunnea*, sólo que en el análisis morfológico su valor de jackknife fue de 52%,

mientras que en el combinado su valor de jackknife fue de 100%. En el análisis molecular el clado de *Stelis* s.s. también incluye a *Pleurothallis rufobrunnea*, con un valor de jackknife de 81%. Sin embargo, en este último análisis *Stelis fragans* quedó fuera de este clado, formando junto con *Pleurothallis velaticaulis* (subgénero *Crocodeilanthae*), *P. neoharlingii* (subgénero *Physothallis*) y *P. sclerophylla* (subgénero *Acuminatia*) una politomía que es basal con respecto al clado de *Stelis* s.s. En el análisis molecular el clado de *Physosiphon* aparece como el grupo hermano de *Stelis* s.s. más los cuatro taxa antes señalados, con un valor de jackknife de 77% para esta relación. Por otro lado, este análisis fue el único donde los taxa pertenecientes a *Stelis* s.l. (Pridgeon, Solano & Chase, 2001) aparecen formando un grupo monofilético, sin embargo, este presentó un valor de jackknife menor al 50%. En el árbol de la Figura 4.4 (que representa uno de los árboles mínimos del análisis combinado), el clado de *Stelis* s.s. aparece apoyado por ocho apomorfias morfológicas: flores con periantos planos de simetría actinomorfa, sépalos laterales libres, sépalo dorsal perpendicular al eje de la columna, pétalos transversalmente oblongos o elípticos, columna robusta, columna trígona en sección transversal, estigma bilobado y caudículas elásticas. Como en el análisis combinado *Stelis* fue un grupo monofilético bien soportado y una relación estrecha con otro grupo de *Pleurothallis* esta debilmente apoyada, parece adecuado considerar a *Stelis* como fue delimitado por Luer (1986a), con el clado de *Stelis* s.s.

Relaciones entre *Stelis* y grupos de *Pleurothallis*. En el análisis molecular *Pleurothallis neoharlingii*, *P. sclerophylla* y *P. velaticaulis* son los taxa más estrechamente relacionados a *Stelis*. Sin embargo, los primeros constituyen una politomía que es basal con respecto a al clado de *Stelis*. En este mismo análisis *Pleurothallis tacanensis* y *P. tubata* (subgénero *Physosiphon*) forman un pequeño clado, con un valor de jackknife de 100% y que es a su vez el grupo hermano de *Pleurothallis neoharlingii*, *P. sclerophylla*, *P. velaticaulis*, *Stelis fragans* y *Stelis* s.s. El clado formado por estos taxa presentó un valor de soporte de jackknife de 77%. Los clados de *Effusia* y *Dracontia*, así como otras especies de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* y *Effusia* no incluidas en ninguno de estos dos clados, están muy relacionados a *Stelis* en el análisis molecular, constituyendo todos un clado, *Stelis* s.l. de acuerdo a Pridgeon, Solano & Chase (2001). Por su parte, en el análisis morfológico el clado de *Pleurothallis*

s.s. resulta ser el grupo hermano del clado de *Stelis* (Fig. 4.2). La relación entre estos dos clados presentó un valor de soporte de jackknife de 73%. En el análisis morfológico *Pleurothallis* s.s. resultó ser el grupo hermano de *Stelis*. En el análisis combinado no hubo resolución en cuanto a cual es el grupo hermano de *Stelis*. En este análisis los clados de *Stelis*, *Pleurothallis* s.s., *Dracontia*, *Physosiphon* y *Specklinia* forman una politomía dentro del clado que los incluye. Sin embargo, en el árbol de la Figura 4.4, que representa uno de los árboles mínimos del análisis combinado, *Pleurothallis* s.s. aparece como el grupo hermano de *Stelis*. La relación de grupos hermanos de estos dos clados está apoyada por seis apomorfias morfológicas: labelo de textura succulenta, labelo con un glenion, labelo unido a la columna mediante una uña, rostelo arrecto, polinios claviformes y viscario presente. En la Fig. 4.4 *Pleurothallis mystax* aparece como el taxón hermano del clado de *Pleurothallis* s.s., mientras que *Pleurothallis velaticaulis*, *P. neoharlingii*, *P. sclerophylla* y *Physosiphon* son en ese orden, los taxa más estrechamente relacionados al clado formado por *Stelis* y *Pleurothallis* s.s.

Los resultados del análisis molecular muestran que *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* y *Effusia*, tal como fueron delimitados por Luer (1999, 2000b), son grupos no monofiléticos. Si bien en este análisis el clado de *Effusia* incluye a la mayoría de taxa representantes del subgénero *Effusia*, otros representantes de este grupo quedan fuera de este clado, pero dentro de *Stelis* s.l. Por otro lado, las relaciones entre los taxa representantes del subgénero *Acuminatia* son confusas en el análisis molecular, en donde *Pleurothallis platystylis* queda dentro del clado de *Effusia*, mientras que *P. quadrifida* y *P. sclerophylla* quedan excluidas del clado de *Effusia*, pero dentro de *Stelis* s.l. Por otro lado, *Pleurothallis angustilabia* y *P. linearifolia*, también del subgénero *Acuminatia*, aparecen dentro del clado de *Pleurothallis minutalis*, alejadas del clado de *Stelis* s.l. En el análisis morfológico todos los taxa de los subgéneros *Acuminatia* y *Effusia* aparecen dentro del clado A, que agrupa a los taxa con antera ventral, pero todos ellos forman parte de una numerosa politomía en el árbol de la Figura 4.2. En el análisis combinado los taxa representantes de estos grupos también aparecen formando parte de una numerosa plitomía en el clado que incluye a *Stelis*, *Pleurothallis* s.s., *Dracontia*, *Physosiphon* y *Specklinia*. Sin embargo, en este análisis *Pleurothallis angustilabia* queda dentro del clado de *P. minutalis*, igual que en el análisis combinado.

Dracontia es un grupo que aparece en los análisis molecular y combinado, con la diferencia de que éste incluye como su taxón basal a *P. mistax* en el análisis molecular. Los resultados de estos dos análisis indican que *Dracontia* no es un grupo monofilético, tal como fue delimitado por Luer (1998b), pues mientras que *Pleurothallis guttata* (del subgénero *Elongatia*) queda incluido en el clado de *Dracontia*, *Pleurothallis pachyglossa* (que es miembros del subgénero *Dracontia*) queda excluido de éste.

El status filogenético de los taxa de *Stelis* con estigma entero. *Apatostelis* fue un género creado para acomodar a las especies de *Stelis* que tienen un estigma entero, separándolo del resto de especies con estigma bilobado (Garay, 1979). Si bien este género ha sido aceptado como válido por algunos autores (Hamer, 1981, 1985, 1989; McVaugh, 1985; Szlachetko, 1995), otros lo consideran como sinónimo de *Stelis* (Luer, 1986a; Solano, 1993, 1999). Los tres análisis filogenéticos son congruentes con respecto a que los taxa de *Stelis* con estigma entero quedan dentro del clado que incluye a los taxa de *Stelis* con estigma bilobado. Por lo tanto, *Apatostelis* no puede ser considerado como diferente de *Stelis*. En el análisis molecular de los taxa con estigma entero, sólo *Stelis oxypetala* y *S. rubens* aparecen como un par de taxa hermanos en la base del clado de *Stelis*, mientras que *S. ciliaris* queda alejado de ellos, en una posición más interna del clado de *Stelis*, como taxa hermano de *S. guatemalensis*. Sólo en el análisis morfológico los tres taxa de *Stelis* con estigma entero (*S. ciliaris*, *S. oxypetala* y *S. rubens*) aparecen dentro de un mismo clado, el cual sin embargo incluye también a *Pleurothallis rufobrunnea*. El análisis combinado generó relaciones similares a las del análisis molecular para los taxa de *Stelis* con estigma entero. En este análisis *S. ciliaris* y *S. guatemalensis* son también taxa hermanos entre sí y quedan en la base del clado de *Stelis*. Por su parte, *S. oxypetala* y *S. rubens* aparecen como taxa hermanos entre sí en la parte más interna del clado de *Stelis*, en donde *Pleurothallis rufobrunnea* queda como el taxón hermano de ellos. El análisis combinado demuestra entonces que *Apatostelis* es un grupo no monofilético anidado dentro de *Stelis*, por lo que tampoco es adecuado considerarlo como una categoría subgenérica dentro de *Stelis*.

FIGURA 4.4. Pagina siguiente, uno de los árboles mínimos del análisis combinado, graficando sobre sus ramas las apomorfias morfológicas para los principales clados, excepto en las ramas terminales. Arriba de la rama el número de carácter y abajo el estado de carácter.

El status filogenético de *Pleurothallis rufobrunnea*. *Pleurothallis rufobrunnea* es una especie mexicana endémica con una historia taxonómica compleja. Fue primeramente descrita dentro de *Pleurothallis* por Lindley en 1859. Por mucho tiempo fue una especie prácticamente desconocida, pero fue transferida en 1939 a *Stelis* por Williams, cuarenta años después fue colocada en un genero diferente, en *Apatostelis*, por Garay. Algunos tratamientos taxonómicos mantuvieron la especie en *Apatostelis* (Hamer, 1984; McVaugh, 1985), pero otros la consideraron en *Stelis* (Solano, 1993). Sin embargo, recientemente la especie fue transferida de nuevo a *Pleurothallis*, esta vez a un subgénero recientemente propuesto, *Pseudostelis* (Luer, 1999), el cual se caracteriza por presentar rasgos intermedios entre *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* (antera apical, estigma entero y rostelo arrecto) y *Stelis* (racimo de flores simultáneas, sépalos subiguales libres y labelo muy engrosado). Los tres análisis filogenéticos de este estudio son congruentes en colocar a *Pleurothallis rufobrunnea* dentro de *Stelis*. En el análisis molecular aparece como taxón hermano de *S. purpurascens* y *S. ovatilabia*, los cuales presentan un estigma bilobado (Fig. 4.1), en una relación débilmente soportada (valor de jackknife de 69%). En cambio, en el análisis morfológico *Pleurothallis rufobrunnea* forma un grupo monofilético con los otros taxa de *Stelis* de estigma entero (Fig. 4.2), esta vez en una relación bien soportada (valor de jackknife de 84%). Por su parte, en el análisis combinado *Pleurothallis rufobrunnea* forma un grupo monofilético con *Stelis oxypetala* y *S. rubens*, cuya relación está bien soportada (valor de jackknife de 98%). Estos resultados indican que *Pleurothallis rufobrunnea* es en realidad una especie de *Stelis*, la cual está muy relacionada con algunos taxa de estigma entero, como *Stelis oxypetala* y *S. rubens*, pero no con todos. Por tanto, este estudio no apoya la transferencia de *S. rufobrunnea* como un taxa de *Pleurothallis* subgénero *Pseudostelis*.

CONCLUSIONES

Los taxa de *Stelis* incluidos en este estudio forman parte de un mismo grupo monofilético, excepto en el análisis molecular, donde *S. fragans* aparece como miembros de una politomía con varios taxa de *Pleurothallis* entre los cuales se encuentra el taxón hermano de *Stelis*. Este clado está bien soportado en los análisis molecular y combinado, pero no en el análisis morfológico. Las apomorfias para el clado de *Stelis* son flores con un perianto plano de simetría actinomorfa, sépalos

laterales libres, sépalo dorsal perpendicular al eje de la columna, pétalos transversalmente oblongos o elípticos, columna robusta, columna trígona en sección transversal, estigma bilobado y caudículas elásticas.

Los taxa de *Stelis* con estigma entero (*Apatostelis*) constituyen un grupo parafilético dentro de *Stelis* en los tres análisis. Sólo en el análisis morfológico estos taxa forman un grupo monofilético, el cual también incluye a *Pleurothallis rufobrunnea* (anteriormente *Stelis rufobrunnea*). En el análisis combinado se forma un grupo monofilético muy bien soportado con *Stelis oxypetala*, *S. rubens* y *Pleurothallis rufobrunnea*, pero *Stelis ciliaris* ocupa una posición más alejada a este grupo.

En los tres análisis *Pleurothallis rufobrunnea* aparece dentro del clado de *Stelis*. En el análisis molecular aparece muy relacionado con otros taxa con estigma bilobado, pero en el análisis morfológico y combinado se encuentra muy relacionado con taxa de *Stelis* con estigma entero. Por lo tanto, esta especie debe ser considerada dentro de *Stelis* y no en *Pleurothallis*, como recientemente ha sido colocada por Luer (1999).

Stelis debe ser considerado como un grupo monofilético bien soportado por los taxa con estigma bilobado y entero, incluyendo también a *Pleurothallis rufobrunnea*. Con respecto a los grupos de *Pleurothallis* que están más cercanamente relacionados con *Stelis*, en el análisis molecular éstos son los taxa de *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* (pero no todos), *Crocodelanthae*, *Dracontia*, *Effusia*, *Elongatia*, *Physothallis* y *Physosiphon*, aunque las relaciones de éstos con el clado de *Stelis* carecen de resolución. El análisis combinado no generó la suficiente resolución para determinar cual es el o los grupos de *Pleurothallis* más cercanamente relacionados con *Stelis*, sin embargo, la relación de *Pleurothallis s.s.* como su grupo hermano está apoyada por seis sinapomorfias morfológicas: labelo de textura suculenta, labelo con un glenion, labelo unido a la columna mediante una uña, rostelo arrecto y apicular, polinios claviformes y viscario presente.

APENDICE 3

Secuencias alineadas de la región ITS del ADN ribosomal usadas en este estudio y que no han sido ingresadas en el GenBank.

<i>Dracula</i>	TCCGTAGGTG AAC- - - - - T GCGAA- - - - G GATC- - - - -	- - - - - ATT- - - - -	TCGA-GACCC AAATATAT- - -	CGAGCGAT
TTGAAGAACC TGT-GACTA-	--AGCGA-- TGGCACT-AG CCATCGGTG ACAGCCATCC	-TGT--TGTT GGCCTCCT-	--T-TCGG-- CCGCG--AT	
G- - - - GGGC AC-T-GAA-	CTCAATCGG CGCAGC-TAC GGCCTAAGG AATACA--AT	-GA-ACACGA CCGG-CATC	GGG-TTCGAT GGCCTGG- - -	
GGTGTAT- - -	TGGCCCC GCACG-ATCA AAA-TGACTC TCGCAATGG ATATCTCGG	TCTCGCATCG ATGAAGAG-C	GCAGCGAAAT GCG-ATACGT	
GGTGC-GAAT TGCAGAAACC	--CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCCGA	GGCCAGCGGG CCAAGGG-CA	CGTCCG-CCT GGGCTCAAG	
CGTTGCGTTG CTTCTGTGCCA	GCTTCATPCC ACCCGAAGG TG--TGCATG CGG-AGG-GC	C-GGATGTGC AGAGTGGT-	CGTCCG-TGCC T--GCGGCG	
CG-GCGGTT -TAAGAGTTG	GTGATCGTCT GGTGGCCAC GAGCAGCAAG GG-TGGATGA	AAATTTGACC T-GTATGT-	--ATCGTCC GGCAGAGA-	
-AGAGATTAT A--CCATGCG	GATGATCCCA GCGCAACCGT TGATCCACGG ATGGCG-CT	TGGAATGCG ACCC		
<i>Lepanthes arachnion</i>	TCCGCAC-TG AAACCCCT-T	--GAA--A GATT- - - - -	- - - - - G TCGA-GATCG AAATATAT- - -	
TCGGAGAACC TGT-TAATG-	--CGCG-- CGGCACC-AG CCGCCGA-A ACAGTGTCTC	TGGA-TTGTT GGCCTCTCA	TGCGTCCGGG CCGCG--AT	
GA- - - GGGC GACTG--AAA	CTCAAAACCG CGCAGC-TAC GGCCTAAGG AAAAGA--GA	ATAGACAGGA GCCTC-GATG	GGG-CTCGGT GGCCTGG- - -	
AGTGTAT- - -	TGCGCTCC ACACGGATCA AAA-CGACTC TCGCAATGG ATATCTCGC	TCTCGCATCG ATGAAAAG-C	GCAGCGAAAT GCG-ATACGT	
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC	--CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCCGA	GGCCATCCGG CTBAGGG-CA	CGTCCG-CCT GGGCTCAAG	
CGTTGCTTCG CTCCTGTGCCA	CCTCCATCCC ATCCGATGG TG--CGCATA AGGTCCG-TC	C-GGATGCC AA-ATGGCT-	CATCG-TGCC C--GTCGSC	
AG--AGGGCT -GAAGAAAGG	-GGAACTTT AGTTGGCCAA TAAATCAAG GGGTGGATAA	AAATT--ACC T-G- - - - -	- - - - -	
<i>L. calopetala</i>	TCCGTAGGTG AAC- - - - - T GCGAA- - - - G GATC- - - - -	- - - - - ATT- - - - -	TCGA-GATCG AAATATAT- - -	
TTGAGAACC TGT-TAATG-	--CGCG-- TGGCAC-AC CCCCAGCAA -CAGTCTCT	TGGA-TTGTT GGCACGTCA	CTCGTCCGGG CCGCG--AT	
GA-G--GGTC GATT-GAAA-	CTCAATCGG CGCAGC-TAC GGCCTAAGG AATATA--GA	ATAGACAGGA GCCTC-GATG	GGG-CTCGGT GGCCTGG- - -	
AGTGTAT- - -	TGCGCTCC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGCAATGG ATATCTCGC	TCTCGCATCG ATGAAGAG-C	GCAGCGAAAT GCG-ATACGT	
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC	--CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCCGA	GGCCATCCGG CTBAGGG-CA	CGTCCG-CCT GGGCTCAAG	
CGTTGCTTCG CTCCTGTGCCA	CCTCCATCCC ATCCGATGG TG--TGGATG AGGTAGG-TC	C-GGATGCC AGAGTGGCT-	CGTCCG-TGCC C--GTCGSC	
CG-GCGGCT -GAAGAGAGG	GTGATCGTCT CGTTGGCAAC GAGCAACAAG GGGTGGATGA	AGTGTGCT T-GTGTGT-	--ATCGTGTG GGCCTGAGAG	
AAGAGATTAT G-ACCCAGGA	GATGATCCCA GCCCAAGTGT CTATCCGCGG AGGACGG-CT	TGGAATGCG ACCC		
<i>L. maxima</i>	TCCGCCCG-G AAACC- - - - - T CCGAA- - - - G GATT- - - - -	- - - - - ATT- - - - -	TCGA-GATCG AAATATAT- - -	
TCAGAGAACC TGT-TAATG-	--AGCG-- CGGCACC-AG CCACCGCA-A ACAGTCTCTC	TGGA-TTGTT GGCCTCTCA	CTCGTCCGGG CCGCG--AT	
GA- - - GGGC GATTG--AAA	CTCAAAACCG CGCAGC-TAC GGCCTAAGG AATAAA--GA	ATAGACAGGA GCCTC-GATG	GGG-CTCGGT GGCCTGG- - -	
AGTGTAT- - -	TGCGCTCC GCATGATCA AAA-CGACTC TCGCAATGG ATATCTCGG	TCTCGCATCG ATGAAGAG-C	GCAGCGAAAT GCG-ATACGT	
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC	--CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCCGA	GGCCATCCGG CTBAGGG-CA	CGTCCG-CCT GGGCTCAAG	
CGTTGCTTCG CTCCTGTGCCA	CCTCCATCCC ATTTG-TTGG TG--CGGATG AGGTAGG-CT	C-GGACGCC AT-ATGGCT-	CATAG-TGCT C--AAGGSC	
-G-ACGGTT -GAAGAAAGG	- - - - -	- - - - -	- - - - -	
<i>L. scopula</i>	TCCGTAGGTG AAC- - - - - T GCGAA- - - - G GATC- - - - -	- - - - - ATT- - - - -	TCGA-GATCG AAATATAT- - -	
ATGGAGAACC TGT-TAATG-	--CGCG-- CGGCACC-AG CCGCCGCAA -CAGTCTCTC	TGGA-TTGTT GGCCTCCCA	CGGCTCCGGG CCGCG--AT	
GA- - - GGGC GATT-GAAA-	CTCAAAACCG CGCAGC-TAC AGCCTAAGG AATAGA--GA	ATAGACAGGA GCCTCT-ATG	GGG-CTCGGT GGCCTGGTGG	
AGTGTAT- - -	TGCGCTCC ACACAGATCA AAA-CGACTC TCTGCAATGG ATATCTCGG	TCTCGCATCG ATGAAGAG-C	GCAGCGAAAT GCG-ATACGT	
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC	--CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCCGA	GGCCATCCGG CTBAGGG-CA	CGTCCG-CCT GGGCTCAAG	
CGTTGCTTCG CTCCTGTGCCA	CCTCCATCCC ATTTG-TTGG TG--CACATG AGGTAGG-TC	T-GGATGCG ACAGAGGCT-	CGTCCG-TGCC C--GTCGSC	

CG-GCGGGCT -GAAGAGCGG GTGATCGTCT CTTTGGCAGC GAGCAGCAAG GGGTGGATGA AAAATTTGCC T-GTCTGT- --ATCGCGTG GCGCCGAGAG
AAGAGATTAT GTACCCAGCA TATGATCCCA GCCCAGTGT TGATCCGCAG AGGACGA-CT TGGAAATGG- ACCC
L. vivipara
TCCGTAGGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC-----G TCGA-GATCG AAATATAT- --CGAGCGAT
--CGCGG--- CCGGCACAAG CCGCCGARA -CAGTCGTCC TGA-ITGTT GCCACGTCG CTCGTGGGG CCGCG---AT
TA-G-GGTC GATT-GAAA- CTCRAAACCGG CCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATAGA-GA ATAGACACGA CCTCG-ATG GGG-CTCGGT GCG-TGG---
AGTGCTAT-- --TGCGTCC ACACGATCA AAA-CGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAAC ATCGAGAAIT TGAACGCAAG TTGCGCCGA GGCATCCGG CTGAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCTCAAG
CGTTGCATCG CTCGGTGCCA CCTCCATCCC ATCCGATCGG TG--TGGATG AGGTAG-TC C--GGATGCG AGATGGCT- CGTCC-TGCT C--GTCGGCG
CG-GCGGGCT -GAAGAGAGG GTGATCGTCT CBTGGCAAC GAGCAGCAAG GGGTGGATGA AAGTTGTGCC T-GTCTGT- --ATCCTGTG GGCCTGAGAG
AAGAGATTAT G-ACCCAGGA GATGATCCCA GCCCAGTGT CGATCCGCG AGGACGG-CT TGGAAATGG- ACCC
Masdevallia
TCCGTAGGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC-----G TCGA-GATCG AAATATAT- --CGA-CGAT
--AGCGG--- CCGCATA-TG CCGTCCGCTG ACTGCATCC TGG--TCGTT GGCT-----TGTGAGG CCGCG---AT
GA-G--GGG GGGCCGAA-- CTCAAATCGG CCGAGC-TAC CCGCCAAAGG AATACA---A TGAACACGA CCGCG-ATC GGG-TTCGAT GGCCTG---
GGTGCAC-- --AGCGCTC GCACGATCA AAA-TGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAAC ATCGAGAAIT TGAACGCAAG TTGCGCCGA GGCATCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCTCAAG
CGTTGCTG CTTCCATCCC ACC-GAAGG TG--TGCATG CCGGAGG-GT C--GGATGTC AGATGGCT- CGTCC-TGCC C--TCGGCG
CG-ACGGGCT -CRAAATG GTGATCGTCT CBTGGCCAC GAACAGCAAG GGGTGGATGA AAAATTTGCC T-GTATGT- --ATCCTGGC GGCAGAGA-
-AGATCAT A--CC-----
Myoxanthus
TCTGTAGGTG AACG----- GCGGAA--G GA-C-----G TCGA-GGAG AAATATAA-- --CGAGCGAT
TGGGAAAC CGT-GAATG-- --AGCGG--- TGGCACCCTG CCATTGTGTA ACAGCGTTC CGST-TCGCC GGGCTTGTG TGTATCGGG TCGCG---AT
GA-G--GGG GGAT-GAAA- TTCRAAACCGG CCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATAGA---A GCGGACAGGA GCCTGC-ATP GGG-CTCGGT GCGCTG---
AGTGCTGT-- --TGACACC ACACGATG AAA-TGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAAC ATCGAGAAIT TGAACGCAAG TTGCGCCGA GGCATCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCTCAAG
CGTTGCTG CTTCCATCCC ACC-GAAGG TG--TGCATG CCGGAGG-GT C--GGATGTC AGATGGCT- CGCTG-TGCC C--GTTGT-
CG-GCGGGT -GAAGAGCGG GTGATCGTCT CBTGGCGAC GAACAACRAAG GGGTGGAAITA AAGTTGTGCC -----CTGT-----
Pleurothallis alata
TCCGTAGGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC-----G TCGA-GATCA AAATATAT- --CGAGC-AT
--AGCGG--- CAACACT-TG CCGTGGCATA ATTGCCATCT CCRA--TGTT GGCTCAT- -AAAT-GGGG CCATG---TT
CTCRAAACCGG CCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATATA-AA -TAGACGCGA GCCAT-APT GGG-TTCGGT GGCATGGA--
--TGACTTC ACAGCAATCA AAA-TGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCA-AAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAAC ATCGAGAAIT TGAACGCAAG TTGCGCCGA GGCATCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCTCAAG
CGTCCGTTG CTCGGTGCCA GCCCATTTT ACCTGACAGG TGG-TGCTTG CCGGAGG-GT T--GGATGTC AGAGAGGCT- CGTTG-TGCC C--GTGGCG
C--ACGGGCT TAAA-AGCGG GTGATCATCT CBTGGCCAC AAACAACRAA AGGGGATGA ABAATATGCC T-GTGTGT- --CCCGGACA GGCCTGAGA-
-AGGAT-T ACCCCCAACA AATGATCCCA GTCCAAAGCT AAAACCATGG GGGACCA-CT TGGAAAGG-CCC
P. anlonensis
TCCGTAGGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC-----G TCGA-GACCG AAATATATAT ATCGAGCGAT
--AGCGA--- TGGCACT-CG TCGTGGGTA ACAGCATCC CBTGSCCGG GCCCTCCT- ---TAGAGG CCACG---AT
CTAANAACCGG CCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATAAA--AA -TAGACACGA CCGCG-ATA GGG-TTCGGT GCGCTG---
--GGCACAC ACACGATCA AAA-CGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAAC ATCGAGAAIT TGAACGCAAG TTGCGCCGA GGCATCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCTCAAG
CGTTGCTG CTCGGTGCCA GCTCCATCCC ACCTGACAGG TG--TGCATG CCGGAGG-GC C--GGATGTC AGATGGCT- CGTCC-TGCC C--GCGGGCG
CG-GCGGGT -GAAGAGAGG GTGATCGTCT CBTGGCCAC GAACAACRAA GGGTGGATGA AAAATTTGCC T-GTGTGT- --ATCCTGTG GGCATGAGA-
-AGAT-AT A--CCCTGG GATGATCCCA GCCCAGCTG CGATCTACGG ACGGCG-CT TGGAAATGG- ACCC
P. aristocratica
TCCGTAGGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC-----G TCGA-GACCG GAACATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA--- CCGCGC-CC CCGTCCGCA ACGGCGTCC CTGT--TGT GGCTCAT- -----CGGG CCACG---AT
CTAANAACCGG CCGAGT-TGC GCGCCAAAGG AATGCA-AA -TAGAC--GA CCGCG-AT- GGG-TTCGGT G--CGTGG---
GACGATCA AAA-TGACT TCGGCAATGG ATATCTCGG TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT

GA---GGGGC GGAT-GAAA- CTAAAAACGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGG AATAGA--AA -TAGACACGA GCCCG-CATC GGG-TTCGGT GGGGTGG---
AGTGTGT-- --GGCACACC ACACGGATCA AAA-CGRCTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATTG TCCGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGGA G-CCAGCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCG CTCCGTGCCA GCTCCATCC ACCTGATGG TG--TGCA TGCGGAGA-AC C-GGATGTGT ACAAATGGCT- C-TCC-TGCC C--GGGGCG
TG-GCGGGT -GAAAAAAG GTGATCGTCT CTTTGGCCAC -AACACAAG GG-TGATGA AAATTTGT T-ETGTTGT--ATCCTGCC GTCCCTGA---

P. nigriflora
TCCGTAGGT- AAC- ---GG GGGAA---A GATCAGG--- GCAA-GATGG AA-TATAT- --CGAGCGAT
TCGGARACC CGG-GAACG- --AACGA--- AGGCACT-TG CCGTCGCGTA AAAACCTCC CTGT--TGTC GGCCTCAA- ---CGGG GCGCA---AA
CA---GGGG GGG-GAANAA AACAAAACGG GGGCAATAC GCCCCAAGG AAAGCA--AA AAAACAANA CCCC-AAAC GGG-TTAGT GCGGTAG---
AAAGCTT- --TAGAAC AAACGGGTTG AAAAGAACTC CGGGAAAAG ATATCGGGGA TTTCCGATPA ATAAAAAG-C GCGG-GAAAA ACG---
---C-GAA- ---

P. obscura
TCCGTAGGTG AAC- ---T GGGAA---G GATC- ---G TCGA-GACCG AAATATAT- --CGAGCGAT
---AGCG- ---CGCAC- CG TCGCCGTGTA ACAGCCCTCC CGGT--CGT GACCTCG-CC TCGGGCGGG GACCG---AC
CTCAAAACCG GAGAGGGC GSAT-GAAA- CTCAAAACCG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGG AATAG--AA -GAGAG-AG CCCC-GAAA GGG-CTCGGT GGGGTGG---
AGTGTGTCTT GTGGCACACC GCAGCAATCA AAA-CGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCTC-CATCG ATGAAGAC-- GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAAAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGGA GSCCAGCCGG CCRAGG-CA CGTACA-CCT GGGCGTCAAC

P. ornata
TCCGTAGGTG AAC- ---T GCGAA---G GATC- ---G TCGA-GACCG AAATATAT- --CGAGCGAT
---AGCGA--- CTCAAAACCG GAG-ACT-CG CCGCCGCGTA ACGCCGCTCC GTGT-TGTC GGCCTCAT- ---CGGG CACCG---AT
CA---GGGG GGTGCGAAA- TCGACACCG GCAGC-TAC GCGCCAAAGG AATGCA--AC -TAGAC--GA GCCCG-CATG GG--CTCGGT GGA-TGG---
AGTG-TTT- --TGACACCG GCAGCGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCTCCGATCG ATGAAGAA-C GCAC-GAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGGA GSCC-ACCG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGT-
CGTTGCGTCG CTCCGTGCCA TCTC-ATCC- ACCCGACGG GG--TGCA TGCGGAGG-GT C--GACGTGC AGAATGGCT- CGTCC-TGCC C--ACGGG-G
CG-AAGGGCT -GAAAAAAG GTGATCGTCT CTTTGGCCAC GAAACAAG GGG-GGATGA AAATTTGT-CC T-ETGTTGT--ATCCTGCC GGCCTAAAA-
-AAAAAT- ---

P. pachyglotta
TCCCTAT-TG AACCC- ---T ---GAA---A GATTCGAA- AGATT- --- CCG AA-TATAC- --CGAGCGAT
---ACCTG--A AGGACC-AG CTGTGTCGT GCTGCGCAAC T--A--CGC- GCCTTCAT-- TGCT---GGC CCGCG---AT
GAGGCCAGG GATPAAATGC GCPAAACCG CGCAGCTGCA CTCCAA-ETG ACAATCCACA CTAGCTGTG GTGGGTTGGT GGTGG---
AGTGTAT- --CGCACACC ACAGGATTA TA--CGACTC TGGCAATGG ATATCTGGT TCTCGAATAG ATGAAGAG-C GCGCCGAAAT GCGGATGCGT
GGTGCAGAT TGCAGATCC C-ATCGAACA ATCTAGAATT TGAACG-AC TTGGGCCGGA CCGCAACCG CACAATGGCA C-TCCG-CCT GGGCGTCAAG
GCTCTCTTG CTACGTGCAT GCTCCATGCC ACCCGCATG CG--TGATG GGGAGG-GT C-GGATGTG -G-CTGG-TG GCTCG-TCC T GCGGTACGGG
GCTGAGACT -TGAGAACGG GTGATGGGT CAITTACCCA CGAACG-GT AGGATGATGA ATGAATGGC GCCTGT-GAT GCATGCTGG- GACCTTACT-
GATGATAT A--CATAACG GATGATCCCA GTTCA-GCCT GAGTCCCTGG GATTCGAAAG TGGATG- ---

P. pisina
TCCCTAT-TG AAACC- ---T G-GGAA- --- TTTCCGAA- AGATCATC-G TCGA-GACCG AAATATAT- --CGAGCGAT
---AGCAG- ---CGCA-T-CG CTGTGCGGCA ACTAC-CGCC TTCA-TTGCT GSCCAGTAA AT- ---GGG CAACG---AT
CTCAAAACCG GCGAGC-TAC GCGCCAAAG- --TACA---A ATAGACACGA GCTGT-TATT GGG-TTCGGT GCGGTG---
AGTGAAT- --CGGAAAA AA--CGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGGA GSCCAGCCGG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTACCTG CTCCGTGCCA GCTCCATGCC ACCCGCTGGT TG--TGATG GGGAGG--GT C-GGATGTG AGAATGGCT- CGTCC-TGCC C--GTGGT
TG-GCGGCT -TAGATCGG GTGATGTCT CTTTTGCCAC GAACAATAG GGGTGGATGA AAATTTGTC T-GTGTGA- --ATCCTGCC GACGTTACT-
GAGATATAT A--CCAGCG GATGATCCCA GTTCAAGCAT GAGTCCATTT GACCTCGGCT TGGAAATGCGA ACCC

P. platisylis
TCAGAGAACC TGT-GAAGC- TCCGTAGTGG AAC-----T GCGGAA--G GATC----- --ATT----- TCGA-GACCG AAATATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA-- CCGCACT-CG CCATCGCGTA ACATCGTCC CTGT--TGTC GGCCTCAC- -----CGGG CGGCG--AT
CTCAAAACCG GGCAGC-TAC GCGCCAAAG- AATGCA--GA GCCCA-CATC GGG-TTTGGT GCGGTGG---
AGTGCCTT-- --TGCAAGCC AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC ATATCGCATC ATGAAGAA-C GCA-CGAAAT GCG-ATACGT
GGGG-CAAT TGCAGAAATC --CGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGA AGCCATCCGG CCAAGG-CA GGTCCG-CCT GGGCGGCAAA
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA ACTCCATCC ACCCGACGGG GG--GGCAAT GCCGAAGG C-GGATGT-C AGAATGGT- GGTCC-TGCC C--ACGGGTG
CA--CGGGCT -GAAAACCG GGAACGTCT CBTGGGAC GAACAACAG GGGGGATGA AAAAAGTGC T--GGGCTGT- --ATCGTCCG GCCAGAAA-
-AAAATCCA ----CCGCGG AAGAATCCA ACCAAC- ACCTCGAA- AGATTATC-G TCGA-GACCG AAATGTAC- --CGAGCGAT

P. quadrifida
TCCCCAG-G AACCC-----T CCGGAA---- ACTTCGAA- AGATTATC-G TCGA-GACCG AAATGTAC- --CGAGCGAT
--AGCAA-- CCGCGCC-CG CCGTCCGTA -AATGCCATC CCGG-GCGAC GGCCTCAC- -----CGGG CGGAG--AT
CTAAAACCG GCGCAGTAC GCGCCAAAGG AACACT--GA ATAAACAAA GCGCG-CATA GGG-CTCGGT GCGGTGG---
AGTGTGTC-- --GSCACACC AAACGGATCA AAA-CGACTC TCGTAAITGG ATATCTAGG TCCTCGCATC ATGAATAA-C GCACCCAAAT GCG-ATACAT
GGTGC-GAAT TGCRAAATCC --CGCGAAC ATCTATAATT AGAACGCAAG TTGGGCCGA GCGCAGCCG CCAAGG-CA GGTACG-TCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA GCTACATCC ACCCAACGGG TG--CTCGTG CTGAAG-GT CAGGA-GTGC AGATGGCT- CGTAG-TGCC ---GGTGGCG
CC-GCGGTTT -GAGAGAGG GCTATAGTAT TGTGAGGCCA CAACAATAC ACAGGATGA ATAAAATTT- --GT----- --ATCGG-----

P. rufobrunnea
TCCACC-GG AACCC---TC TCG-AA---- -CTTCGAAA -GATTACC-G TCAA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA-- TGGCACT-CG CCGTCCGTA -CATTCGTC CTGT--TGTC GGCCTCAT- -----GTGG CCATG---AT
CTCAAAACCG GCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATGTA--A ATAGACACGA GCGCG-TATC GGGGTTTTGT GGCATGG---
AGTGCCTT-- --TGCAACACC GCATGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC ATATCGCATC ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATC --CGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGA GCGCATGCG CCAAGG-CA GGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA GCTCCATCC ACCTGAATGG TG--AGCATG GAAACA--GC A-GAATGTGC AGATGGCT- CATGGGTTCC C--ACGGGTG
CA-ACACTCT -GAAATAATG GGGATAGT AGTAGGGAC AAGCAACAAA AGGAGATGA AAAATGTGC A--GTGTTG- --ATCGT--- -----G
AATAGAAGAT A--CAAAGCG GATGATCCCA AACAAAGC-----

P. resupinata
TCCGTAGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC----- --ATT-----G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA-- TGGCACT-TG CCGTCCGTA A-AGCCTCT ATAT--TGTC GCGC-CAT- -----CGGG CCACG---AT
CTCAAAACCG GCGAGC-TAC GCGCCAAAGG AATGCA--AA -TAGAC--GA GCGCG-CATC GG--TTCTGGT GCGGTGG---
AGTGCCTT-- --TGCAACACC ACAGGATG AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC ATATCTGGC ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATC --CGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGA GCGCAGCCG CCAAGG-CA GGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA GCTCCATCC ACCCGACGGG TG--TGCAATG CCGGAGG-GT C-GGATGTGC AGATGGCT- GGTCC-TGCC C--ACGGGTG
CG-ACGGCT -GAA-AGCGG GTGATCGTCT CBTGGTTC GATCCAC-G ACCTCGG-CT TGGATGGC T--GTGTTGT- --ATCGTCCG -GCATGAGA-
-AGATCAT A--CCCTGG GATGATCCA ACCCAAGCGT TGGTCCAC-G GATC----- --ATT-----G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT

P. sclerophylla
TCCGTAGTG AAC-----T GCGGAA--G GATC----- --ATT-----G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA-- TGGCACT-TG CCGTCCGTA ACAGCGTCC CTGT--TGTC GGCCTCAT- -----TGGG CCATG---AT
CTCAAAACCG GCGAGT-TAC GCGCCAAAGG AATGCA--AA -TAGACACGA GCGCG-CAT GGG-TTCTGGT GCGGTGA---
AGTGCCTT-- --TGCAACACC ACAGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCCTCGCATC ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATC --CGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGA GCGCAGCCG CCAAGG-CA GGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA GCTCCATCC ACTTGAAGGG TG--TGCAATG GGGAGC--GT C-GGATGTGC AGATGGCT- GGTCC-TGCC C--ACGGGTG
CG-ACGGCT -GAGAGCGG GTGATCGTCT CBTGGCCAC GAACAACAG GG-TGGATGA AAAITGTGCT T--GTGTTGT- --ATCGTCCG GGCATGACA-
-AGATCAT A--CCCTGG GATGATCCA ACCCAAGCGT TA-TCCATAG ATGGCGC-CT TGGATGGC- ACCC

Stelis bigentata
TCCCTAGG-G AAACCC--T G-GAAA---- -CTTCGAA- AGATTATC-G TAGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
--AGCGA-- TGGCACT-CG CCGTCCGTA -CATTCGTC CTGT--TGTC GGCCTCAT- -----GTGG CCATG---AT
CTCAAAACCG GCGAGT-TAC GCGCCAAAGG AATGCA--A ATAGACACGA GCGCG-CATC GGG-TTTGGT GCGGTGG---
AGTGCCTT-- --TGCAACACC ACAGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTGGC TCCTCGCATC ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATC --CGCGAAC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGGGCCGA GCGCAGCCG CCAAGG-CA GGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTGCGTCC CTCCGTGCCA GCTCCATCC ACCCGACGGG TG--TGCAATG GGGAGC--GT C-GGATGTGC AGATGGCT- GGTCC-TGCC C--ACGGGTG
CG-ACGGCT -GAGAGCGG GTGATCGTCT CBTGGCCAC GAACAACAG GG-TGGATGA AAAITGTGCT T--GTGTTGT- --ATCGTCCG GGCATGACA-
-AGATCAT A--CCCTGG GATGATCCA ACCCAAGCGT TA-TCCATAG ATGGCGC-CT TGGATGGC- ACCC

CG-ACGGCT -GAAGAGCGG GTGATCGTCT AGTTGGCCAC GAACAACAAG GGGTGGATGA AAAAAGGGCC T-6-

 TCCCATCG-G AACCCCC--- -GGA---G AATTCCG--- -TTAAT--- -TCC- AA-TATAT- --CGAGCGAT
 TCAGAGAACC CGT-GAAGG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA -CATTCGTCC TTGT--TGTC GGCTCATT- -----GTGG CCATG---AT
 GG---GGGC GGAT--AAAA CTCRAAACCGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGACACGA GCCCG-CATC GGG-TTTGGT GGCCTGG---
 AGTCTTTT-- -TGCACACC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTCGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAACGAAAT GCG-ATAAGT
 GGTG-CGAAT TGCACATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GGCAGCCCG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
 CGTTGCGTGG CTCCTGCTA GCTCCATCC ACCTGACGGG TG--TGCATG GAGACC--GT C-GGATGTGC AGASTGGCT- CGACGGTCC ---ACGGGTG
 CC-ACGGCT -GAAGAGCGG STGATCGTCT AGTTGGCCAC GAACAACAAG GGGTGGATGA AAATGTGCC T-GTGTTGT- --ATCGGGGC A-CATGA--G
 AAGAGATTAT A--CCCTGG GATGATCCCA AT-CAA-----
 TCCCTAT--G AAC-----T CTGGA--- -TTCCGAA- GGAATATT-G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
 TCAGAGAACC TGT-GAATG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA ACAGCCGTCC CTGT--TGTC GGCTCATT- -----GGGC CCATG---AT
 GG---AGGC GGAT--AAAA CTCRAAACCGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGC AATGCA---A AAAGACACGA GCCCG-CATC GGG-TTCCGT GGCCTGG---
 AGTCTTTT-- -TGCACACC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTCGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAT GCG-ATAAGT
 GGTG-CGAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GGCAGCCCG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
 CGTTGCGTGG CTCCTGCTA GCTCCATCC ACCTGACGGG TG--TGCATG GGGAT--GT C-GGATGTGC AGASTGGCT- CGTCCG-TGCC C--CCGGGTG
 CG-ACGGCT -GAAGAGCGG STGATCGTCT CGTTGGCCAC GAACAACAAG GGGTGGATGA AAATGTGCC T-GTGTTGT- --ATCGTGGC GGCCTGA--G
 AAGAGATTAT A--CCCTGG GATGATCCAA ACCCAAGCGT TATTCCAC-G GATGGCCGCT TGGATGCGA ACCC
 TCCCTAAG-G A-CCCCG--- -GGA--- -GATCCCT-G TCGATTTCCG AA--ATAT- --CCGCGAT
 TCAGAGAACC CGT-GAAGG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA -CATTCGTCC CTGT--TGTC GGCTCATT- -----GTGG CGATG---AT
 GG---GGGC GGAT--AGAA CTCRAAACCGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGACACGA GCCCA-CATC GGG-TTTGGT GGCCTGG---
 AGTCTTTT-- -TGCACACC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTCGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAACGAAAT GCG-ATAAGT
 GGTG-CGAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GGCAGCCCG CCAAGG-CA CGTATGGCT GGCCTCAAG
 CGTTGCGTGG CTCCTGCTA GCTCCATCC ACCTGACGGG TG--GACATG GAGACCA--GT C-GGATGTGC AGASTGGCT- CGATC-TGGT CTCACGGGTG
 CC-ACGGCT -GAAGAGCGG GGAAGAA-CG CGTTGATGGA CTACGACAA CAATGGTGA AGAAA-TG-- -GAGATGT- -----

 TCC-AAAG-G AAGCTCCC-- --GGAA--- -GATTTG-G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
 TCAGAGAACC CGT-GAAGG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA -CATTCGTCC CTAT--TGTC GGCTCATT- -----GTGG CCATG---AT
 GG---GTGC GGAT--AAAA CTCRAAACCGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGACACGA GCCCG-CATC GGG-TTCCGT GGCCTGG---
 AGTCTTTT-- -TGCACACC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTCGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAT GCG-ATAAGT
 GGTG-CGAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GGCAGCCCG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
 CGTTGCGTGG ATCCGTGCTA -CTGCATCC ACCTGACGGG TG--TGCATG GAGACC--GT C-GGATGTGC AATGTGCC- CGTCCG-TGCC A--AAGGGT
 CC-AAAGCT -GAAAAACCG STGATCGTCT CGTTGACCAA CAACAACAAG GGGTGGATGA AAAATGTC- -----

 TCCCTTTT-GG AACCG--TT ---GAA--- -GATCCTT-G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
 TCAGAGAACC CGT-GAAGG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA -CATTCGTCC CTGT--TGTC GGCTCATT- -----GTGG CCATG---AT
 GG---GGGC GGAT--AAAA CTCRAAACCGG CGCAGC-TAC GCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGACACGA GCCCG-CATC GGG-TTTGGT GGCCTGG---
 AGTCTTTT-- -TGCACACC ACACGGATCA AAA-TGACTC TCGGCAATGG ATATCTCGGC TCTCCGATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAT GCG-ATAAGT
 GGTG-CGAAT TGCAGATCC --CGGAAACC ATCGAGAATT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GGCAGCCCG CCAAGG-CA CGTCCG-CCT GGGCGTCAAG
 CGTTGCGTGG CTCCTGCTA GCTCCATCC ACCTGACGGG TG--TGCATG GAGACC--GT C-GGATGTGC AGASTGGCT- CGTCCG-TGCC C--ACGGGTG
 CG-ACGGCT -GAAGAGCGG STGATCGTCT CGTTGGCCAC GAACAACAAG GGGTGGATGA AAATGTGCC T-GTGTTGT- --ATCGTGGC AACAUGA--G
 AAGAGATTAT A--CCCTGG GATGATCCCA -CCCAAGCGT TATTCC--- -GATGGCCGCT TGGATGCGA ACCC
 ACCCTTTT-GG AAC-----TT CCGGAA----- -GATTTATT-G TCGA-GACCG AA-TATAT- --CGAGCGAT
 TCAGAGAACC CGT-GAAGG- --AGCGA--- TGSCACT-CG CCGTCGCGTA -CATTCGTCC CTGT--TGTC GGCTCATT- -----GTGA CCATG---AT

GG---GGGC GGAT--AAAA CTCAAAACCGG CGCAGC-CAC GGCACAGGC AATGCA---A ATATACACGA GCCCG-CATC GGG-TTTGGT GGCCTGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC --CGGGAAC ATCGAGAAT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA GCTCCATACC GCGCGACGG TG--TGATG GAGAGG--GT C-GGATGTGC AGAGTGGCT- CGTCCG-TTCC C--ACGGGTG
CG-ACGGGCT -GAAGAGCGG GTGATCGTCT CTTTGGCCAC GAACAACAAG GGTGGATGA AAATGTGCT T-GTGTGT-- --ATCGTGT AACATGA--G
AAGAGAT-AT A--CCCTGCG GATGATCCCA -CCCAA-CGC TATTCCAC-G GATGCGGCT TGGAAATGCGA ACCC

S. ophioglossoides
TCCCTTT-GA AACCC--TT --GAA--- --GATTCIT-G TCGA-GACCG AA-TATAT-- --CGAGCGAT
TCAGAGAAC CGT-GAAAG-- --AGCGA--- TGGCACT-CG CCGTCCGTA -CAITTCGTCC CTGT--TGTC GCGCTCAT-- --GTGG CCATG--AT
GATGGGGGCG GGAT--AAAA CTCAAAACCGG CGCAGC-TAC CGCCCAAGC AATGCA--A ATAGACACGA GCCCG-CAAT GGG-TTTGGT GGCCTGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC --CGGGAAC ATCGAGAAT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA GCTCCATACC ACCCGACGG TG--TGATG GAGAGG--GT C-GGATGTGC AGAGTGGCT- CGTCCG-TTCC C--ACGGGTG
CG-ACGGGCT -GAAGAGCGG GTGATCGTCT CTTTGGCCAC GAACAACAAG GGTGGATGA AAATGTGCT T-GTGTGT-- --ATCGTGT GACATGA--G
AAGAGATCAT A--CCCTGCG GATGATCCCA ACCCA-CGCT TATTCCAC-G GATGCGGCT TGGAAATGCGA -CCC

S. ovatillabia
TCTCAAT-GG AAC-----TT CCGGAA----- --GATTCIT-G TCGA-GACCG AA-TGATAT-- --CGAGCGAT
TCAGAGAAC CGT-GAAGC-- --AGCGA--- TGGCACT-CG CCGTCCGTA -CAITTCGTCC CTGT--TGTC GCGCTCAT-- --GTGG CCATG--AT
GG---GGGC GGAT--AAAA CTCATAACCGG CGCAGC-TAC TCGCCAAAGC AGTGA---G ATAGACACGA GCCCG-CAAT GGG-TTTGGT GGCCTGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C ACAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-TAAT AGCAGAAATC --CGGGAAC ATCAAGAATA TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA CTTCCATCCT ACCTGACGG TG--TGATG GAGAGG--GT C-GGATGTGC AGAGTGGCT- CGTCCG-TTCC C--ACGGGTG
CT-ACGGGCT -GATGAACAG CTGATCATCT CTTTGGCCAC CAACAACAAG GGGGGATGA AAATGTGCT T-GTG-----

S. oxypetala
TCCCCAT-AT GACC---TA ACGGAA----- --ATTCCCTG TCGA-TATCG AA-TATAT-- --CGGCGGAT
TCAGAGAAC TGT-GAAGC-- --AGCGA--- TGGCACT-CG TCATCGTGA ACAGCGGCC CTAT--TGTC GCGCTCAT-- --GTGG CCATG--AT
GG---GGGC GGAT--AAAA CTCAAAACCGG CGCAGC-TAC CGCCCAAGC AATGCA---A ATAGAC--GA GCCCG-TAAT GGG-TTTGGT GGCCTGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC --CGGGAAC ATCGAGAAT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA ACTCCATCCA ACCTGACCG TG--TGATG GGGACAG-GC A-GGATGTGC A-AGAGGCT- CGTCCG-TTCC C--ATGGGTG
CA-ACGGGTT -GAAAAAGGG GGAATATATA AATGGGCCCC AACCA-CAAG GGG-GGATGA AAAAGTACC T-GTGTGTA-- --AACGAGCC GGCATGGG-A
CAAGATAT A--CCATGGG -----

S. purpurascens
TCCCAAT-GG AACCC-----T C-GGAA----- --GATTTG--G TAAA-GACCG AA-TATAT-- --CGAGCGAT
CCAGAGAAC CGT-GAAGC-- --AGCGA--- TGGCACT-CG CCGTCCGTA -CAITTCGTCC CTGT--TGTC GCGCTCAT-- --GTGG CCATG--AT
GATG-GGGC GGAT--AAAA CTCAAAACCGG CGCAAC-TAC CCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGACACGA GCCCG-CAAT GGG-TTTGGT GGCAGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC --CGGGAAC ATCAAGAAT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA ACTCCATCCA ACCTGACCG TG--TGATG GGGACAG-GC A-GGATGTGC A-AGAGGCT- CGTCCG-TTCC C--ATGGGTG
CG-AAGGGTT -GAAAA-CGG GTGATCATCT CG-TGGGCAA AAAACAA-AG GAGGGGGTG- --GAATA-----

S. rubens
TCCCTTT--G AAC---TG TTTGAA----- --ATCCTT-G TCGA-GACCG AA-TATAT-- --CGAGCGAT
TCAGAGAAC TGT-GAAGC-- --AGCGA--- TGGCACT-CG TCATCGTGA ACAGCGGCC CTAT--TGTC GCGCTCAT-- --GTGG CCATG--AT
GG---GGGC GGAT--AAAA CTCARACCGG CGCAGC-TAC CCGCCAAAGC AATGCA---A ATAGAC---GA GCCCG-TAAT GGG-TTTGGT GGCCTGG---
AGTGCITTT-- --TGACACAC ACAGGGATCA AAA-TGACTC TCGGCATGG ATATCTCGGC TCTCGCATCG ATGAAGAG-C GCAGCGAAAT GCG-ATACGT
GGTGC-GAAT TGCAGAAATCC --CGGGAAC ATCGAGAAT TGAACGCAAG TTGCGCCCGA GCGCAGCCCG CCAAGG-CA CTTCCG-CCT GGGCGTCAAG
CGTTTGCCTG CTCCCTGCTA GCTCCATACC ACCCGACGG TG--TGATG GGGACA--GT C-GGATGTGC AGAGTGGCT- CGTCCG-TTCC C--ATGGGTG
CG-ACGGGTT -GAAGAGTGG GTGATCATCT CTTTGGCTAC GAGCAACAAG GGTGGATGA AAATGTGCT T-GTGTGT-- --ATCGTGT GGCCTGA--G
AATGATCAT A--CCTTGG GATGATCCCA ACCCAAGCCT TATTCCAC-G GATGCGGCT TGGAAATGCGA -CCC

APENDICE 4

Matriz de datos para la filogenia morfológica de Pleurothallidinae. ? = estado de carácter desconocido por no contarse con información para codificarlo. - = estado de carácter no aplicable.

	10	20	30	40	50	60
<i>Arpophyllum</i>	1001000010	101001-010	12201000-0	0010200010	0000010010	0000001010
<i>Dilomilis</i>	0001000000	011001-000	02202000-0	0010200011	0000010011	2010001010
<i>Dracula</i>	0100000210	200100-011	02022011-0	0110000010	0100000011	2111112000
<i>Lepanthes arachnion</i>	0100011110	200110-101	01002000-0	0000010000	0000010010	0000100112
<i>L. calopetala</i>	0100011110	200110-001	01002010-0	0000010001	0000011010	0000000102
<i>L. maxima</i>	0100011110	200110-011	01002010-0	0000010001	0000011011	0010000102
<i>L. scopula</i>	0100011110	200110-101	01002010-0	0000010001	0000011010	0000000122
<i>L. vivipara</i>	0110011110	200110-001	01002010-0	0000010001	0000011010	0000200102
<i>Masdevallia</i>	0100000210	20010-0011	02020111-0	0110000010	0001000011	2111112000
<i>Myoxanthus</i>	0101002010	10000-2001	02000100-0	0010000010	1001000000	2111112000
<i>Pleurothallis alata</i>	0100000210	200100-111	02002000-0	0110000010	0000100011	2111112000
<i>P. amparoana</i>	0100000110	200100-001	02103020-0	0010000010	000-000011	2111-12000
<i>P. angustilabia</i>	0100000110	200101-001	02203000-0	-010000010	000-000011	2111-12000
<i>P. antonensis</i>	0100000012	11000-2001	02100020-0	00102000100	1010010000	1200230211
<i>P. aristocratica</i>	0100000110	200100-001	02102120-0	0010000010	0101100011	2111112000
<i>P. brighamii</i>	0100000110	200100-111	02102020-0	0010000010	0001100011	2111112000
<i>P. cardiantha</i>	0100000012	11000-2001	0210002000	0000200110	1010010000	1200230211
<i>P. cardiothallis</i>	0100000012	11000-2001	0210002000	0000200110	1010010000	1200230211
<i>P. circumplexa</i>	0100100010	300001-101	12102120-1	0010000010	1001000011	2111112000
<i>P. cobanensis</i>	0100000110	201101-001	0210302000	0010000010	1001000011	2101112000
<i>P. correllii</i>	0100000012	11000-2001	02100120-0	0010000010	1010000000	1200230211
<i>P. costaricensis</i>	0100000110	200100-011	02102020-0	0010000010	0000000011	2111012000
<i>P. digitale</i>	0100000110	200100-011	02102020-0	0011000010	0000000011	2111012000
<i>P. endotrachys</i>	0100000210	200100-011	02202110-0	0010000010	0001000011	2111112000
<i>P. erinacea</i>	0100000010	100001-011	12203100-0	0010000011	0001100011	2111112000
<i>P. grobyi</i>	0100000110	200101-011	0210202000	0010000010	0001000011	2111012000
<i>P. guttata</i>	0100000110	201101-001	0210302000	0010000010	0001000011	2101112000
<i>P. immersa</i>	0100000110	200101-011	0210312000	1010000011	0001000011	2111112000
<i>P. jalapensis</i>	0000000110	200101-011	0210302000	1011000010	1001100011	2111112000
<i>P. johnsonii</i>	1101020010	100201-001	12103120-1	0010000011	0001000011	2111110000
<i>P. marginata</i>	0100000110	200101-011	0210202000	0010000010	0001000011	2111012000
<i>P. minutalis</i>	1100000110	200100-001	02202000-0	0010000010	0000100011	2111112000
<i>P. mystax</i>	0100000110	201100-011	02202110-0	0010000010	0110000010	0001230111
<i>P. nelsonii</i>	0110200012	11000-1001	0220002000	0010000111	1010000011	0200210111
<i>P. neocharlingii</i>	1100000110	200100-011	02013101-0	0011000011	0101000011	2111212000
<i>P. nigriflora</i>	0100000110	200101-001	02103020-0	0011000010	0001000011	2111112000

	10	20	30	40	50	60
<i>P. obscura</i>	0100100010	100000-001	02103120--	0010000010	0001000011	2111-12000
<i>P. ornata</i>	0100000110	200100-011	02202100-0	0000000010	0001000011	2111112000
<i>P. pachyglotta</i>	0100000110	201100-011	0210202000	0011000010	1001000011	2101112000
<i>P. pisinna</i>	0100000110	200100-011	02102020-0	0011000010	0000000011	2111012000
<i>P. platystylis</i>	0100000110	200101-011	02103010-0	1011000010	0001000011	2111112000
<i>P. quadrifida</i>	0100000110	200101-001	02103020-0	0010200010	0000000011	2101112000
<i>P. resupinata</i>	0100000110	200100-011	02103120-0	0010000011	0001000011	2111112000
<i>P. rufobrunnea</i>	0100000110	200101-011	00003000-0	0000000010	1010000000	0200231121
<i>P. sclerophylla</i>	0100000110	200101-001	02203000-0	1010000010	0001000010	2111112000
<i>P. segoviensis</i>	0100000110	200101-001	0210302000	1010000011	0001000011	2111-12000
<i>P. sertularioides</i>	1100000110	20010-0001	02200000-0	0010200011	0000100011	2111112000
<i>P. setosa</i>	0100000210	200100-011	12102020-1	1110000010	0001000011	2111112000
<i>P. sicaria</i>	0100100010	300001-001	12102120-1	0010000011	0001000011	2111112000
<i>P. tatanensis</i>	0100000110	200101-011	02013121-0	0011000011	0101000011	2111212000
<i>P. tubata</i>	0100000110	200101-001	02013121-0	0011000011	0101000011	2111112000
<i>P. tuerckheimii</i>	0100000110	101101-001	0210302000	0011000011	0001000011	2101112000
<i>P. velaticaulis</i>	0110000110	201101-001	02103010-0	1010200011	0000000010	0200021020
<i>Stelis argentata</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	1000101010	1010000100	1000230211
<i>S. atroviolacea</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	1000101010	1010000000	1000230211
<i>S. bidentata</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	0000100010	1010000000	1000230211
<i>S. ciliaris</i>	0100000110	200101-001	00003100-0	1000100010	1010000000	1000131121
<i>S. andresii</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	1000101010	1010000100	1000230211
<i>S. fragans</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	1000101010	1010000100	1000230211
<i>S. gemma</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	0000100010	1010000100	1000230211
<i>S. gracilis</i>	0100000110	200101-001	00003100-0	0000100010	1010000000	1000230211
<i>S. guatemalensis</i>	0100000110	200101-001	02103120-0	0010100010	1010000100	1000230211
<i>S. hymenantha</i>	0100000110	200101-001	00003100-0	0000100010	1010000100	1000130211
<i>S. lanata</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	0000100010	1010000000	1000230211
<i>S. leucopogon</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	1000101010	1010000100	1000230211
<i>S. microchila</i>	0100000110	200101-011	00003110-0	1000100011	1110000000	1000230211
<i>S. ophioglossoides</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	000010-010	1010000000	1000230211
<i>S. ovatilabia</i>	0110000110	200101-011	00003110-0	0000100010	1010000010	1000030211
<i>S. oxypetala</i>	0100000110	200101-001	00003100-0	1000000010	1010000000	1000231121
<i>S. purpurascens</i>	0100000110	201101-011	00003110-0	0000101010	1010000000	1000230211
<i>S. rubens</i>	0100000110	200101-001	00003100-0	1000000010	1010000000	1000131121
<i>S. tenuissima</i>	0100000111	200101-001	00003110-0	0000100010	1010000000	1000230211
<i>S. trigoniflora</i>	0100000110	200101-001	00003110-0	0000101010	1010000000	1000230211

CAPITULO V

LA COLUMNA DE LA SUBTRIBU PLEUROTHALLIDINAE: VARIACION MORFOLOGICA, DESARROLLO Y EVOLUCION

RESUMEN: La taxonomía de Pleurothallidinae se ha basado sobre todo en rasgos asociados a la columna y el polinario, pero estas estructuras no han sido estudiadas adecuadamente y su evolución parece reflejar en gran parte las presiones de selección impuestas por los síndromes de polinización. Por tanto, es necesario determinar si la variación en estos caracteres es útil para identificar los linajes de la subtribu. Este estudio analizó la variación morfológica en la columna de Pleurothallidinae y determinó sus tipos básicos: Se evaluó el desarrollo de los tipos de columna y éstos fueron optimizados sobre la filogenia de la subtribu. Al analizar la variación morfológica de la columna se determinaron cinco tipos básicos: *i*) antera dorsal y estigma apical entero, *ii*) antera dorsal y estigma apical bilobado, *iii*) antera dorsal y estigma ventral, *iv*) antera y estigma apicales y, *v*) antera y estigma ventrales. En una columna con antera dorsal y estigma apical, la antera siempre ocupa una posición dorsal durante su desarrollo. La columna con antera y estigma apicales presenta durante su desarrollo una etapa que corresponde a la fase madura de una columna con antera dorsal y estigma apical. La columna con antera y estigma ventrales presenta una etapa que corresponde a la columna madura con antera dorsal y estigma apical y otra a una columna con antera y estigma apicales. La columna con antera y estigma apicales fue la condición primitiva en la subtribu, a partir de ésta surgió la columna con antera y estigma ventrales. De este último tipo de columna han surgido, al menos una vez, todos los otros tipos de columna dentro de la subtribu. Las columnas con antera dorsal y estigma apical (entero o bilobado) han evolucionado un mayor número de veces en comparación con los otros tipos de columnas, sobre todo en los grupos más diversos de la subtribu, como *Pleurothallis* s.s. y *Stelis*. La evolución de los tipos de columna parece representar eventos de evolución convergente hacia síndromes de polinización similares en grupos que filogenéticamente no están muy relacionados.

INTRODUCCION

La taxonomía de la subtribu Pleurothallidinae, así como las relaciones filogenéticas entre los grupos de esta subtribu, desde el siglo XIX se han supuesto *a priori* con base en unos cuantos caracteres florales, sobre todo aquellos relacionados a la columna y el número de polinios (Lindley, 1830, 1858-59; Cogniaux, 1893-1896, 1909-1910; Schlechter, 1915; Williams, 1946; Ames & Correll, 1952-1953; Schweinfurth, 1958; Dunsterville & Garay, 1959-1976; Schultes, 1960; Foldats, 1970; Garay, 1974; Pabst & Dungs, 1975-1977; Misas & Arango, 1974; Hamer, 1974). Sin embargo, la morfología floral de Pleurothallidinae presenta una variación muy amplia y su evolución no siempre refleja las relaciones filogenéticas dentro del grupo, sino que puede ser producto de eventos de convergencia evolutiva. En este sentido, una gran parte de la variación floral es atribuida a las presiones de selección debido a los síndromes de polinización por engaño que exhiben las flores de Pleurothallidinae (Pridgeon, Solano & Chase, 2001). La columna de Pleurothallidinae es una de las estructuras florales donde más se manifiestan estas presiones de selección, pues parte de su variación parece estar relacionada con la atracción de polinizadores a las flores (lóbulos estigmáticos que mimetizan sitios de alimentación, la gota del viscario expuesta en el ápice de la columna, manchas de colores rojizos sobre la columna, el clinandrio con el margen eroso, etc). Ante esta situación, no sería extraño que si dos grupos de Pleurothallidinae tienen una columna morfológicamente similar, no es porque compartan un ancestro común, sino debido a que han respondido de manera similar a un mismo síndrome de polinización a lo largo de su historia evolutiva.

La trascendencia que ha tenido la columna en la taxonomía de Pleurothallidinae queda manifiesta con el ejemplo que a continuación se menciona. Algunos rasgos de la columna, como la posición de la antera y la forma del estigma, han sido utilizados para suponer *a priori* las relaciones filogenéticas dentro de la subtribu. Así se ha considerado que *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* y *Stelis*, que tienen antera dorsal y estigma bilobado, constituyen un grupo monofilético (Luer, 1986a; Solano, 1993; Salazar & Soto, 1996). Sin embargo, una filogenia reciente con tres diferentes secuencias del ADN (Pridgeon, Solano & Chase, 2001), revela que

estos taxa no están relacionados entre sí, por lo que la antera dorsal y el estigma bilobado debieron aparecer por separado en diferentes linajes de la subtribu. En cambio, el análisis filogenético empleando datos morfológicos (Capítulo II de esta tesis), revela que los mismos taxa, excepto *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis*, están muy estrechamente relacionados y forman un grupo monofilético, por lo que en este caso la antera dorsal y el estigma bilobado son rasgos que comparten una ancestro común dentro de este linaje de Pleurothallidinae.

No obstante la importancia que la columna ha tenido en la taxonomía de Pleurothallidinae, ésta ha sido una estructura poco estudiada. Por lo general sólo se ha descrito su morfología en los tratamientos de algunos géneros de la subtribu. En la literatura existen unos cuantos estudios que analizan de manera comparativa la columna de Pleurothallidinae. Dressler (1979) reconoció tres tipos básicos de columna en la subtribu, los cuales denominó como: *i*) tipo *Stelis*, que tiene antera dorsal y estigma apical, *ii*) tipo *Masdevallia*, que tiene antera y estigma en posición ventral y, *iii*) tipo *Salpistele*, que tiene forma alargada y terete, con antera dorsal y estigma apical. Sin embargo, este último tipo de columna tiene un estigma que queda expuesto sólo después de la remoción del polinario (Salazar & Soto, 1996). Por su parte, Luer (1986a, 1986c) reconoce que la columna de Pleurothallidinae exhibe una gama de variación morfológica muy amplia y reconoce ocho tipos básicos, definidos por la posición de la antera, la forma y posición del estigma, la forma del clinandrio y la presencia de alas: *i*) tipo A, con antera dorsal y estigma apical; *ii*) tipo B, con antera apical y estigma apical; *iii*) tipo C, con antera apical y estigma apical bilobado; *iv*) tipo D, con antera apical/ subapical y estigma ventral; *v*) tipo E, con antera ventral, estigma ventral y clinandrio sin cubrir a la antera; *vi*) tipo F, con antera ventral, estigma ventral y clinandrio entero cubriendo a la antera; *vii*) tipo G, con antera ventral, estigma ventral y clinandrio dentado cubriendo a la antera; *viii*) tipo H, con antera y estigma ventrales y alas prominentes.

Por lo que toca al estudio del desarrollo de la columna de Pleurothallidinae, este ha sido un campo muy poco explorado. Hasta ahora, sólo en un par de investigaciones se han realizado observaciones sobre la ontogenia de la columna en algunos miembros

de Pleurothallidinae. En uno de ellos, Garay (1972) encontró que en las primeras etapas del desarrollo de la columna de *Octomeria*, *Restrepia* y *Stelis*, los cuales presentan una antera apical, ventral y dorsal en su madurez, respectivamente, se presenta una antera dorsal y un rostelo erecto. Este autor señala que la posición de la antera y el rostelo son retenidos en la columna madura de *Stelis*, pero en *Octomeria* y *Restrepia* estas estructuras cambian su posición cuando la columna alcanza la madurez. En otro estudio, Kurzweil (1987), analizó la ontogenia de la columna en tres especies de *Pleurothallis*, las cuales en la madurez su columna presenta una antera ventral. Este autor señala que en las etapas tempranas del desarrollo de la columna, la antera, que en un inicio es dorsal, sufre una inclinación hacia la superficie ventral, de modo que al final de su desarrollo termina en una posición ventral.

En este estudio se analizó la morfología, desarrollo y evolución de la columna en Pleurothallidinae. Mediante este estudio se pudo evaluar de manera comparativa la variación morfológica de la columna y determinar los caracteres que definen los tipos básicos de esta estructura. Se hizo también un seguimiento del desarrollo ontogenético de cada tipo básico de columna. Finalmente, se optimizó la evolución de los tipos de columna sobre la filogenia de Pleurothallidinae obtenida a partir de secuencias de la región ITS del ADN ribosomal nuclear. Este estudio es el primero que analiza de manera comparativa la variación morfológica de la columna de Pleurothallidinae. Además, es el primer estudio que evalúa la evolución de una estructura floral, que ha sido muy importante en la taxonomía de la subtribu, en un contexto filogenético.

METODOLOGIA

Morfología de la columna. La morfología de la columna fue analizada a partir del estudio de flores vivas, preservadas en FAA (formol, ácido acético glacial, etanol y agua, en proporciones 5:5:45:45), de material herborizado (para lo cual las flores fueron rehidratadas) y de ilustraciones obtenidas de la literatura. El Apéndice 2 presenta una lista de los ejemplares que fueron analizados en este estudio. Las flores fueron disectadas para obtener la columna y observarla al microscopio estereoscópico.

Se prepararon ilustraciones y fotografías para ejemplificar la variación morfológica presente entre diferentes taxa de la subtribu. Los tipos básicos de columna fueron determinados a partir de la variación morfológica observada en las columnas maduras estudiadas. Para establecer estos tipos, se analizó la variación en rasgos como la posición de la antera (dorsal, apical o ventral), la posición del estigma (apical o ventral), la forma del estigma (entero o bilobado), la posición del rostelo (arrecto o porrecto), las alas de la columna (ausentes o presentes) y la proyección del clinandrio (cubriendo o no a la antera). Se presentan descripciones de cada tipo de columna y ejemplos de taxa en que se presentan éstos.

Desarrollo ontogenético de la columna. Para estudiar la ontogenia de la columna se colectaron inflorescencias que presentaran flores maduras y botones en diferentes estadios de desarrollo. El material fue preservado en FAA o solución Navashin (solución A [1 g de ácido crómico, 7 ml de ácido acético glacial y 92 ml de agua], solución B [formol y agua en proporciones 30:70] en proporciones 1:1). La solución Navashin preserva por un mayor tiempo los tejidos vegetales sin endurecerlos mucho como ocurre con la solución FAA. Como varios grupos de Pleurothallidinae presentan una columna morfológicamente similar, varios de ellos pueden clasificarse bajo un mismo tipo de columna. De esta manera no fue necesario hacer un muestreo exhaustivo, sólo se eligieron algunas especies que representaran los tipos de columnas reconocidos en este estudio. Las flores y yemas florales fueron disectadas para separar la columna de los demás segmentos florales y ser observadas al microscopio estereoscópico. Se realizaron dibujos esquemáticos y fotografías de las columnas en varias etapas de su desarrollo ontogenético. Se estudió también la ontogenia de la columna de *Dilomilis montana*, el cual es un representante del grupo externo de la subtribu Pleurothallidinae, para evaluar el tipo de columna del cual posiblemente derivó la columna de Pleurothallidinae. Se realizó una descripción del desarrollo ontogenético para cada tipo de columna, las cuales fueron comparadas y complementadas con descripciones obtenidas de la literatura.

Optimización de los tipos de columna. Una vez que fueron establecidos los tipos básicos de columna en Pleurothallidinae, se realizó la optimización de la evolución de éstos sobre la filogenia de la subtribu. Para ello se empleó uno de los árboles mínimos

de la filogenia de Pleurothallidinae obtenida con datos de secuencias de la región ITS del ADN ribosomal (Pridgeon, Solano & Chase, 2001), por ser éste un análisis filogenético que incluye un muestreo exhaustivo de todos los grupos de Pleurothallidinae. La optimización se realizó usando el programa MacClade (Maddison & Maddison, 1991). Los cambios evolutivos entre tipos de columna y la reconstrucción de estados de carácter ancestrales se llevaron a cabo con base a criterios de parsimonia (Maddison *et al.*, 1984). La asignación de los taxa terminales a un tipo particular de columna se realizó mediante la consulta de ilustraciones para los taxa en cuestión o bien, a través de la observación de material floral vivo, preservado en FAA o herborizado. La información sobre este material se presenta en el Apéndice 2.

La terminología usada para las estructuras de la columna sigue a Dressler (1981, 1993) y Luer (1986a). Aunque el término de ginostemio también se aplica a la estructura de la columna, este es un nombre generalmente empleado por orquideólogos europeos (Rasmussen, 1982; Rasmussen, 1985; Kurzweil, 1987), pero no es ampliamente aceptado, por lo que aquí se prefirió el nombre de columna. El nombre de viscario (o viscidio) se refiere a la sustancia en forma de una diminuta gota pegajosa, viscosa y transparente que se forma a partir del rostelo, la cual une el polinario con el cuerpo del polinizador. Luer (1986a, 1986c) se refiere con el nombre de viscidio a las caudículas del polinario, pero éstas son estructuras que unen los polinios con el viscario, presentándose una por cada polinio, mientras que viscario hay uno solo por polinario. En algunos grupos las caudículas no están presentes y el viscario parece unirse directamente a los polinios, mientras que en otros grupos los polinios tienen caudículas pero carecen de un viscario.

TABLA 5.1. Resumen de los tipos básicos de columna en estado maduro de Pleurothallidinae.

Tipo de columna	antera	estigma	Forma estigma	Posición rostelo	Forma rostelo
Tipo I	dorsal	apical	entero	apical	Apicular y erecto
Tipo II	dorsal	apical	bilobado	apical	Apicular y erecto
Tipo III	dorsal	ventral	entero	Apical, subapical	Laminar y erecto
Tipo IV	apical	Apical, subapical	entero	apical	Laminar y transversal
Tipo V	ventral	ventral	entero	ventral	Laminar y transversal

RESULTADOS

Morfología y tipos de columnas.

Del análisis de la variación morfológica de la columna, se encontró que la posición de la antera, la posición del estigma, la forma del estigma, la posición del rostelo y la forma del rostelo, son los caracteres que definen los tipos básicos de columna en Pleurothallidinae (ver Tabla 5.1). La posición de la antera sobre la columna tiene que ver con la variación en otros rasgos de la columna. De esta manera, cuando la antera es dorsal el rostelo arrecto (erecto), mientras que cuando la antera es ventral, el rostelo es porrecto (perpendicular a la columna). Por otro lado, cuando la antera es dorsal, el estigma es apical, mientras que si la antera es ventral, el estigma también es ventral. Por otra parte, las alas y un clinandrio que cubre por completo a la antera son rasgos que por lo general sólo se presentan en una columna que tiene una antera ventral, en grupos como *Dryadella*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Scaphosepalum* y *Trichosalpinx*. Sin embargo, en *Lepanthes* que tiene antera dorsal, en algunas especies la columna llega a tener alas (como *L. guatemalensis*), pero éstas son extendidas hacia los lados de la columna, no hacia el frente como normalmente ocurre en otras especies de Pleurothallidinae. Un pie de columna bien desarrollado se presenta en todos los grupos que tienen una antera ventral, pero también en *Porroglossum*, que tiene antera dorsal y en *Fronitaria*, que tiene antera apical. Entre los grupos con antera dorsal, varias especies de *Platystele*, *Stelis* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* presentan un pie obsoleto, a manera de una corta extensión engrosada en la base de la columna.

Tipo I. Columna con antera dorsal y estigma apical entero. Este tipo de columna por lo general es corta y robusta, pero en ocasiones es alargada y delgada (como en *Salpistele*), cilíndrica en sección transversal. La parte apical se encuentra ligeramente ensanchada a nivel del estigma (Fig. 5.1). Generalmente carece de un pie, pero *Porroglossum* presenta un pie prominente. En sección transversal la columna es terete o subterete. La antera es dorsal, casi paralela al eje de la columna, con el ápice dirigido hacia arriba y su base hacia la parte basal de la columna. El estigma está formado por una ranura ligeramente excavada debajo de la lámina del rostelo, la cual puede tener una forma circular o transversalmente elíptica. El rostelo es apical y erecto

(rostelo arrecto), laminar, triangular. Sin embargo, en *Andinia* y *Salpistele* el rostelo es ligulado y está plegado por la antera sobre la parte terminal de la columna, por lo que sólo es visible después de la remoción de la antera. Es posible que las especies de estos dos grupos tengan flores protándricas (Salazar y Soto, 1996). El clinandrio solo cubre la base de la antera y su margen puede ser entero o lobulado. En algunos casos la proyección del clinandrio es mayor, lo cual provoca que la antera tienda a inclinarse hacia la parte ventral de la columna, por lo que adquiere una posición casi apical. Las alas no se desarrollan en este tipo de columna. El polinario consiste de dos polinios, excepto *Barbrodria* que tiene cuatro. Los polinios son claviformes, atenuados y unidos a un diminuto viscario, no se presentan caudículas en este tipo de columna.

Este tipo de columna se presenta en *Andinia*, *Barbrodria*, *Porroglossum*, *Lepanthopsis* subgénero *Microlepanthes*, *Salpistele*, *Stelis* (especies con estigma entero), *Trichosalpinx* subgéneros *Pseudolepanthes* y *Xenia*, *Pleurothallis* subgéneros *Aenigma*, *Ancipitia*, *Mirandia*, *Mystax*, *Pleurothallis*, *Pseudostelis*, *Rhyncopera*, *Rubellia* y *Scopula*.

Tipo II. Columna con antera dorsal y estigma apical bilobado. Las columnas de este tipo son cortas y robustas, casi tan largas como anchas, ampliamente ensanchadas hacia la parte apical a nivel del estigma. En sección transversal llega a ser trígona como en *Platystele* y *Stelis*, pero en *Pleurothallis antonensis*, *P. cardiothallis* y *P. matudiana*, la columna es casi elíptica. Por lo general no presenta un pie, pero en algunas especies de *Platystele* y de *Stelis* se presenta un pie obsoleto. La antera es dorsal y casi paralela al eje de la columna, sin embargo, en algunos casos presenta una mayor inclinación hacia la parte ventral de la misma. El estigma está formado por un par de lóbulos, uno a cada lado del rostelo, más o menos divergentes y separados por un seno (Fig. 5.2). En *Pleurothallis cardiothallis* y especies relacionadas, el seno que separa los lóbulos no son tan aparente, de modo que parecen ser continuos y formar un estigma transversalmente elíptico más que bilobado. La parte superior de los lóbulos está cubierta por una sustancia viscosa, transparente y pegajosa. El rostelo es apical y erecto (rostelo arrecto), laminar, triangular u oblongo-triangular. Las alas tampoco se desarrollan en este tipo de

columnas. El clinandrio solo cubre la base de la antera y por lo general su margen es lobulado. El polinario esta formado por dos polinios, excepto *Brachionidium* que presenta seis u ocho polinios. Los polinios son claviformes, con una caudícula elástica (excepto en *Brachionidium* y *Pleurothallis* sección *Macrophyllae-Fasciculatae*) y un diminuto viscario.

Este tipo de columna se presenta en *Brachionidium*, *Lepanthopsis* subgénero *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* (taxa con estigma bilobado), *Teagueia* y *Pleurothallis* subgénero *Pleurothallis* secciones *Acroniae* y *Macrophyllae-Fasciculatae*.

Tipo III. Columna con antera dorsal y estigma entero ventral. Este tipo de columna por lo general es alargado, atenuada hacia su base, ensanchada lateralmente a nivel del estigma, cilíndrica en sección transversal. La columna puede ser erecta o ligeramente arqueada arriba de la mitad, como ocurre en algunas especies de *Lepanthes*, pero no se presenta un pie. La antera es dorsal, casi paralela al eje de la columna, pero a veces un fuerte arqueamiento de la columna hace que ésta se incline hacia la superficie ventral y adquiera una posición casi apical. El estigma es ventral, aunque en algunos casos llega a ser casi apical o subapical, formado por una ranura transversalmente elíptica y ligeramente excavada. El rostelo es apical y está formado por lámina erecta, amplia, con el ápice emarginado por la presencia de un pequeño seno, en medio del cual se presenta una proyección en forma de apículo que es aparente después de la remoción de los polinios (Fig. 5.3). A veces se presenta un par de alas en la parte terminal de la columna, las cuales se extienden hacia los lados de ésta, no hacia el frente como normalmente ocurre en otros grupos, esto hace que la parte superior de la columna se vea muy ensanchada. El clinandrio sólo cubre la base de la antera, su margen puede ser entero o ligeramente dentado. El polinario consiste de dos polinios claviformes, muy atenuados hacia su base y unidos a un diminuto viscario y sin caudículas.

Este tipo de columna sólo se presenta en *Draconanthes* y *Lepanthes*.

Tipo IV. Columna con antera apical y estigma entero apical. Las columnas de este tipo son por lo general delgadas y alargadas, aunque en algunas especies de *Octomeria* llega a ser cortas y robusta, en sección transversal es terete y, a diferencia

de otros tipos anteriores, sólo presenta un ligero ensanchamiento hacia su parte apical. Se puede presentar un pie bien desarrollado, un pie obsoleto o bien, carecer de éste. El cuerpo de la columna puede ser erecto o arqueado arriba de la mitad. La antera es apical y su eje basal-apical está dispuesto en un plano perpendicular al eje de la columna (antera incumbente *sensu* Dressler, 1981). El estigma es apical o subapical en algunas ocasiones, está formado por una cavidad que puede estar profunda o ligeramente excavada, de forma general cuadrada o circular, cubierta en la parte basal por una sustancia pegajosa y transparente (Fig. 5.4). El rostelo es apical, formado por una lámina amplia, más o menos oblonga y en una posición perpendicular al eje de la columna (rostelo prorecto), aunque en algunas especies de *Octomeria* puede ser ligeramente erecto, por lo que la antera se encuentra algo levantada. El clinandrio cubre solo la base de la antera, con el margen entero o ligeramente lobulado. No se presentan alas, aunque en *Dilomilis*, el grupo hermano de Pleurothallidinae, si hay alas conspicuas. El polinario consiste de ocho polinios en *Octomeria*, cuatro en *Restrepiopsis* y dos en *Pleurothallis* subgénero *Crocodeilanth*e. Los polinios son ovoides, lateralmente comprimidos y provistos de caudículas granulares muy cortas. No hay un viscario asociado al polinario.

Este tipo de columna se presenta en *Octomeria*, *Fronitaria*, *Restrepiopsis* y *Pleurothallis* subgéneros *Crocodeilanth*e y *Masdevalliantha*.

Tipo V. Columna con antera ventral y estigma entero ventral. Las columnas de este tipo son por lo general alargadas y delgadas, pero a veces son cortas y robustas, en sección transversal son semiteretes. La columna puede ser más o menos erecta (como en *Masdevallia* y *Trisetella*), arqueada desde cerca de la base (como en *Dresslerella*, *Ophidion* y *Restrepia*) o bien, arqueada arriba de la mitad (como en *Acostaea*, *Barbosella*, *Trichosalpinx* y *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Acuminatia*, *Effusia* y *Specklinia*). Esta columna siempre presenta un pie está bien desarrollado, el cual a veces llega a ser de igual o mayor longitud que el mismo cuerpo de la columna. La antera es ventral y paralela al eje de la columna, sólo que en este caso su base está dirigida hacia arriba y el ápice hacia la base de la columna. El estigma es ventral, formado por una cavidad más o menos cuadrada, profundamente

excavada, cubierta en su parte inferior por sustancia viscosa, transparente y pegajosa. El rostelo también tiene una posición ventral, está formado por una lámina membranosa, oblonga, perpendicular al eje de la columna (prorrecta), con los márgenes laterales doblados hacia abajo, casi del mismo tamaño que la cavidad estigmática (Fig. 5.5.). En *Myoxanthus* y *Restrepiella* la lámina del rostelo es algo carnosa y sus márgenes laterales no se doblan hacia abajo. El clinandrio presenta una mayor proyección que en algún otro tipo de columna, cubriendo la mayor parte o por completo a la antera, con su margen entero, aserrado, eroso, dentado o lobulado. Las alas por lo general están presentes, éstas se pueden limitar sólo a la parte superior, extenderse hasta casi la mitad o bien, por toda la longitud de la columna (como en *Acostaea*). El margen de las alas puede ser entero, dentado o aserrado. En algunos casos las alas presentan en su ápice un par de procesos en forma de dientes triangulares (como en *Dresslerella*, *Pleurothallis auriculata* y *P. corniculata*). El polinario está formado por seis polinios en *Chamelophyton*, cuatro en *Barbosella*, *Dresslerella*, *Restrepia* y *Restrepiella* y dos en el resto de taxa con este tipo de columna. Los polinios son ovoides, lateralmente comprimidos, provistos caudículas granuladas, pero no presentan un viscidio.

Este tipo de columna se presenta en *Acostaea*, *Barbosella*, *Chamelophyton*, *Dracula*, *Dresslerella*, *Dryadella*, *Jostia*, *Masdevallia*, *Myoxanthus*, *Ophidion*, *Restrepia*, *Restrepiella*, *Scaphosepalum*, *Trichosalpinx* subgéneros *Trichosalpinx* y *Tubella*, *Trisetella*, *Zootrophion*, *Pleurothallis* subgéneros *Acianthera*, *Acuminatia*, *Andreettaea*, *Apoda-Prorepentia*, *Artrosia*, *Dracontia*, *Dresslera*, *Effusia*, *Elongatia*, *Empusella*, *Kraenzlinella*, *Mirabilia*, *Physosiphon*, *Physothallis*, *Pleurobotryum*, *Pseudoctomeria*, *Restrepioidia*, *Sarracenella*, *Specklinia*, *Talpinaria* y *Xenion*.

Ontogenia de la columna

Ontogenia de la columna con antera dorsal y estigma apical entero (Tipo I). *Pleurothallis nelsonii* fue usado para estudiar el desarrollo de la columna con antera dorsal y estigma apical entero (Fig. 5.1). En el estadio más temprano en la ontogenia la antera es paralela al eje de la columna y se localiza en la parte dorsal de ésta, con la base firmemente fusionada al clinandrio. Al mismo tiempo el rostelo y el estigma

son estructuras muy poco desarrolladas o todavía no distinguibles, mientras que los polinios aún no están individualizados y forman una masa compacta. En las etapas intermedias de la ontogenia comienzan a desarrollarse el estigma y el rostelo, los cuales se encuentran en una posición apical y antes de que abran las flores, queden completamente formados. Por su parte, la antera sigue manteniendo una posición dorsal hasta el momento en que las flores abren. Hacia las etapas tardías de la ontogenia la base de la columna desarrolla una extensión que constituirá un pie obsoleto. La columna madura presenta un arqueamiento de su parte superior, el cual ocurre en las etapas tardías de la ontogenia. La sustancia pegajosa que cubre la superficie del estigma, así como la individualización de los polinios y la formación del viscario, ocurren hacia el final de la ontogenia. Al final de su desarrollo, el arqueamiento de la parte superior de la columna hace que la antera sufra una ligera inclinación hacia la superficie ventral de ésta.

Ontogenia de la columna con antera dorsal y estigma apical bilobado (Tipo II).

Pleurothallis cardiothallis y *Stelis purpurascens* se usaron para estudiar el desarrollo de la columna con antera dorsal y estigma apical bilobado (Fig. 5.2). En las primeras etapas de la ontogenia la antera ya presenta una posición dorsal, siendo paralela al eje de la columna y con su base firmemente fusionada al clinandrio. En estas etapas de la ontogenia, el rostelo y el estigma no pueden reconocerse claramente, mientras que los polinios constituyen una masa compacta en donde éstos no están individualizados. En las etapas intermedias de la ontogenia aparece un rostelo laminar, erecto y más o menos oblongo; al mismo tiempo, el estigma se presenta en la forma de un par de diminutos lóbulos laterales, casi continuos, pues no hay un seno que los separe. La aparición de estos lóbulos crea un ligero ensanchamiento de la parte apical de la columna. Durante las etapas intermedias las caudículas y el viscario no son distinguibles, mientras que el clinandrio comienza a crecer proyectándose hacia arriba. En las etapas tardías de la ontogenia los lóbulos del estigma se desarrollan y empiezan a elevarse, formándose entre ellos un profundo seno en medio del cual queda el rostelo, como ocurre en *Stelis purpurascens*. En *Pleurothallis cardiothallis* en cambio, los lóbulos del estigma no llegan a separarse por un seno, por lo que éstos son más o menos continuos entre sí, aunque sí ocurre un ensanchamiento lateral de la

columna en su parte apical. También en etapas tardías el clinandrio se proyecta aún más para cubrir la base de la antera. Poco antes de que las flores abran los lóbulos del estigma y el clinandrio están completamente desarrollados, mientras que los polinios ya están individualizados y presentan caudículas y/o viscario. A veces el clinandrio se proyecta de una manera más aparente, de modo que al final de la ontogenia la antera puede presentar una mayor inclinación hacia la parte ventral de la columna, por lo que en algunos casos la antera parece tener una posición apical. La extensión de la base de la columna que forma un pie obsoleto en *Pleurothallis cardiothallis* empieza a desarrollarse desde las etapas intermedias de la ontogenia y culmina antes de que las flores abran.

Ontogenia de la columna con antera dorsal y estigma ventral (Tipo III).

Lepanthes sp. fue la especie usada para estudiar el desarrollo de la columna con antera dorsal y estigma ventral (Fig. 5.3). En la primer etapa observada de la ontogenia de esta columna, la antera tiene una posición dorsal, mientras que el estigma y el rostelo son apicales. En esta etapa el rostelo es una estructura laminar, triangular y erecta, localizada en medio de un seno formado por un par de proyecciones laterales de la parte apical de la columna en forma de alas. Hacia las etapas tardías de la ontogenia la parte superior de la columna comienza a sufrir un arqueamiento y un ensanchamiento lateral, pero la antera mantiene su posición dorsal. Al mismo tiempo, la lámina del rostelo comienza a ampliarse y a desarrollarse un seno en su ápice, así como el apículo que se localiza en medio de éste. Con el ensanchamiento de la parte superior de la columna, la superficie que forma el estigma incrementa su área. El clinandrio se proyecta de una manera poco aparente hacia las etapas las tardías de la ontogenia, de modo que al final solo queda cubriendo la base de la antera. El rostelo mantiene su posición apical y erecta durante toda la ontogenia de la columna. Debido al arqueamiento que sufre la parte superior de la columna y al crecimiento del clinandrio, el estigma es empujado hacia la superficie ventral de la columna, por lo que al final de la ontogenia adquiere una posición más bien ventral. Cuando la columna presenta alas (como en *Lepanthes guatemalensis*), éstas comienzan a desarrollarse en las etapas intermedias de la ontogenia.

columna en su parte apical. También en etapas tardías el clinandrio se proyecta aún más para cubrir la base de la antera. Poco antes de que las flores abran los lóbulos del estigma y el clinandrio están completamente desarrollados, mientras que los polinios ya están individualizados y presentan caudículas y/o viscario. A veces el clinandrio se proyecta de una manera más aparente, de modo que al final de la ontogenia la antera puede presentar una mayor inclinación hacia la parte ventral de la columna, por lo que en algunos casos la antera parece tener una posición apical. La extensión de la base de la columna que forma un pie obsoleto en *Pleurothallis cardiothallis* empieza a desarrollarse desde las etapas intermedias de la ontogenia y culmina antes de que las flores abran.

Ontogenia de la columna con antera dorsal y estigma ventral (Tipo III).

Lepanthes sp. fue la especie usada para estudiar el desarrollo de la columna con antera dorsal y estigma ventral (Fig. 5.3). En la primer etapa observada de la ontogenia de esta columna, la antera tiene una posición dorsal, mientras que el estigma y el rostelo son apicales. En esta etapa el rostelo es una estructura laminar, triangular y erecta, localizada en medio de un seno formado por un par de proyecciones laterales de la parte apical de la columna en forma de alas. Hacia las etapas tardías de la ontogenia la parte superior de la columna comienza a sufrir un arqueamiento y un ensanchamiento lateral, pero la antera mantiene su posición dorsal. Al mismo tiempo, la lámina del rostelo comienza a ampliarse y a desarrollarse un seno en su ápice, así como el apículo que se localiza en medio de éste. Con el ensanchamiento de la parte superior de la columna, la superficie que forma el estigma incrementa su área. El clinandrio se proyecta de una manera poco aparente hacia las etapas las tardías de la ontogenia, de modo que al final solo queda cubriendo la base de la antera. El rostelo mantiene su posición apical y erecta durante toda la ontogenia de la columna. Debido al arqueamiento que sufre la parte superior de la columna y al crecimiento del clinandrio, el estigma es empujado hacia la superficie ventral de la columna, por lo que al final de la ontogenia adquiere una posición más bien ventral. Cuando la columna presenta alas (como en *Lepanthes guatemalensis*), éstas comienzan a desarrollarse en las etapas intermedias de la ontogenia.

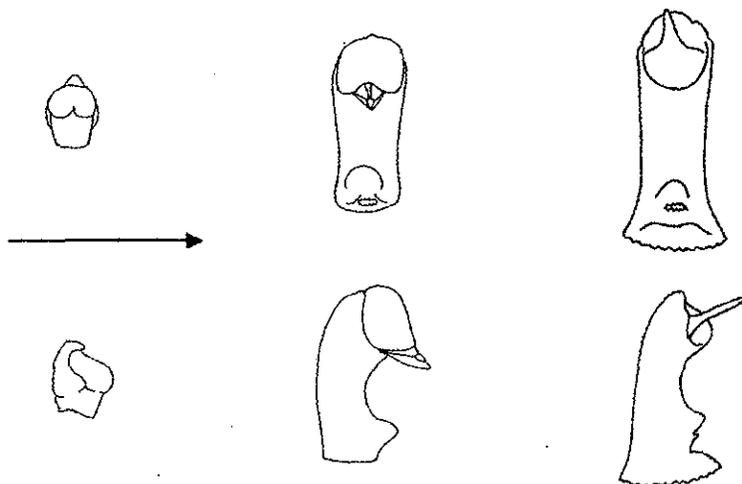
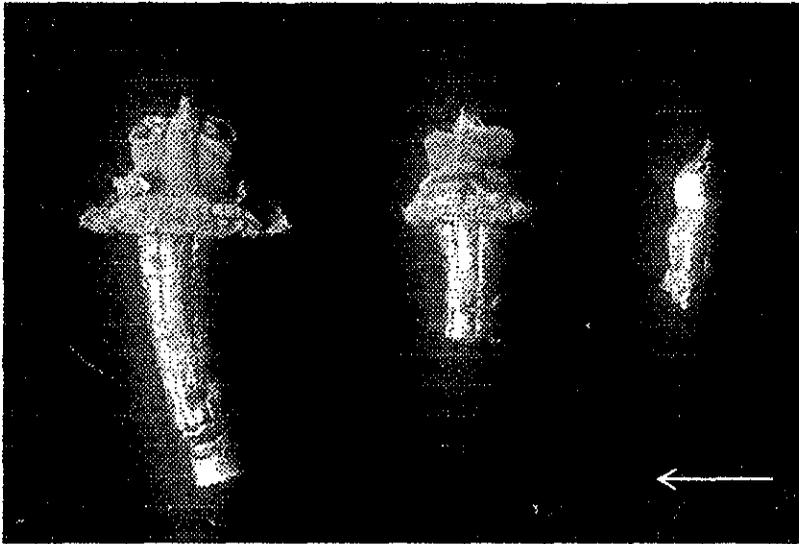


FIGURA 5.1. Columna de tipo I, con antera dorsal y estigma apical entero, de *Pleurothallis bnelsonii*, mostrando tres estadios de su desarrollo. Arriba aparecen las columnas en vista ventral y abajo en vista lateral para las mismas estadios de desarrollo. La flecha indica la dirección del desarrollo de la columna.

I



III

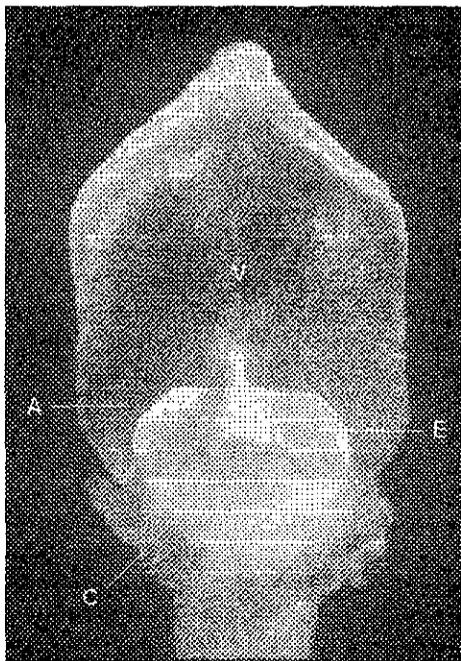


Fig. 5.2. Columna de tipo II, con antera dorsal y estigma apical bilobado. I) tres etapas de desarrollo de la columna de *Pleurothallis cardiothallis*, II) tres etapas de desarrollo de la columna de *Stelis purpurascens*, las flechas indican la dirección del desarrollo. III) columna madura de *Pleurothallis cardiothallis*, A= antera, C= clinandrio, E= estigma.

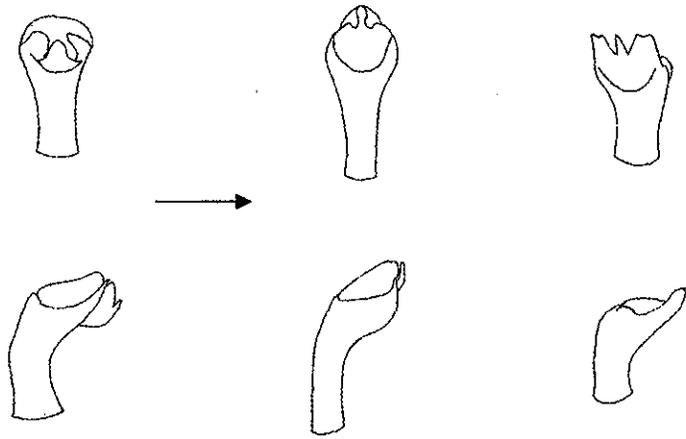


FIGURA 5.3. Secuencia de tres etapas del desarrollo ontogenético de la columna (en vistas ventral y lateral) de *Lepanthes* sp. con antera dorsal y estigma ventral. La flecha indica la dirección del desarrollo.

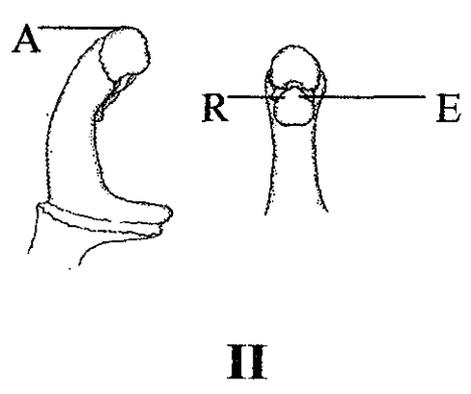
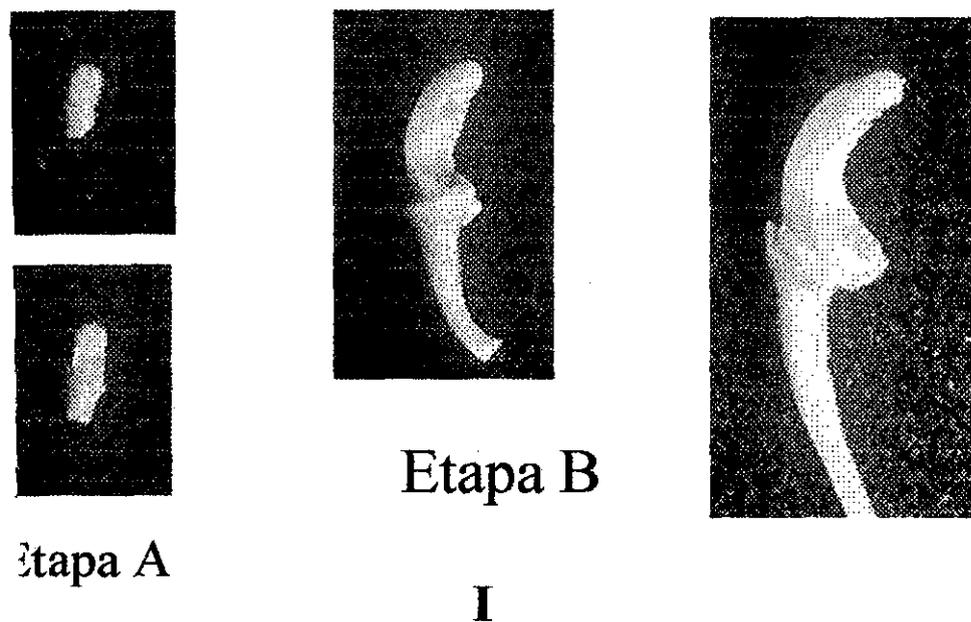


FIGURA 5.4. Columnas de tipo IV, con antera y estigma apical. I) cuatro etapas del desarrollo de la columna de *Dilomilis montana*, las columnas de la izquierda corresponden a la etapa A de su desarrollo, cuando la antera es dorsal y el estigma es apical; las columnas del centro y de la derecha corresponden a la etapa B de su desarrollo, cuando la antera y el estigma ya son apicales. II) columna madura de *Octomeria graminifolia*, A= antera, E= estigma y R= rostelo.

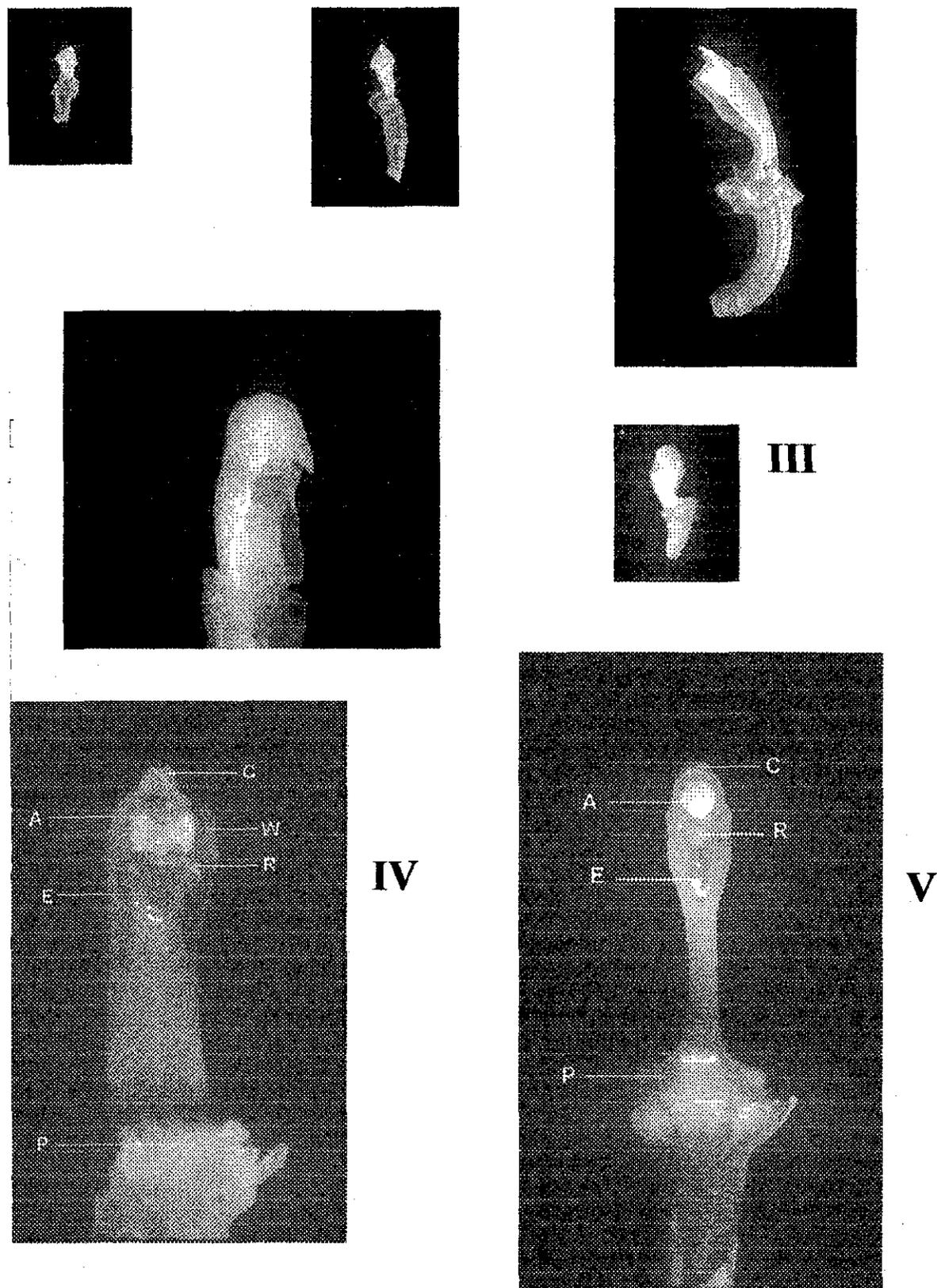


FIGURA 5.5. Columnas de tipo V, con antera y estigma ventrales. I) etapas del desarrollo de la columna de *Trichosalpinx ciliaris*, la columna de la izquierda corresponde a la etapa A, cuando la antera es dorsal y el estigma apical; la columna del centro a la etapa B, con antera y estigma apical; la columna de la derecha a la etapa C, con antera y estigma ventrales. II) columna de *Pleurothallis immersa*, en la etapa B de su desarrollo. III) columna de *Masdevallia floribunda*, también en la etapa B. IV) columna madura de *Pleurothallis johnsonii*, V) columna madura de *Restrepia trichoglossa*, A= antera, C= clinandrio, E= estigma, P= pie, R= rostelo, W= alas.

Ontogenia de la columna con antera y estigma apicales (Tipo IV). *Octomeria graminifolia* fue la especie que usada para estudiar el desarrollo de la columna con antera y estigma apicales (Fig. 5.4). En las primeras etapas de su ontogenia la antera es erecta y dorsal, con el ápice dirigido hacia arriba y la base fusionada al clinandrio. Muy temprano en la ontogenia, la antera empieza a sufrir una inclinación hacia la superficie ventral, debido al crecimiento de la parte apical y dorsal de la columna, al igual que un crecimiento del clinandrio hacia arriba. Esta inclinación hace que la antera, hacia las etapas tardías de su ontogenia, adquiera una posición apical, en donde su eje basal-apical queda en una posición perpendicular con al eje de la columna, llegando a ser una antera incumbente de acuerdo a Dressler (1981, 1993). El arqueamiento de la columna empieza desde las etapas intermedias de la ontogenia y culmina antes de que las flores abran. En el caso de *Dilomilis*, las alas empiezan a aparecer como un par de pequeñas proyecciones laterales de la columna en etapas intermedias de la ontogenia. El rostelo es apical, laminar, oblongo y erecto en las etapas tempranas e intermedias, pero hacia las etapas tardías se inclina hacia la parte ventral de la columna para quedar en una posición transversal a ésta (rostelo porrecto). Algunas especies de *Octomeria* presentan un rostelo erecto en la columna madura. El estigma también es apical durante toda la ontogenia, pero al inicio tiene la forma de una ranura apenas distinguible debajo de la lámina del rostelo. Al avanzar su desarrollo, la ranura del estigma se hace más grande y al final de la ontogenia consiste en una cavidad profundamente excavada. El estigma puede llegar a tener una posición subapical debido a la proyección del clinandrio y a una inclinación de la antera hacia la superficie ventral de la columna. Los polinios pueden estar individualizados en las etapas intermedias de la ontogenia, pero las caudículas se forman hacia el final de la misma.

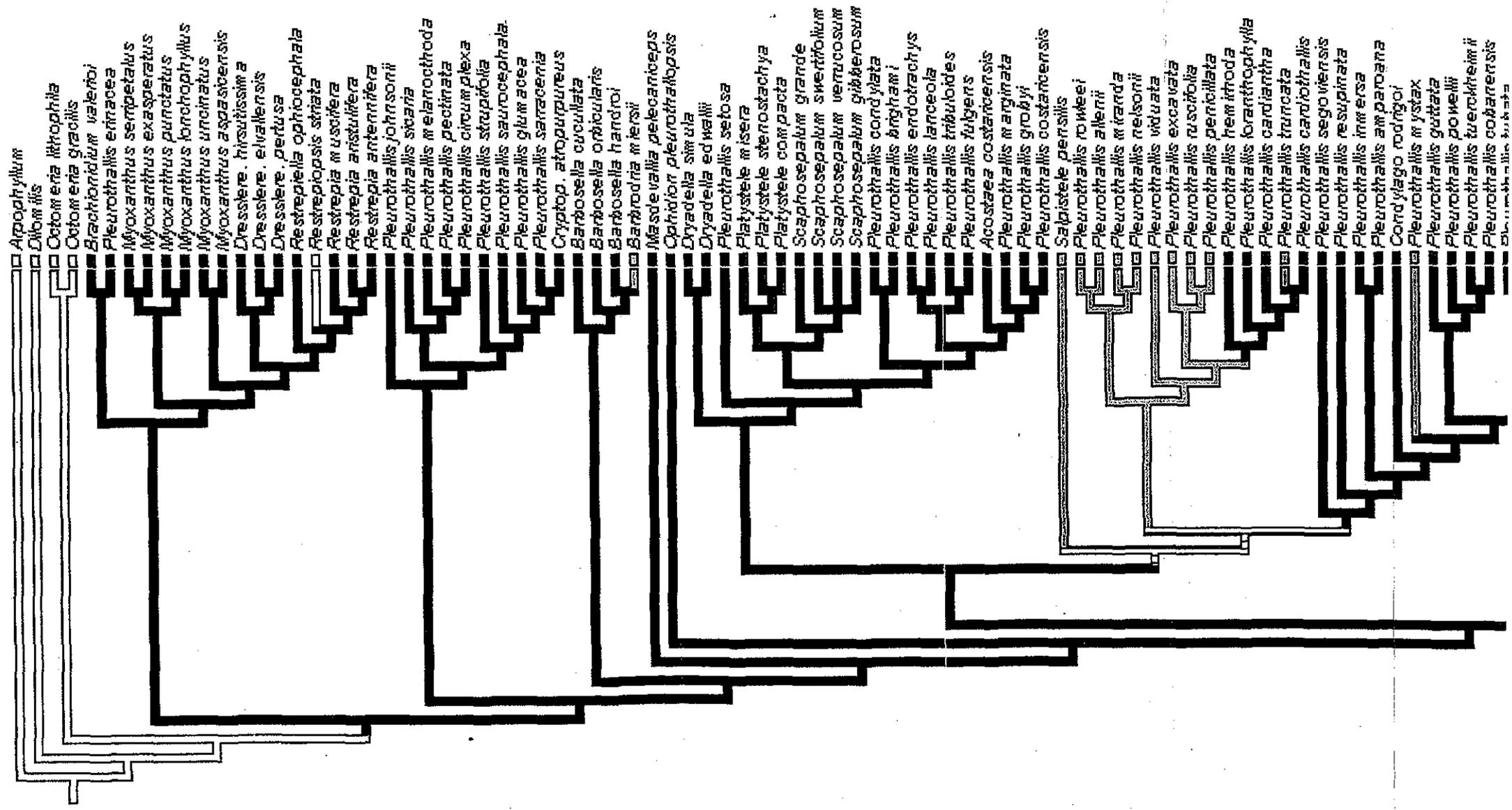
Ontogenia de la columna con antera ventral y estigma ventral (Tipo V). El desarrollo de este tipo de columna fue estudiado en *Masdevallia floribunda*, *Pleurothallis circumplexa*, *P. cobanensis*, *P. inmersa*, *P. jalapensis*, *Restrepiella ophiocephala* y *Trichosalpinx ciliaris* (Fig. 5.5). En las primeras etapas de la ontogenia la antera es erecta y dorsal, con el ápice dirigido hacia arriba y la base fusionada al

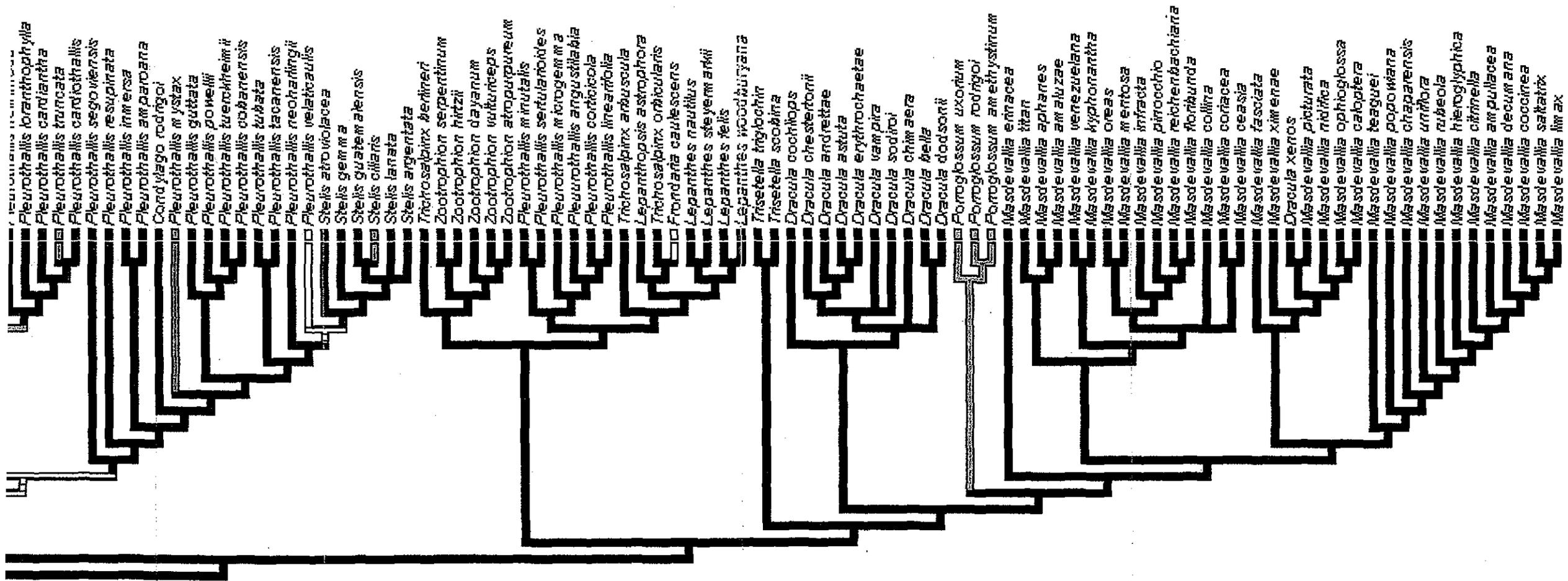
clinandrio (Fig. 5.5). Las alas aparecen desde etapas tempranas, como pequeñas proyecciones laterales de la parte apical de la columna y extendidas hacia el frente (Fig. 5.5). En las etapas tardías de la ontogenia las alas ya están completamente desarrolladas, pero los procesos apicales de su ápice se originan en etapas intermedias de la ontogenia. El pie de columna comienza a desarrollarse en etapas avanzadas de la ontogenia y culmina su desarrollo al final de ésta. El arqueamiento de la columna ocurre en etapas intermedias y concluye antes de que las flores abran (Fig. 5.5). El clinandrio comienza a crecer hacia arriba también en etapas intermedias de la ontogenia y hasta antes de que las flores abran, éste llega a cubrir por completo a la antera, como ocurre en *Masdevallia floribunda*, *Pleurothallis immersa* y *Trichosalpinx ciliaris* (Fig. 5.5). En otros casos la antera sólo queda parcialmente cubierta por el clinandrio en la columna madura. El crecimiento del clinandrio va acompañado de una inclinación de la antera hacia la superficie ventral de la columna. En las etapas intermedias de la ontogenia, la antera adquiere una posición apical y perpendicular al eje de la columna (etapa de antera incumbente). Es hasta las etapas tardías que la antera adquiere su posición ventral final. Como resultado de estos cambios, el ápice de la antera queda dirigido hacia la base de la columna, mientras que su base queda dirigida hacia arriba. En las primeras etapas de la ontogenia el rostelo está poco definido, pero en algunos casos aparece como un diminuto lóbulo apical, erecto, de forma triangular a oblongo (Fig. 5.5). En la etapa en que la antera llega a ser incumbente, el rostelo empieza a sufrir una inclinación hacia la superficie ventral de la columna, llegando a ser subapical y porrecto (Fig. 5.5). Hacia las etapas finales de la ontogenia, cuando la antera complementa su inclinación, el rostelo también adquiere una posición ventral sobre la columna. El estigma es apical y en forma de una ranura en la etapa en que la antera es dorsal. Para cuando la antera es apical, el estigma está formado por una cavidad en la parte apical o subapical de la columna. Finalmente, para cuando la antera es ventral, la cavidad del estigma es más profunda y adquiere una posición ventral (Fig. 5.5). La sustancia pegajosa que cubre el estigma aparece en las etapas finales de la ontogenia. La individualización de los polinios y la formación de las caudículas ocurre en los estadios finales del desarrollo ontogenético.

Evolución de la columna

En la Fig. 5.6 se presenta la optimización de los cinco tipos de columna en estado maduro sobre un árbol de la filogenia de Pleurothallidinae con secuencias de la región ITS del ADNrn. La optimización de estos tipos de columna presentó 18 cambios evolutivos. La columna con antera dorsal y estigma apical entero (tipo I) surgió en siete ocasiones independientemente: en *Barbrodria*, *Pleurothallis s.s. Pleurothallis mystax*, *P. truncata*, *Porroglossum*, *Salpistele* y *Stelis ciliaris*. Este tipo de columna surge a partir de una columna con antera y estigma ventrales, excepto en *Pleurothallis truncata* y *Stelis ciliaris*, donde surge a partir de una columna con antera dorsal y estigma apical bilobado. La columna con antera dorsal y estigma apical bilobado (tipo II) apareció independientemente en cinco diferentes linajes de Pleurothallidinae: en *Brachionidium*, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y en el clado que incluye a *Pleurothallis cardiantha* y *P. cardiothallis*. Este tipo de columna surgió a partir de una columna con antera y estigma ventrales. La columna con antera dorsal y estigma ventral (tipo III) aparece en un solo linaje de la filogenia, en el clado de *Lepanthes*, en donde surge a partir de la condición ancestral de una columna con antera y estigma ventrales. La columna con antera y estigma apicales (tipo IV) se presenta en los grupos externos (*Arpophyllum* y *Dilomilis*) y en el clado de *Octomeria*, que constituye el linaje más basal de Pleurothallidinae, por lo que es la condición basal para la subtribu. Ocurren tres reversiones a este tipo de columna a partir de una columna con antera y estigma ventrales, en *Restrepiospis striata*, *Pleurothallis velaticaulis* y *Fronitaria caulescens*. Finalmente, la columna con antera y estigma ventrales (tipo V) es la condición más común en la filogenia y surgió muy cerca de la base de ésta, a partir de una columna con antera y estigma apicales. Esta columna presentó una reversión en *Pleurothallis hemirhoda* y *P. loranthophylla*, en donde surgió de una columna con antera dorsal y estigma apical.

FIGURA 5.6. Página siguiente, optimización de tipo ACCTRAN de los tipos de columna sobre uno de los árboles mínimos de la filogenia con secuencias de la región ITS para Pleurothallidinae (Pridgeon, Solano & Chase, 2001).





Tipo de columna
 unordered

- Tipo IV
- Tipo V
- Tipo II
- Tipo I
- Tipo III
- equivocal

DISCUSION

Variación morfológica de la columna de Pleurothallidinae

Aun cuando la columna de la subtribu Pleurothallidinae es una estructura que presenta una amplia gama de variación morfológica, ésta se puede clasificar en cinco tipos básicos. Caracteres como la posición de la antera, la posición del rostelo, la forma del rostelo, la forma del estigma y el tipo de estigma fueron los rasgos que por ser constantes dentro y entre grupos genéricos y subgenéricos de Pleurothallidinae, se consideraron para definir los tipos básicos de columna. Otros caracteres asociados a la columna, como la forma de la columna (robusta o delgada), la posición de la columna (erecta o arqueada), el pie (ausente o presente), las alas (ausentes o presentes) o el clinandrio (cubriendo parcial o completamente a la antera), fueron rasgos que llegan a presentar variación interespecífica dentro de algunos taxa genéricos y subgenéricos de la subtribu, por lo que éstos no fueron considerados para definir los tipos de columna.

Dressler (1979) había reconocido las columnas de *Masdevallia*, *Salpistele* y *Stelis* como tres tipos de columnas diferentes en Pleurothallidinae. Estos tipos corresponden a los tipos V (con antera y estigma ventrales), I (con antera dorsal y estigma apical entero) y II (con antera dorsal y estigma apical entero), respectivamente, que fueron caracterizados en este trabajo. Sin embargo, en grupos como *Octomeria* (con antera y estigma apicales) y *Lepanthes* (con antera dorsal y estigma ventral), la estructura de la columna es diferente de la que se presenta en *Masdevallia*, *Salpistele* y *Lepanthes*, por lo que se deben considerar como otros tipos de columna diferentes. Aparentemente la columna de *Salpistele* es muy diferente al resto de Pleurothallidinae, por ser una estructura delgada, alargada, con el ápice truncado y ensanchado, con rostelo ligulado, alas en forma de una extensión circular en el margen apical y perpendicular al eje de la columna. No obstante, la columna de *Salpistele* tiene una antera dorsal, con el rostelo y estigma en posición apical, por lo que en su estructura general corresponde a una columna de tipo I.

Por otro lado, los ocho tipos de columna reconocidos por Luer (1986a, 1986c) se pueden resumir a los cinco tipos básicos que aquí fueron caracterizados. Las

columnas de tipo A y B que Luer (1986a) definió con antera apical/dorsal y estigma apical, corresponden a lo que aquí se describió como la columna de tipo I. Por su parte, la columna de tipo C que Luer caracterizó con antera apical y estigma apical bilobado, corresponde exactamente aquí con la columna de tipo II. La columna de tipo D de Luer, con antera apical/subapical, estigma ventral y rostelo apical porrecto, corresponde aquí con la columna de tipo IV. En tanto, las columnas de tipo E-H de Luer, todas ellas con antera y estigma ventrales, corresponden aquí con la columna de tipo V. Los cuatro tipos de columna que Luer (1986a, 1986c) caracterizó con antera y estigma ventrales (tipos E-H), fueron separadas por este autor por rasgos como la proyección del clinandrio sobre la antera (cubriendo parcial o completamente a la antera), la forma del margen del clinandrio (entero o dentado) y las alas (presentes o ausentes). Sin embargo, estos rasgos llegan a presentar variación interespecífica en algunos grupos genéricos y subgenéricos de la subtribu, por lo que aquí no se consideraron para reconocer los tipos de columna. La columna de *Lepanthes* con antera dorsal y estigma ventral, tampoco fue considerada como un tipo de columna diferente por Luer (1986a, 1986c).

Ontogenia de la columna en Pleurothallidinae

Durante el desarrollo temprano de la columna de tipo I (*Pleurothallis nelsonii*) y II (*Stelis purpurascens* y *Pleurothallis cardiothallis*) la antera presenta una posición dorsal, el estigma es apical y el rostelo es arrecto. En las etapas intermedias y tardías de la ontogenia de estas columnas la antera, el estigma y el rostelo mantienen la misma posición, aunque a veces puede ocurrir una ligera inclinación de la antera hacia la superficie ventral debido al crecimiento del clinandrio, como en *Stelis purpurascens*. Por lo tanto, las columnas maduras de tipo I y II presentan cambios ligeros durante su desarrollo ontogenético. Por otra parte, los lóbulos del estigma de las columnas de *Pleurothallis cardiothallis* y *Stelis purpurascens*, empiezan a formarse durante las etapas intermedias de su desarrollo, después de que en su ontogenia temprana pasan por una etapa que corresponde a la columna madura de tipo I (etapa A).

La columna de tipo III (*Lepanthes* sp.) durante las primeras etapas de su desarrollo tiene antera dorsal, estigma apical y rostelo arrecto. Al final del desarrollo de este tipo de columna, la antera y el rostelo mantiene su misma posición, pero el rostelo pasa de ser una lámina apicular a ser una lámina muy amplia, con el ápice emarginado y mucronado, mientras que debido a la inclinación de la parte superior de la columna, el estigma termina en una posición ventral. Por lo tanto, en la ontogenia temprana de la columna de tipo III se presenta también una etapa que corresponde a una columna madura de tipo I (etapa A).

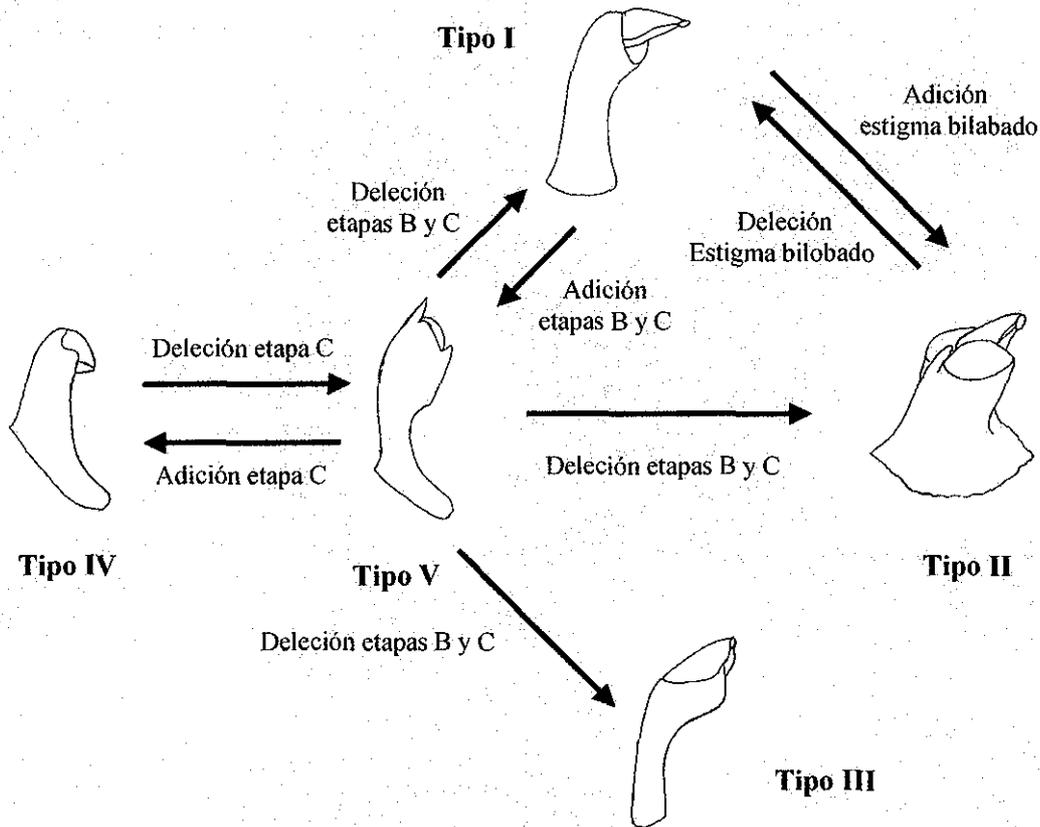


FIGURA 5.7. Esquema que señala la polarización entre los diferentes tipos de columnas de Pleurothallidinae, de acuerdo a su optimización en el árbol de la Figura %9. Se grafica solo las etapas maduras de cada tipo de columna, indicando las adiciones o deleciones terminales que ocurren entre ellas al final de su desarrollo.

La columna de tipo IV (*Dilomilis montana* y *Octomeria graminifolia*) al inicio de su ontogenia tiene una antera dorsal y rostelo arrecto, siendo ésta una etapa de desarrollo que corresponde a la estructura de una columna madura de tipo I. En las etapas intermedias del desarrollo de la columna de tipo IV, la antera sufre una inclinación hacia la superficie ventral y termina como una antera incumbente, mientras que el rostelo, de ser arrecto pasa a ser porrecto, condiciones que son mantenidas hasta la madurez de este tipo de columna. La estructura de esta columna en la madurez es la que también se presenta en la mayoría de orquídeas de la subfamilia Epidendroideae.

La columna de tipo V (*Masdevallia floribunda*, *Pleurothallis circumplexa*, *P. cobanensis*, *P. immersa*, *P. jalapensis*, *Restrepiella ophiocephala* y *Trichosalpinx ciliaris*), en etapas tempranas de su desarrollo presenta antera dorsal y rostelo arrecto, etapa que corresponde a la estructura de una columna madura de tipo I (etapa A). Durante las etapas intermedias del desarrollo de la columna de tipo V la antera se vuelve incumbente (apical) y el rostelo porrecto, por lo que este tipo de columna pasa por una segunda fase de desarrollo, la cual corresponde con la estructura de una columna madura de tipo IV (etapa B). Finalmente en la columna de tipo V pasa por una tercer de desarrollo, cuando un mayor crecimiento del clinandrio empuja la antera hacia la superficie ventral, la cavidad del estigma se vuelve muy profunda y el rostelo adquiere una posición ventral (etapa C). Por lo tanto, durante el desarrollo ontogenético de una columna de tipo V, ésta pasa sucesivamente por las etapas que corresponde a la estructura madura de las columnas maduras de tipo I (etapa A) y IV (etapa B).

En resumen, durante el desarrollo ontogenético de la columna se pueden presentar tres etapas (A, B y C) de desarrollo. En la etapa A la columna presenta antera dorsal, estigma apical y rostelo arrecto. La columna en etapa B se caracteriza por tener antera incumbente, estigma apical y rostelo porrecto. La columna de la etapa C presenta una antera y estigma ventrales y un rostelo porrecto. La columna de tipo I, II y III solamente presentan la etapa A de desarrollo, la columna de tipo IV presenta las etapas A y B de desarrollo, mientras que la columna de tipo V presenta las tres etapas de desarrollo.

Evolución de la columna en Pleurothallidinae

La optimización de los tipos de columna sobre la filogenia de Pleurothallidinae (Fig. 5.6) muestra que la columna de tipo IV representa la condición primitiva, la cual está presente en los grupos externos (*Arpophyllum* y *Dilomilis*) y en el linaje más basal de Pleurothallidinae, el clado de *Octomeria*. La columna de tipo V es derivada dentro de Pleurothallidinae, presentándose tanto en linajes basales como en derivados de la filogenia. Este tipo de columna evolucionó a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V por la delección de la etapa C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.6 y 5.7). Todos los otros tipos de columna han surgido a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V, incluyendo reversiones a una columna de tipo IV. Dentro de Pleurothallidinae, las columnas de tipo I, II y III son más derivadas con respecto a las columnas de tipo IV y V (ver Fig. 5.6).

La columna de tipo I surgió independientemente siete veces, en cinco de ellas a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V, en *Barbrodria*, *Salpistele*, *Pleurothallis s.s.*, *Pleurothallis mystax* y *Porroglossum* (Fig. 5.6). En estos grupos la evolución de la columna tuvo lugar por la delección de las etapas B y C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.10). En otras dos ocasiones, en *Pleurothallis truncata* y *Stelis ciliaris*, la columna de tipo I surgió a partir de la condición ancestral de una columna de tipo II (Fig. 5.6). En estas taxa la evolución de la columna fue a través de la delección del estigma bilobado en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.10). La columna de tipo II surgió en cinco linajes de Pleurothallidinae, en *Brachinidium*, *Platystele*, *Pleurothallis s.s.*, *Stelis* y *Lepanthopsis*, a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V (Fig. 5.6). En estos grupos la evolución de una columna de tipo II ocurrió por la delección de las etapas B y C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.7). La columna de tipo III surgió en una sola ocasión dentro de Pleurothallidinae, en el clado de *Lepanthes*, a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V (Fig. 5.6). En los taxa de *Lepanthes* la evolución de la columna se dio también mediante la delección de las etapas B y C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.10). La columna de tipo IV presentó reversiones en *Restrepiopsis*, *Fronitaria* y *Pleurothallis velaticaulis*. En estos tres taxa la columna surgió a partir de la condición ancestral de una columna de tipo V

(Fig. 5.6). En este caso la evolución de la columna ocurrió por la delección de la etapa C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.10). Finalmente, la columna de tipo V presentó una reversión en *Pleurothallis hemirhoda* y *P. loranthophylla* a partir de la condición ancestral de una columna de tipo I (Fig. 5.6). La evolución de la columna en estos taxa tuvo lugar por la adición de las etapas B y C en su desarrollo ontogenético (Fig. 5.7).

En su estructura general la columna de tipo IV corresponde a la columna que está presente en la mayoría de grupos de la tribu Epidendreae, incluyendo a Laeliinae s.s. (que incluye a *Arpophyllum*), Poneriinae y el clado de *Dilomilis* y *Neocogniauxia*, que son los grupos más estrechamente relacionados a Pleurothallidinae (Cameron *et al.*, 1999; van der Berg *et al.*, 2000). La columna de tipo I, por otro lado, es similar en su estructura general a la columna que presenta la tribu Cranichideae (en particular *Spiranthes* y géneros relacionados), así como algunos grupos de la tribu Epidendreae, como las subtribus Meiracyllinae, Podochilinae y Thelasiinae (*sensu* Dressler, 1993). Filogenéticamente dentro de Epidendreae, Podochilinae y Thelasiinae ocupan una posición más o menos cercana a Pleurothallidinae, mientras que Meiracyllinae ocupa una posición más alejada de éste, pero Cranichideae es un linaje que resulta ser muy basal dentro de Orchidaceae (Cameron *et al.*, 1999; van der Berg *et al.*, 2000). Por lo tanto, la columna de tipo I aunque constituye una condición derivado dentro de la subtribu Pleurothallidinae, pero dentro de la tribu Epidendreae representa la reversión a una condición primitiva. En algunas especies de *Vanilla*, un grupo que presenta una posición filogenética basal dentro de Orchidaceae (Cameron *et al.*, 1999), presentan una columna con antera y estigma ventrales, de modo que ésta puede interpretarse como similar a la columna de tipo V de Pleurothallidinae. Sin embargo, en *Vanilla* la antera adquiere una posición ventral debido a que al final del desarrollo de su columna, la parte superior de ésta se arquea casi en ángulo recto hacia la superficie ventral, de modo que la antera y el estigma terminan en una posición ventral (Rasmussen, 1982). En cambio, en la columna de tipo V de Pleurothallidinae la posición ventral de la antera se debe a un giro de 180° de su eje basal-apical, lo que provoca que la antera termine con su base dirigida hacia arriba. De esta manera, la posición ventral de la antera de *Vanilla* tiene un origen ontogenético diferente a la antera ventral de Pleurothallidinae.

La columna de tipo I es la que ha surgido un mayor número de veces dentro de Pleurothallidinae, al menos en siete ocasiones independientemente, aunque los grupos en que se presentan no alcanzan la diversidad de aquellos en que se presenta una columna de tipo II o III. Estos dos último tipos de columnas son estructuras sólo conocidas en Pleurothallidinae, constituyendo apomorfias dentro de los grupos en que se presentan. De estas columnas, la de tipo II surgió en cinco diferentes grupos de la subtribu y es característica para dos de sus tres grupos más diversos, *Pleurothallis* s.s. y *Stelis* (que abarcan casi de la mitad de sus especies). La columna de tipo III, en cambio, surgió en un solo grupo de la subtribu, en *Lepanthes*, pero éste es el segundo género más numeroso de la misma. Las columnas de tipo IV y V presentan muy pocos cambios evolutivos dentro de Pleurothallidinae, siendo éstos reversiones a una condición ancestral. El número de especies en que estos dos tipos de columna se presenta es menor al de aquellas que presentan una columna de tipo II y III. Por lo tanto, la evolución en la estructura de la columna dentro de Pleurothallidinae se ha concentrado sobre todo en las columnas de tipo I y II, que son condiciones derivadas dentro de la subtribu, mientras que en las columnas de tipo IV y V, que son primitivas con respecto a las anteriores, los cambios evolutivos han sido menores.

Como se ha visto en este estudio, la evolución de algunos rasgos florales en la subtribu Pleurothallidinae (en la cual se ha basado tradicionalmente su taxonomía) es el reflejo una evolución convergente entre grupos filogenéticamente no muy relacionados, pero que comparten una morfología floral similar. De esta manera, una columna de tipo II en *Platystele* y *Stelis* no indica que éstos están filogenéticamente relacionados, sino posiblemente a que ellos han respondido de manera similar en los síndromes de polinización que exhiben sus flores para atraer polinizadores por engaño. No obstante, la columna ha sido una estructura que ha sido importante en la diversificación y radiación adaptativa en ciertos linajes de Pleurothallidinae, particularmente en aquellos grupos que presentan columnas derivadas, como los tipos I y II, los cuales han surgido varias veces independientemente en la subtribu, incluyendo sus grupos más numerosos *Pleurothallis* s.s. y *Stelis*. Estos tipos de columna, siendo rasgos homoplásicos, resultan ser apomórficos para los linajes en que han surgido.

CONCLUSIONES

La variación morfológica de la columna de Pleurothallidinae se resume en los tipos I (con antera dorsal y estigma apical entero), II (con antera dorsal y estigma apical bilobado), III (con antera dorsal y estigma ventral entero), IV (con antera apical, estigma apical y rostelo porrecto) y V (con antera, estigma y rostelo ventrales).

La optimización de los tipos de columna en la filogenia de la subtribu indica que la columna de tipo IV es la condición primitiva. A partir de ella surgió la columna de tipo V y, a partir de ésta última, los otros tipos de columna, incluyendo también reversiones a una columna de tipo IV. Las columnas más derivadas son los tipos I, II y III. La columna de tipo V se presenta en linajes basales y derivados de la subtribu. Las columnas de tipo I y II abarcan la mayor parte de cambios en la evolución de la columna y, junto con la columna de tipo III, se presentan en la mayoría de especies de la subtribu. Las columnas de tipo IV y V presentan muy pocos cambios evolutivos.

La columna de Pleurothallidinae presenta tres etapas de desarrollo: etapa A con antera dorsal, estigma apical y rostelo arrecto; etapa B con antera y estigma apicales y rostelo porrecto y, etapa C con antera y estigma ventrales y rostelo porrecto. Las columnas tipo I, II y III sólo presentan la etapa A en su desarrollo. La columna tipo IV presenta las etapas A y B en su desarrollo. La columna de tipo V es la única que presenta las tres etapas de desarrollo. De esta manera, la etapa A corresponde a la estructura madura de la columna de tipo I y II, mientras que la etapa B representa la estructura madura de una columna de tipo IV.

La evolución de la columna de tipo V a partir de una de tipo IV implica la adición de la etapa C al final de su ontogenia. La evolución de las columnas de tipo I, II, III a partir de una columna de tipo IV implica la delección de las etapas B y C en su ontogenia. La evolución de la columna de tipo IV a partir una columna de tipo V implica la delección de la etapa C en su ontogenia. En tanto, la situación inversa entre estas dos columnas, implica la delección de la etapa C en la ontogenia de la columna de tipo V. Finalmente, la evolución entre las columnas de tipo I y II implica la adición o delección del estigma bilobado al final de la ontogenia. La evolución de la columna en Pleurothallidinae refleja procesos de evolución convergente, posiblemente debido a que las flores de algunos grupos exhiben síndromes de polinización similares.

APENDICE 5

Lista de las especies examinadas para este estudio, en cada caso se señala el ejemplar de respaldo o la referencia de donde se obtuvo la información para el estudio de la columna.

Arpophyllum giganteum Hartw. ex. Lindl., Ibarra 2356, AMO
Dilomilis montana (Sw.) Summerhayes, Solano 931, AMO
Acostaea costaricensis Schltr., Luer (1987)
Barbosella cucullata Schltr., Luer (2000b)
Barbosella handroi Hoëhne, Luer (2000b)
Barbosella orbicularis Luer, Luer (2000b)
Barbosella prorepens Schltr., Salazar 4305, AMO
Barbrodria miersii (Lindl.) Luer, Luer (2000b)
Brachionidium valerioi Ames & Schweinf., Luer (1995)
Condylago rodrigoii Luer, Luer (1987)
Cryptophoranthus atropurpureus Rolfe,
Dracula andreetteae (Luer) Luer, Luer (1993)
Dracula astuta (Rchb. f.) Luer, Luer (1993)
Dracula bella (Rchb. f.) Luer, Luer (1993)
Dracula chesterstonii (Rchb. f.) Luer, Luer (1993)
Dracula chimaera (Rolfe) Luer, Luer (1993)
Dracula cochliops Luer & Escobar, Luer (1993)
Dracula dodsonii (Luer) Luer, Luer (1993)
Dracula erythrochaetae (Rchb. f.) Luer, Hágsater s.n., AMO
Dracula pusilla Luer, Soto 4805, AMO
Dracula sodiroi (Schltr.) Luer, Hágsater 10755, AMO
Dracula vampira (Luer) Luer, Luer (1993)
Dracula xenos Luer et Escobar, Luer (1993)
Dresslerella elvallensis Luer, Luer (1988)
Dresslerella hirsutissima (C. Schweinf.) Luer, Luer (1988)
Dresslerella pertusa (Dressler) Luer, Luer (1988)
Dryadella guatemalensis (Schltr.) Luer, Hágsater 3548, AMO
Dryadella linearifolia (Ames) Luer, Martínez 15898, AMO
Dryadella simula (Rchb. f.) Luer, Hamer (1984)
Dryadella sp. Ined. Soto 9436, AMO
Fronitaria caulescens Luer, Luer (1986a)
Lepanthes felis Luer et Escobar, Luer (1996b)
Lepanthes nautilus Luer y Escobar, Luer (1996b)
Lepanthes steyermarkii Foldats, Dunsterville & Garay (1976)
Lepanthopsis astrophora (Rchb. f. ex Kraenzl.) Garay, Dunsterville & Garay (1965)
Lepanthopsis floripecten (Rchb. f.) Ames, Soto s.n., AMO
Masdevallia ampullacea Luer y Andreetta
Masdevallia aphanes König, Luer (1986b)
Masdevallia caloptera Rchb. f., Luer (1986b)
Masdevallia caesia Roetzl., Luer (2000c)
Masdevallia coccinea Linden ex Lindl., Luer (1986b)
Masdevallia collina L.O. Williams, Luer (2000c)
Masdevallia coriacea Lindl., Luer (2000c)
Masdevallia erinacea Rchb. f., Luer (2000c)
Masdevallia floribunda Lindl., Solano 910, AMO
Masdevallia mentosa Luer, Luer (2000c)
Masdevallia nidifica Rchb. f., Atwood 89-293, AMO
Masdevallia ophioglossa Rchb. f., Luer (1986b)
Masdevallia oreas Luer y Vázquez, Vázquez & Ibsch (2000)

Masdevallia pelecanceps Luer, Luer (1986b)
Masdevallia picturata Rchb. f., Luer (1986b)
Masdevallia pinocchio Luer & Andreaetta, Luer (2000a)
Masdevallia reichenbachiana Endres, Luer (2000c)
Masdevallia rubeola Luer & Vázquez, Vázquez & Ibisich (2000)
Masdevallia teaguei Luer, Luer (2000b)
Masdevallia titan Luer, Luer (2000c)
Masdevallia tuerckheimii Ames, Equihua s.n., AMO
Masdevallia uniflora Ruiz & Pavón, Luer (1986b)
Myoxanthus aspasicensis (Rchb. f.) Luer, Luer (1992)
Myoxanthus exasperatus (Lindl.) Luer, Luer (1992)
Myoxanthus lonchophyllus (Barb. Rodr.) Luer, Luer (1992)
Myoxanthus octomerioides (Lindl.) Luer, Soto 4254, AMO
Myoxanthus punctatus (Barb. Rodr.) Luer, Luer (1992)
Myoxanthus serripetalus (Kraenzl.) Luer, Francke s.n., AMO
Myoxanthus uncinatus (Fawc.) Luer, Luer (1992)
Octomeria gracilis Barb. Rodr., Hamer, 1983
Octomeria sp., sin datos, MEXU
Ophidion pleurothallopsis (Kraenzl.) Luer, Luer (1982)
Platystele compacta Ames, Martínez s.n., AMO
Platystele misera (Lindl.) Garay, Luer (1990)
Platystele stenostachya (Rchb. f.) Garay, Aguirre 1149, AMO
Platystele stonyx Luer, Hágsater 10812, AMO
Pleurothallis amparoana Schltr., Mora de Retana & Atwood (1992)
Pleurothallis angustilabia Schltr., Luer (1999)
Pleurothallis brighamii S. Watson, Solano 761, AMO
Pleurothallis cardiantha Rchb. f., Dunsterville & Garay (1976)
Pleurothallis cardiothallis Rchb. f., Soto 5232, AMO
Pleurothallis circumplexa Lindl., Soto 6335, AMO
Pleurothallis cobanensis Schltr., Soto 3665, AMO
Pleurothallis cogniauxiana Schltr., E. Hágsater 6702
Pleurothallis condylata Luer, Luer (1976)
Pleurothallis costaricensis Schltr., Mora de Retana & Atwood (1989)
Pleurothallis endotrachys Rchb. f., Salazar 4550, AMO
Pleurothallis erinacea Rchb. f., Francke s.n., AMO
Pleurothallis grobyi Lindl., Grisebach 22, K
Pleurothallis guffata Luer, Luer (1994)
Pleurothallis hemirhoda Lindl., Luer (2000b)
Pleurothallis hippocrepica Luer et Escobar, Solano 932, AMO
Pleurothallis immersa Linden et Rchb. f., Soto 4937, AMO
Pleurothallis jalapensis (Kraenzl.) Luer, Soto 8135, AMO
Pleurothallis janetiae Luer, Ospina 1371, AMO
Pleurothallis johnsonii Ames, Soto 3638, AMO
Pleurothallis lentiginosa Lehm. & Kraenzl., Lehmann 1750, K
Pleurothallis linearifolia Cogn., Luer (1999)
Pleurothallis loranthophylla Rchb. f., Luer (1998)
Pleurothallis marginata Lindl., Hágsater 4875, AMO
Pleurothallis minutalis Lindl., Jiménez 1044, AMO
Pleurothallis miranda Luer, Luer (1986c)
Pleurothallis nelsonii Ames, Hágsater 4746, AMO
Pleurothallis neoharlingii Luer, Solano 933, AMO
Pleurothallis penicillata Luer, Luer (1989)
Pleurothallis resupinata Ames, Hágsater 2867, AMO
Pleurothallis ruscifolia (Jacq.) R. Br., Luer (1986c)

Pleurothallis sarracenia Luer, Luer (1986c)
Pleurothallis segoviensis Rchb. f., Soto 4984, AMO
Pleurothallis sertularioides (Sw.) Spreng., Jiménez 1129, AMO
Pleurothallis setosa C. Schweinf., Soto s.n., AMO
Pleurothallis sicaria Lindl., Dunsterville & Garay (1959)
Pleurothallis tacanensis Soto-Arenas & Solano, ined., Soto 2939, AMO
Pleurothallis tribuloides (Sw.) Lindl., Salazar 5206, AMO
Pleurothallis truncata Lindl., Luer (1986c)
Pleurothallis tubata Lodd. ex Steud., Aguirre 1216, AMO
Pleurothallis tuerckheimii Schltr., Salazar 4287, AMO
Pleurothallis velaticaulis Rchb. f., Luer (1998)
Pleurothallis viduata Luer, Luer (1989)
Porroglossum amethystinum (Rchb. f.) Garay, Luer (1987)
Porroglossum rodrigoii H.R. Sweet, Luer (1987)
Porroglossum uxorium Luer, Luer (1987)
Restrepia antennifera HBK, Luer (1996)
Restrepia aristulifera Garay & Dunsterv., Luer (1996)
Restrepia muscifera (Lindl.) Rchb. f. ex Lindl., Salazar 3024, AMO
Restrepia trichoglossa F. Lehm. ex Sander, Hágsater 4233, AMO
Restrepiella ophiocephala (Lindl.) Garay & Dunsterv., Salazar 2579, AMO
Restrepiopsis striata Luer et Escobar, Luer (1991)
Restrepiopsis ujarensis Soto 5390, AMO
Salpistele pensilis (Schltr.) Luer, Luer (1991)
Scaphosepalum gibberosum (Rchb. f.) Luer, Luer (1988)
Scaphosepalum microdactylum Rolfe, Hágsater 4569, AMO
Scaphosepalum swertifolium (Rchb. f.) Rolfe, Luer (1988)
Scaphosepalum verrucosum (Rchb. f.) Pfitz., Luer (1988)
Stelis argentata Lindl., Hostman 1322, W
Stelis atrovioleacea Rchb. f., Garay (1979)
Stelis ciliaris Lindl., Solano 610, AMO
Stelis gemma Garay, Garay (1979)
Stelis guatemalensis Schltr., Soto 5758, AMO
Stelis purpurascens A. Rich. & Galeotti, Solano 605, AMO
Trichosalpinx arbuscula (Lindl.) Luer, Luer (1997)
Trichosalpinx berlineri (Luer) Luer, Luer (1997)
Trichosalpinx ciliaris (Lindl.) Luer, Soto s.n., AMO
Trichosalpinx orbicularis (Lindl.) Luer, Luer (1997)
Trichosalpinx ciliaris (Schltr.) Luer, Soto s.n., AMO
Trisetella scobina Luer, Luer (1989)
Trisetella triglochis (Rchb. f.) Luer, Luer (1989)
Zootrophion atropurpureum (Lindl.) Luer, Hágsater s.n. AMO
Zootrophion dayanum (Rchb. f.) Luer, Luer (1982)
Zootrophion hirtzii Luer, Luer (1984)
Zootrophion serpentinum Luer, Luer (1984)
Zootrophion vulturiceps (Luer) Luer, Luer (1982)

CAPITULO VI CONCLUSIONES GENERALES

Mediante el análisis de la arquitectura vegetativa de Pleurothallidinae fue posible seleccionar caracteres vegetativos que permitieron reconocer los diferentes hábitos de crecimiento del grupo. Por otro lado la variación de estos caracteres se pudo codificar en estados de carácter y así constituir una fuente de información para realizar la filogenia de Pleurothallidinae con caracteres morfológicos. Es posible que varios caracteres vegetativos estén relacionados con estrategias que permiten a las plantas sobrevivir como epifitas en los bosques del Neotrópico, en donde establecen una fuerte competencia con musgos y helechos. Las vainas lepanthiformes protegen las plantas al evitar el ataque de herbívoros, la producción de módulos adventicios es un medio para asegurar la propagación de las plantas y los tallos que producen inflorescencias cada estación de crecimiento aumenta las probabilidades de un mayor éxito reproductivo.

De los siete hábitos de crecimiento reconocidos en Pleurothallidinae, los más abundantes son el que está formado por simpodios isomodulares, rizomatosos y ortotrópicos, así como el que consiste de simpodios isomodulares, cespitosos y ortotrópicos. Estos dos hábitos son característicos dentro de varios géneros de la subtribu. Los hábitos formados por simpodios cespitosos que producen módulos adventicios y el de simpodios isomodulares, cespitosos y plagiotrópicos, aunque se presentan en varios géneros, en ninguno de ellos lo hacen de manera característica. Los otros hábitos de crecimiento, el formado por simpodios heteromodulares, el que tiene la región pre-yema de renuevo alargada y plagiotrópica y el que tiene la región pre-yema de renuevo alargada y ortotrópica, aunque no son comunes, son característicos para los grupos en que se presentan.

La filogenia de Pleurothallidinae con datos morfológicos resultó ser muy congruente con el actual sistema de clasificación de la subtribu (*sensu* Luer, 1986a, 1986c). La subtribu se dividió en cuatro principales linajes que corresponden a *Octomeria* (el más basal) y los de *Pleurothallis*, *Acianthera* y *Specklinia*. Sin embargo, excepto por el linaje de *Pleurothallis*, los demás presentaron valores de soporte muy bajos. En cuanto a las relaciones genéricas obtenidas en este estudio,

Pleurothallis resultó ser un género polifilético, pero puede quedar delimitado con base a los subgéneros *Ancipitia*, *Pleurothallis* y *Scopula*, los cuales constituyen un grupo monofilético. Géneros como *Dracula*, *Lepanthes* y *Myoxanthus* resultaron ser monofiléticos, pero no *Lepanthopsis*, *Masdevallia* y *Trichosalpinx*, por lo que es necesario reevaluar la delimitación taxonómica de estos géneros. Los resultados del análisis confirman que *Masdevallia pelecanceps* debe ser separada de este género, mientras que de *Lepanthopsis* se deben separar las especies de estigma entero, al igual que debe de hacerse con las especies de *Trichosalpinx* de antera apical. Se encontró también que varios grupos que presentan vainas lepanthiformes están muy relacionados, formando un grupo monofilético, del cual quedan fuera algunas taxa de *Lepanthopsis* y *Trichosalpinx*. Por otro lado, los taxa con estigma bilobado y dos polinios, *Lepanthopsis*, *Platystele*, *Stelis* y *Teagueia*, formaron también un clado. Los resultados de este análisis necesitan ser evaluados con aquellos obtenidos en la filogenia con secuencias del ADN para Pleurothallidinae.

En el análisis filogenético de *Stelis sensu lato* se encontró que los taxa de *Stelis* quedan incluidos en un grupo monofilético (*Stelis s.s.*), excepto por *S. fragans* en el análisis combinado. Este clado está bien soportado en los análisis molecular y combinado, pero no en el análisis morfológico. Las apomorfias para el clado de *Stelis* son flores con perianto extendido y simetría actinomorfa, sépalos laterales libres, sépalo dorsal perpendicular al eje de la columna, pétalos transversalmente oblongos o elípticos, columna robusta, columna trígona en sección transversal, estigma bilobado y caudículas elásticas. Los taxa de *Stelis* con estigma entero, así como *Pleurothallis rufobrunnea* quedaron incluidos dentro de *Stelis s.s.* en los tres análisis filogenéticos. Sólo en el análisis morfológico estos taxa aparecen formando un grupo monofilético. Estos resultados indican que *Stelis* es un grupo monofilético bien soportado, formado por los taxa con estigma bilobado y entero, incluyendo también a *Pleurothallis rufobrunnea*.

En el análisis molecular *Pleurothallis* subgéneros *Acuminatia* (en parte), *Crocodeilanthus*, *Dracontia*, *Effusia*, *Physosiphon* y *Physothallis* son los grupos más relacionados a *Stelis*, constituyendo estos el clado de *Stelis sensu lato*. En el análisis morfológico *Pleurothallis s.s.* aparece como el grupo hermano de *Stelis*, mientras que

los otros grupos de *Pleurothallis* forman parte de otro clado. Las relaciones obtenidas en el análisis combinado fueron similares a las del análisis molecular, excepto que *Specklinia* y *Pleurothallis s.s.* aparecen también dentro del clado que contiene a los taxa de *Stelis sensu lato*.

En cuanto al estudio de la columna de Pleurothallidinae, se encontró que toda la variación morfológica que presenta esta estructura puede resumirse en cinco tipos básicos: columna con antera dorsal y estigma apical entero, columna con antera dorsal y estigma apical bilobado, columna con antera dorsal y estigma ventral entero, columna con antera apical, estigma apical y rostelo porrecto y columna con antera, estigma y rostelo ventrales.

Las columnas con antera y estigma apical, así como la que tiene antera dorsal y estigma ventral, presentan una etapa de desarrollo que corresponde a la estructura madura de la columna con antera dorsal y estigma apical. Por su parte, la columna con antera y estigma ventrales antes de su madurez presenta una etapa de desarrollo que corresponde a la columna madura con antera dorsal y estigma apical y otra posterior, que corresponde a la columna madura con antera y estigma apicales.

La optimización de los tipos de columna sobre la filogenia de Pleurothallidinae indica que la columna con antera y estigma apicales es la condición plesiomórfica. A partir de éste tipo surgió la columna con antera y estigma ventrales. Por su parte, de éste último tipo surgió todos los demás tipos de columna, al menos una vez dentro de la subtribu. Las columnas más derivadas son aquellas que presentan antera dorsal, las cuales evolucionaron un mayor número de veces dentro de la subtribu con respecto a los otros tipos de columna, presentándose en los linajes más diversos de la misma (*Lepanthes*, *Pleurothallis s.s.* y *Stelis*) Por lo tanto, la evolución de la columna parece indicar que síndromes de polinización similares se han adquirido por grupos de Pleurothallidiane que no están cercanamente relacionados entre sí.

REFERENCIAS

- Ackerman, J.D. 1998. Evolutionary potential in orchids: Patterns and strategies for conservation. *Selbyana* 19: 8-14.
- Ames, O. & D.S. Correll. 1952-1953. Orchids of Guatemala. *Fieldiana: Botany* 26: 1-727.
- Andersen, T.F., B. Johansen, I. Lund, F.N. Rasmussen, H. Rasmussen & I. Sørensen. 1988. Vegetative architecture of *Eria*. *Lindleyana* 3: 117-132.
- Baldwin, B.G. 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. *Mol. Phylog. Evol.* 1: 3-16.
- Benzing, D.H. 1987. Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptive diversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 183-204.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular Epiphytes. General Biology and Related Biota*. Cambridge University Press. New York. 354 pp.
- Benzing, D.H. & Atwood, J. T. 1984. Orchidaceae: Ancestral habitats and current status in forest canopies. *Syst. Bot.* 9: 155-165.
- Benzing, D.H. & A.M. Pridgeon. 1983. Foliar trichomes of Pleurothallidinae (Orchidaceae): Functional significance. *Am. J. Bot.* 70: 173-180.
- Brieger, F.G. 1975. Subtribus Pleurothallidinae. In Brieger, F.G., R. Maatsch & K. Senghas (eds.): *Die Orchideen – Rudolf Schlechter* 1. Auflage Band 7-8: 412-459. Paul Parey. Berlin.
- Burns-Balogh, P. & V.A. Funk. 1986. A phylogenetic analysis of the orchidaceae: A summary. *Lindleyana* 1: 131-129.
- Cameron, K.M., M.W. Chase, W.M. Whitten, P.J. Kores, D.C. Jarrell, V.A. Albert, T. Yurawa, H.G. Hills & D.H. Goldman. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: Evidence from *rbcL* nucleotide sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 208-224.
- Chase, M.W. y D.R. Peacor. 1987. Crystals of calcium oxalate hydrate on the perianth of *Stelis* Sw. *Lindleyana* 2: 91-94.
- Chase, M.W. y J.D. Palmer. 1997. Leapfrog radiation in floral and vegetative traits among twig epiphytes in the orchid subtribe Oncidiinae. 331-352 pp. In Givnish, T. J. y K. J. Systma (eds.): *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. New York.
- Christensen, D. 1992. Notes on the reproductive biology of *Stelis argentata* Lindl. (Orchidaceae: Pleurothallidinae) in Eastern Ecuador. *Lindleyana* 7: 28-33.
- Christensen, D. 1994. Fly pollination in Orchidaceae. 415-454 pp. In Arditti, J. (ed.): *Orchid Biology: Review and Perspectives VI*. John Wiley y Sons. New York.
- Cogniaux, A. 1893-1896. Martius. *Flora Brasiliensis*. 3 (4): 319-646.
- Cogniaux, A. 1909-1910. *Symbolae Antillanae: Orchidaceae*. 385-454.
- Cracraft, J. 1983. Species concept and speciation analysis. Pp. 159-187. In R.F. Johnston (ed.): *Current Ornithology*. Plenum Press. New York.
- Dalström, S. 2001. A synopsis of the genus *Cyrtochilum* Kunth (Orchidaceae; Oncidiinae), with a taxonomic reevaluation and new combinations. *Lindleyana* 16: 56-80.
- Deanna Buono, F. 1998. Palinotaxonomia do genero *Octomeria* (Orchidaceae) no Brasil. *Libro de resúmenes de VII Congreso Latinoamericano de Botánica*. México.
- Dodson, C. H. 1962. The importance of pollination in the evolution of the orchids of tropical America. *AOS Bulletin* 31: 731-735.
- Douzery, E.J.P., A.M. Pridgeon, P. Kores, H.P. Linder, H. Kurzweil & M.W. Chase. 1999. Molecular phylogenetics of Deseae (Orchidaceae): a contribution from nuclear ribosomal ITS sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 887-899.
- Doyle, J. & J. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- Dressler, R.L. 1961. The relationships of *Meiracyllium* (Orchidaceae). *Brittonia* 12: 22-225.
- Dressler, R.L. 1979. *Salpistele*, un nuevo género en las Pleurothallidinae. *Orquideología* 14: 3-17.

- Dressler, R.L. 1981. *The Orchids: Natural History and Classification*. Harvard University Press. Cambridge. 332 pp.
- Dressler, R.L. 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press. Portland. 314 pp.
- Dunsterville, G.C.K. y L.A. Garay. 1959-1976. *Venezuelan Orchid Illustrated I-VI*. Andre Deustch. Amsterdam.
- Duque, O. 1993. Polinización en *Pleurothallis*. *Orquideología* 19: 55-69.
- Evans, T.M., R.B. Faden, M.G. Simpson y K.J. Sytsma. 2000. Phylogenetic relationships in the Commelinaceae: I. A cladistic analysis of morphological data. *Syst. Bot.* 23: 668-691.
- Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.* 18: 374-385.
- Farris, J.S., V.A. Albert, M. Källersjö, D. Lipscomb y A.G. Kluge . 1996. Parsimony jackknifing outperforming neighbor-joining. *Cladistics*: 12: 99-124.
- Foldats, E. 1970. *Flora de Venezuela XV: Orchidaceae parte 2*. Instituto Botánico. Caracas.
- Garay, L.A. 1956. Contributions toward a monograph of the genus *Stelis* Sw. *Canad. J. Bot.* 34: 346-359.
- Garay, L.A. 1972. On the origin of the Orchidaceae II. *J. Arn. Arbor.* 53: 202-215.
- Garay, L.A. 1974a. *Acostaea* Schltr. y los géneros del complejo *Pleurothallis*. *Orquideología* 9: 103-124.
- Garay, L.A. 1974b. Sinópsis del género *Arpophyllum*. *Orquídea (Méx.)* 4: 3-19.
- Garay, L.A. 1979. Systematics of the genus *Stelis* Sw. *Bot. Mus. Leaflet*. 27: 167-259.
- Hall, T. 2001. BioEdit versión 5.0.9. North Carolina State University. USA.
- Hallé, F., R.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and Forest: An architectural analysis*. Springer-Verlag. Berlin.
- Hamer, F. 1974. Las Orquídeas de El Salvador Volúmenes I-II. Ministerio de Educación. San Salvador.
- Hamer, F. 1981. Las Orquídeas de El Salvador Volúmenes III. Ministerio de Educación. San Salvador.
- Hamer, F. (ed.). 1984. *Icon. Pl. Trop. Fasc. 9: Orchids of Nicaragua Part 3*. The Mary Selby Botanical Garden. Sarasota, USA.
- Hamer, F. (ed.). 1985. *Icon. Pl. Trop. Fasc. 11: Orchids of Nicaragua Part 4*. The Mary Selby Botanical Garden. Sarasota, USA.
- Hamer, F. 1989. Orchids of Central America. An Illustrated Field Guide. *Selbyana* 10: 4-8
- Hapeman, J. R. & K. Inoue. 1997. Plant-pollinator interactions and floral radiation in *Platanthera* (Orchidaceae), 433-454 pp. In Givnish, T. J. y K. J. Systma (eds.): *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge University Press. New York.
- Kraenzlin, F. 1925. Monographie der gattungen *Masdevalia*, *Lothinia*, *Scaphosepalum*, *Cryptophoranthus* y *Pseudoctomeria*. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.* 34: 1-240.
- Kurzweil, H. 1987. Developmental studies in orchid flowers I: Epidendroid and Vandoid species. *Nordic. J. Bot.* 7: 427-442.
- Lindley, J. 1830. *Genera and species fo Orchidaceous Plants*. 1-45.
- Lindley, J. 1842. *Bot. Reg. 28. Misc.*
- Lindley, J. 1858-59. *Folia Orchidaceae: Stelis, Brachionidium, Lepadthes, Pleurothallis and Restrepia*.
- Luer, C.A. 1986a. *Icones Pleurothallidinarum I*. Systematics of the Pleurothallidinae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 15: 1-81.
- Luer, C.A. 1986b. *Icones Pleurothallidinarum III*. Systematics of *Pleurothallis*. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 20: 1-120.
- Luer, C.A. 1987. *Icones Pleurothallidinarum IV*. Systematics of *Acostaea*, *Condilago* and *Porroglossum*. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 24: 1-91.

- Luer, C.A. 1988. *Icones Pleurothallidinarum V*. Systematics of *Dresslerella* and *Scaphosepalum*. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 26: 1-111-
- Luer, C.A. 1989. *Icones Pleurothallidinarum VI*. Systematics of *Pleurothallis* subgenus *Ancipitia*, subgenus *Scopula* and *Trisetella*. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 31: 1-125.
- Luer, C.A. 1990. *Icones Pleurothallidinarum VII*. Systematics of *Platystele*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 38.
- Luer, C.A. 1991. *Icones Pleurothallidinarum VIII*. Systematics of *Lepanthopsis*, *Octomeria* subgenus *Pleurothallopsis*, *Restrepiella*, *Salpistele* and *Teagueia*. *Monogr. Syst. Missouri Bot. Gard.* 39: 1-160.
- Luer, C.A. 1992. *Icones Pleurothallidinarum IX*. Systematics of *Myoxanthus*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 44: 1-128.
- Luer, C.A. 1993. *Icones Pleurothallidinarum X*: Systematics of *Dracula*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 46.
- Luer, C.A. 1994. *Icones Pleurothallidinarum XI*: Systematics of *Lepanthes* subgenus *Brachycladium* and *Pleurothallis* subgenus *Aenigma*, subgenus *Elongatia*, subgenus *Kraenzlinella*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 52: 1-137.
- Luer, C.A. 1995. *Icones Pleurothallidinarum XII*: Systematics of *Brachionidium*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 57: 1-146.
- Luer, C. A. 1996a. *Icones Pleurothallidinarum XIII*: Systematics of *Restrepia*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 59: 1-168.
- Luer, C. A. 1996b. *Icones Pleurothallidinarum XIV*: Systematics of *Draconanthes*, *Lepanthes* subgenus *Marsipanthes* and subgenus *Lepanthes* of Ecuador. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 61: 1-125.
- Luer, C. A. 1997. *Icones Pleurothallidinarum XV*: Systematics of *Trichosalpinx*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 64: .
- Luer, C. A. 1998a. *Icones Pleurothallidinarum XVI*: Systematics of *Pleurothallis* subgenera *Crocodeilanthe*, *Rhyncopera*, and *Talpinaria*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 65: 1-122.
- Luer, C.A. 1998b. *Icones Pleurothallidinaerum XVII*: Systematics of subgenus *Pleurothallis* sect. *Abortivae*, sect. *Truncatae*, sect. *Pleurothallis* subsect. *Acroniae*, subsect. *Pleurothallis*, subgen. *Dracontia*, subgen. *Unciferia*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 72: 1-101.
- Luer, C.A. 1999. *Icones Pleurothallidinarum XVIII*: Systematics of *Pleurothallis* subgen. *Pleurothallis* sect. *Pleurothallis*, subsect. *Antenniferae*, subsect. *Longiracemosae*, subsect. *Macrophyllae-Racemosae*, subsect. *Perplexae*, subgen. *Pseudostelis*, subgen. *Acuminatia*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 76: 1-182.
- Luer, C.A. 2000a. *Icones Pleurothallidinarum XIX*: Systematics of *Masdevallia* I: subgen. *Polyantha*, sect. *Alaticaulae*, sect. *Polyanthae*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 77: 1-264.
- Luer, C.A. 2000b. *Icones Pleurothallidinarum XX*: Systematics of *Jostia*, *Andinia*, *Barbosella*, *Barbrodria*, and *Pleurothallis* subgen. *Antilla*, subgen. *Effusia*, and subgen *Restrepioidia*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 79: 1-140.
- Luer, C.A. 2000c. *Icones Pleurothallidinarum XXI*: Systematics of *Masdevallia* Part Two: *M.* Subgenus *Masdevallia* Section *Coriacea*, Section *Dentatae*, Section *Durae*, Section *Reichenbachianae*, Subgenus *Pygmaeia*. *Monogr. Missouri Bot. Gard.* 82: 265-518.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue & D.R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 1991. *MacClade: Phylogeny and evolution of characters*. Sinauer Associates. Sunderland.
- McVaugh, R. 1985. *Flora Novo-Galiciana Vol. 16: Orchidaceae*. University of Michigan Press. Ann Arbor, USA.
- Misas, G. & O. Arango. 1974. Introducción al conocimiento de una subtribu. *Orquideología* 9:47-60.

- Mora de Retana, D.E. & J.T. Atwood (eds.). 1989. *Icon. Pl. Trop. Fasc. 14: Orchids of Costa Rica Part 1*. The Mary Selby Botanical Garden. Sarasota, USA
- Mora de Retana, D.E. & J.T. Atwood (eds.). 1992. *Icon. Pl. Trop. Fasc. 15: Orchids of Costa Rica Part 2*. The Mary Selby Botanical Garden. Sarasota, USA
- Neyland, R., & L.E. Urbatsch. 1994. Anatomy and morphology of the articulation between ovary and pedicel in Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Lindleyana* 8: 189-192.
- Neyland, R., L.E. Urbatsch & M.A. Pridgeon. 1995. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 117: 13-28.
- Neyland, R. & L.E. Urbatsch. 1995. A terrestrial origin for the Orchidaceae suggested by a phylogeny inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *Lindleyana* 10: 244-251.
- Neyland, R. & L.E. Urbatsch. 1996. Phylogeny of subfamily Epidendroideae (Orchidaceae) inferred from *ndhF* chloroplast gene sequences. *Amer. J. Bot.* 83: 1195-1206.
- Nilsson, L.A. 1992. Orchid pollination biology. *TRE* 7: 255-259.
- Nir, M.A. 1997. The genera *Dilomilis* Raf. and *Tomzania*, gen. nov. *Lindleyana*: 12: 180-187.
- Oliver, F.W. 1888. On the sensitive labellum of *Masdevallia muscosa* Rchb. f. *Ann. Bot.* (London) 1: 237-253.
- Olmstead, R.G. & J.D. Palmer. 1994. Chloroplast DNA systematics: A review of methods and analysis data. *Amer. J. Bot.* 81: 1205-1224.
- Olmstead, R.G., B. Brenner, K.M. Scott, & J.D. Palmer. 1993. A molecular systematic analysis of the Asteridae *sensu lato* based on *rbcL* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 700-722.
- Pabst, G.F.J. & F. Dungs, 1975-1977. *Orchidaceae Brasiliensis*. Volúmenes I y II.
- Pérez-García, E. 1993. *Arquitectura vegetativa de Epidendrum*. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Pfitzer, E. 1886. *Morph. Stud. Orcheendbl.* 102.
- Pridgeon, A.M. 1981a. Absorbing trichomes in the Pleurothallidinae. *Amer. J. Bot.* 68: 64-71.
- Pridgeon, A.M. 1981b. Shoot anatomy of two additional species of *Dresslerella* (Orchidaceae). *Selbyana* 5: 274-278.
- Pridgeon, A.M. 1982a. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 69: 921-938.
- Pridgeon, A.M. 1982b. Numerical analyses in the classification of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 85: 103-131.
- Pridgeon, A.M. 1982c. Vegetative anatomy of *Myoxanthus* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 55-63.
- Pridgeon, A.M. 1983. Ultrastructure of Osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). *Amer. J. Bot.* 70: 123-143.
- Pridgeon, A.M. 1984. On the integrity of *Restrepiopsis* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 312-314.
- Pridgeon, A.M. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lindleyana* 1: 90-101.
- Pridgeon, A.M. 1987. The velamen and exodermis of orchid roots. 139-192 pp. *In* J. Arditti (ed.) *Orchid Biology: Review and perspectives IV*. Cornell University Press. Ithaca.
- Pridgeon, A.M. & N. Williams. 1979. Anatomical aspects of *Dresslerella* (Orchidaceae). *Selbyana* 5: 120-134.
- Pridgeon, A.M., R. Solano & M.W. Chase. 2001. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): Combined evidence from nuclear and plastid DNA sequences. *Am. J. Bot.* 88: 2286-2308.
- Rasmussen, F.N. 1982. The gynostemium of the neottioid orchids. *Op. Bot.* 65: 1-96.
- Rasmussen, F.N. 1985. Orchids. *In*: R. M. T. Dalgren, H. T. Clifford y P. F. Yeo. *The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution, and Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin. 249-274 p.
- Rasmussen, H. 1986. The vegetative architecture of orchids. *Lindleyana* 1: 42-50.
- Salazar, G. & M. Soto. 1996. El género *Lepanthes* Sw. (Orchidaceae) en México. *Orquídea (Mexico City)* 14: 1-231.
- Schlechter, R. 1915. *Die Orchideen*. Verlagbuchhandlung. Berlin. 163-183.
- Schultes, R.E. 1960. *Native orchids of Trinidad and Tobago*. Pergamon Press. London.

- Schweinfurth, C. 1958. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30 (1).
- Senghas, K. 1984. Collobiinae-Bletiinae. In F. G. Brieger et al. (eds.): *Die Orchideen - Rudolf Schlechter* 3. Auflage. Band 1: 839-910. Paul Parey, Berlin.
- Sinclair, R. 1990. Water relations in Orchids. 63-119 pp. In Arditti, J. (ed.): *Orchid Biolog. Reviews and Perspectives V*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Solano, R. 1993. El género *Stelis* Sw. (Orchidaceae: Pleurothallidinae) en México. *Orquídea (Méx.)* 12: 1-112.
- Solano, R. 2000. Additions to *Stelis* Sw. (Pleurothallidinae) from México. *Lindleyana* 15: 46-52.
- Soto, M. 1987. Una revisión de las especies mexicanas de *Trichosalpinx* subgen. *Trichosalpinx*. *Orquídea (México City.)* 10: 247-277.
- Stern, W.L. & A.M. Pridgeon. 1984. Ramicaul, a better term for the pleurothallid "secondary stem". *Amer. Orchid Soc. Bull.* 53: 397-401.
- Stern, W.L. & A.M. Pridgeon, 1985. A small controversy about small plants: A reply to Rasmussen. *Taxon* 34: 657-658.
- Stern, W.L., A.M. Pridgeon & C.A. Luer. 1985. Stem structure and its bearing on the systematics of the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 91: 457-471.
- Swofford, D.L. 2001. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Version 4.0b5. Sinauer Associated, Sunderland, Massachusetts.
- Szlachetko, D. L. 1995. *Systema Orchidialium. Fragm. Flor. Geobot. Suppl.* 3: 1-152.
- Tremblay, R.L. 1996. Sex in small populations and evolutionary processes. Ph.D. dissertation. University of Puerto Rico. Río Piedras.
- Tremblay, R.L. 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future? *Selbyana* 18: 160-166.
- Tremblay, R.L. 2000. Plant longevity in four species of *Lepanthes* (Pleurothallidinae: Orchidaceae). *Lindleyana* 15: 257-266.
- Tremblay, R.L. 2001. The unkindest cut: The fate of *Lepanthes woodburyana*, a small neotropical orchid. *Lindleyana* 16: 38-42.
- Van der Berg, C., W. E. Higgins, R. L. Dressler, W. M. Whitten, M. A. Soto-Arenas, A. Culham y M. W. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequences data from Internal Transcribed Spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15: 96-114.
- van der Pijl, L. y C. H. Dodson. 1969. *Orchid Flowers: Their Pollination and Evolution*. University of Miami Press, Florida.
- Vázquez, R. & P. Ibsch. 2000. Orquídeas de Bolivia. Diversidad y Estado de Conservación. Vol. I. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 550 pp.
- Wiens, J.J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44: 482-500.
- Williams, L.O. 1946. Flora of Panama: Orchidaceae III, Fasc. 2. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 33 (1).
- Williams, N.H., W.M. Whitten & M.W. Chase. 1999. The trachery of pollination syndromes in plant systematics: molecular evidence for a polyphyletic genus *Oncidium* (Orchidaceae). Resúmenes del IX Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas. Mérida, Yucatán, Méx.
- Williams, N.H., M.W. Chase, T. Fulcher & W.M. Whitten. 2001. Molecular systematics of the Oncidiinae based on evidence from four DNA sequences regions: Expanded circumscriptions of *Cyrtorchilum*, *Erycina*, *Otoglossum*, and *Trichocentrum* and a new genus (Orchidaceae). *Lindleyana* 16: 113-139.