



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**FILOGENIA E HISTORIA EVOLUTIVA DEL GÉNERO *GUATTERIA* (ANNONACEAE:
MAGNOLIALES)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

RANGEL OLGUIN MOISES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Andrés Ernesto Ortiz Rodríguez
Instituto de Biología, UNAM.

COMITÉ TUTOR:

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, UDG.
Dra. Helga Ochoterena Booth
Instituto de Biología, UNAM.

TUTOR INVITADO: Dr. Thomas Louis Peter Couvreur

Institut de recherche pour le développement, IRD.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. Febrero, 2024.



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**FILOGENIA E HISTORIA EVOLUTIVA DEL GÉNERO *GUATTERIA* (ANNONACEAE:
MAGNOLIALES)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

RANGEL OLGUIN MOISES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Andrés Ernesto Ortiz Rodríguez
Instituto de Biología, UNAM.

COMITÉ TUTOR:

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez
Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, UDG.
Dra. Helga Ochoterena Booth
Instituto de Biología, UNAM.

TUTOR INVITADO: Dr. Thomas Louis Peter Couvreur

Institut de recherche pour le développement, IRD.

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. Febrero, 2024.

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
OFICIO: CGEP/CPCB/ IB /0931/2023
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **2 de octubre de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del estudiante **RANGEL OLGUIN MOISES** con número de cuenta **309227706** con la tesis titulada "**Filogenia e historia evolutiva del género *Guatteria* (Annonaceae: Magnoliales)**", realizada bajo la dirección del **DR. ANDRÉS ERNESTO ORTIZ RODRÍGUEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal: DRA. MARÍA VICTORIA SOSA ORTEGA
Vocal: DR. SANTIAGO ALEJANDRO RAMÍREZ BARAHONA
Vocal: DR. JUAN FRANCISCO ORNELAS RODRÍGUEZ
Secretaría: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 27 de noviembre de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno
AGNS/RGA/EARR/rga



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por la oportunidad de hacer una Tesis de Maestría en sistemática filogenética.

Quiero agradecer a CONAHCyT por el apoyo económico para poder realizar sin retrasos este ambicioso proyecto de maestría.

Agradezco el apoyo PAEP para hacer una estancia internacional en Francia y poder desarrollar de forma excelente el trabajo bionfornático pertinente para este trabajo.

A mi comité tutorial; Dra. Helga Ochoterena Booth, Dr. Eduardo Ruiz Sánchez, Dr. Thomas L. P. Couvreur, Dr. Andrés Ernesto Ortiz Rodríguez, por su apoyo y consejos para que este trabajo mejorara y se completara de la mejor manera posible.

Agradecimientos personales

Quiero agradecer a mi grupo de laboratorio de sistemática de plantas tropicales María Fernanda, Leopoldo, Mari José, Juan, Maru, por su apoyo al mejorar la exposición oral de este trabajo.

Al IRD y al proyecto GLOBAL; Francis, Vincent por su amistad y contribución al generar los datos para que este proyecto fuera posible.

A la UNAM y a los mexicanos por permitirme hacer una tesis sobre los bosques tropicales perennifolios, ecosistemas tan importantes para el país como para el mundo entero, por su inmensa complejidad y biodiversidad; ya que sin su ayuda no habría sido posible.

Dedicatoria

Este proyecto de tesis ha sido una ardua tarea que ha significado una aventura interminable, un capricho ajetreado y una pesadilla deseable.

Mi desarrollo profesional y crecimiento personal se ha incrementado y florecido a lo largo de estos dos años de Maestría.

La taxonomía, sistemática y botánica han influido y ampliado mi conocimiento y percepción del mundo; para definir y reconocer algo hay que compararlo. Los datos no significan nada en el campo, una colección o una biblioteca si no han sido comparados, analizados y discutidos, para poder dar una explicación y en el mejor de los casos hacer predicciones.

Este logro es un paso más para un mejor científico e investigador. Alguien capaz de ver la realidad de una forma un poco más objetiva. Alguien capaz de recabar información y con evidencia sustentar no la opción más probable, sino la que mejor explique los hechos.

Estudiar con curiosidad las plantas, para poder desentrañar sus misterios ha sido una tarea ardua, interesante ya que siempre había algo que hacer. Cuentan con una infinidad de cualidades complejas que nos acercan a la inmensidad de los ecosistemas.

Quiero dedicarle este trabajo a la persona que más se esmeró e interesó en que me convirtiera en botánico, a mi tutor el Dr. Andrés Ernesto Ortiz Rodríguez.

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Antecedentes	7
Metodología.....	16
Resultados	25
Discusión	41
Conclusiones.....	55
Referencias Bibliográficas:	57

Índice de figuras y cuadros

Figura 1.....	6
Figura 2	8
Figura 3	9
Figura 4	10
Figura 5	12
Figura 6.....	14
Figura 7	17
Figura 8	19
Figura 9	20
Figura 10	25
Figura 11	28
Figura 12	29
Figura 13.....	30
Figura 14	31
Figura 18	32
Figura 15	33
Cuadro 1.....	34
Figura 16	37
Cuadro 2.....	38
Figura 17	40
Figura 19	47
Figura 20	49

Figura 21	51
Suplementario.	70
Cuadro suplementario 1	70
Cuadro suplementario 2	81
Cuadro suplementario 3	85
Cuadro suplementario 4	89
Figuras suplementarias.	90
Figura suplementaria 1	90
Figura suplementaria 2	911
Figura suplementaria 3	922
Figura suplementaria 4	933
Figura suplementaria 5	944



Resumen

El género *Guatteria* (Annonaceae) es un linaje de Annonaceae rico en especies y ampliamente distribuido en la región Neotropical. *Guatteria* es un sistema adecuado para el estudio de la evolución reciente de los bosques neotropicales. No obstante, las relaciones filogenéticas de sus especies y sus escalas temporales asociadas no están bien establecidas, lo que dificulta hacer inferencias sobre su evolución y la de los bosques donde habita. En mi proyecto de tesis usé un enfoque filogenómico (294 marcadores nucleares) y un muestreo del más del 80% de las especies de *Guatteria* para responder las siguientes preguntas: 1) ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas entre las especies de *Guatteria*? 2) ¿Cuáles son los tiempos de divergencia asociadas a los principales eventos de diversificación en el género? Y, 3) ¿Cuál es la historia biogeográfica de las especies de *Guatteria*? 4) ¿Cuáles han sido los principales cambios de hábitat? Mis resultados muestran una hipótesis filogenética derivada del análisis de cientos de marcadores nucleares resulta y en su mayoría con valores de soporte altos a moderados. Tres linajes principales pueden ser reconocidos en *Guatteria*, un clado hermano al resto de las especies compuesto únicamente por *Guatteria grandiflora* (clado A), un clado compuesto por casi 40 especies con distribución principal en Centroamérica y Los Andes (clado B) y un clado rico en especies con distribución principalmente en Sudamérica (Clado C). La inferencia de los tiempos de divergencia muestra que *Guatteria* se originó durante el Eoceno. Sus principales divergencias ocurrieron durante el Mioceno, con la mayoría de las divergencias durante el Mioceno y Plioceno. Finalmente, la reconstrucción de áreas ancestrales muestra que el ancestro de *Guatteria* ya se encontraba ampliamente distribuido en América donde experimentó numerosos eventos de vicarianza. Estos resultados también muestran diferentes eventos de recolonización hacia Centroamérica, México y el Caribe ocurridos recientemente. En conclusión, los resultados sugieren que una parte de los bosques neotropicales son un ensamble reciente de especies, con un fuerte recambio de especies entre regiones y una historia evolutiva ligada a los procesos de cambio climático y orográficos del Mioceno y Plioceno. Además, sugieren que grupos ricos en especies, pero ampliamente distribuidos en América, se diferenciaron mediante vicarianza, posteriormente diversificaron y expandieron a lo largo de Sudamérica, a lo largo del Amazonas antes y después del cierre del Istmo de Panamá, asociada a una época de un continuo descenso de la temperatura. Con pocos cambios recientes a ambientes de mayor altitud o secos.

Abstract

The genus *Guatteria* (Annonaceae) is a species-rich lineage widely distributed in the Neotropics. *Guatteria* serves as a suitable system for studying the recent evolution of Neotropical forests. However, the phylogenetic relationships among its species & the associated time scales are not well-established, making it challenging to infer both its evolution & the forests it inhabits. In my thesis project, I employed a phylogenomic approach (294 nuclear markers) & sampled more than 80% of *Guatteria* species to address the following questions: 1) What are the phylogenetic relationships among *Guatteria* species? 2) What are the divergence times associated with the main diversification events in the genus? 3) What is the biogeographic history of *Guatteria* species? 4) What have been the main habitat changes? My results present a phylogenetic hypothesis derived from the analysis of hundreds of nuclear markers, mostly with high to moderate support values. Three main lineages can be recognized in *Guatteria*: a sister clade to the rest of the species composed only of *Guatteria grandiflora* (clade A), a clade composed of almost 40 species with the main distribution in Central America & the Andes (clade B), & a rich clade in species with distribution mainly in South America (Clade C). Inferences from divergence times indicate that *Guatteria* originated during the Eocene. Its main divergences occurred during the Miocene, with the majority happening during the Miocene & Pliocene. Finally, the reconstruction of ancestral areas shows that the ancestor of *Guatteria* was already widely distributed in America, where it experienced numerous vicariance events. These results also highlight different recent recolonization events towards Central America, Mexico, & the Caribbean. In conclusion, the results suggest that a portion of the Neotropical forests is a recent assemblage of species, with a strong turnover of species between regions & an evolutionary history linked to the processes of climate & orographic changes during the Miocene & Pliocene. Furthermore, they suggest that groups rich in species but widely distributed in America differentiated through vicariance, subsequently diversified & expanded throughout South America along the Amazon before & after the closure of the Isthmus of Panama, associated with a time of continuous temperature decline, with few recent changes to higher altitudes or dry environments.

Introducción

Guatteria Ruiz & Pav. es uno de los géneros de Annonaceae más ricos en especies y con una de las distribuciones más amplias (Maas *et al.*, 2015). El género contiene 185 especies de árboles, arbustos y lianas con distribución en la región tropical de América (Couvreur *et al.*, 2019; Maas *et al.*, 2015). Más de la mitad de las especies de *Guatteria* (151), son endémicas a Sudamérica (desde Colombia a Brasil), 32 especies endémicas de Centroamérica (Guatemala a Panamá) y dos especies son endémicas del Caribe (Maas *et al.*, 2015, 2019; Couvreur *et al.*, 2022). A pesar de su amplia distribución y riqueza de especies, *Guatteria* tiene una morfología bastante conservada, existe una escasa variación en las características de sus flores (van Heusden, 1992), en el tipo de fruto (Setten, Koek-Noorman & Schipper, 1992), en la morfología general del polen (Morawetz & Waha, 1985) y en el número de cromosomas (Morawetz & Waha, 1985). Así, el reconocimiento de especies en *Guatteria* se basa principalmente en la combinación de caracteres vegetativos y de la semilla, por ejemplo, variación en la pubescencia en las hojas, las ramas y las flores, en el patrón de venación, en el tamaño de la lámina o en la ornamentación de la semilla (Maas *et al.*, 2015). El género muestra una amplia distribución ecológica y se puede encontrar en bosques húmedos, caducifolios, inundables o de galería, y con menor frecuencia en bosques de montaña (Maas *et al.*, 2015). Con base en lo anterior, se ha sugerido que los eventos de especiación en *Guatteria* e incluso su historia evolutiva pudieran estar relacionados a variables ambientales, como cambios en las preferencias ecológicas o la fragmentación y reducción de los bosques como respuesta al cambio climático del pasado (Maas *et al.*, 2015).

La filogenia más reciente del género *Guatteria* incluyó al 40% de sus especies y se basó en la información genética de cuatro marcadores de cloroplasto: *matK*, *trnLF*, *rbcL* y *psbA-trnH* (Erkens *et al.*, 2007a). La mayoría de las relaciones filogenéticas de las especies incluidas en ese estudio no se resolvieron (Fig. 1), los clados recuperados no muestran valores de soporte altos y

se relacionó al origen reciente del género (~14 Ma; Erkens *et al.*, 2007a). La poca resolución filogenética con marcadores de cloroplasto y el bajo número de especies incluidas en la filogenia han dificultado el entendimiento de la historia evolutiva de *Guatteria*. En específico, no se tiene certeza sobre los procesos y factores involucrados en la evolución de las especies y sobre la posición filogenética de la mayoría de las especies descritas.

Mi proyecto tuvo como objetivo general inferir las relaciones filogenéticas de todas las especies de *Guatteria* usando un enfoque filogenómico, para lo cual se usó una base de datos de cientos de marcadores nucleares diseñados exclusivamente para la familia Annonaceae.

Sobre la base filogenética obtenida (contexto filogenético) llevé a cabo un análisis de fechamiento para determinar las escalas temporales en la historia evolutiva de las especies de *Guatteria*. Posteriormente estudié la historia biogeográfica de las especies de *Guatteria* para entender su distribución geográfica actual.

Objetivos

General:

Determinar las escalas temporales y los procesos involucrados en la evolución reciente de los bosques tropicales en América, usando como modelo de estudio al género *Guatteria* (Annonaceae).

particulares:

1. Inferir las relaciones filogenéticas de todas las especies de *Guatteria* (Annonaceae) con base en la información genética de cientos de marcadores nucleares.
2. Determinar los tiempos de divergencia de los principales clados de *Guatteria*.
3. Inferir la historia biogeográfica de las especies de *Guatteria*.
4. Inferir los cambios en el hábitat de las especies de *Guatteria*.

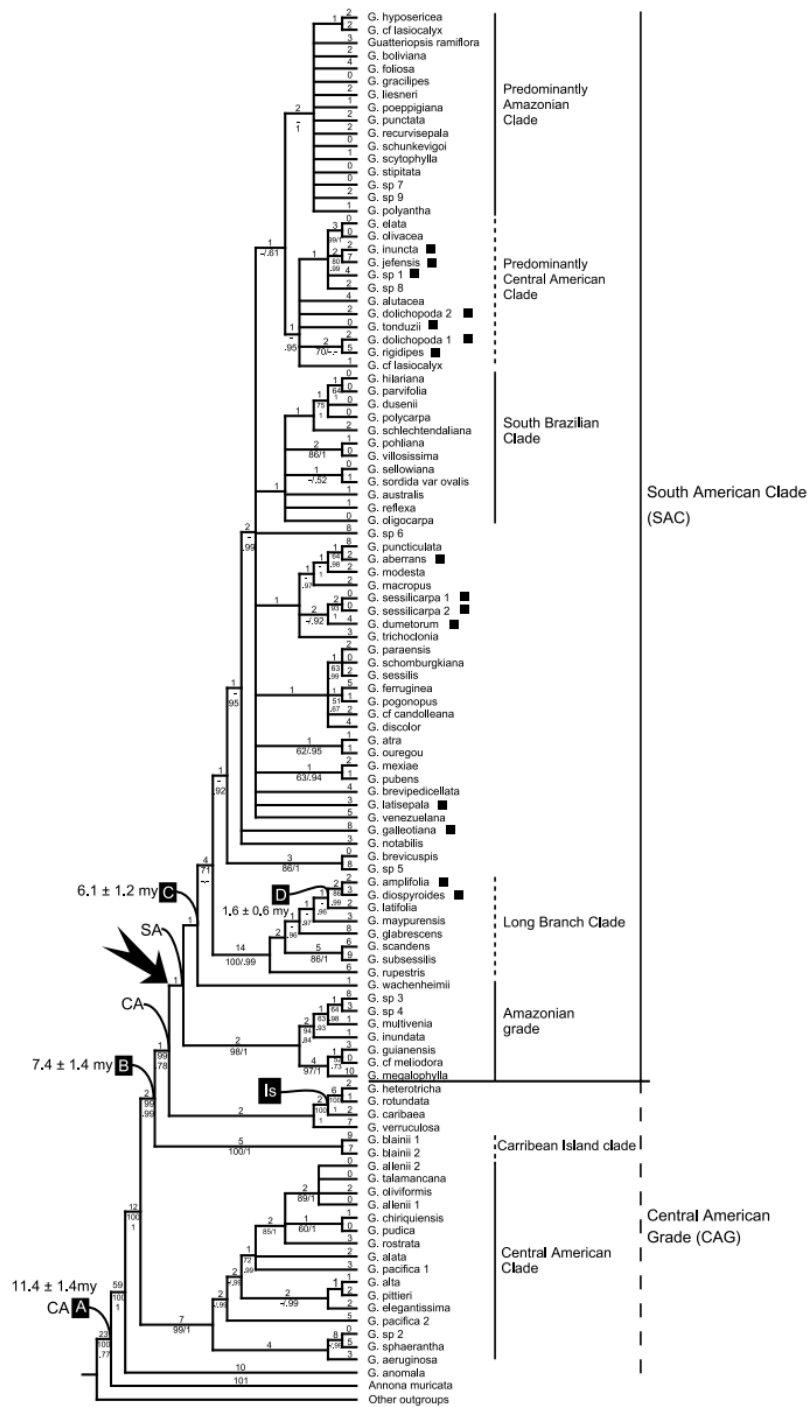


Figura 1. Filogenia fechada con las relaciones filogenéticas conocidas de las especies de *Guatteria* con base en cuatro marcadores (*matK*, *trnLF*, *rbcL* y *psbA-trnH*) de ADN de cloroplasto, las letras (A-D) muestran los tiempos de divergencia más relevantes, la flecha el momento propuesto como rápida diversificación, con áreas geográficas asociadas (imagen tomada de Erkens *et al.*, 2007a).

Antecedentes

El género *Guatteria* (Annonaceae)

Guatteria es un género endémico de América tropical y está compuesto por 185 especies de árboles, arbustos y lianas (Maas *et al.*, 2015). Las especies de *Guatteria* se distribuyen principalmente en ecosistemas de climas cálidos y de baja altitud, en bosques tropicales no inundados como son el bosque tropical perennifolio o el bosque tropical caducifolio, algunas especies en bosques que se inundan periódicamente como en las zonas de humedales, otras pocas en climas secos como sabanas y solo algunas especies se encuentran a mayor altitud, en bosques de premontanos o de montaña (Erkens *et al.*, 2007a; Maas *et al.*, 2015). Más de la mitad de las especies de *Guatteria* (151) están restringidas a Sudamérica, 32 a Centroamérica, dos al Caribe y una a México (Maas *et al.*, 2015, Fig. 2). Las especies de *Guatteria* se distinguen de las especies de otros géneros, por poseer peciolos articulados por encima de la base (articulación supra-basal), inflorescencias principalmente axilares, flores bisexuales, trímeras y compuestas por carpelos libres, y por sus monocarpes estipitados de una semilla (Erkens & Maas, 2008; Chatrou *et al.*, 2012) (Fig. 3). Dichas características morfológicas son bastante conservadas entre especies (Maas *et al.*, 2015). Así, el reconocimiento de especies en *Guatteria* se basa principalmente en la combinación de caracteres vegetativos y de la semilla, como son la variación en la pubescencia de las hojas, en el patrón de venación, en el tamaño y forma de la lámina o en la ornamentación de la semilla (Maas *et al.*, 2015; Fig. 3).

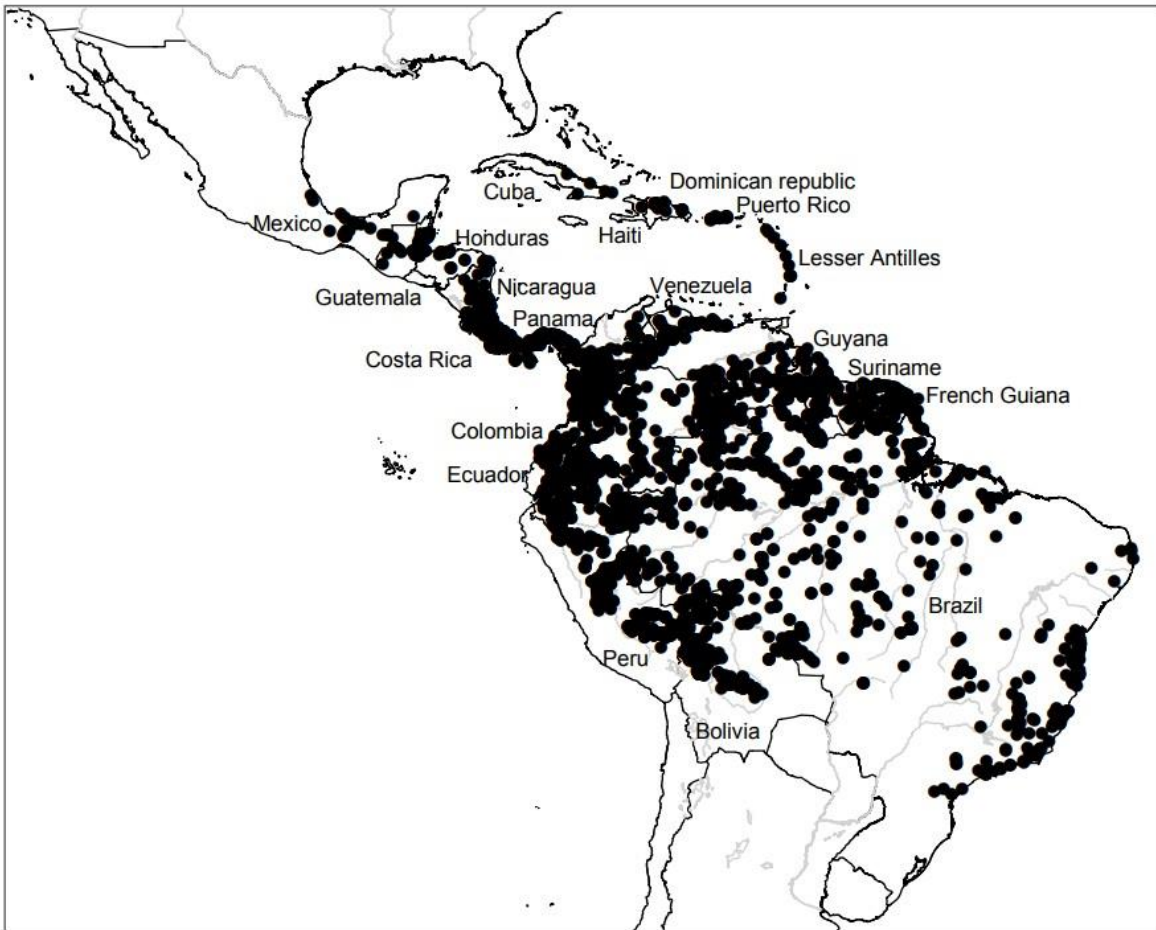


Figura 2. Distribución geográfica de la mayoría de las especies del género *Guatteria* (Annonaceae) a partir de 6 850 registros de herbario georreferenciados. Imagen tomada de Maas *et al.*, (2015).



Figura 3. Variación morfológica en *Guatteria* (Annonaceae). Fotografías de las plantas por Carmen Galdames y Reinaldo Aguilar. Fotografías de las semillas tomadas de Maas *et al.*, (2015).

Historia evolutiva de las especies de *Guatteria*

La escasa variación morfológica y la enorme riqueza de especies presente en *Guatteria* pueden estar relacionadas a su reciente y compleja historia evolutiva (Maas *et al.*, 2015). Se ha estimado que el ancestro más cercano del género *Guatteria* migró de África a Norteamérica pasando por Europa hace 49.2–51.3 Ma (Erkens, Maas & Couvreur, 2009b) (Fig. 4), cuando las condiciones climáticas durante el Eoceno, eran favorables para los linajes tropicales (Richardson *et al.*, 2004). Se ha propuesto, que este linaje se dispersó posteriormente a Centroamérica y después a Sudamérica en algún punto durante el Mioceno (entre 18 a 11 Ma), antes de que las condiciones climáticas fueran hostiles para linajes mega-termales (Annonaceae, Doyle & Le Thomas, 2007; Lauraceae, Chanderbali *et al.*, 2001; Melastomataceae, Renner *et al.*, 2001; Malpighiaceae, Davis *et al.*, 2002; Burseraceae, Weeks *et al.*, 2005; Meliaceae, Muellner *et al.*, 2006; *Guatteria*, Erkens *et al.*, 2009). Esta hipótesis sugiere que la mayoría de los eventos de especiación en *Guatteria* y que dieron origen a la mayoría de sus especies ocurrieron en últimos 10 millones de años, tiempo relativamente corto

para acumular grandes cambios genéticos y morfológicos entre sus especies (Richardson *et al.*, 2001).

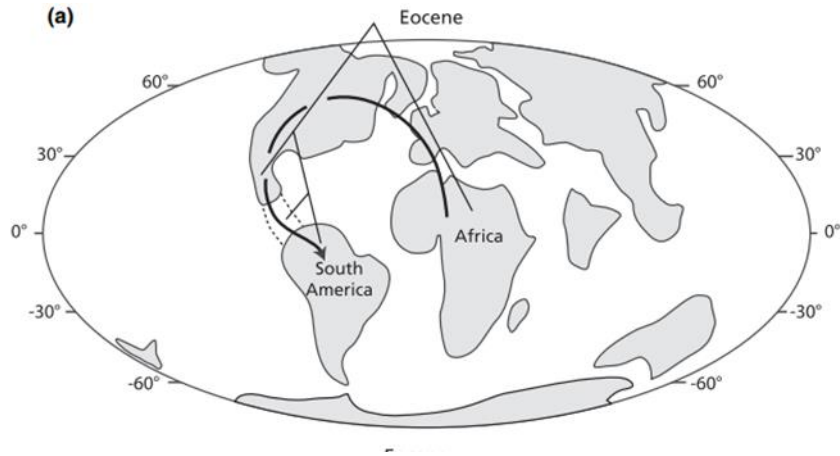


Figura 4. Mapa continental del Eoceno con la hipótesis propuesta por Erkens, Maas & Couvreur, (2009) para explicar la distribución geográfica actual de las especies de *Guatteria* (Annonaceae). La flecha muestra la ruta de dispersión que habría seguido el ancestro de *Guatteria*, pasado de África a Europa y Norteamérica a través de un puente de tierra y pasando por Centroamérica colonizo Sudamérica.

Algunas especies de *Guatteria* con distribución en Mesoamérica son más fáciles de distinguir morfológicamente en comparación con las especies en Sudamérica (Maas *et al.*, 2015). Esto podría suponer que las especies en Mesoamérica son linajes más antiguos que divergieron y radiaron desde hace mucho más tiempo en la región mesoamericana, como propuesto por Erkens, Maas & Couvreur (2009b). De esta manera, en tiempos más recientes, algún miembro del linaje centroamericano migró a Sudamérica (los Andes y el Amazonas) dando lugar a la mayor radiación del género. El menor nivel de diferenciación morfológica entre especies en Sudamérica (mayor similitud morfológica entre especies) soporta la hipótesis de un solo evento de colonización seguido de numerosos eventos de especiación reciente (Erkens, Maas & Couvreur, 2009b). Por otro parte, se ha llegado a considerar un posible origen Sudamericano de *Guatteria* con una posterior colonización de Centroamérica y

México, donde el género es notablemente menos diverso (Gentry, 1982). Ambas hipótesis no han sido evaluadas formalmente.

Una menor variación morfológica en las especies presentes en Sudamérica podría estar asociada a una mayor diferenciación en las preferencias climáticas de las especies, sugiriendo que el clima ha jugado un papel muy importante en la evolución del género (Richardson *et al.*, 2001; Pennington *et al.*, 2004; Maas *et al.*, 2015; Souza *et al.*, 2018). No obstante, se ha propuesto que los bosques de tierras bajas en el Neotrópico han permanecido estables durante largos periodos de tiempo y con cambios menores en su distribución y extensión geográfica (Ashton, 1969; Richards, 1969). Ambas hipótesis suponen diferentes procesos evolutivos en *Guatteria*. Por ejemplo, en la primera se esperaría que el género fuera de origen reciente con una rápida acumulación de especies durante periodos de cambio climático (Mioceno al presente). En la segunda, se espera que *Guatteria* sea un linaje antiguo con una acumulación de especies progresiva.

Historia taxonómica del género *Guatteria*

Guatteria tiene una historia taxonómica larga y compleja (ampliamente comentada en Maas *et al.*, 2015). No obstante, la mayoría de los cambios taxonómicos en *Guatteria* han ocurrido recientemente. Maas *et al.*, (2015) redujeron el número de especies de 307 a 107 y presentan sus descripciones morfológicas; en años más recientes, nuevas especies han sido descritas: *G. aliciae*, *G. attenuata*, *G. kamakusensis*, *G. pseudoferruginea*, *G. pseudorotundata*, *G. rubiginosa*, *G. turrialbana*; *G. esperanzae* (Maas *et al.*, 2019; Couvreur *et al.*, 2022). Los géneros *Guatteriella* R.E.Fr., *Guatteriopsis* R.E.Fr. y *Heteropetalum* Benth (Fig. 5) son considerados ahora sinónimos del género *Guatteria*, con base en la hipótesis filogenética propuesta por Erkens *et al.*, (2007a), en donde los tres géneros se anidan dentro del clado compuesto por especies de *Guatteria* (Fig. 1). No obstante, dicha filogenia no tuvo resolución, con pocos representantes de *Guatteria* (40% de todas las especies) y con valores de soporte en general, bajos (Fig. 1).



Figura 5. Fotografías de las ramas reproductivas de *Guatterriopsios blepharophylla* y *Heteropetalum spruceanum*, en ese orden. Imágenes tomadas de Erkens *et al.*, (2007a).

A lo largo de la historia taxonómica de *Guatteria*, se han descrito más de 22 secciones morfológicas, pero ninguna es actualmente aceptada (Fries, 1959; Maas *et al.*, 2015). A niveles más específicos, se ha observado que las relaciones filogenéticas de individuos de *G. amplifolia*, *G. hirsuta* y *G. punctata* no forman grupos monofiléticos, lo que se ha atribuido a malas identificaciones y a la existencia de complejos de especies en *Guatteria* (Maas *et al.*, 2015). No obstante, la falta de monofilia podría también atribuirse a la pobre resolución filogenética que ofrecen los marcadores de cloroplasto a niveles específicos en Annonaceae (Chatrou *et al.*, 2012; Couvreur *et al.*, 2011; Doyle & Thomas, 1996; Erkens *et al.*, 2009, 2007a, 2007b; Richardson *et al.*, 2004).

Las filogenias en la familia Annonaceae

Annonaceae es una de las familias más diversa entre las Magnoliales (Chatrou *et al.*, 2012; Guo *et al.*, 2017). La mayoría de las hipótesis filogenéticas propuestas hasta ahora se han basado en caracteres morfológicos macroscópicos como la morfología floral (Setten, Koek-Noorman & Schipper, 1992; van Heusden, 1992),

polen (Walker, 1971) y en los últimos años, en secuencias de ADN de cloroplasto (Chatrou *et al.*, 2012, Fig. 6). En la mayoría de los casos el nivel de resolución filogenética ha sido muy pobre (Chatrou *et al.*, 2012; Couvreur *et al.*, 2011). No obstante, las filogenias basadas en secuencias de ADN de cloroplasto, han contribuido a entender en gran parte la historia evolutiva de Annonaceae (Chatrou *et al.*, 2012). De esta manera se ha propuesto que Annonaceae está conformada por cuatro subfamilias y 15 tribus monofiléticas (Chatrou *et al.*, 2012; Fig. 6). La filogenia de Annonaceae basada en ADN de cloroplasto sentó las bases para la taxonomía moderna de la familia (Guo *et al.*, 2017). Antes de eso, los clados en Annonaceae eran nombrados por las diferencias en sus tasas de sustitución, por ejemplo, el clado de las ramas cortas (subfamilia Malmeoideae) y el clado de las ramas largas (subfamilia Annonoideae; Guo *et al.*, 2017; Pirie *et al.*, 2007, Fig. 6).

A pesar de los progresos en la taxonomía de Annonaceae basada en las filogenias de ADN de cloroplasto, los problemas comúnmente asociados a los marcadores de cloroplasto, como la poca resolución a niveles por debajo de género, proponen nuevos retos para la taxonomía y para el entendimiento de la historia evolutiva de la familia (Erkens, Maas & Couvreur, 2009b; Chatrou *et al.*, 2012).

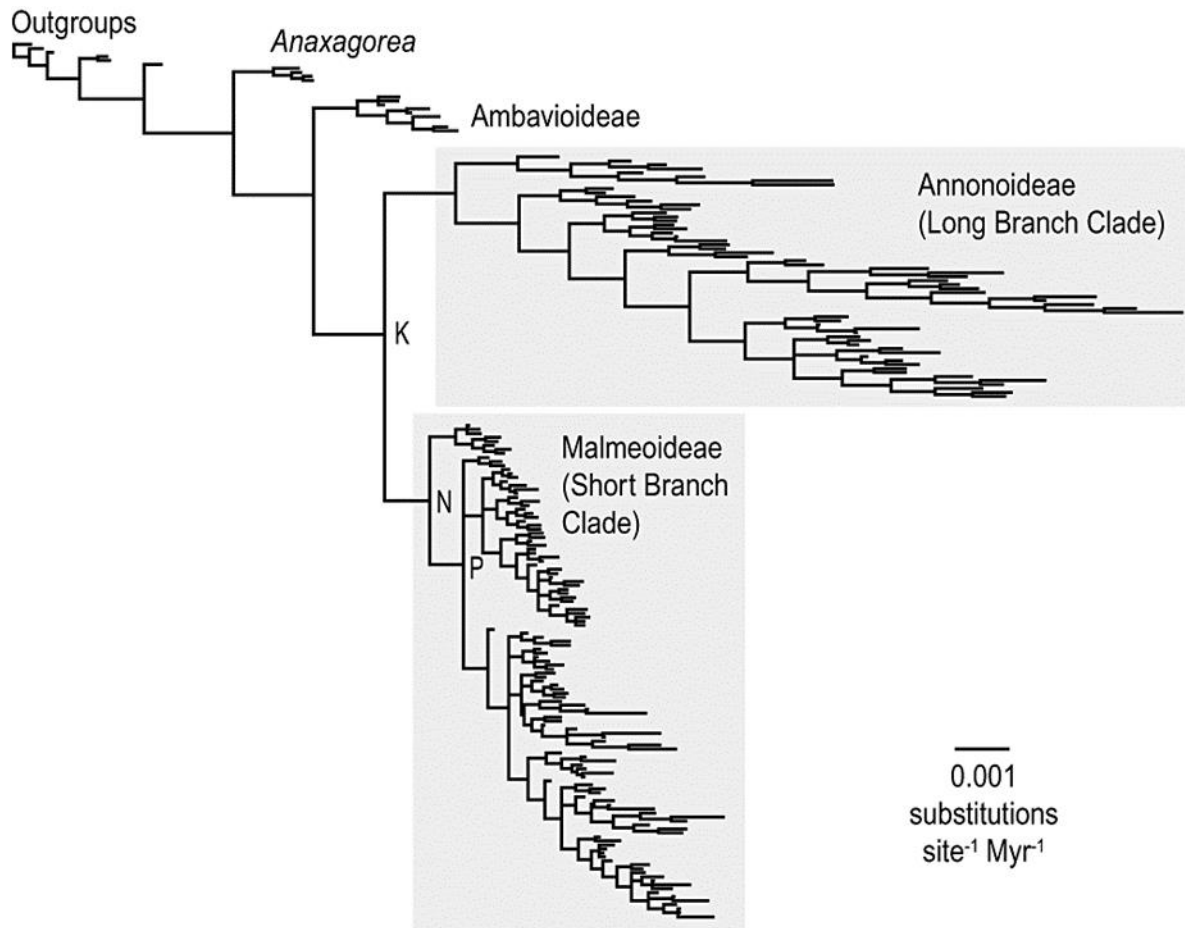


Figura 6. Relaciones filogenéticas entre especies de Annonaceae, se muestran los principales clados dentro de la familia. Imagen tomada de Pirie & Doyle (2012).

Caracteres nucleares masivos en linajes diversos de Annonaceae

El desarrollo de nuevos métodos como la secuenciación de nueva generación han beneficiado a los estudios filogenéticos con una mayor cantidad de caracteres y con una mayor resolución filogenética (Chase & Cox, 1998; Zellmer *et al.*, 2012; Stull *et al.*, 2013; Zeng *et al.*, 2014; Faye *et al.*, 2016; Kadlec *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2019). Ahora, uno de los mayores retos en sistemática es incrementar la cantidad de especies muestreadas para una mejor estimación de la historia evolutiva de los linajes de plantas (Heath, Hedtke & Hillis, 2008). Además, al

trabajar con ADN fragmentado (Buddenhagen *et al.*, 2016; Hart *et al.*, 2016) se pueden seleccionar gran cantidad de secuencias únicas para distintos niveles taxonómicos (Compositae; cichlid fish; y Apocynaceae; Ilves & López-Fernández, 2014; Mandel *et al.*, 2014; Weitemier *et al.*, 2014), excluir las secuencias cortas, duplicadas o de alta variabilidad (Kadlec *et al.*, 2017). Con base en lo anterior, se puede disponer de una mayor cantidad de datos genómicos específicos para un mayor entendimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies (Guo *et al.*, 2017).

Para el caso particular de la familia Annonaceae Couvreur *et al.*, (2019), diseñaron un kit que captura 469 exones nucleares que en conjunto alcanzan una longitud de hasta 364,653 pares bases. Con esta matriz reconstruyeron las relaciones filogenéticas de varias especies y géneros en Annonaceae, resultando en una hipótesis filogenética resuelta y bien soportada a diferentes niveles taxonómicos. El estudio de Couvreur *et al.*, (2019) ofrece un marco metodológico sólido ya empleado en otros grupos de Annonaceae como Piptostigmateae y Annickieae (Brée *et al.*, 2020) para estudiar las relaciones filogenéticas dentro de géneros ricos en especies y de origen reciente (Brée *et al.*, 2020; Erkens *et al.*, 2007a). Con base en lo anterior, este enfoque fue utilizado en mi proyecto de tesis.

Metodología

Muestro taxonómico

Se obtuvieron muestras de tejido vegetal de herbario, en su mayoría ejemplares tipo, para extracción de ADN de 175 especies de *Guatteria* (94% de las 185 especies reconocidas), que cubren toda el área de distribución del género, desde México hasta Sudamérica (Maas *et al.*, 2015; Cuadro SUPLEMENTARIO 1). Se utilizaron once especies como grupo externo y como representantes de todas las tribus de la familia Annonaceae (*Annona purpurea*, *Crematosperma pendulum*, *Cymbopetalum aequale*, *Desmopsis microcarpa*, *Desmopsis nigrescens*, *Duguetia odorata*, *Mosannonna pacifica*, *Unonopsis peruviana*, *Uvaria lobbiana*, *Xylopi globosa*, *Xylopi longipetala*). Adicionalmente, se incluyeron dos especies de *Anaxagorea* (*A. panamensis*, *A. phaeocarpa*), por ser el grupo hermano de todas las especies y géneros de Annonaceae (Chatrou *et al.*, 2012). Diez especies de *Guatteria* no se incluyeron en los análisis (Sudamérica seis especies: *G. auyantepuiensis*, *G. insculpta*, *G. kamakusensis*, *G. odorata*, *G. scalarinervia*, *G. verruculosa*; Centroamérica cuatro especies: *G. aliciae*, *G. pseudorotundata*, *G. tenera*, *G. turrialbana*; Cuadro SUPLEMENTARIO 1) por falta de material vegetal disponible para la extracción de ADN, debido a que son especies conocidas únicamente del material tipo y/o que no se encontraron en campo.

Muestreo de marcadores nucleares y trabajo bioinformático

Se hicieron extracciones ADN de material vegetal (hojas) de las 175 especies muestreadas siguiendo el protocolo MATAB y cloroformo de Mariac *et al.* (2014) y Scarcelli *et al.* (2006; Fig.7). Se utilizó el Annonaceae bait kit (Couvreur *et al.*, 2019) para la secuenciación de ADN. Este kit captura un total potencial de 469 exones de Annonaceae con una longitud promedio de 500 pares de bases (Fig. 7). Para ello, se elaboraron librerías para illumina (Illumina HiSeq v.3 platform pair) siguiendo el protocolo de Rohland & Reich (2012) que consiste brevemente en

usar cebadores tipo código de barras (6-pb) e ilumina *indexes* que garanticen la amplificación de varios genes en la misma reacción (*multiplexing*). Pasos adicionales en la preparación de las librerías son ampliamente detallados en Couvreur *et al.*, (2019). Las librerías se enviaron para su secuenciación al CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) en Francia, a una concentración de 18 pmol (Fig. 7). Solo para 16 especies de *Guatteria* no se obtuvieron buenos resultados en el proceso de secuenciación (16 de Sudamérica: *G. bernardii*, *G. chrysophylla*, *G. cuatrecasasii*, *G. denudata*, *G. elata*, *G. eriopoda*, *G. foliosa*, *G. monticola*, *G. oblonga*, *G. rufotomentosa*, *G. villosissima*, *G. alba*, *G. antioquiensis*, *G. campestris*, *G. sp.1*, *G. sp.2*, dos de Centroamérica: *G. dotana*, *G. rubiginosa*), las cuales se eliminaron de la base y se conservó un total de 157 especies de *Guatteria*, el 84% de su riqueza de especies del género. Debido a un aumento en los valores de bootstrap general y cambios en las relaciones filogenéticas, se conservó la hipótesis filogenética sin ramas largas fue conservada para las interpretaciones posteriores (Fig. 11).

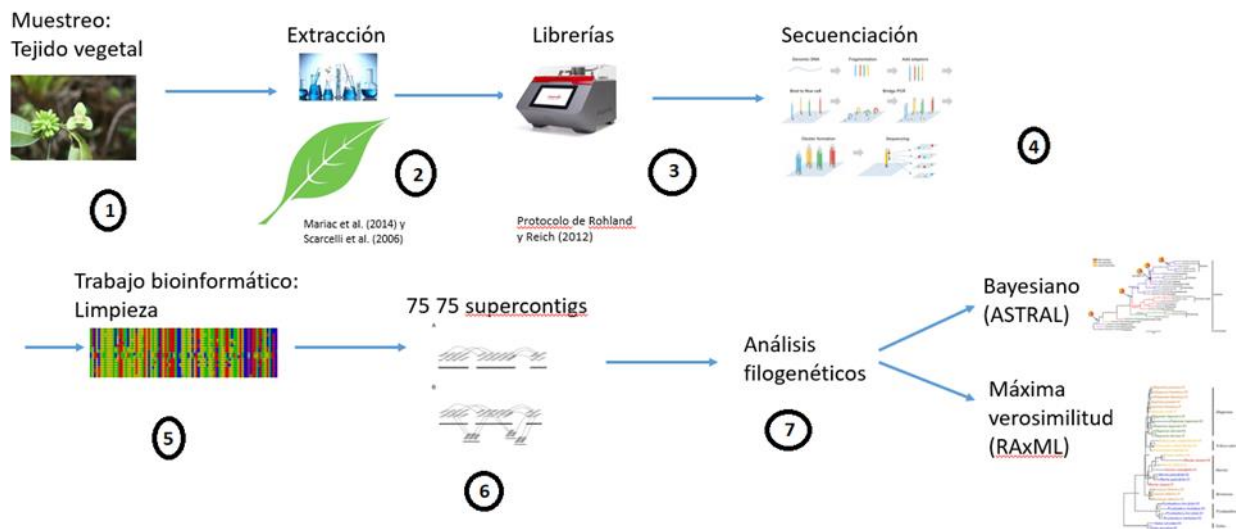


Figura 7. Procedimiento metodológico para la obtención de la hipótesis filogenética basada en cientos de marcadores nucleares. (1) colecta de muestras, (2) extracción de material genético, (3) construcción de librerías genómicas, (4) secuenciación de marcadores nucleares, (5) depuración y limpieza de secuencias, (6) matriz genómica y alineamiento, (7) análisis filogenéticos.

Los *reads* obtenidos para los 469 exones fueron depurados y ensamblados siguiendo a Couvreur *et al.*, (2019; Cuadro SUPLEMENTARIO 2). Una vez que los *reads* se separaron, cortaron, ordenaron y emparejaron, se eliminaron los cebadores y se verificó la identidad de cada gen (ver Couvreur *et al.*, 2019) para más detalle). Se utilizó HybPiper v. 1.2 para mapear los *reads* sobre los genes correspondientes, en donde los *reads* asignados exitosamente a cada gen fueron ensamblados en *contigs* usando SPAdes (Bankevich *et al.*, 2012, Fig. 7). Posteriormente, se alinearon los *contigs* respecto a la secuencia de cada exón de Annonaceae, usando el programa Exonerate (Slater & Birney, 2005). Los *contigs* que mostraron cierto nivel de sobrelape se combinaron en *supercontigs* de acuerdo a Johnson *et al.*, (2016). Después, se llevó a cabo nuevamente el alineamiento de *contigs* y *supercontigs* para garantizar la identificación de intrones y regiones intergénicas. Finalmente, *contigs* y *supercontigs* fueron alineados con MAFFT (v. 7.305; Katoh & Standley, 2013) en donde las regiones mal alineadas se limpiaron usando Gblocks v. 0.91b, permitiendo gaps (Castresana, 2000). Con lo anterior se obtuvo una primera base de datos genómica (Fig. 7).

El programa HybPiper marca como potenciales parálogos a los múltiples *contigs* que se asignan bien a una sola secuencia de referencia. Con base en la cobertura e identidad respecto a la secuencia de referencia, el programa asigna a un *contig* como principal y señala a los otros como parálogos. Con base en eso, se hicieron análisis filogenéticos en RAxML v. 8.2.9 usando cada grupo de potenciales parálogos como terminales (árbol de genes). Si el grupo identificado formaba un clado, se retuvo el *contig* identificado como principal en HybPiper para los análisis posteriores. En caso contrario, cuando los potenciales parálogos no formaban un clado, se tomaba la decisión de eliminar la posición completa y se eliminaba el locus de los análisis posteriores. Después de llevar a cabo lo anterior la base de datos genómica de *Guatteria* retuvo 356 exones.

Para minimizar el efecto de los datos faltantes sobre los análisis filogenéticos se seleccionaron los 356 exones e intrones con el 75% de cobertura en el 75% de los individuos de *Guatteria* (matriz 75/75; Sayyari, Whitfield & Mirarab, 2017), conservando solo algunos genes compartidos entre el grupo

externo y las especies de *Guatteria* (Couvreur *et al.*, 2019). De esta manera la base de datos genómica retuvo un número final de 294 exones, con los que se llevaron a cabo los análisis filogenéticos aquí presentados. Con respecto al muestreo de especies de *Guatteria*, se llevó a cabo un primer análisis filogenético en RAxML v. 8.2.9 y se eliminaron especies con ramas largas (Cuadro SUPLEMENTARIO 1). Posteriormente, se evaluó el efecto de las especies con ramas largas sobre la posición filogenética de las especies restantes, se compararon árboles generados con bases de datos que incluían o no las especies consideradas con ramas largas (Fig. 8) y con mal muestreo genómico (Fig. 9), algunas muestras pudieron sustituirse. También se calculó el porcentaje de recuperación de los distintos exones para cada una de las especies y se graficó como heatmap usando los paquetes “phytools” y “ggplot” R v. 4.2.2 (Team, R. C. 2013; Cuadro SUPLEMENTARIO 3).

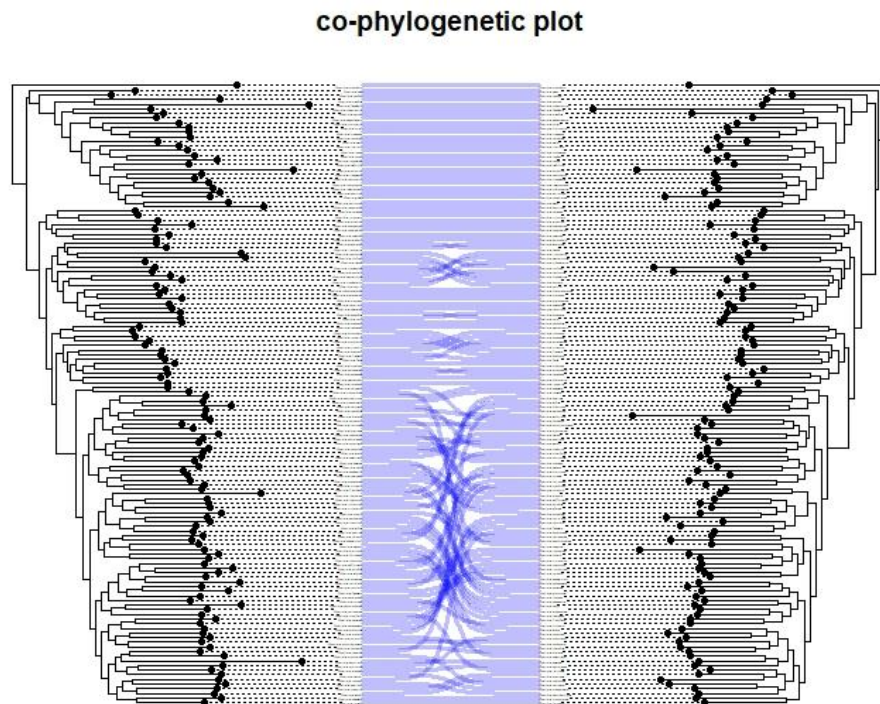


Figura 8. Comparación entre árboles filogenéticos de *Guatteria* con y sin ramas largas. A la derecha el árbol con ramas largas y a la izquierda árbol filogenético sin ramas largas. La posición de cada especie de cada árbol es señalada con líneas azules.

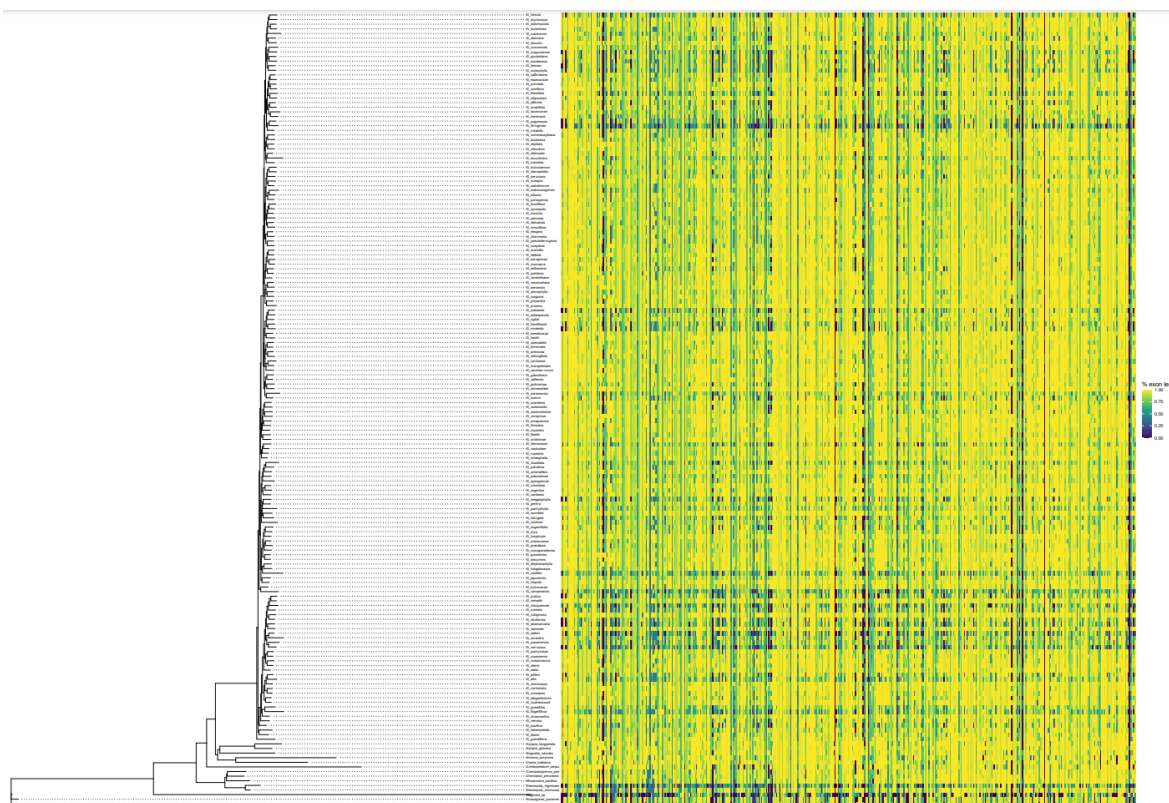


Figura 9. Mapa de calidad de exones ordenado filogenéticamente. Los colores más cercanos al amarillo muestran una alta calidad en el porcentaje de recuperación de cada uno de los *supercontigs* por especie. Los verdes una recuperación moderada y los azules pobremente recuperados.

Inferencia filogenética

Para la inferencia de las relaciones filogenéticas entre las 157 especies de *Guatteria*, se llevaron a cabo análisis de máxima verosimilitud sobre la matriz de 294 exones, a través de un enfoque concatenado usando el programa RAxML v. 8.2.9. El modelo de sustitución nucleotídica GTRGAMMA fue implementado para cada partición (Brown, Walker & Smith, 2017) y los valores de soporte fueron evaluados con un análisis de bootstrap rápido en RAxML v. 8.2.9 (Stamatakis, Hoover & Rougemont, 2008; Stamatakis, 2014), con la opción “-f a” para la búsqueda del mejor árbol con la mejor verosimilitud en una corrida, “-x 12345” para usar el *rapid bootstrapping algorithm*, “-p 12345” para un *random seed* como default, “-T 12” para 12 cadenas simultaneas, “#100” para 100 corridas alternativas, “-m GTRGAMMA” para considerar un modelo de sustitución de

nucleótidos complejo, “-O” con *Magnolia* sp. como grupo externo, “- q” para el archivo con los distintos modelos de sustitución de nucleótidos para cada partición, “-s” para especificar el nombre del archivo del alineamiento, “-n” para el archivo output, tomo tres semanas este análisis.

Para conocer relaciones evolutivas alternativas a través de las hipótesis evolutivas de cada uno de los genes se realizó un análisis coalescente con Astral ASTRAL-III v. 5.5.11, se generaron árboles de genes con RAxML con las mismas opciones mencionadas “-f a -x 12345 -p 12345 -T 2 -# 100 -m GTRGAMMA -O -s \$f -n \$f”. Se realizó un análisis ASTRAL usando los árboles de genes correspondientes a cada loci y los parámetros “-q” para calcular el largo de ramas y valores de soporte y que tanto a partir de un cuarteto los árboles de genes están en el árbol de especies, “-t 1” para anotar el *quarter support* para saber cuántos cuartetos de los árboles de genes apoyan una rama, “-i” para archivo de entrada, “-o” archivo de salida, para tener los valores de soporte como en Couvreur *et al.* (2019).

Para valorar la congruencia de las relaciones filogenéticas encontradas con RAxML, se realizó un segundo análisis con otro enfoque con ML, que requiera menor poder computacional. Se realizó un análisis filogenético con Iqtree2 a partir del alineamiento con los genes resultantes de la matriz 75_75 con los parámetros “-s” para indicar el alineamiento, “-p” que indica las distintas particiones, “--prefix concat” para indicar *output*, “-B 1000” para 1000 réplicas, las cadenas no convergieron, tomo una semana este análisis.

Estimación de tiempos de divergencia

La estimación de los tiempos de divergencia se llevó a cabo usando un método de fechamiento rápido conocido como Relative rate framework (RRF), el cual está implementado en RelTime (Mello *et al.*, 2016) y disponible para su ejecución en MEGA v. 11.0.13 (*Molecular Evolution Genetics Analysis*). RelTime ha demostrado ser el método de fechamiento rápido más eficiente (Costa, Schrago & Mello, 2022) con un desempeño similar a los métodos Bayesianos tradicionalmente utilizados (Mello *et al.*, 2017; Costa, Schrago & Mello, 2022). Una de las mayores ventajas

de RelTime es el ahorro de tiempo computacional durante el fechamiento de filogenias derivadas de muestreos genómicos amplios y con resultados confiables y reproducibles (Costa, Schrago & Mello, 2022). Con base en lo anterior, con el programa MEGA v. 11.0.13 se utilizó RelTime con la opción *RelTime-branch lengths* para fechar el árbol resultante del análisis filogenético (RAxML). Como calibración secundaria se consideró un prior del nodo corona de Annonaceae se restringió a una edad entre 100 Ma y 126 Ma que incluye la edad del fósil *Endressinia brasiliensis* (112 Ma) un ancestro común del clado de las Magnoliidae (Mohr et al., 2004), utilizado ampliamente en el fechamiento de Annonaceae (Doyle & Endress, 2010; Massoni et al., 2015), utilizando una distribución log normal (offset = 100, mean =1.9, Log (Stdev) =0.7), para considerar que la edad pueda ser más antigua, ya que el surgimiento de las angiospermas es más antigua, y se considera la edad de los granos de polen más antiguos de 136.4–130 Ma (Friis, Pedersen & Crane, 2010), esto para entender la incertidumbre asociada a la falta de evidencia fósil en Annonaceae como en Li, et al. (2017).

Se generó un histograma con los valores de los nodos de los distintos clados en R v. 4.2.2 (Team, R. C. 2013) usando los paquetes “phytools” y “ape” (Revell, 2012; Paradis, & Schliep, 2019). Se utilizaron las funciones: *getMRCA* para obtener la edad del ancestro común más cercano en cada nodo, *extract.clade* para conservar los nodos de los grandes grupos (Clado B y Clado C), *branching.times* obtener las edades de un árbol ultramétrico.

Distribución geográfica e historia biogeográfica de las especies de *Guatteria*

Se construyó una base de datos geográfica con los registros de presencia de todas las especies de *Guatteria* disponibles en la Global Biodiversity Information Facility (GBIF, www.gbif.org). Los registros fueron depurados para evitar datos duplicados y mal georreferenciados. Para definir el área de distribución de cada especie, se usó como base lo propuesto en Maas et al. 2015 que está basado en el análisis de ejemplares de herbario. De esta manera, se definieron siete áreas geográficas (Fig. 12) con base en Morrone et al. (2022) y Rzedowski 1991: **A** (Mega México): México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Belice. **B**

(Puntarenas-Darién): Nicaragua, Costa rica, Panamá, y Colombia (El Chocó). **C** (Caribe): Islas del caribe. **D** (Los Andes): Colombia (sin considerar el Chocó), Ecuador. **E** (Dominio pacifico): Venezuela, Guyana, Surinam y Guyana Francesa. **F** (Amazonas del oeste): Perú, oeste de Brasil, Bolivia. **G** (Amazonas del este): este de Brasil.

Se mapeo la distribución geográfica de las 157 especies a lo largo de la filogenia usando el código antes mencionado (Figs. 12–14) y se construyeron mapas que muestran la distribución de las especies de *Guatteria* con base en los registros obtenidos en GBIF y separados según sus relaciones filogenéticas.

Historia Biogeográfica de *Guatteria*

Para la reconstrucción de áreas ancestrales se usó RASP v. 4.0 (Yu *et al.*, 2015) en donde se llevó a cabo un análisis comparativo en BioGeoBEARS (Matzke, 2013, 2014), con el objetivo de determinar el modelo de reconstrucción de los tres implementados es Rasp (DEC, DIVALIKE y BAYAREALIKE) se ajusta mejor a la base de datos geográfica y al árbol fechado en RelTime. No se seleccionaron los modelos J como sugieren (Ree & Sanmartín, 2018). Se consideraron las siete áreas geográficas previamente definidas: región **A** (Mega México, Rzedowski J. 1991), región **B** (Puntarenas-Darién), región **C** (Caribe), región **D** (Los Andes), región **E** (Dominio pacifico), región **F** (Amazonas del oeste) y región **G** (Amazonas del este). Para ello, se llevó a cabo un *modeltest* usando la función BioGeoBEARS, la cual proporciona valores de AICc a cada modelo, tomando el valor más alto como regla de decisión para escoger el “mejor” y así aplicarlo en la reconstrucción de áreas ancestrales. De esta manera, y como parte de los resultados del *modeltest*, las inferencias de la historia biogeográfica de las especies de *Guatteria* están basadas en el modelo dispersal–extinction–cladogenesis (DEC; Ree & Smith 2008).

Mapeo de caracteres morfológicos

Se generó una base de datos morfológicos para las 157 especies de *Guatteria* incluidas en la filogenia a partir del trabajo de (Maas *et al.*, 2015), para algunas especies no se pudieron incluir todos los caracteres por falta de información. Se consideraron siete caracteres, caracteres vegetativos o de semilla que varían entre especies y se utilizan para su diagnóstico (Maas *et al.*, 2015): posición de la inflorescencia (terminal, axilar), largo pedicelo floral (Largo= a partir de 20 mm; Corto= menor de 20 mm), tamaño de las hojas (Largo= a partir de 20 cm; Corto= menor a 20 cm), vena media (prominente [raised]; plana o impresa), largo de los monocarpas (Largo= a partir de 16 cm; Corto= menor a 16 cm), largo del *stipe* (Largo= a partir de 10 cm; Corto= menor a 10 cm), ornamentación de la semilla (lisa, ranurada, rugosa o estriada).

Se realizó un mapeo de caracteres a lo largo de la filogenia de *Guatteria* obtenida en el RAxML en R v. 4.2.2 (Team, R. C. 2013) usando los paquetes “phytools” y “ape” (Revell, 2012; Paradis, & Schliep, 2019). Se utilizaron las funciones: *drop.tip* para quitar las especies de las que no se tenía información morfológica disponible en Maas *et al.* (2015) y los grupos externos, *ape::root* para enraizar los árboles con *G. grandiflora*, *multi2di* para resolver politomías, *plotTree* para mapear los caracteres ancestrales en la filogenia, *rerootingMethod* con el modelo “ER” para tazas iguales, mediante el método de reconstrucción de estados ancestrales marginales mediante reenraizamiento (Yang *et al.*, 1995). Posteriormente, se describieron los patrones generales encontrados en los tres clados A, B, y C (ver resultados).

También se generó una base de datos con las preferencias de hábitat para cada especie. En específico, se usó la información de tipo de vegetación en donde más ocurre cada especie y se codificó de la siguiente manera: Bosques secos de tierras bajas (sabanas, bosque seco, 0-1500m), Bosques húmedos de tierras bajas (0-1500m), Bosques húmedos de montaña (1501-3000m).

Resultados

Relaciones filogenéticas de las especies del género *Guatteria*

La base de datos final (75/75) recuperó 294 exones, mientras que la longitud total sitios fue de 340,422 pb. Las especies presentaron una media de 287,081pb, es decir, 90.5% de la cobertura de exones seleccionados, superada por 118 especies. Cinco especies tuvieron menos del 75% hasta el 60% de la longitud total utilizada en el alineamiento (*G. anteridifera*, *G. blepharophylla*, *G. guianensis*, *G. latifolia*, *G. rubiginosa*) con una longitud máxima mayor a 94% presente en tres especies (*G. attenuata*, *G. esperanzae*, *G. flabellata*; Cuadro SUPLEMENTARIO 4). Con una media de longitud de *supercontigs* de 606 pb, con el *supercontig* más pequeño de 242 pb y el más grande de 6072 pb y una desviación estándar de 776 (Fig. 10).

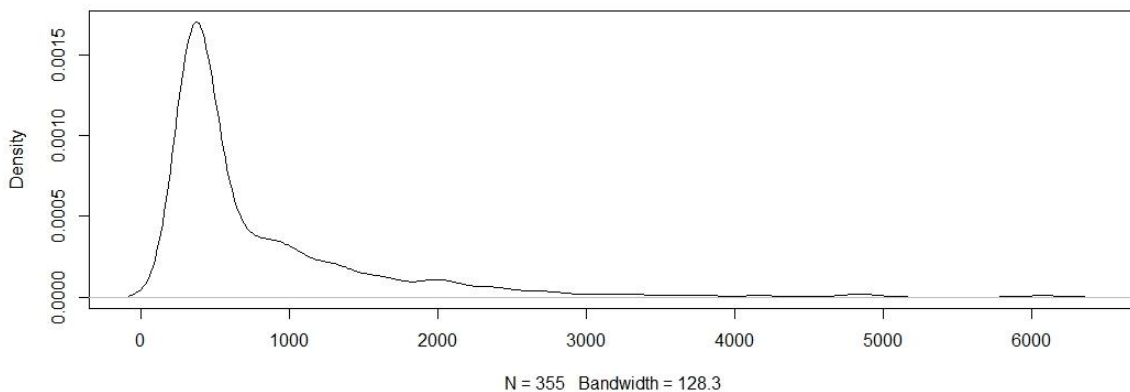


Figura 10. Densidad de longitud de *supercontigs*. Gráfica que muestra la longitud en pares de bases en cada uno de los 294 exones recuperados para las especies de *Guatteria*. La longitud promedio es de 606 pb.

En la Figura 11 se muestra en términos generales, la posición filogenética de las 157 especies muestreadas de *Guatteria*. La hipótesis basada en genes nucleares muestra que el género *Guatteria* es monofilético y que está compuesto por tres clados principales (A-C, Fig. 11). Los tres principales linajes (A, B y C) muestran valores de soporte altos, BS= 100 a 95 y valores de soporte de probabilidades posteriores, PP= 0.9-1; Figura SUPLEMENTARIA 1). Las

relaciones filogenéticas al interior de cada uno de ellos están resueltas, pero con valores de soporte de bajos a altos (BS= 0-95; PP= 0.2-0.9; Fig. 13 y 14).

El clado A, consiste únicamente en *Guatteria grandiflora*, que es la especie hermana del resto de las especies de *Guatteria* (BS= \geq 95; PP= 1; Fig. 11), continúa siendo reconocido como subgénero **Anomalantha** (Fries, 1955). El clado B está compuesto por dos secciones una de dos especies (*G. blainii* y *G. heteropetala*) reconocida como **Heteropetalum** (Fries, 1959; Fig. 13) y otra con 29 especies distribuidas principalmente en la zona de los Andes y Centroamérica reconocida como **Chasmantha** (Fries, 1959); dentro de esta sección se propone una subsección restringida al sur de Centroamérica (desde Nicaragua y hasta la región del Chocó, en Colombia) con 17 especies que se nombrará como **Pachycarpa** (Fig. 13). La Figura 14 muestra las relaciones filogenéticas de las especies ubicadas en el clado C que se considera una nueva sección **Blepharophylla**; con la mayoría de las especies ubicadas en este clado se distribuyen en Sudamérica (106 especies) y otras pocas como *G. caribaea*, se distribuyen exclusivamente en el Caribe. Dentro de esta sección hay un clado particular que será nombrada como subsección **Scytophylla**, cuenta con 84 especies y del clado C es la parte que presenta las especies fuera de Sudamérica como *G. rotundata*, *G. aeruginosa*, *G. darienensis*, *G. dolichopoda*, *G. jefensis*, *Guatteria lucens*, *G. sessilicarpa*, *G. tomentosa* y *G. ucayalina* en el Sur de Centroamérica (desde Nicaragua y hasta la región del Chocó, en Colombia) y *G. aeruginosa*, *G. dolichopoda*, *G. galeottiana*, *G. grandiflora*, *G. tomentosa* en Mesoamérica (de México hasta Honduras; Fig. 14).

Los resultados obtenidos con Astral (Fig. SUPLEMENTARIA 1) concuerdan con los obtenidos por ML, muestra grandes grupos y las secciones definidas se mantienen, la mayoría de las relaciones filogenéticas entre especies hermanas se mantienen, con excepciones de algunas especies como *G. chasmantha*, *G. zamorae* (clado B), en el clado C se observan algunas polimtomias pero con tres clados principales, uno con las especies de **Scytophylla** y otros dos en el resto del clado C (CRA), y hay cambios en solo algunas especies como *G. hispida*, *G. jefensis*, *G. discolor*, *G. pichincha*.

La hipótesis evolutiva obtenida con Iqtree2 (Fig. SUPLEMENTARIA 2) muestran una topología similar, las distintas secciones propuestas se mantienen, pero hay una mayor diferencia con las relaciones evolutivas en los distintos grupos que se forman comparado con las otras dos filogenias anteriores, en especial en la parte de los clados relacionados al Amazonas (CRA). Se aprecian cambios en general de las relaciones filogenéticas de la sub sección ***Pachycarpa*** y ***Scytophylla***, conforme avanzaron las réplicas se fueron pareciendo más las relaciones filogenéticas obtenidas con RAxML.

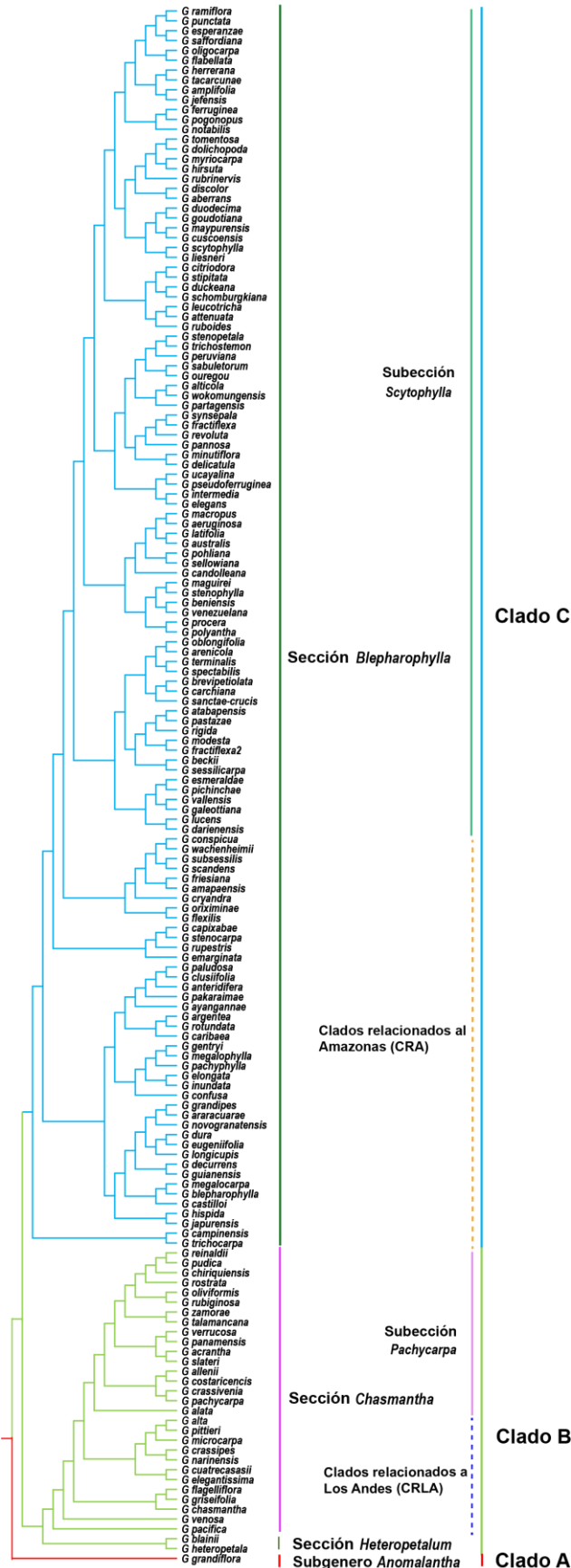


Figura 11. Relaciones filogenéticas entre las especies del género *Guatteria* (Análisis de máxima verosimilitud). En rojo *G. grandiflora* (clado A). En verde especies del clado B (28 especies mayormente centroamericanas). En azul, especies del clado C (116 especies).

Distribución geográfica de *Guatteria* (subclado A)

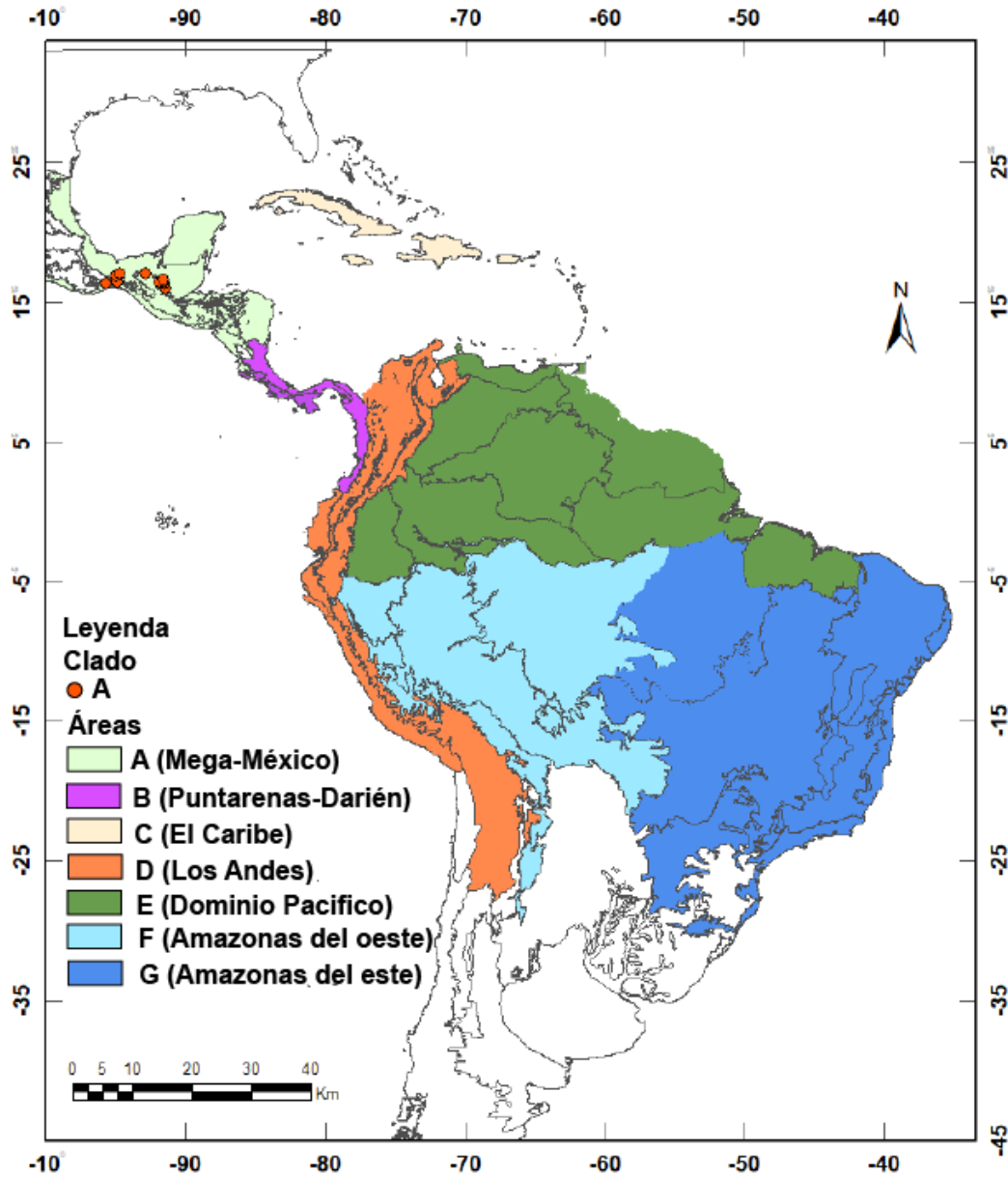
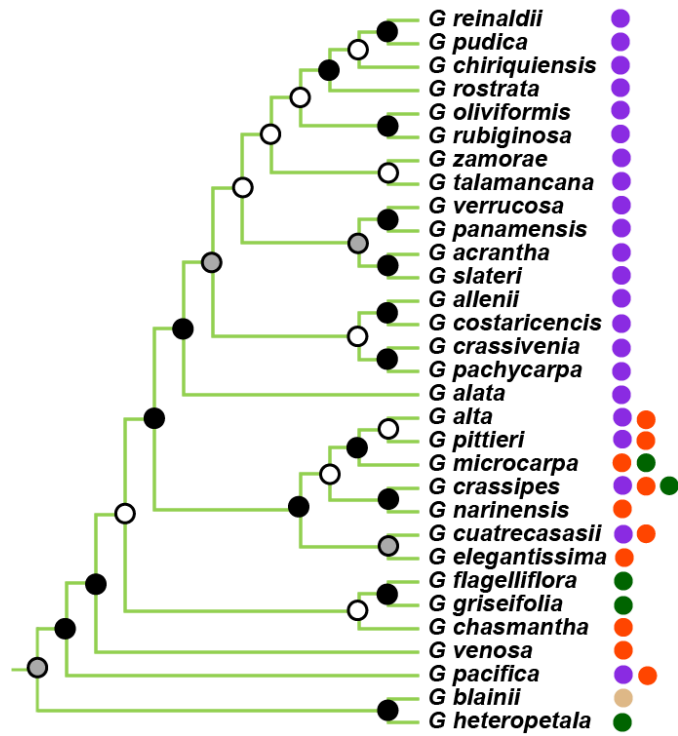


Figura 12. Distribución geográfica del **clado A**. La distribución de *Guatteria grandiflora*, único miembro del clado A, está marcada en rojo.



Distribución geográfica de *Guatteria* (subclado B)

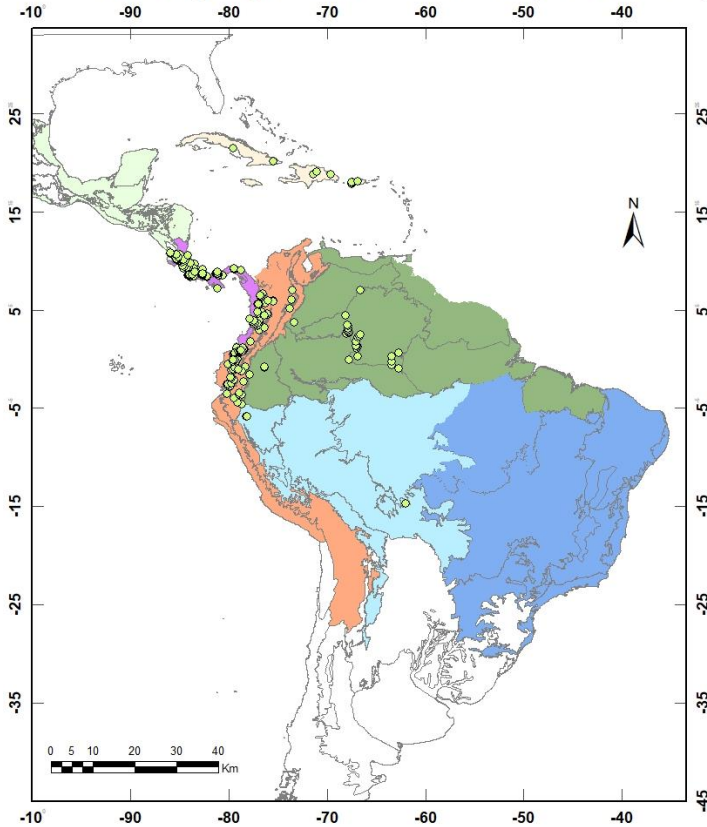


Figura 13. Relaciones filogenéticas entre especies del clado B y distribución geográfica (en verde claro). Valores de soporte en negro (90-100), gris (75-90) y blanco (>75).

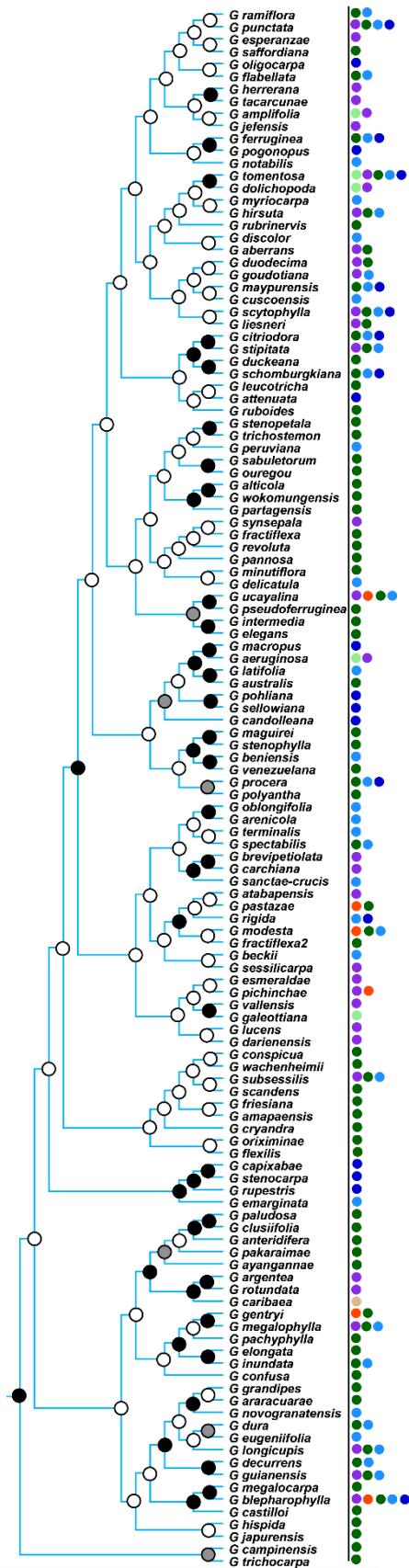
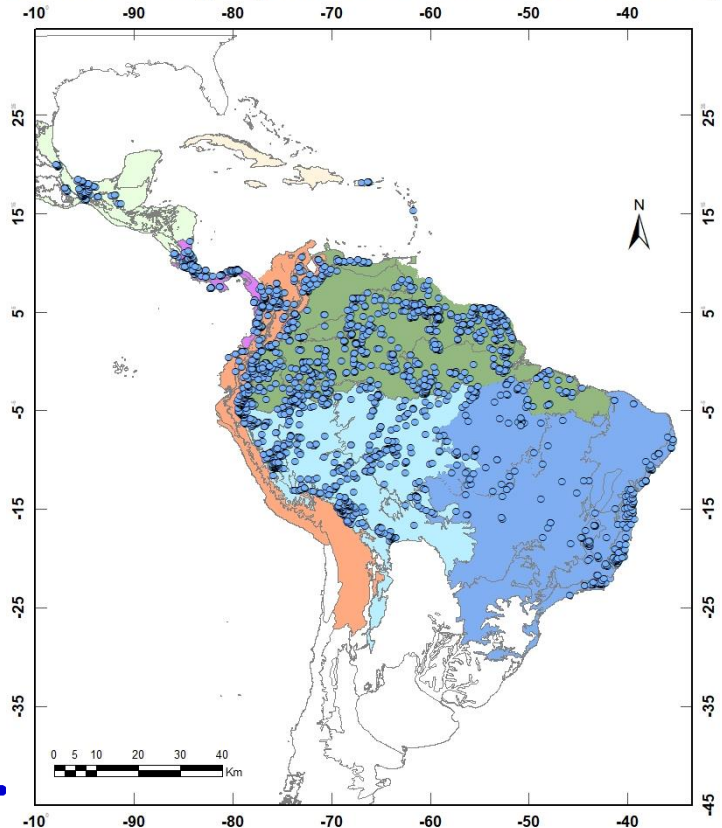


Figura 14. Relaciones filogenéticas entre especies del clado C y distribución geográfica (en azul). Valores de soporte en negro (90-100), gris (75-90) y blanco (>75).

Distribución geográfica de *Guatteria* (subclado C)



Estimación de los tiempos de divergencia en *Gutteria*

La estimación de los tiempos de divergencia muestra que el nodo troncal de *Gutteria* divergió del resto de las Annonaceae en el Paleoceno hace aproximadamente 61.72 Ma (Fig. 15; 95% *highest posterior densities* o *HPD*: 71.22–53.48 Ma). El nodo corona de *Gutteria* diversificó hace aproximadamente 17.22 Ma (Fig. 15; 95%*HPD*: 13.71–21.63 Ma), en el Mioceno temprano-Mioceno medio. El clado B y el clado C divergieron hace aproximadamente 15.6 Ma (Fig. 15, 95% *HPD*: 19.9 a 12.23 Ma) entre el Mioceno-temprano Mioceno-medio. Los eventos de especiación que dieron origen a la mayoría de especies en *Gutteria* ocurrieron entre 10–4 Ma (Fig. 18) desde el Mioceno tardío y hasta el Plioceno. Con base en lo anterior, los resultados muestran que *Gutteria* es un linaje de diversificación reciente.

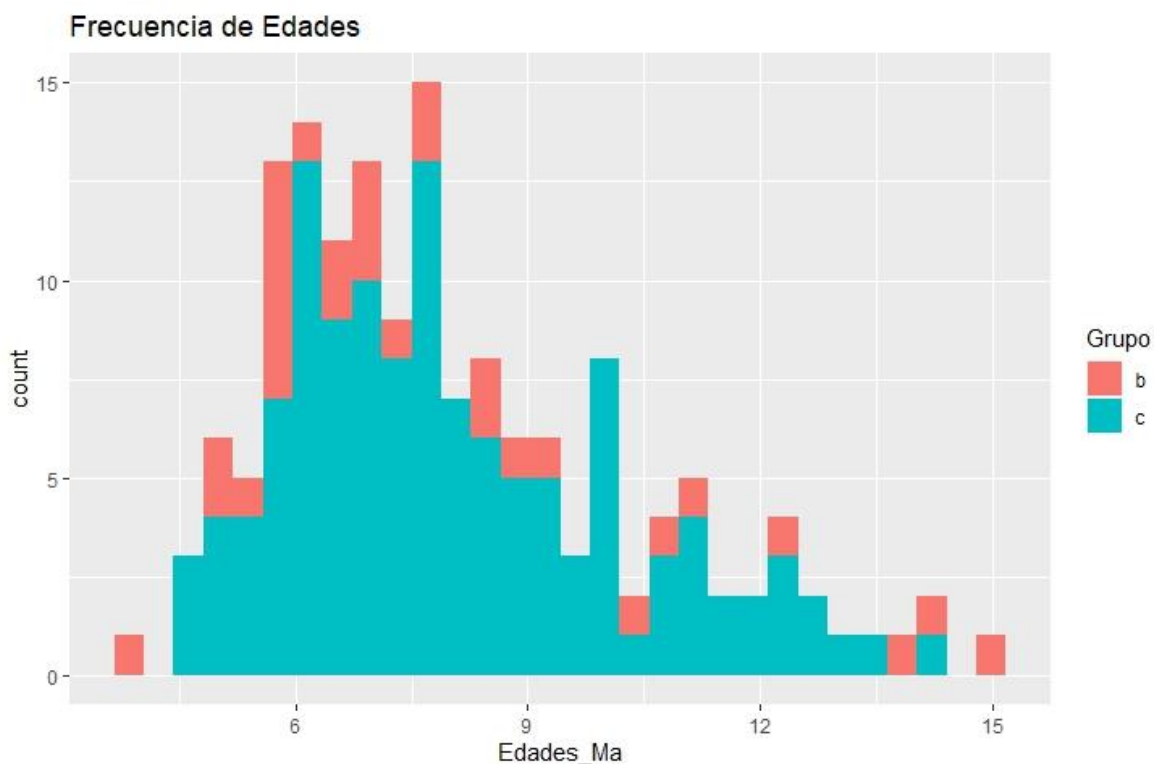


Figura 18. Histograma con la frecuencia con los tiempos de divergencia en millones de años del Clado B y C.

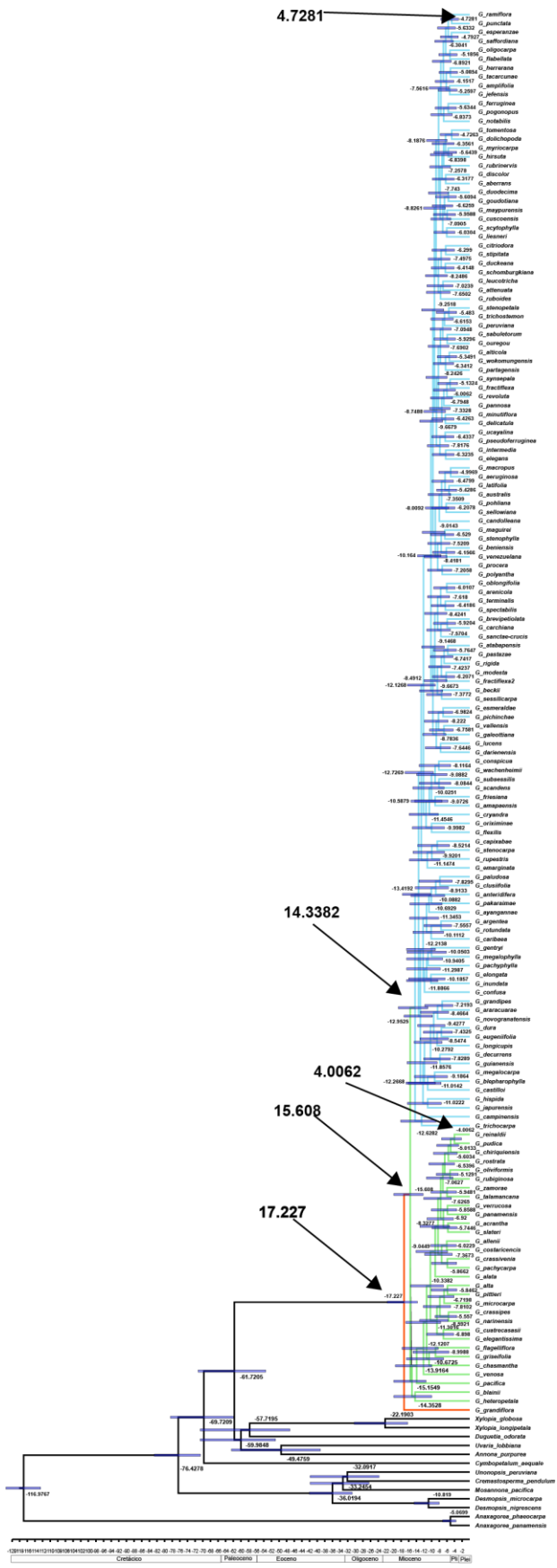


Figura 15. Estimación de los tiempos de divergencia en *Guatteria* con base en un fechamiento rápido basado en longitud de ramas (RelTime). Las barras muestran el intervalo del 95% densidad de probabilidad más alta HPD.

Estructura geográfica de *Guatteria*

El área de distribución del clado A esta restringida a la parte norte de Mega-México (Fig. 12). El clado B se distribuye principalmente en dos áreas en Puntarenas-Darién (*Pachycarpa*) y los Andes (CRLA), con algunas especies en Dominio Pacífico (Fig. 13). En el clado C (CRA) la mayoría de las especies y linajes están distribuidas en tres regiones el Dominio Pacífico, Amazonas del oeste y Amazonas del este, y solo algunas especies han logrado colonizar otras regiones cercanas. Las especies del clado C (*Scytophylla*) se distribuye en su mayoría en el Dominio Pacífico, con pequeños clados en Puntarenas-Darién, los Andes, Amazonas del Oeste, Amazonas del Oeste (Fig. 14).

Historia biogeográfica de *Guatteria*

De acuerdo al análisis de BioGeoBEARS el modelo biogeográfico más adecuado (el valor más alto de AICc wt, 0.99; Cuadro SUPLEMENTARIO 4) es el DEC implementado en RASP (Fig. suplementaria 5). La reconstrucción de áreas ancestrales que a lo largo de la historia evolutiva de *Guatteria* sucedieron 30 eventos de vicarianza, 68 eventos de dispersión y dos eventos de extinción (Cuadro 1). El origen de los tres clados principales de *Guatteria* (A-C) está relacionado a eventos de vicarianza durante el Mioceno temprano y Mioceno medio. Los eventos de dispersión en su mayoría fueron recientes. Un evento de extinción durante el Mioceno tardío, en un pequeño clado de tres especies con distribuciones disyuntas (*G. caribaea*, *G. rotundata* y *G. argentea*) y un segundo evento con un clado con distribución disyunta entre la región de Amazonas y Méga-México.

Cuadro 1. Principales eventos de Vicarianza, dispersión y exención a lo largo de la historia evolutiva de *Guatteria*.

Evento	Periodo				
	Eoceno	Mioceno temprano	Mioceno medio	Mioceno tardío	Plioceno
Vicarianza	1	1	3	21	4
Dispersión			6	57	5
Extinción				2	

Con base en los resultados de esta tesis, el ancestro común entre *Guatteria* y su grupo hermano se hipotetiza con un área ancestral en África (Fig. suplementaria 5), de donde migró vía Europa hacia América durante el Eoceno hace aproximadamente 61.7 Ma [71.2–53.4 Ma]. El área ancestral para el nodo corona de *Guatteria* fue reconstruida como ACDE, que comprende Mega-México, el Caribe y nororiente de Sudamérica (Fig. suplementaria 5). Estos resultados sugieren que durante el Oligoceno y principios del Mioceno (considerando la edad trootal del árbol de *Guatteria*) el ancestro del género ya estaba ampliamente distribuido en América, en las tierras bajas de la masa continental norteamericana (Mega-México), en GAArlandia y en la cuenca del Orinoco (Fig. 16A; Iturralde-Vinent, 2004). Dentro de esa área geográfica, el género *Guatteria* diversificó hace aproximadamente 17 millones de años [21.6-13.7 Ma] y los resultados biogeográficos sugieren tres eventos de vicarianza para explicar el origen y distribución de sus tres principales clados (A-C, Cuadro 1). Un primer evento de vicarianza entre Mega-México y el resto de su distribución durante el Mioceno, el cual estuvo probablemente relacionado a una mayor elevación en el nivel del mar (Fig. 16B). Como resultado, la divergencia del Clado A (*G. grandiflora*) con respecto al resto de las especies. El área ancestral para el clado B fue reconstruida como CDE, que comprende el Caribe y nororiente de Sudamérica (codificadas como los andes y el dominio pacifico, *sensu Morrone et al.*, 2022). Dentro de este clado, hace aproximadamente 15.6 millones de años [19.9–12.2 Ma], un evento de divergencia separó la zona de Andes del Caribe y del noreste de Sudamérica (Fig. 16B), dando como resultado la divergencia entre *G. blainii* (Caribe) y *G. heteropetala* (dominio pacifico); y, por otro lado, el origen de un linaje más diverso en los Andes (área ancestral reconstruida como D (Fig. suplementaria 5). Dentro de la región de los Andes, el clado B siguió evolucionando *in situ* y con pocos eventos de dispersión hacia otras regiones (específicamente noreste de Sudamérica (Fig. 16B). Posteriormente con el inicio del levantamiento de los Andes hace aproximadamente 10.33 Ma [15.5-6.8 Ma], un evento de vicarianza

promovió una mayor diversificación de este clado (Fig. 16C), separando las especies distribuidas en Centroamérica (sección *Pachycarpa*) de aquellas con distribución en las montañas de los Andes (**CRLA**).

Respecto al clado C (debido al bajo soporte estos resultados deben tomarse con precaución) tenía un rango de distribución al noreste de Sudamérica (Dominio Pacífico, C) hace 15 millones de años [18.7–9.10 Ma] posterior al evento de vicarianza entre la región de los Andes, el Caribe y el Dominio Pacífico (Figura 16B). Dentro de esta región (el dominio pacífico), el linaje C diversificó *in situ*, solo con eventos de migración reciente al Amazonas, Centroamérica y el Caribe hace 7–5 Ma (Figura 16D). De manera interesante, a partir de hace 12.7 Ma [16.9–9.5 Ma] se llevaron a cabo la mayoría de eventos de dispersión de este clado (subsección *Scytophylla*) hacia el Amazonas y Centroamérica, dando lugar a la mayor diversificación del género *Gutteria* en América.

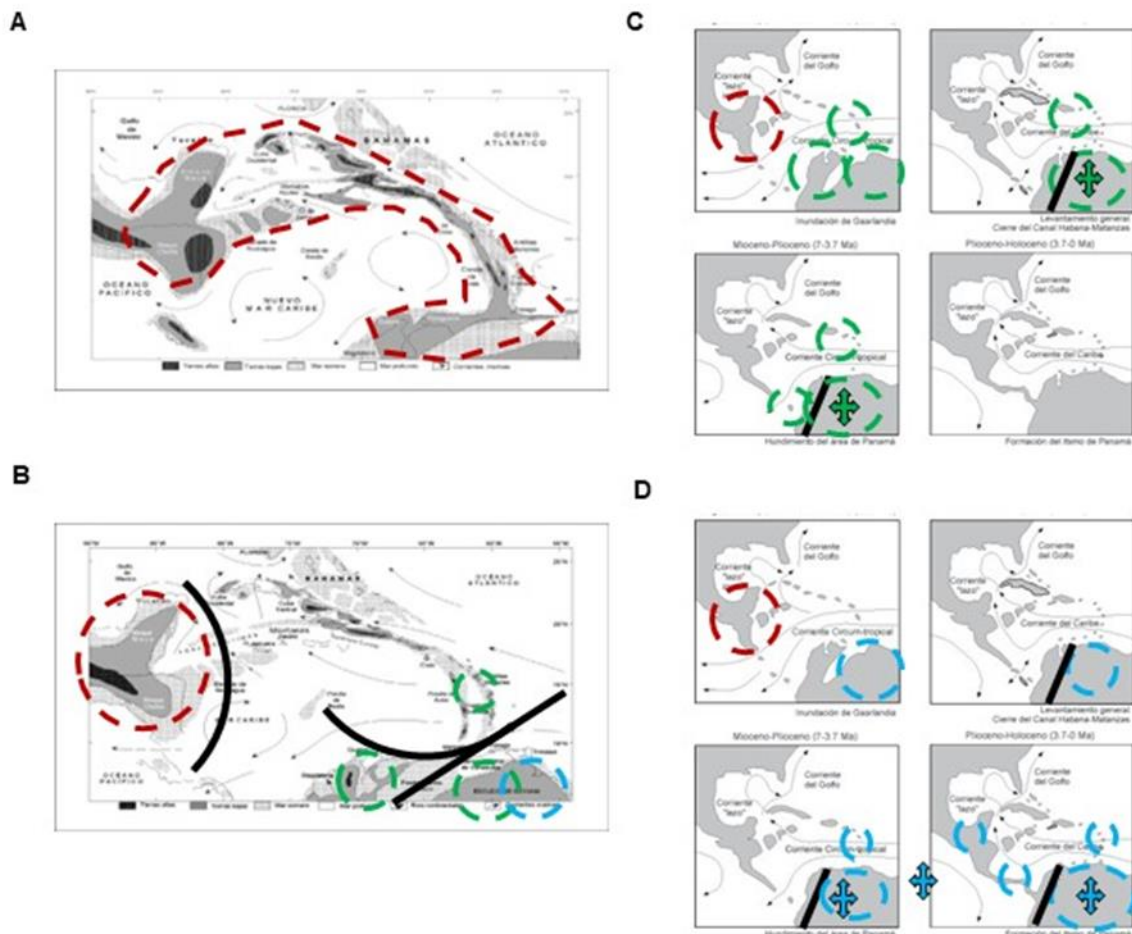


Figura 16. Historia evolutiva del área de distribución del género *Guatteria*. A) una distribución amplia en forma de arco durante el Oligoceno y principios del Mioceno, que comprende las masas continentales de Norte América (Mega-México), GAARlandia (El Caribe) y Norte de Sudamérica. B) Principales eventos de vicarianza que dieron origen a los tres principales clados de *Guatteria* durante el Mioceno, en rojo clado A, en verde clado B y en azul clado C). Principales eventos de dispersión del clado B durante el Mioceno tardío y Plioceno. D) Principales eventos de dispersión del clado C durante el Mioceno tardío y Plioceno. Imágenes tomadas y modificadas de Iturralde-Vinent (2004 y 2005).

Patrones morfológicos entre las especies de *Guatteria*

El clado A compuesto por *Guatteria grandiflora* se caracteriza por la venación media impresa, pedicelo floral mayor a 20 mm, hoja mayor a 20 cm, monocarpas mayores a 16 cm y stipe mayor a 10 mm y semilla ranurada.

El clado B (*Chasmantha*) se caracteriza por la venación media levantada, pedicelos cortos o largos, monocarpas cortos o largos, hojas menores a 20cm, stipe menores a 10 mm, semillas rugosas o ranuradas (Cuadro 2).

La subsección *Pachycarpa* se caracteriza por la venación media levantada, pedicelos menores a 20 mm, monocarpas menores a 16 cm, hojas menores a 20 cm y stipe menores a 10 mm, semillas rugosas o ranuradas. Mientras que el clado B (CRLA) se caracteriza por la venación media impresa, pedicelos mayores a 20 mm, hojas largas o cortas, monocarpas menores a 16 cm y stipe menor a 10 mm, semillas rugosas o ranuradas (Cuadro 2).

El clado c (*Blepharophylla*) se caracteriza por la venación media impresa, pedicelos menores a 20 mm, monocarpas menores a 16 cm, hojas menores a 20 cm y stipe menor a 10 mm, semillas rugosas o ranuradas (Cuadro 2).

La subsección *Scytophylla* generalmente presenta por una venación media impresa, pedicelo floral menor a 20 mm, hojas largas o cortas, *stipe* menor a 10 mm, monocarpas largos o cortos, semilla ranurada o estriada (Cuadro 2). El clado C (CRA) en su mayoría posee una venación media impresa, pedicelos largos o cortos, hojas menores a 20 cm, monocarpas menores a 16 cm, *stipes* largos o cortos, semilla ranurada (Cuadro 2).

Cuadro 2. Patrones en los estados de carácter en las cuatro secciones de *Guatteria*.

Caracteres	Secciones		Subsecciones			
	Chasmantha	Blepharophylla	<i>Pachycarpa</i>	CRLA	<i>Scytophylla</i>	CRA
Venación media	Levantada, con menos frecuencia plana o impresa	Impresa, con menos frecuencia levantada	Levantada, con menos frecuencia plana o impresa	Impresa, con menos frecuencia plana o levantada	Impresa, con menos frecuencia levantada	Impresa, con menos frecuencia plana o levantada
Longitud del pedicelo floral	Corto o largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Largo, con menos frecuencia corto	Corto, con menos frecuencia largo	Corto o largo
Longitud del largo de la hoja	Corto o largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto o largo	Corto o largo	Corto, con menos frecuencia que largo
Longitud de los monocarpas	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto o largo	Corto, con menos frecuencia largo
Longitud del stipe	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto, con menos frecuencia largo	Corto o largo
Ornamentación de la semilla	Rugosa o ranurada, con menos frecuencia lisa	Ranurada, con menor frecuencia lisa, rugosa o estriada	Rugosa o ranurada, con menos frecuencia lisa	Rugosa o ranurada	Ranurada o estriada con menos frecuencia rugosa	Ranurada, con menor frecuencia lisa, rugosa o estriada

Preferencias de tipo de vegetación entre las especies de *Guatteria*

De acuerdo al análisis de reconstrucción de estados ancestrales de los principales clados de *Guatteria* (A-C) es el bosque tropical húmedo de tierras bajas hace 17.2 Ma. De las 157 especies de *Guatteria* incluidas, 119 muestran preferencia por ambientes de bosque húmedos de tierras bajas, diez en ambientes secos y 28 en tierras altas (Fig. 17). El clado A presenta una preferencia por los bosques tropicales de tierras bajas y altas, y no se rastrea un cambio de preferencia anterior. El clado B presenta una preferencia por bosques tropicales de tierras bajas, con algunos cambios puntuales por bosques tropicales de tierras altas como en el nodo compartido de *G. crassivenia* y *G. pachycarpa* reconstruido como de bosques húmedos de tierras bajas y altas hace 6 Ma y cambios más recientes en otras siete especies y una especie en cambio reciente a bosque húmedos de tierras bajas y altas. El clado C presenta un nodo de bosque tropical de tierras altas y bajas en *G. terminalis* y *G. spectabilis* hace 6 Ma, con cambios más recientes en 18 especies más. En los cambios a bosques secos se encuentra un nodo en *G. pastazae* y *G. atabapensis* hace 7 Ma, y un clado con *G. venezuelana*, *G. beniensis*, *G. stenophylla* y *G. maguirei* hace 7 Ma, con cambios más recientes en otras seis especies. Por lo tanto, las especies de *Guatteria* han presentado cambios mayormente a bosques tropicales de tierras altas en los últimos 6 Ma en el clado B en la sección *Pachycarpa* y en el clado C en la sección *Scytophylla*; y cambios escasos a climas secos al norte de Sudamérica entre 7–6 Ma.

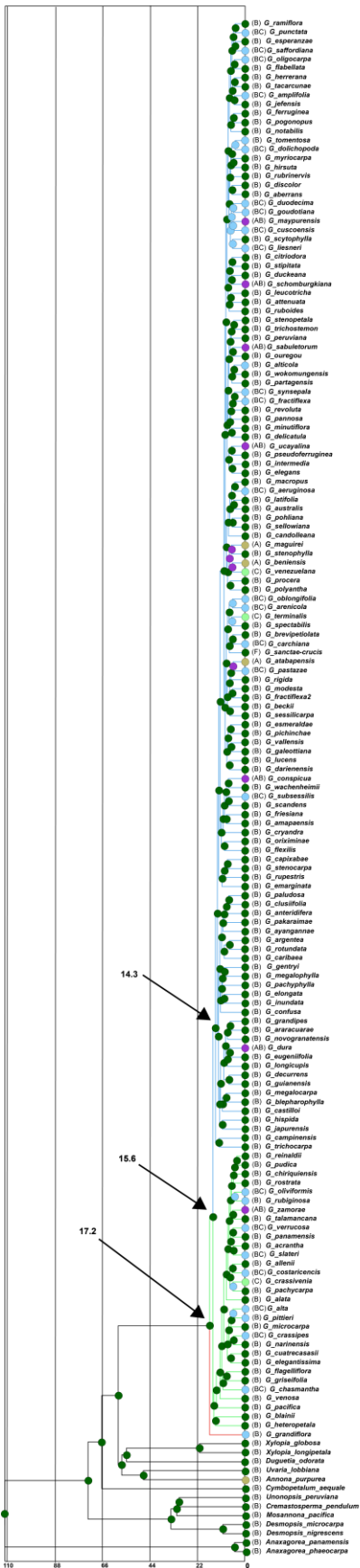


Figura 17. Reconstrucción de estados ancestrales. En rojo el A, verde clado B y azul clado C. Bosques secos de tierras bajas (A), Bosques húmedos de tierras bajas (B) y Bosques húmedos de montaña (C), información no disponible (D).

LEYENDA

- (A, Bosque secos de tierras bajas)
- (B, Bosque húmedo de tierras bajas)
- (C, Bosque húmedo de tierras altas)
- (AB)
- (AC)
- (BC)

Discusión

Relaciones filogenéticas entre especies de *Guatteria*

La filogenia de *Guatteria* con base en cientos de marcadores nucleares cuenta con niveles de resolución altos a niveles generales y específicos, y resultó en un marco filogenético sólido para un estudio de los procesos evolutivos que dieron origen a la diversidad de *Guatteria* y de los bosques tropicales que forman parte. El avance de los métodos de secuenciación y el uso de caracteres nucleares ha proporcionado la información suficiente para aumentar la resolución y resolver las relaciones filogenéticas en *Guatteria* como es observado en otros grupos ricos en especies y en donde se emplearon metodologías similares (Schmickl *et al.*, 2015; Couvreur *et al.*, 2019; Soto Gómez *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2019; Johnson *et al.*, 2019; Mandel *et al.*, 2019; Schneider *et al.*, 2021). No obstante, en el caso del linaje del clado C, las relaciones filogenéticas encontradas presentan valores de soporte bajos y podría deberse al origen reciente de la mayoría de las especies y al sorteo incompleto de los linajes (Degnan *et al.*, 2009). De acuerdo con la información aportada por los genes individuales con el análisis de Astral, hay incertidumbre sobre algunos clados y algunas relaciones entre especies hermanas. Esta incertidumbre respecto a la posición filogenética de las especies del clado C, como se observa en la Figura 8, se atribuye a su poca diferenciación genética resultado de su origen reciente (West-Eberhard, 2005; Leebens-Mack *et al.*, 2019) y procesos de hibridación (como resultado de simpatria geográfica y poca diferenciación morfológica). Estudios a escalas más específicas podrían ser necesarios para evaluar propiamente lo antes mencionado.

En concreto, el uso de técnicas de nueva generación en conjunto con marcadores nucleares masivos, pueden ayudar a resolver las relaciones filogenéticas a distintos niveles taxonómicos en Annonaceae. Hay que considerar, que el nivel de resolución y los valores de soporte de las relaciones filogenéticas y por supuesto la certidumbre en la posición filogenética de las especies, puede verse limitada por eventos de diversificación reciente. El análisis de Astral muestra

que la distinción entre la historia evolutiva de los genes individuales es escasa, dificultando encontrar como se relacionan de manera más próxima las especies entre sí, a pesar de que la gran cantidad de genes utilizados mejora la resolución del árbol de especies (Rabiee *et al.*, 2019).

Hipótesis filogenética basada en marcadores de cloroplasto versus hipótesis filogenéticas basada en marcadores nucleares: *Gutteria* como caso de estudio

La hibridación es un fenómeno común reconocido en angiospermas (Payseur & Rieseberg, 2016), se considera un mecanismo de especiación importante (Whitney *et al.*, 2010) y un proceso involucrado en eventos de radiación (Morales-Briones, Liston & Tank, 2018). La influencia de la hibridación puede estar relacionada con la discrepancia entre la información genética de cloroplasto y la derivada de marcadores nucleares (Liu *et al.*, 2019), a través de eventos de flujo génico ancestral (Morales-Briones, Liston & Tank, 2018). Además, los genes nucleares difieren de los genes de cloroplasto en su organización, presiones de selección, recombinación y tasas de mutación (Petit & Vendramin, 2007). Por lo tanto, debido a que las hipótesis filogenéticas derivadas del análisis de marcadores de cloroplasto y nucleares pueden ser distintas, es importante considerar y discutir el nivel de discrepancia de las hipótesis filogenéticas obtenidas para cada sistema estudiado.

La hipótesis filogenética de *Gutteria* basada en marcadores nucleares, es congruente en términos generales a la hipótesis derivada del análisis de marcadores de cloroplasto (Erkens *et al.*, 2007). En ambas hipótesis, *Gutteria grandiflora* (clado A) es el grupo hermano del resto de las especies y la mayoría de las especies con distribución en Centroamérica (clado B) tienden a estar filogenéticamente relacionadas, pero su relación respecto al resto de las especies no es clara. De hecho, la hipótesis de cloroplasto, muestra varias politomías compuestas de numerosas especies y sin una relación clara y soportada entre clados, impidiendo hacer inferencias taxonómicas y evolutivas.

La hipótesis basada en marcadores nucleares, muestran una mayor resolución filogenética y reconoce tres clados principales (A, B y C). Cada clado fuertemente soportado. Las relaciones entre especies están resueltas, con valores de soporte altos en los clados A y B, y de bajos a altos en el clado C. Cualquier comparación en cuanto a la posición específica de cada especie, puede estar afectada por las diferencias en el nivel de resolución genética y el muestreo de especies usado en la construcción de ambas hipótesis (cloroplasto vs. nuclear), por lo que no profundizaré en estas diferencias. No obstante, el mayor muestreo de especies de *Guatteria* y los mayores niveles de resolución filogenética, favorecen que sobre la actual base filogenética se puedan hacer inferencias evolutivas y taxonómicas, resultando en una mejor hipótesis de su historia evolutiva.

Cambios taxonómicos relevantes a nivel infragenérico en *Guatteria*

Debido a la limitada información morfológica y ambiental explorada en el presente trabajo, no se encontraron caracteres sinapomórficos exclusivos que permitan diferenciar las distintas secciones. Se continúa sugiriendo la exploración de nuevos caracteres morfológicos para reconocer de manera más contundente las distintas secciones, como los *tiny warts* como proponen Maas & Westra 2011. De acuerdo con Fries (1959), *Guatteria* puede ser dividido en 22 secciones. Los resultados filogenéticos de Erkens *et al.* (2007), basados en marcadores de cloroplasto no apoyan la circunscripción de la mayoría de dichas secciones. Este trabajo con marcadores nucleares tampoco apoya la mayoría de las secciones propuestas por Fries (1959). En cambio, se reconocen tres clados principales: Clado A (una especie) y como subgénero (***Anomalantha***); Clado B (31 especies) con dos secciones (***Chasmantha*** 2 y ***Heteropetalum*** 29 especies) y una subsección (***Pachycarpa***); Clado C (136 especies) como una sección (***Blepharophylla***) y una subsección (***Scytophylla***). Entidades taxonómicas validadas por evidencia filogenética, morfológica y ambiental que se discuten a continuación.

El subgénero **Anomalantha** (sección **Anomalantha** sensu Fries, 1955) está constituido únicamente por la especie *Guatteria grandiflora* (antes *G. anomala*). Es la especie más distinta dentro de *Guatteria* (Erkens *et al.*, 2008; clado A) y los análisis filogenéticos apoyan su diferenciación. *Guatteria grandiflora* es un conjunto de individuos de hábito arbóreo de hasta 60 m de alto y es la única especie que presenta inflorescencias terminales y en forma de panícula, además de flores compuestas por estambres y pétalos más largos conocidos hasta ahora (Koek-Noorman & Westra, 2012; Maas *et al.*, 2015). Solo otras cuatro especies poseen flores terminales *G. acrantha*, *G. blainii*, *G. notabilis*, *G. terminalis* (Maas *et al.*, 2015). *G. blainii* presenta inflorescencias tanto axilares como terminales, monocarpas largas, peciolas largas y divergencia temprana en la filogenia, condiciones de carácter ancestral compartido que nos hablan de una posible relación entre *G. grandiflora* y *G. blainii* (distribuida en el Caribe).

Dentro del clado B se encuentran las especies de lo que se reconocía como sección **Chasmantha** (Fries, 1959). Los resultados filogenéticos (RAxML, Astral y Iqtree) basados en marcadores nucleares sugieren que es una sección definida, *Chasmantha* (clado B); compuesta por 29 especies casi exclusivamente centroamericanas y andinas, estas especies se distinguen de otras especies de *Guatteria* por la combinación de caracteres: venación media impresa, pedicelos cortos o largos, monocarpas cortos, hojas cortas, *stipe* corto, semillas rugosas o ranuradas y con ciertas preferencias de hábitat montañoso.

El otro grupo que se forma en el clado B es la subsección **Pachycarpa**. Un grupo monofilético de 17 especies distribuidas exclusivamente en Sudamérica, presentan en general una venación media impresa, pedicelos menores a 20 mm, monocarpas menores a 16 cm y *stipe* menor a 10 mm, semillas rugosas o ranuradas, con preferencia por el hábitat montañoso. Con esta evidencia se propone reconocer la sección **Pachycarpa**.

La sección **Heteropetalum** (Fries, 1959) se amplía para incluir a su especie hermana *G. blainii*. La sección fue definida para incluir al género *Heteropetalum* (*Guatteria heteropetala*) caracterizada por sus pétalos desiguales y variables en forma (Erkens *et al.*, 2008). Dichas características son compartidas con otras

especies como *G. rostrata*, *G. vallensis*, *G. fresiana* con las que *Guatteria heteropetala* no está relacionada (Maas *et al.*, 2015). Sin embargo, junto con *G. blainii* son de las pocas especies reconocidas con *stípes* muy reducidos, cuentan con hojas cortas y monocarpas largos.

En el clado C se encuentra la nueva sección ***Blepharophylla***. Este clado es lo que Erkens *et al.* 2007b reconocieron como clado sudamericano y en su mayoría abarca las especies del llamado clado de ramas largas. Sin caracteres morfológicos sinapomorficos, pero definido por la combinación de pedicelos largos, monocarpas cortos, hojas mayormente pequeñas estípites largo, semillas rugulosas o ranuradas y en hábitats de tierras bajas. Dentro de este clado se encuentra la subsección ***Scytophylla*** compuesta por un grupo monofilético de 94 especies que se caracterizan por la combinación de pedicelos menores a 20 mm y estípites menores a 10 mm, monocarpas mayores a 16 cm, hojas mayores a 20 cm y semillas estriadas o ranuradas, y principalmente en hábitats de tierras bajas o altas.

Distribución antigua del ancestro más cercano del género *Guatteria*

Los resultados de este trabajo concuerdan con que el rango de distribución del ancestro de *Guatteria* se encuentra en África y que llegó a América por el norte como como lo ha propuesto Erkens *et al.* (2009). Estudios con grupos de plantas tropicales empleando filogenias fechadas (Rubiaceae Antonelli *et al.*, 2009; Annonaceae, Couvreur *et al.*, 2011; Athyriaceae, Wei *et al.*, 2015) apoyan la migración boreotropical entre África y Norteamérica vía Europa, durante el Eoceno–Oligoceno. Además, la presencia de fósiles de Annonaceae en Europa como semillas (Collinson, 1983; Reid & Chandler, 1933; Manchester, 1994; Doyle & Le Thomas 1997) y polen (Hofmann *et al.*, 2015) durante el terciario temprano y medio, apoyan esta afirmación.

El papel de la vicarianza en la evolución de *Guatteria*.

En este trabajo se encontró que la vicarianza es un proceso relevante para explicar la distribución actual de *Guatteria* (Fig. 19). Al hallarse *Guatteria*

ampliamente distribuida en una continuidad de bosques tropicales que iba desde Norteamérica, pasando por el Caribe hasta Sudamérica, fue mediante eventos de vicarianza que se separaron sus principales linajes. Estos datos contrastan lo propuesto por Erkens *et al.* (2009), quienes plantean a partir de conocer que los linajes más antiguos de *Guatteria* se distribuyen en Centroamérica excepto por *G. heteropetala*, propusieron una migración transoceánica durante el Mioceno de Centroamérica a Sudamérica. No obstante, si bien había dicha conexión durante el Mioceno y es apoyada por las reconstrucciones de globales de vegetación del Mioceno medio (Pound *et al.*, 2011) presente desde el Eoceno-Oligoceno (Utescher & Mosbrugger, 2007; Pound *et al.*, 2017), esta conexión existió a través del Caribe, la cual ha sido reconocida como un puente de tierra llamado GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Ali & Hedges, 2021, Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023; Pindell *et al.*, 2023), lo cual ha sido documentado con el género *Zamia* en cycadas en el cual la vicarianza jugó un papel importante en su diversificación (Salas-Leiva *et al.*, 2013). De hecho, se considera una estrecha relación entre el Caribe y Sudamérica (Cornée *et al.*, 2023) por una interacción de corriente oceánicas entre ambientes costeros y de humedales (Hoorn *et al.*, 2022) y con los cambios en el nivel del mar (Hoorn, 1993). Eventos ejemplificados por la cladogénesis asociada a *G. blainii* en el Caribe y su especie hermana *G. heteropetala* en Sudamérica como linajes que divergieron en el Mioceno medio hace 15.6 Ma.

El linaje representado por *G. grandiflora* quedó aislado geográficamente en Norteamérica (Fig. 19 C). Al norte posiblemente se extinguieron los distintos linajes cuando el clima al norte de América la temperatura y los tipos de vegetación habían cambiado a ambientes más fríos o templados (Groot, *et al.*, 1991), poco adecuados para taxones tropicales (Renner & Meyer, 2001; Richardson *et al.*, 2004). Se convirtieron en ambientes áridos, debido a una tendencia global de acidificación al norte del continente, asociada a la diversificación de linajes de climas secos (cactáceas; Arakaki *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2014). Al sur, las Antillas mayores se encontraban cerca del sur de México, con una colisión de la placa tectónica del Caribe, pero

fueron separadas durante el Mioceno por la fragmentación de GAARlandia (Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023; Pindell *et al.*, 2023).

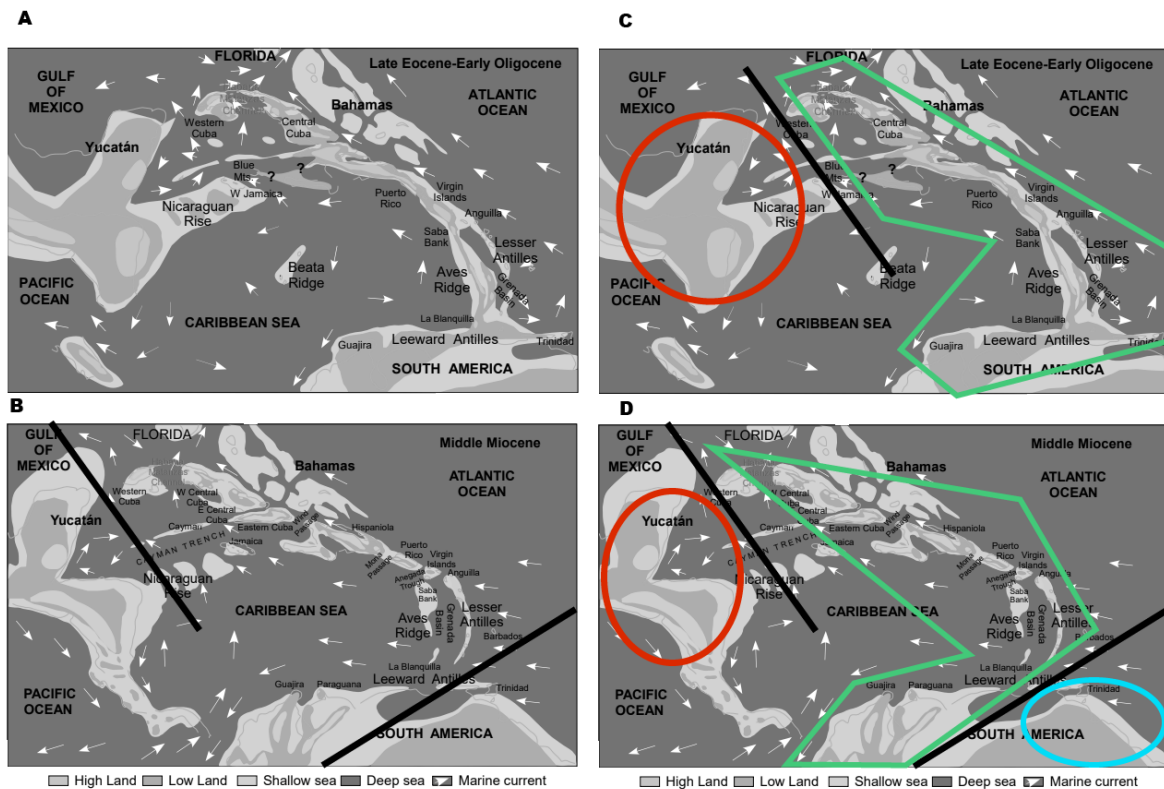


Figura 19. Mapa paleogeográfico que muestra las corrientes oceánicas. En la figura A se observa la extensión de tierra hipotetizada como rango de distribución del ancestro de *Guatteria* durante el Oligoceno. En la figura B las barreras geográficas marinas durante el Mioceno de la fragmentaron GAARlandia. En la figura C la separación por vicarianza del clado A del Clado B+C. La figura D muestra la separación del Clado B y C por vicarianza. Imágenes tomadas y modificadas de Iturralde-Vinent *et al.*, (2023).

Historia biogeográfica de los clados de *Guatteria*

Al llegar a los andes el linaje B tuvo dos centros de diversificación, uno en los Andes y otro en Centroamérica conforme fueron ascendiendo los Andes en los últimos 15 Ma (Fig. 20). El linaje B divergió en las especies andinas hace 15.6 Ma de las especies del clado C tras la fragmentación de GAARlandia separados por un sistema de mar interior conocido como *Pebas system* (Hoorn *et al.*, 2022), una barrera marina que sería sustituida por los Andes dejando la parte noroeste de Sudamérica aislada del resto de Sudamérica durante los últimos 15 Ma. Mientras

que la conexión entre Sudamérica y Centroamérica sucedió hace 12.8–7.1Ma cuando hubo un choque entre el sur de Centroamérica y Sudamérica, con la creación de la cordillera de los Andes (zona del Darién; Coates *et al.*, 2004; Errázuriz-Henao *et al.*, 2023). El surgimiento de los andes está relacionado con el surgimiento de nuevos ambientes, una barrera vicariante, intercambio florístico con Centroamérica (Luebert & Weigend, 2014), asociado a la divergencia de distintos grupos taxonómicos antes y después del levantamiento de los Andes (Fabaceae, Drummond *et al.*, 2012; Gentianaceae, von Hagen & Kadereit, 2003; Hypericaceae, Nürk *et al.*, 2013; Asteraceae, Vargas & Madriñán, 2012). Ejemplificado con la conexión, colonización y divergencia en Centroamérica con la sección ***Chasmantha*** y ***Pachycarpa***.

La parte sur de Centroamérica tiene una formación reciente. El Istmo de Panamá comenzó a formarse hace 12.8–9.5 Ma, con la región de Darién y gran parte del Istmo de Panamá ya estaba formados hace 6 Ma, con una fuerte conexión entre Centroamérica y Sudamérica (Coates *et al.*, 2004; Muellner *et al.*, 2010), y el istmo terminó de formarse hace 3 Ma (Coates *et al.*, 1996). Fue en cuando especies de la sección ***Pachycarpa*** divergieron y diversificaron del resto de ***Chasmantha*** en la zona de los Andes, aproximadamente hace 10.33 Ma, con un intercambio florístico de Sudamérica a Centroamérica y viceversa (Perret *et al.*, 2013).

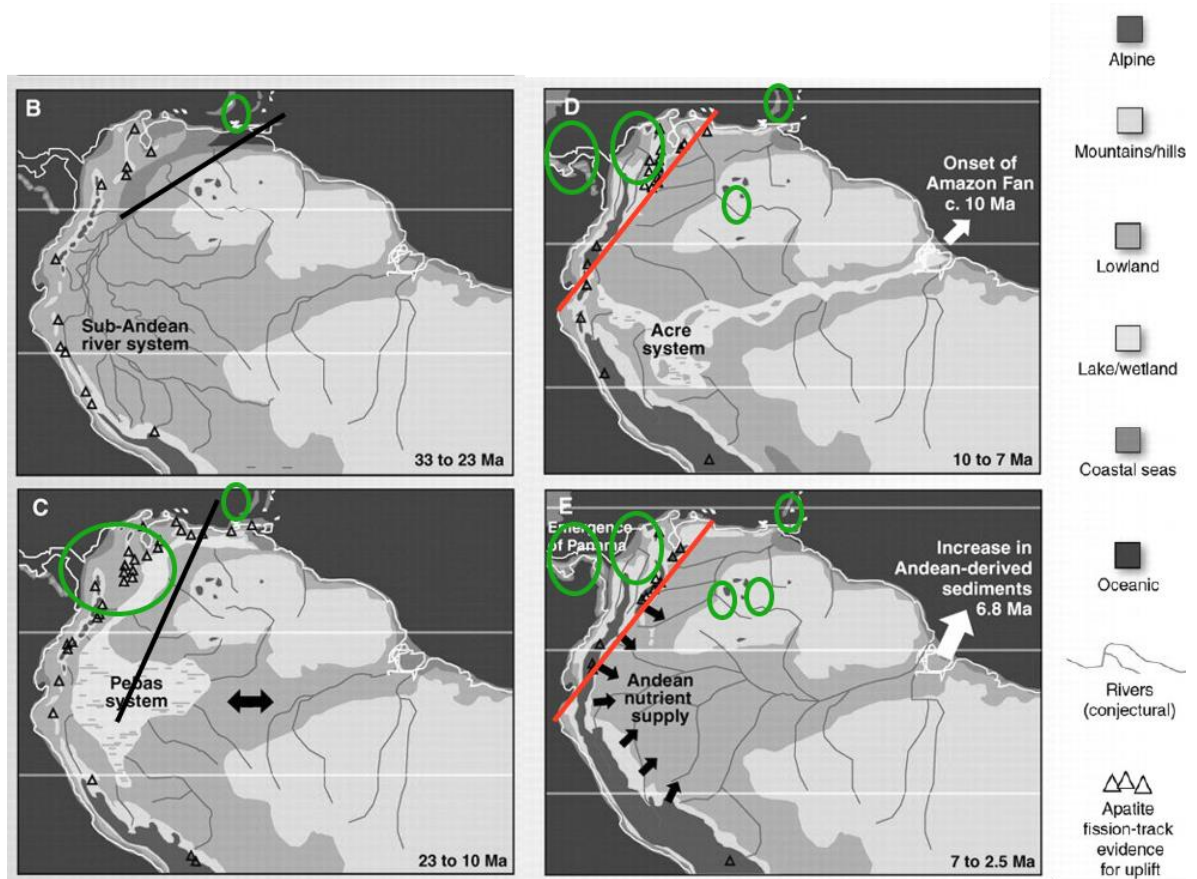


Figura 20. Mapa paleogeográfico los cambios geográficos relevantes en Sudamérica en los últimos 30 Ma, con líneas negras las barreras marinas y en rojo las barreras montañosas. En la figura B se observa que desde el Oligoceno ha existido una barrera marina que divide dos extensiones de tierra al norte de Sudamérica. En la figura C habría llegado *Guatteria* a la parte Andina del continente a través de GAARlandia, donde diversificó el clado B, con una barrera marina que divide Sudamérica durante el Mioceno. En la figura D se consolida la relación de la parte andina con Centroamérica otro centro de radiación del clado C. La figura E muestra procesos de colonización a pesar de la barrera que conforman Los Andes. Imágenes tomadas y modificadas de Hoorn *et al.*, (2010).

El aislamiento en una zona geográfica extensa y homogénea hacen al clado C el linaje más diverso, reciente y con poca variación en *Guatteria*, se extendió y diversificó ampliamente en Sudamérica y recientemente al resto del neotrópico (Fig. 21). Al divergir del resto de linajes de *Guatteria* el clado C llegó a Sudamérica aproximadamente 15.6 Ma. Se encontraron con recientes cambios y ampliaciones de grandes extensiones de ambientes tropicales que pudieron colonizar y explotar,

cerca de 1 000 000 km² (Hoorn *et al.*, 2022). Este evento está asociado a la diversificación de distintos grupos taxonómicos en ese periodo de tiempo (Inga, Richardson *et al.*, 2001; Euptychiina, Matos-Maraví *et al.*, 2013; *Allobates*, Réjaud *et al.*, 2020), con condiciones para que especies costeras se adentren al continente (Bloom & Lovejoy, 2011; Bernal *et al.*, 2019), apoyando una conexión entre el Caribe, el Amazonas y los Andes (Hoorn *et al.*, 2022). Ejemplificado por linajes que divergieron aproximadamente hace 14 Ma de los clados A, B y C como *G. grandiflora*, *G. blainii*, *G. trichocarpa*, asociados a ambientes costeros, inundables, a elevaciones a nivel del mar.

Por otro lado, conforme los humedales retrocedían y eran remplazados por bosques tropicales *Guatteria* fue colonizando la zona centro de Sudamérica hace 10.27 Ma con representantes actuales como *G. dura*, *G. eugeniifolia*, *G. novogranatensis*. Asimismo, la expansión y diversificación por Sudamérica tuvo una segunda ruta de migración entre el Amazonas del oeste y del este, asociado al auge de la diversificación de *Guatteria* (Hoorn *et al.*, 2022). Con algunos casos asociados a cambios en el tipo de hábitat (Saslis-Lagoudakis *et al.*, 2008); en *Guatteria* habría sucedido hace 12.72 Ma con representantes de ambientes de montaña, sabana o más secos en la región del Paraná como *G. capixabae*, *G. emarginata*, *G. rupestris*, *G. stenocarpa*, y en una segunda ocasión hace 8 Ma con *G. candolleana*, *G. macropus*, *G. sellowiana*.

A lo largo del Plioceno las especies del clado C continuaron con una serie de reinmigraciones al sur de Centroamérica. Cuando la región del Darién colisionó con Sudamérica (Coates *et al.*, 2004) o un poco antes como con Dalbergieae (Saslis-Lagoudakis *et al.*, 2008), se produjeron múltiples eventos de colonización, el primero hace 10.11 Ma con *G. argentea*, *G. caribea*, *G. rotundata*; un segundo hace 10.16 Ma con *G. darienensis*, *G. esmeraldae*, *G. galleotiana*, *G. lucens*, y un tercero hace 6.89 Ma como con *G. amplifolia*, *G. jefensis*, *G. herrerana*, *G. tacarcunae*. La relación entre el este de Sudamérica y Centroamérica con el continuo levantamiento de los Andes fue escasa pero presente, con múltiples eventos de inmigración al consolidarse el Istmo de Panamá.

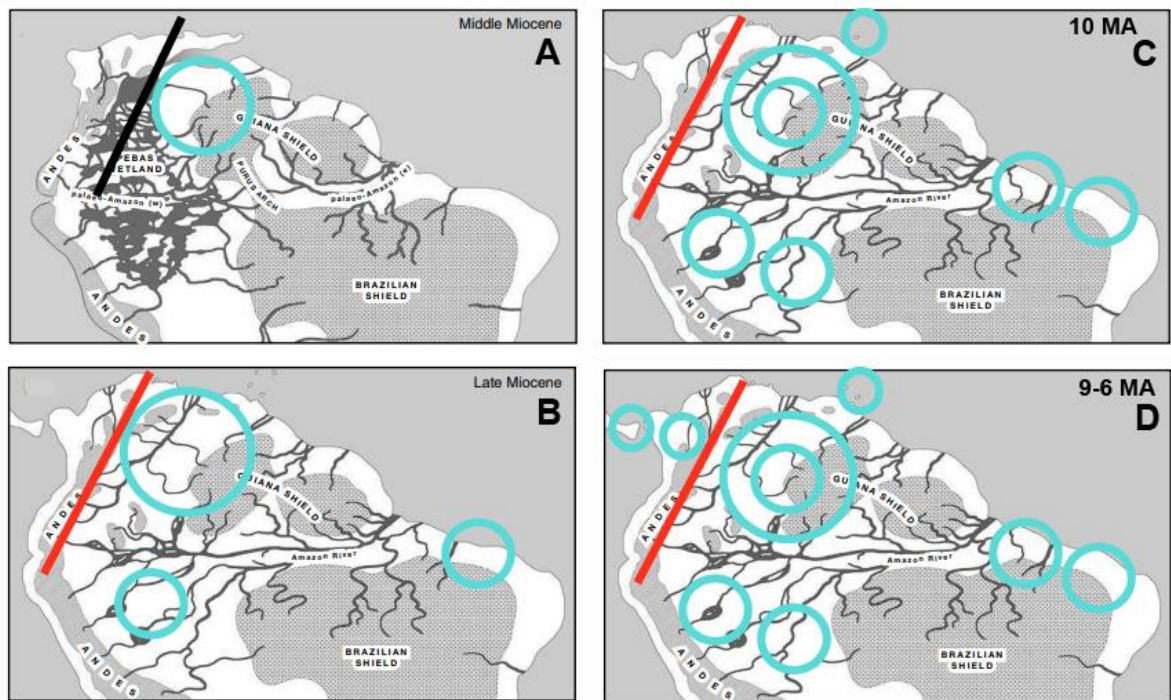


Figura 21. Mapa paleogeográfico los cambios geográficos relevantes en Sudamérica en los últimos 20 Ma, con líneas negras las barreras marinas y en rojo las barreras montañosas. En la figura A se observa la distribución del clado C al norte de Sudamérica y al este del *Pebas system*. En la figura B se observa que con el levantamiento de los andes y el retroceso de los humedales el clado C se extendió ampliamente por Sudamérica. En la figura C se observa la diversificación en las distintas regiones de Sudamérica y colonización del Caribe. En la figura D la colonización de la zona andina y Centroamérica. Imágenes tomadas y modificadas de Hoorn *et al.*, (2011).

Historia evolutiva de *Gutteria* y fluctuaciones climáticas

La historia evolutiva de *Gutteria* está asociada a una época de un continuo descenso de la temperatura, conforme se iban intensificando los cambios ambientales hubo una mayor diversificación en los linajes de *Gutteria*, en especial entre los 9 a 5 Ma y de las subsecciones *Pachycarpa* y *Scytophylla*. Al igual de lo que sucedió con el clado A del cual solo sobrevivió solo *G. grandiflora*, se considera que los grandes cambios en la temperatura y precipitación son capaces de eliminar a las especies no adaptadas a fuertes niveles de estacionalidad (Leopold, Macginitie & Graham, 1972). A pesar que la temperatura siguió bajando a mediados del Plioceno hasta hace 3-2 Ma con las glaciaciones más intensas durante el Pleistoceno (Groot, 1991). Las especies en Sudamérica

se caracterizan por una diversificación pre-Pleistoceno (Pennington *et al.*, 2014), este fenómeno se ejemplifica con en las especies del clado C en *Blepharophylla* (CRA) y clado B (CRLA) y se acentúa en las subsecciones ***Pachycarpa*** y ***Scytophylla***. Al igual que con otros grupos de angiospermas, la diversificación de *Guatteria* se ha visto asociada a cambios en el clima (Cheng *et al.*, 2013; Rangel *et al.*, 2018) y su capacidad de dispersión (Hoorn *et al.*, 2010; Ledo & Colli, 2017; Antonelli *et al.*, 2018), empezando en el Mioceno, intensificándose en el Plioceno (como en Dalbergieae; Salsis-Lagoudakis *et al.*, 2008).

El origen y diversificación de los bosques tropicales del Neotrópico.

La historia de las especies del género *Guatteria* ilustran parte de la historia de los bosques tropicales de América con un origen en Norteamérica, dispersadas al resto del Neotrópico y diversificadas en múltiples centros de diversidad. Wendt (1998) postula que el origen de gran parte de la composición de los bosques tropicales al norte del Neotrópico (México) es de origen Laurásico (Norteamérica), de una diversidad de especies proveniente en parte de Europa o África a través de puentes de tierra en condiciones propicias para taxones mega termales como el ancestro de *Guatteria* como sugiere Erkens *et al.*, (2009). Posteriormente, en Centroamérica en la región de Puntareas-Darién al oeste de Los Andes hay un gran centro de diversidad de la flora neotropical (Gentry, 1982), con 25 especies de *Guatteria*, asociado a la diversidad ecológica producida por el levantamiento al norte de los Andes (Simpson, 1975; Morales- Briones *et al.*, 2018) o la cordillera de Talamanca (Daza *et al.*, 2010), como demuestran las secciones *Chasmantha* y *Pachycarpa*. Después, como propone Gentry 1982, Sudamérica compone otro de los centros de diversificación de la flora neotropical, ejemplificado por las secciones *Blepharophylla* y *Scytophylla*. Un tercer centro de diversidad del Neotrópico de origen reciente (Wendt 1998) al norte de Centroamérica en la región de Mega-México; representado por cinco especies (*G. amplifolia*, *G. galeottiana*, *G. dolichoipoda*, *G. aeruginosa*, *G. tomentosa*). Tyron (1972) propone un cuarto centro de diversidad al sudeste de Brasil representado por 15 especies de

Guatteria y tres pequeños clados; y un quinto en las Guayanas con 33 especies de *Guatteria*, disyunciones observadas en *Stephanopodium* (Prance, 1982).

Por último, hay algunos casos anecdóticos de especies del clado C, que son discordantes con la distribución al grupo de especies al que pertenecen. Casos como el de *G. aeruginosa* al norte de Centroamérica es un grupo de especies de en la costa del Paraná, o especies de amplia distribución como *G. blepharophylla*, *G. scytophylla*, *G. tomentosa*, que se podrían atribuir a algún dispersor de gran movilidad como aves reportadas en *Guatteria* (p. ej. Quetzales; Zeng *et al.*, 2014; Maas *et al.*, 2015).

Adaptaciones a nuevos ambientes en los bosques tropicales

Las adaptaciones a los climas cálidos son persistentes a lo largo de la historia evolutiva de *Guatteria*, solamente fue hasta recientemente que se adaptaron las especies a otro tipo de ambientes más secos o de grandes altitudes. Lo cual concuerda con la “hipótesis de conservacionismo de nicho tropical” (Wiens & Donoghue, 2004; Donoghue, 2008) que sugiere una gran cantidad de plantas en los bosques tropicales húmedos por ser un sitios de alta estabilidad climática. A pesar de que los biomas cálidos presentes en las zonas tropicales de América se encuentran los bosques tropicales perennifolios, los bosques inundables, bosques de montaña, bosques de niebla, bosques tropicales caducifolios, sabanas, pastizales y desiertos (Salazar *et al.*, 2007), son los bosques tropicales húmedos los que albergan la mayor diversidad (Myers *et al.*, 2000). Debido a que los cambios de ambientes con grandes cantidades de precipitación a ambientes más secos como los bosques tropicales caducifolios o sabanas, implican adaptaciones fisiológicas específicas a la sequía (O’Brien *et al.*, 2014) como la pérdida de hojas para mantener el agua (Dexter *et al.*, 2018), aprovechar mejor las reservas de agua en el suelo (Borchert, 1998), resistencia a incendios (Jacob *et al.*, 2015), o una menor disposición de nutrientes (Murphy & Bowman, 2012). La adaptación a climas secos es compleja y se ve reflejada en pocas especies de *Guatteria* adaptadas recientemente a climas más secos.

La adaptación de los bosques tropicales de tierras bajas a bosques húmedos de tierras altas no requieren tantas adaptaciones importantes ya que hay una variedad de microclimas con condiciones de precipitación y temperatura muy similares en latitudes cercanas al ecuador (Klinges & Scheffers, 2021), pero en latitudes más lejanas al ecuador se requieren adaptaciones a una marcada estacionalidad o adaptaciones al frío en grandes altitudes (Prentice *et al.*, 1992), las cuales son escasas en especies tropicales (Smith & Mayle, 2018). Esto explica porque hay pocas especies de *Guatteria* en latitudes no tan cercanas al ecuador, la separación de especies de un lado al otro de los Andes y una mayor presencia de especies adaptadas a nuevos ambientes en zonas montañosas que a ambientes secos.

Conclusiones.

Los marcadores nucleares son una fuente de información fiable para resolver las relaciones filogenéticas a nivel infra genérico, y su extensivo uso en gran cantidad tiene la capacidad de resolver relaciones evolutivas de incluso grupos de origen reciente, aunque en *Guatteria* en algunos clados aun presentan cierta incertidumbre.

En *Guatteria* se reconocen tres clados principales: Clado A (una especie) y como subgénero (***Anomalantha***); Clado B (31 especies) con dos secciones (***Chasmantha*** 2 y ***Heteropetalum*** 29 especies) y una subsección (***Pachycarpa***); Clado C (136 especies) como una sección (***Blepharophylla***) y una subsección (***Scytophylla***).

Con el uso de mayor cantidad de especies y marcadores nucleares, se ha logrado constatar que la vicarianza es un proceso relevante para explicar la distribución actual de *Guatteria*, contrario a lo anteriormente propuesto por Erkens *et al.*, (2009).

Parte de la biodiversidad del Neotrópico cuenta con un origen reciente. La gran cantidad de especies que aporta *Guatteria* al Neotrópico diversificó del Mioceno medio al Plioceno entre 15 Ma a 5 Ma, un origen bastante reciente.

La evidencia disponible sugiere que la diversidad actual de *Guatteria* se originó debido a la separación de región de GAARlandia, para expandirse en Sudamérica, la zona de los Andes y posteriormente colonizar Centroamérica y el resto del neotrópico en eventos recientes.

La diversidad actual de las especies de *Guatteria* es el resultado de los cambios geológicos y climáticos asociados a sus fluctuaciones durante el Mioceno y el Plioceno.

El conservacionismo de nicho tropical está presente en las especies del bosque tropical húmedo como ejemplifica *Guatteria*. Ya que el bosque tropical húmedo de tierras bajas es el ambiente ancestral y actualmente el más representativo entre las especies del género *Guatteria*. Con escasas especies

llegaron a colonizar y adaptarse a ambientes de tierras altas o secos en los últimos 7 Ma.

En Centroamérica y los Andes se haya una diversidad única y altamente variada y reciente de especies que componen el bosque tropical húmedo ejemplificado por la sección ***Chasmantha*** en *Guatteria*. Mientras que la diversidad de *Guatteria* en Sudamérica es amplia poco variada y reciente como muestra la sección ***Blepharophylla***.

La historia evolutiva de los bosques tropicales en América es compleja, debido a que la estructura de grupos como *Guatteria* presentan diversos centros de diversidad, tanto en regiones más heterogéneas como Centroamérica o los Andes como más homogéneas en Sudamérica, con distintos linajes a lo largo de su extensión.

Referencias Bibliográficas:

Ali, J.R., Hedges, S.B., 2021. Colonizing the Caribbean: New geological data & an updated land-vertebrate colonization record challenge the GAARlandia land-bridge hypothesis. *Journal of Biogeography* 48, 2699–2707. <https://doi.org/10.1111/jbi.14234>

Andermann, T. *et al.* (2018) ‘SECAPR—a bioinformatics pipeline for the rapid & user-friendly processing of targeted enriched Illumina sequences, from raw reads to alignments’, *PeerJ*, 6, p. e5175. Available at: <https://doi.org/10.7717/peerj.5175>.

Antonelli, A. *et al.* (2018) ‘Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(23), pp. 6034–6039.

Ashton, P.S. (1969) ‘Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence’, *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1–2), pp. 155–196. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01818.x>.

Bankevich, A. *et al.* (2012) ‘SPAdes: A New Genome Assembly Algorithm & Its Applications to Single-Cell Sequencing’, *Journal of Computational Biology*, 19(5), pp. 455–477. Available at: <https://doi.org/10.1089/cmb.2012.0021>.

Bernal, R. *et al.* (2019) ‘Could coastal plants in western Amazonia be relicts of past marine incursions?’, *Journal of Biogeography*, 46(8), pp. 1749–1759. Available at: <https://doi.org/10.1111/jbi.13560>.

Bloom, D. & Lovejoy, N. (2011) ‘The Biogeography of Marine Incursions in South America’, in, pp. 137–144. Available at: <https://doi.org/10.1525/california/9780520268685.003.0008>.

Borchert, R., 1998. Responses of Tropical Trees to Rainfall Seasonality & its Long-Term Changes. *Climatic Change* 39, 381–393. <https://doi.org/10.1023/A:1005383020063>

Bragg, J.G. *et al.* (2016) ‘Exon capture phylogenomics: efficacy across scales of divergence’, *Molecular Ecology Resources*, 16(5), pp. 1059–1068. Available at: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12449>.

Brassac, J. & Blattner, F.R. (2015) *Species-Level Phylogeny & Polyploid Relationships in Hordeum (Poaceae) Inferred by Next-Generation Sequencing & In Silico Cloning of Multiple Nuclear Loci* | *Systematic Biology* | Oxford Academic. Available at: <https://academic.oup.com/sysbio/article/64/5/792/1685829> (Accessed: 22 June 2023).

Brée, B. *et al.* (2020) ‘Diversification of African Rainforest Restricted Clades: Piptostigmateae & Annickieae (Annonaceae)’, *Diversity*, 12(6), p. 227. Available at: <https://doi.org/10.3390/d12060227>.

- Brown, J.W., Walker, J.F. & Smith, S.A. (2017) 'Phyx: phylogenetic tools for unix', *Bioinformatics*, 33(12), pp. 1886–1888. Available at: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btx063>.
- Bryson, R.W., García-Vázquez, U.O. & Riddle, B.R. (2012) 'Relative roles of Neogene vicariance & Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico', *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 62(1), pp. 447–457. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.014>.
- Buddenhagen, C. *et al.* (2016) 'Anchored Phylogenomics of Angiosperms I: Assessing the Robustness of Phylogenetic Estimates'. bioRxiv, p. 086298. Available at: <https://doi.org/10.1101/086298>.
- Castresana, J. (2000) 'Selection of Conserved Blocks from Multiple Alignments for Their Use in Phylogenetic Analysis', *Molecular Biology & Evolution*, 17(4), pp. 540–552. Available at: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026334>.
- Chanderbali, A.S., van der Werff, H. & Renner, S.S. (2001) 'Phylogeny & Historical Biogeography of Lauraceae: Evidence from the Chloroplast & Nuclear Genomes', *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88(1), pp. 104–134. Available at: <https://doi.org/10.2307/2666133>.
- Chase, M.W. & Cox, A.V. (1998) 'Gene sequences, collaboration & analysis of large data sets', *Australian Systematic Botany*, 11(2), p. 215. Available at: <https://doi.org/10.1071/SB97010>.
- Chatrou, L.W. *et al.* (2012) 'A new subfamilial & tribal classification of the pantropical flowering plant family Annonaceae informed by molecular phylogenetics', *Botanical Journal of the Linnean Society*, 169(1), pp. 5–40. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01235.x>.
- Cheng, H. *et al.* (2013) 'Climate change patterns in Amazonia & biodiversity', *Nature Communications*, 4(1), p. 1411. Available at: <https://doi.org/10.1038/ncomms2415>.
- Coates, A.G., 1996. The geological evolution of the Central American Isthmus. *Evolution & Environment in Tropical America* 21–56.
- Coates, A.G. *et al.* (2004) 'The Geology of the Darien, Panama, & the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America', *GSA Bulletin*, 116(11–12), pp. 1327–1344. Available at: <https://doi.org/10.1130/B25275.1>.
- Collinson, M. E. (1983). *Fossil plants of the London Clay* (Vol. 1). London: Palaeontological Association
- Costa, F.P., Schrago, C.G. & Mello, B. (2022) 'Assessing the relative performance of fast molecular dating methods for phylogenomic data', *BMC Genomics*, 23(1), p. 798. Available at: <https://doi.org/10.1186/s12864-022-09030-5>.

Couvreur, T.L.P. *et al.* (2008) 'Evolution of syncarpy & other morphological characters in African Annonaceae: A posterior mapping approach', *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 47(1), pp. 302–318. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.018>.

Couvreur, T.L.P. *et al.* (2011) 'Early evolutionary history of the flowering plant family Annonaceae: steady diversification & boreotropical geodispersal', *Journal of Biogeography*, 38(4), pp. 664–680. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02434.x>.

Couvreur, T.L.P. *et al.* (2019) 'Phylogenomics of the Major Tropical Plant Family Annonaceae Using Targeted Enrichment of Nuclear Genes', *Frontiers in Plant Science*, 9. Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01941> (Accessed: 6 February 2023).

Couvreur, T.L.P. *et al.* (2022) 'Two new magnoliid (*Annonaceae*, *Lauracea*) tree species from Manabí, western Ecuador', *Blumea - Biodiversity, Evolution & Biogeography of Plants*, 67(2), pp. 97–108. Available at: <https://doi.org/10.3767/blumea.2022.67.02.02>.

Davis, C.C. *et al.* (2002) 'Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(10), pp. 6833–6837. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.102175899>.

Degnan, J.H. & Rosenberg, N.A. (2009) *Gene tree discordance, phylogenetic inference & the multispecies coalescent* - *ScienceDirect*. Available at: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534709000846?casa_token=DYpObQ6MK8kAAAAA: EhYVd7IMlsLzXvj1wigxI9qSpEeoEmopBKqsvNq_li5YmLL7P75rI8GflUnZCpdr2dYMfmsz4_XM (Accessed: 22 June 2023).

Dexter, K.G., Pennington, R.T., Oliveira-Filho, A.T., Bueno, M.L., Silva de Miranda, P.L., Neves, D.M., 2018. Inserting Tropical Dry Forests Into the Discussion on Biome Transitions in the Tropics. Inserting tropical dry forests into the discussion on biome transitions in the tropics. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 6, 104. [WWW Document]. URL <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2018.00104/full> (accessed 9.23.23).

Donoghue, M.J., 2008. A Phylogenetic Perspective on the Distribution of Plant Diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 11549–11555.

Doyle, J. & Thomas, A. (1996) 'Phylogenetic analysis & character evolution in Annonaceae', *Adansonia*, 18, pp. 279–334.

Doyle, J.A. & Le Thomas, A. (2007) 'Phylogeny & Geographic History of Annonaceae', *Géographie physique et Quaternaire*, 51(3), pp. 353–361. Available at: <https://doi.org/10.7202/033135ar>.

Doyle, J.A., Endress, P.K., 2010. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae & eudicots. *Journal of Systematics & Evolution* 48, 1–35. <https://doi.org/10.1111/j.1759-6831.2009.00058.x>

Erkens, Roy H. J. *et al.* (2007) ‘Classification of a Large & Widespread Genus of Neotropical Trees, *Guatteria* (Annonaceae) & Its Three Satellite Genera *Guatteriella*, *Guatteriopsis* & *Heteropetalum*’, *Taxon*, 56(3), pp. 757–774. Available at: <https://doi.org/10.2307/25065859>.

Erkens, Roy H.J. *et al.* (2007) ‘Erkens et al 2007 Classification of a large & widespread genus of Neotropical trees, *Guatteria* (Annonaceae) & its three satellite genera *Guatteriella*, *Guatteriopsis* & *Heteropetalum*’, *TAXON*, 56(3), pp. 757–774. Available at: <https://doi.org/10.2307/25065858>.

Erkens, R.H.J. *et al.* (2007a) ‘A rapid diversification of rainforest trees (*Guatteria*; Annonaceae) following dispersal from Central into South America’, *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 44(1), pp. 399–411. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.02.017>.

Erkens, R.H.J. *et al.* (2007b) ‘Classification of a large & widespread genus of Neotropical trees, *Guatteria* (Annonaceae) & its three satellite genera *Guatteriella*, *Guatteriopsis* & *Heteropetalum*’, *TAXON*, 56(3), pp. 757–774. Available at: <https://doi.org/10.2307/25065858>.

Erkens, R.H.J., Maas, Jan.W. & Couvreur, T.L.P. (2009a) ‘Erkens et al 2009 From Africa via Europe to South America: migrational route of a species-rich genus of Neotropical lowland rain forest trees (*Guatteria*, Annonaceae)’, *Journal of Biogeography*, 36(12), pp. 2338–2352. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02162.x>.

Erkens, R.H.J., Maas, Jan.W. & Couvreur, T.L.P. (2009b) ‘From Africa via Europe to South America: migrational route of a species-rich genus of Neotropical lowland rain forest trees (*Guatteria*, Annonaceae)’, *Journal of Biogeography*, 36(12), pp. 2338–2352. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02162.x>.

Erkens, R.H.J. & Maas, P.J.M. (2008) ‘Erkens et al 2008 the *Guatteria* group disentangled: sinking *Guatteriopsis*, *Guatteriella*, & *Heteropetalum* into *Guatteria*’, *Rodriguésia*, 59(2), pp. 401–406. Available at: <https://doi.org/10.1590/2175-7860200859213>.

Errázuriz-Henao, C. *et al.* (2023) *Magmatic arc compositions governed by climate change: A biogeodynamic perspective from the Eastern Equatorial Pacific*. EGU23-11018. Copernicus Meetings. Available at: <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu23-11018>.

Faye, A. *et al.* (2016) ‘Phylogeography of the genus *Podococcus* (Palmae/Arecaceae) in Central African rain forests: Climate stability predicts unique genetic diversity’, *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 105, pp. 126–138. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.005>.

Fossil plants of the London Clay [WWW Document], n.d. URL <https://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=8668565> (accessed 9.23.23).

Gentry, A.H. (1982) ‘Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical Connections Between Central & South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny?’, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), pp. 557–593. Available at: <https://doi.org/10.2307/2399084>.

Greiner, S., Sobanski, J. & Bock, R. (2015) ‘Why are most organelle genomes transmitted maternally?’, *BioEssays*, 37(1), pp. 80–94. Available at: <https://doi.org/10.1002/bies.201400110>.

Groot, J.J. (1991) ‘Palynological evidence for late miocene, pliocene & early pleistocene climate changes in the middle U.S. Atlantic Coastal Plain’, *Quaternary Science Reviews*, 10(2), pp. 147–162. Available at: [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(91\)90015-M](https://doi.org/10.1016/0277-3791(91)90015-M).

Guo, X. *et al.* (2017) ‘A mega-phylogeny of the Annonaceae: taxonomic placement of five enigmatic genera & support for a new tribe, Phoenicantheae’, *Scientific Reports*, 7(1), p. 7323. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07252-2>.

Hart, M.L. *et al.* (2016) ‘Retrieval of hundreds of nuclear loci from herbarium specimens’, *TAXON*, 65(5), pp. 1081–1092. Available at: <https://doi.org/10.12705/655.9>.

Heath, T.A., Hedtke, S.M. & Hillis, D.M. (2008) ‘Taxon sampling & the accuracy of phylogenetic analyses’.

Hernández-Hernández, T. *et al.* (2014) ‘Beyond aridification: multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome’, *New Phytologist*, 202(4), pp. 1382–1397. Available at: <https://doi.org/10.1111/nph.12752>.

van Heusden, E.C.H. (1992) ‘Flowers of annonaceae: Morphology, classification, & evolution’, *Blumea. Supplement*, 7(1), pp. 1–218.

Hofmann, C.-C., Egger, H., King, C., 2015. LM & SEM investigations of pollen from PETM & EECO localities of Austria & Great Britain: new findings of Atherospermataceae, Annonaceae, Araceae & Arecaceae from the Lower Eocene. *Plant Syst Evol* 301, 773–793. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1116-7>

Hoorn, C. *et al.* (2022) ‘The Miocene wetland of western Amazonia & its role in Neotropical biogeography’, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 199(1), pp. 25–35. Available at: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab098>.

Hoorn, Carina *et al.* (2011) ‘The Development of the Amazonian Mega-Wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia)’, in C. Hoorn & F. P. Wesselingh (eds) *Amazonia: Landscape & Species Evolution*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell Publishing Ltd., pp. 123–142. Available at: <https://doi.org/10.1002/9781444306408.ch8>.

Ilves, K.L. & López-Fernández, H. (2014) ‘A targeted next-generation sequencing toolkit for exon-based cichlid phylogenomics’, *Molecular Ecology Resources*, 14(4), pp. 802–811. Available at: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12222>.

Iturralde-Vinent, M., MacPhee, R.D.E., 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the AMNH*: no. 238.

Iturralde-Vinent, M.A.I., D.e, R., 2023. New evidence for late Eocene-early Oligocene uplift of Aves Ridge & paleogeography of GAARlandia. 21, 1–10. <https://doi.org/10.1344/GeologicaActa2023.21.5>

Jacob, M., Annys, S., Frankl, A., De Ridder, M., Beeckman, H., Guyassa, E., Nyssen, J., 2015. Tree line dynamics in the tropical African highlands – identifying drivers & dynamics. *Journal of Vegetation Science* 26, 9–20. <https://doi.org/10.1111/jvs.12215>

Johnson, M.G. *et al.* (2016) ‘HybPiper: Extracting coding sequence & introns for phylogenetics from high-throughput sequencing reads using target enrichment’, *Applications in Plant Sciences*, 4(7), p. 1600016. Available at: <https://doi.org/10.3732/apps.1600016>.

Johnson, M.G. *et al.* (2019) ‘A Universal Probe Set for Targeted Sequencing of 353 Nuclear Genes from Any Flowering Plant Designed Using k-Medoids Clustering’, *Systematic Biology*, 68(4), pp. 594–606. Available at: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy086>.

Kadlec, M. *et al.* (2017) ‘Targeted NGS for species level phylogenomics: “made to measure” or “one size fits all”?’’, *PeerJ*, 5, p. e3569. Available at: <https://doi.org/10.7717/peerj.3569>.

Katoh, K. & Standley, D.M. (2013) ‘MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance & Usability’, *Molecular Biology & Evolution*, 30(4), pp. 772–780. Available at: <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>.

Klinges, D.H., Scheffers, B.R., 2021. Microgeography, Not Just Latitude, Drives Climate Overlap on Mountains from Tropical to Polar Ecosystems. *The American Naturalist* 197, 75–92. <https://doi.org/10.1086/711873>

Koek-Noorman, J., Westra, L.Y.T., 2012. Macrophotographic wood atlas of Annonaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 169, 135–189. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01237.x>

Ledo, R.M.D. & Colli, G.R. (2017) ‘The historical connections between the Amazon & the Atlantic Forest revisited’, *Journal of Biogeography*, 44(11), pp. 2551–2563. Available at: <https://doi.org/10.1111/jbi.13049>.

Leebens-Mack, J.H. *et al.* (2019) ‘Leebens-Mack et al 2019 One thousand plant transcriptomes & the phylogenomics of green plants’, *Nature*, 574(7780), pp. 679–685. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1693-2>.

Leopold, E.B., Macginitie, H.D. & Graham, A. (1972) *Development & affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains*. Amsterdam: Elsevier Pub. Co.

Li, P.-S., Thomas, D.C., Saunders, R.M.K., 2017. Historical biogeography & ecological niche modelling of the Asimina-Dissepalum clade (Annonaceae): role of ecological differentiation in Neotropical-Asian disjunctions & diversification in Asia. *BMC Evolutionary Biology* 17, 188. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1038-4>

Liu, Y. *et al.* (2019) ‘Resolution of the ordinal phylogeny of mosses using targeted exons from organellar & nuclear genomes’, *Nature Communications*, 10(1), p. 1485. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09454-w>.

Luebert, F., Weigend, M., 2014. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Frontiers in Ecology & Evolution* 2.

Maas, P.J.M. *et al.* (2019) ‘Twelve new & exciting Annonaceae from the Neotropics’, *PhytoKeys*, 126, pp. 25–69. Available at: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.126.33913>.

Manchester, S.R., 1994. Fruits & seeds of the middle Eocene Nut Beds flora, Clarno Formation, Oregon. *Paleontographica Americana* 58, 1–205.

Mandel, J.R. *et al.* (2014) ‘A target enrichment method for gathering phylogenetic information from hundreds of loci: An example from the Compositae’, *Applications in Plant Sciences*, 2(2), p. 1300085. Available at: <https://doi.org/10.3732/apps.1300085>.

Mandel, J.R. *et al.* (2019) ‘Mandel et al 2019 A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals & explosive diversifications throughout the history of Asteraceae’, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(28), pp. 14083–14088. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.1903871116>.

Mann, P., Draper, G. & Lewis, J.F. (1991) *Geologic & Tectonic Development of the North America-Caribbean Plate Boundary in Hispaniola*. Geological Society of America.

Mariac, C. *et al.* (2014) ‘Cost-effective enrichment hybridization capture of chloroplast genomes at deep multiplexing levels for population genetics & phylogeography studies’, *Molecular Ecology Resources*, 14(6), pp. 1103–1113. Available at: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12258>.

Massoni, J., Doyle, J., Sauquet, H., 2015. Fossil calibration of Magnoliidae, an ancient lineage of angiosperms. *Palaeontol Electron* 18, 1–25. <https://doi.org/10.26879/435>

Matos-Maraví, P.F. *et al.* (2013) ‘Systematics & evolutionary history of butterflies in the “Taygetis clade” (Nymphalidae: Satyrinae: Euptychiina): Towards a better understanding of Neotropical biogeography’, *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 66(1), pp. 54–68. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.005>.

Matzke, N.J. (2013) *Probabilistic Historical Biogeography: New Models for Founder-Event Speciation, Imperfect Detection, & Fossils Allow Improved Accuracy & Model-*

Testing. Ph.D. Available at:

<https://www.proquest.com/docview/1526024556/abstract/870FB4E84D3B4F03PQ/1>

(Accessed: 23 June 2023).

Matzke, N.J. (2014) ‘Model Selection in Historical Biogeography Reveals that Founder-Event Speciation Is a Crucial Process in Island Clades’, *Systematic Biology*, 63(6), pp. 951–970. Available at: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>.

Mello, B. *et al.* (2017) ‘Fast & Accurate Estimates of Divergence Times from Big Data’, *Molecular Biology & Evolution*, 34(1), pp. 45–50. Available at: <https://doi.org/10.1093/molbev/msw247>.

Mohr, B.A.R., Bernardes - de - Oliveira, M.E.C., 2004. *Endressinia brasiliana*, a Magnolialean Angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant Sciences* 165, 1121–1133. <https://doi.org/10.1086/423879>

Morales-Briones, D.F., Liston, A. & Tank, D.C. (2018) ‘Phylogenomic analyses reveal a deep history of hybridization & polyploidy in the Neotropical genus *Lachemilla* (Rosaceae)’, *New Phytologist*, 218(4), pp. 1668–1684. Available at: <https://doi.org/10.1111/nph.15099>.

Morawetz, W. & Waha, M. (1985) ‘A new pollen type, C-banded & fluorochrome counterstained chromosomes, & evolution in *Guatteria* & related genera (Annonaceae)’, *Plant Systematics & Evolution*, 150(3), pp. 119–141. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF00984191>.

Muellner, A.N. *et al.* (2006) ‘The mahogany family “out-of-Africa”: Divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid *rbcL* DNA sequences, extant, & fossil distribution of diversity’, *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 40(1), pp. 236–250. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.001>.

Muellner, A.N. *et al.* (2010) ‘Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in Central & South America’, *American Journal of Botany*, 97(3), pp. 511–518. Available at: <https://doi.org/10.3732/ajb.0900229>.

Murphy, B.P., Bowman, D.M.J.S., 2012. What controls the distribution of tropical forest & savanna? *Ecology Letters* 15, 748–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01771.x>

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

O’Brien, M.J., Leuzinger, S., Philipson, C.D., Tay, J., Hector, A., 2014. Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature Clim Change* 4, 710–714. <https://doi.org/10.1038/nclimate2281>

- Payseur, B.A. & Rieseberg, L.H. (2016) ‘A genomic perspective on hybridization & speciation’, *Molecular Ecology*, 25(11), pp. 2337–2360. Available at: <https://doi.org/10.1111/mec.13557>.
- Pennington, P.T. *et al.* (2004) ‘Pennington et al 2004 Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae & Rhamnaceae’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1450), pp. 1495–1508. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1537>.
- Perret, M., Chautems, A., De Araujo, A.O., Salamin, N., 2013. Temporal & spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences | *Botanical Journal of the Linnean Society* | Oxford Academic
<https://academic.oup.com/botlinnean/article/171/1/61/2557480>
- Petit, R.J. & Vendramin, G.G. (2007) ‘Plant phylogeography based on organelle genes: an introduction’, in S. Weiss & N. Ferrand (eds) *Phylogeography of Southern European Refugia: Evolutionary perspectives on the origins & conservation of European biodiversity*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 23–97. Available at: https://doi.org/10.1007/1-4020-4904-8_2.
- Pindell, J., Villagómez, D., Molina Garza, R., Beltrán, A., Stockli, D.F., Wildman, M., 2023. Late Cretaceous–Miocene depositional evolution of Chiapas, Mexico: A foreland controlled by collision of Greater Antilles arc & the subsequent relative migration of the Chortís Block. *Gondwana Research* 113, 116–143. <https://doi.org/10.1016/j.gr.2022.10.016>
- Pirie, M.D. *et al.* (2007) ‘Ancient paralogy in the cpDNA trnL-F region in Annonaceae: implications for plant molecular systematics’, *American Journal of Botany*, 94(6), pp. 1003–1016. Available at: <https://doi.org/10.3732/ajb.94.6.1003>.
- Pound, M.J., Haywood, A.M., Salzmann, U., Riding, J.B., Lunt, D.J., Hunter, S.J., 2011. A Tortonian (Late Miocene, 11.61–7.25Ma) global vegetation reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 300, 29–45. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.11.029>
- Pound, M.J., Salzmann, U., 2017. Heterogeneity in global vegetation & terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Sci Rep* 7, 43386. <https://doi.org/10.1038/srep43386>
- Prance, G.T. (1982) ‘A Review of the Phylogeographic Evidences for Pleistocene Climate Changes in the Neotropics’, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), pp. 594–624. Available at: <https://doi.org/10.2307/2399085>.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A., Solomon, A.M., 1992. Special Paper: A Global Biome Model Based on Plant Physiology & Dominance, Soil Properties & Climate. *Journal of Biogeography* 19, 117–134. <https://doi.org/10.2307/2845499>

- Rangel, T.F. *et al.* (2018) ‘Modeling the ecology & evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, & graves’, *Science*, 361(6399), p. eaar5452. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.aar5452>.
- Rasmussen, M.D. & Kellis, M. (2012) ‘Unified modeling of gene duplication, loss, & coalescence using a locus tree’, *Genome Research*, 22(4), pp. 755–765. Available at: <https://doi.org/10.1101/gr.123901.111>.
- Ree, R.H. & Smith, S.A. (2008) ‘Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, & Cladogenesis’, *Systematic Biology*. Edited by A. Baker, 57(1), pp. 4–14. Available at: <https://doi.org/10.1080/10635150701883881>.
- Réjaud, A. *et al.* (2020) ‘Historical biogeography identifies a possible role of Miocene wetlands in the diversification of the Amazonian rocket frogs (Aromobatidae: Allobates)’, *Journal of Biogeography*, 47(11), pp. 2472–2482. Available at: <https://doi.org/10.1111/jbi.13937>.
- Renner, S.S., Clausing, G. & Meyer, K. (2001) ‘Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration & long-distance dispersal’, *American Journal of Botany*, 88(7), pp. 1290–1300. Available at: <https://doi.org/10.2307/3558340>.
- Renner, S.S. & Meyer, K. (2001) ‘Melastomeae Come Full Circle: Biogeographic Reconstruction & Molecular Clock Dating’, *Evolution*, 55(7), pp. 1315–1324. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00654.x>.
- Richards, P.W. (1969) ‘Speciation in the tropical rain forest & the concept of the niche’, *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1–2), pp. 149–153. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1969.tb01817.x>.
- Richardson, J.A. *et al.* (2004) ‘Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae & Rhamnaceae’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1450), pp. 1495–1508. Available at: <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1537>.
- Richardson, J.E. *et al.* (2001) ‘Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees’, *Science*, 293(5538), pp. 2242–2245. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.1061421>.
- Rohland, N. & Reich, D. (2012) ‘Cost-effective, high-throughput DNA sequencing libraries for multiplexed target capture’, *Genome Research*, 22(5), pp. 939–946. Available at: <https://doi.org/10.1101/gr.128124.111>.
- Rabiee, M., Sayyari, E., Mirarab, S., 2019. Multi-allele species reconstruction using ASTRAL. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 130, 286–296. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.033>
- Rzedowski, J. (1991) ‘Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México’, *Acta Botanica Mexicana*, (14), pp. 3–21. Available at: <https://doi.org/10.21829/abm14.1991.611>.

- Salazar, L.F., Nobre, C.A., Oyama, M.D., 2007. Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters* 34. <https://doi.org/10.1029/2007GL029695>
- Saslis-Lagoudakis, C. *et al.* (2008) ‘Phylogenetics of neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): systematics, divergence times, & biogeography inferred from nuclear ribosomal & plastid DNA sequence data’, *American Journal of Botany*, 95(10), pp. 1270–1286. Available at: <https://doi.org/10.3732/ajb.0800101>.
- Sayyari, E., Whitfield, J.B. & Mirarab, S. (2017) ‘Fragmentary Gene Sequences Negatively Impact Gene Tree & Species Tree Reconstruction’, *Molecular Biology & Evolution*, 34(12), pp. 3279–3291. Available at: <https://doi.org/10.1093/molbev/msx261>.
- Scarcelli, N. *et al.* (2006) ‘Farmers’ use of wild relative & sexual reproduction in a vegetatively propagated crop. The case of yam in Benin’, *Molecular Ecology*, 15(9), pp. 2421–2431. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02958.x>.
- Schmickl, R. *et al.* (2015) Phylogenetic marker development for target enrichment from transcriptome & genome skim data: the pipeline & its application in southern African *Oxalis* (Oxalidaceae) - Schmickl - 2016 - Molecular Ecology Resources - Wiley Online Library. Available at: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1755-0998.12487?casa_token=VvitSKsTcE0AAAAA%3Ay3iIDRaovz21fFuDSv_Tz85MoF-ZqYovuuh_M09yKualyGskQ0Z35UstXQ72x-I0nN9P_PeB4q9eyeORHQ (Accessed: 23 June 2023).
- Schneider, J.V. *et al.* (2021) ‘Phylogenomics of the tropical plant family Ochnaceae using targeted enrichment of nuclear genes & 250+ taxa’, *TAXON*, 70(1), pp. 48–71. Available at: <https://doi.org/10.1002/tax.12421>.
- Setten, A.K. van, Koek-Noorman, J. & Schipper, T. (1992) Fruits & seeds of Annonaceae. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung. Available at: https://www.schweizerbart.de/publications/detail/isbn/9783510480135/Fruits_and_seeds_of_Annonaceae (Accessed: 6 February 2023).
- Slater, G.S.C. & Birney, E. (2005) ‘Automated generation of heuristics for biological sequence comparison’, *BMC Bioinformatics*, 6(1), p. 31. Available at: <https://doi.org/10.1186/1471-2105-6-31>.
- Smith, R.J., Mayle, F.E., 2018. Impact of mid- to late Holocene precipitation changes on vegetation across lowland tropical South America: a paleo-data synthesis. *Quaternary Research* 89, 134–155. <https://doi.org/10.1017/qua.2017.89>
- Solis-Lemus, C. & Ané, C. (2016) ‘Inferring Phylogenetic Networks with Maximum Pseudolikelihood under Incomplete Lineage Sorting’, *PLOS Genetics*, 12(3), p. e1005896. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005896>.

- Soto Gomez, M. *et al.* (2019) ‘A customized nuclear target enrichment approach for developing a phylogenomic baseline for *Dioscorea yams* (Dioscoreaceae)’, *Applications in Plant Sciences*, 7(6), p. e11254. Available at: <https://doi.org/10.1002/aps3.11254>.
- Stamatakis, A. (2014) ‘RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis & post-analysis of large phylogenies’, *Bioinformatics*, 30(9), pp. 1312–1313. Available at: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>.
- Stamatakis, A., Hoover, P. & Rougemont, J. (2008) ‘A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web Servers’, *Systematic Biology*, 57(5), pp. 758–771. Available at: <https://doi.org/10.1080/10635150802429642>.
- Stull, G.W. *et al.* (2013) ‘A targeted enrichment strategy for massively parallel sequencing of angiosperm plastid genomes’, *Applications in Plant Sciences*, 1(2), p. 1200497. Available at: <https://doi.org/10.3732/apps.1200497>.
- Tong, Y., Binford, G., Rheims, C.A., Kuntner, M., Liu, J., Agnarsson, I., 2019. Huntsmen of the Caribbean: Multiple tests of the GAARlandia hypothesis. *Molecular Phylogenetics & Evolution* 130, 259–268. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.09.017>
- Utescher, T., Mosbrugger, V., 2007. Eocene vegetation patterns reconstructed from plant diversity — A global perspective. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 247, 243–271. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.10.022>
- Walker, J.W. (1971) ‘Pollen Morphology, Phytogeography, & Phylogeny of the Annonaceae’, *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*, (202), pp. 1–130.
- Weeks, A., Daly, D.C. & Simpson, B.B. (2005) ‘The phylogenetic history & biogeography of the frankincense & myrrh family (Burseraceae) based on nuclear & chloroplast sequence data’, *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 35(1), pp. 85–101. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.12.021>.
- Wei, R., Xiang, Q., Schneider, H., Sundue, M.A., Kessler, M., Kamau, P.W., Hidayat, A., Zhang, X., 2015. Eurasian origin, boreotropical migration & transoceanic dispersal in the pantropical fern genus *Diplazium* (Athyraceae). *Journal of Biogeography* 42, 1809–1819. <https://doi.org/10.1111/jbi.12551>
- Weitemier, K. *et al.* (2014) ‘Hyb-Seq: Combining target enrichment & genome skimming for plant phylogenomics’, *Applications in Plant Sciences*, 2(9), p. 1400042. Available at: <https://doi.org/10.3732/apps.1400042>.
- West-Eberhard, M.J. (2005) *Developmental plasticity & the origin of species differences* | *PNAS*. Available at: <https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0501844102> (Accessed: 22 June 2023).
- Wiens, J.J., Donoghue, M.J., 2004. Historical biogeography, ecology & species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 639–644. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.011>

- Whitney, K.D. *et al.* (2010) 'Patterns of hybridization in plants', *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics*, 12(3), pp. 175–182. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.02.002>.
- Wilhelm, O. & Ewing, M. (1972) 'Geology & History of the Gulf of Mexico', *Geological Society of America Bulletin*, 83(3), p. 575. Available at: [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1972\)83\[575:GAHOTG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1972)83[575:GAHOTG]2.0.CO;2).
- Yang, Y. *et al.* (2015) *Dissecting Molecular Evolution in the Highly Diverse Plant Clade Caryophyllales Using Transcriptome Sequencing | Molecular Biology & Evolution | Oxford Academic*. Available at: <https://academic.oup.com/mbe/article/32/8/2001/2925547> (Accessed: 22 June 2023).
- Yu, Y. *et al.* (2015) 'RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography', *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 87, pp. 46–49. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.008>.
- Zellmer, A.J. *et al.* (2012) 'Deep Phylogeographic Structure & Environmental Differentiation in the Carnivorous Plant *Sarracenia alata*', *Systematic Biology*, 61(5), pp. 763–777. Available at: <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys048>.
- Zeng, L. *et al.* (2014) 'Zeng et al 2014 Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes & estimates of early divergence times', *Nature Communications*, 5(1), p. 4956. Available at: <https://doi.org/10.1038/ncomms5956>.
- Zhang, N. *et al.* (2012) 'Zhang et al 2012 Highly conserved low-copy nuclear genes as effective markers for phylogenetic analyses in angiosperms', *New Phytologist*, 195(4), pp. 923–937. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04212.x>.

Suplementario.

Cuadro suplementario 1. Lista de especies incluidas, deficientes o faltantes en la base de datos molecular ordenadas por clados filogenéticos, con su distribución

Nombre de la especie	Distribución	Clado
<i>Guatteria grandiflora</i>	México (Chiapas, Oaxaca, Veracruz), Guatemala, Honduras	A
<i>Guatteria acrantha</i>	Panamá (Chiriquí, Los Santos, Veraguas)	B
<i>Guatteria alata</i>	Costa Rica, Panamá.	B
<i>Guatteria allenii</i>	Panamá	B
<i>Guatteria blainii</i>	Cuba, Española (república dominicana y Haití), Puerto Rico	B
<i>Guatteria chasmantha</i>	Colombia (Antioquia, Boyacá)	B
<i>Guatteria chiriquiensis</i>	Costa Rica, Panamá	B
<i>Guatteria costaricensis</i>	Costa Rica, Panamá	B
<i>Guatteria crassipes</i>	Colombia (Antioquia, Boyacá, Chocó, Nariño, Tolima, Valle del Cauca), Ecuador del este (Carchi, Cotopaxi, Pichincha)	B
<i>Guatteria crassivenia</i>	Costa Rica (Limón)	B
<i>Guatteria elegantissima</i>	Colombia en la costa del pacifico (Valle del Cauca)	B
<i>Guatteria flagelliflora</i>	Perú Amazónico (Amazonas)	B
<i>Guatteria griseifolia</i>	Ecuador Amazónico (Morona-Santiago, Zamora-Chinchipe), Perú (San Martín)	B
<i>Guatteria microcarpa</i>	Ecuador oeste (Cañar, Cotopaxi, Esmeraldas, Guayas, Los Ríos, Manabí, Napo), Colombia adyacente (Nariño).	B
<i>Guatteria narinensis</i>	Colombia oeste (Nariño), Ecuador (Carchi, Esmeraldas)	B
<i>Guatteria oliviformis</i>	Costa Rica, Panamá	B
<i>Guatteria pachycarpa</i>	Costa Rica (Limón)	B
<i>Guatteria pacifica</i>	Colombia de la costa del Pacifico (Antioquia, Chocó, Valle del Cauca)	B

<i>Guatteria panamensis</i>	Costa Rica, Panamá	B
<i>Guatteria pittieri</i>	Colombia (Antioquia, Chocó, Nariño, Valle del Cauca), Ecuador oeste (Carchi, Esmeraldas, Pichincha)	B
<i>Guatteria pudica</i>	Costa Rica	B
<i>Guatteria reinaldii</i>	Costa Rica	B
<i>Guatteria rostrata</i>	Costa Rica	B
<i>Guatteria talamancana</i>	Costa Rica, Panamá	B
<i>Guatteria venosa</i>	Ecuador oeste (Carchi, Esmeraldas, Pichincha).	B
<i>Guatteria verrucosa</i>	Costa Rica	B
<i>Guatteria zamorae</i>	Panamá	B
<i>Guatteria araracuarae</i>	Colombia amazónica (amazona, caqueta)	C
<i>Guatteria blepharophylla</i>	Venezuela amazónica (Amazonas, Bolívar), Guyana, Guyana francesa, Ecuador amazonia (Napó, Sucumbios), Perú (Huánuco, Loreto, Madre de dios, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amapá, Amazonas, Maranhao, Mayo Grosso, Pára, Rondonia, Roraima), Bolivia (Beni)	C
<i>Guatteria decurrens</i>	Colombia amazónica (Amazonas), Ecuador (Carchi, Morona-Santiago, Napó, Pastaza, Sucumbios, Zamora-Chinchi), Perú (Amazonas, Loreto, Pasco), Brasil (Acre, Amazonas).	C
<i>Guatteria dura</i>	Colombia amazónica (Amazonas, Vaupés), Venezuela (Amazonas), Perú (Loreto), Brasil (Amazonas, Mato Grosso), Bolivia (Beni).	C
<i>Guatteria gentryi</i>	Ecuador amazónico (Napó, Pastaza, Sucumbios), Perú (Amazonas)	C
<i>Guatteria guianensis</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Vaupés), French Guyana, Ecuador (Napó, Sucumbios), Perú (Amazonas, Loreto, Madre de Dios, Pasco,	C

	San Martín), Brasil (Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia).	
<i>Guatteria hispida</i>	Brasil Amazónico (Amazonas)	C
<i>Guatteria inundata</i>	Colombia Amazónica (Vaupés), Venezuela (Amazonas), Perú (Loreto), Brasil (Amazonas, Pará, Roraima)	C
<i>Guatteria japurensis</i>	Brasil amazónico oeste (Amazonas)	C
<i>Guatteria longicuspis</i>	Colombia Amazónica (Amazonas, Caquetá, Vaupés), Venezuela (Amazonas), Ecuador (Napo, Sucumbíos), Perú (Loreto), Brasil (Amazonas, Pará).	C
<i>Guatteria megalocarpa</i>	Ecuador (Pastaza)	C
<i>Guatteria megalophylla</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Caquetá, Putumayo, Vaupés) Guyana, Ecuador Amazónico (Morona Santiago, Napo, Sucumbíos), Perú (Amazonas, Huánuco, Junín, Loreto, Pasco, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima), Bolivia (Beni, La Paz, Pando).	C
<i>Guatteria novogranatensis</i>	Colombia (Boyacá, Santander)	C
<i>Guatteria pachyphylla</i>	Venezuela Amazónica (Amazonas), Perú (Loreto)	C
<i>Guatteria anteridifera</i>	Guyana francesa, Brasil (Amapá)	C
<i>Guatteria argentea</i>	Colombia (Antioquia, Valle del Cauca)	C
<i>Guatteria ayangannae</i>	Guyana (Mt Ayanganna)	C
<i>Guatteria caribaea</i>	Pequeñas y grandes Antillas, Dominicana, Granada, Guadalupe, Martinica, Monserrat, Puerto Rico, San Cristóbal,	C
<i>Guatteria confusa</i>	Perú Amazónico (Loreto)	C
<i>Guatteria conspicua</i>	Guyana, Guyana francesa, Surinam	C
<i>Guatteria pakaraimae</i>	Guyana (Pakaraima Mts)	C
<i>Guatteria paludosa</i>	Guyana	C

<i>Guatteria rotundata</i>	Panamá	C
<i>Guatteria scandens</i>	Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Brasil Amazónico (Amapá, Amazonas, Maranhão, Pará).	C
<i>Guatteria subsessilis</i>	Colombia (Antioquia), Venezuela (Amazonas, Apure, Bolívar), Guyana, Brasil Amazónico (Amazonas, Pará), Bolivia (Beni)	C
<i>Guatteria wachenheimii</i>	Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Brasil Amazónico (Amapá)	C
<i>Guatteria capixabae</i>	Brasil (Espírito Santo)	C
<i>Guatteria emarginata</i>	Brasil (Espírito Santo)	C
<i>Guatteria rupestris</i>	Brazil (Minas Gerais, S part of Espinhaço range)	C
<i>Guatteria stenocarpa</i>	Brasil (Bahía)	C
<i>Guatteria trichocarpa</i>	Colombia Amazónica (Amazonas), Brasil (Amapá, Amazonas)	C
<i>Guatteria amapaensis</i>	Brasil (Amapá)	C
<i>Guatteria cryandra</i>	Brasil amazónica (Amapá, Pará)	C
<i>Guatteria flexilis</i>	Venezuela amazónica (Bolívar, Delta, Amacuro), Guyana	C
<i>Guatteria friesiana</i>	Brasil Amazónico (Amazonas)	C
<i>Guatteria oriximinae</i>	Brasil Amazónico (Pará)	C
<i>Guatteria aberrans</i>	Panamá, Colombia (Chocó), Brasil (Roraima)	C
<i>Guatteria aeruginosa</i>	Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia.	C
<i>Guatteria alba</i>	Perú (Loreto)	C
<i>Guatteria alticola</i>	Guyana	C
<i>Guatteria antioquiensis</i>	Colombia (Frisolo, Garrapato, Garrapato lanudo)	C
<i>Guatteria arenicola</i>	Ecuador amazónico (Zamorra-chinchipe), Perú (Cajamarca, San Martín), Brasil (Acre)	C
<i>Guatteria atabapensis</i>	Colombia amazónica (Vaupés), Venezuela (amazonas, Bolívar)	C

<i>Guatteria australis</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Goiás, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Danta Catarina, Sao Paulo)	C
<i>Guatteria beckii</i>	Bolivia (Beni, Santa Cruz), Perú (Junin), Brasil (Acre, Amazonas)	C
<i>Guatteria beniensis</i>	Bolivia (Beni)	C
<i>Guatteria brevipetiolata</i>	Ecuador (Esmeraldas, Napo)	C
<i>Guatteria campestris</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)	C
<i>Guatteria candolleana</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)	C
<i>Guatteria carchiana</i>	Ecuador (Carchi)	C
<i>Guatteria citriodora</i>	Colombia (Antioquia, Vaupés), Venezuela (Amazonas, Bolívar), Guyana, Surinam, Guyana Francesa, Perú (Madre de Dios), Brasil (Acre, Amapá, Amazonas, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Rondônia, Roraima), Bolivia (Beni, Cochabamba, La Paz)	C
<i>Guatteria cuscoensis</i>	Perú (Cusco)	C
<i>Guatteria darienensis</i>	Panamá, Colombia (Antioquia, Chocó, Córdoba)	C
<i>Guatteria delicatula</i>	Bolivia (La paz)	C
<i>Guatteria discolor</i>	Colombia (Amazonas, Vaupés), Guyana francesa, Perú Amazónico (Loreto, Madre de Dios), Brasil (Acre, Amazonas, Rondônia), Bolivia (La Paz, Pando)	C
<i>Guatteria dolichopoda</i>	Honduras, Costa Rica, Panamá	C
<i>Guatteria duckeana</i>	Brasil (Amazonas, Manaus Region).	C
<i>Guatteria duodecima</i>	Ecuador Amazónico (Morona-Santiago, Napo, Pastaza, Zamora-Chinchipe), Perú (Cusco, Loreto, Madre de Dios, Pasco, San Martín), Brasil (Acre), Bolivia (Beni, La Paz, Pando, Santa Cruz).	C

<i>Guatteria elegans</i>	Guyana francesa	C
<i>Guatteria esmeraldae</i>	Ecuador (Esmeraldas)	C
<i>Guatteria esperanzae</i>	Brasil (Manabí)	C
<i>Guatteria eugeniifolia</i>	Perú Amazónico (San Martín)	C
<i>Guatteria ferruginea</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará, Rio de Janeiro).	C
<i>Guatteria flabellata</i>	Perú Amazónico (Loreto), Brasil (Amazonas, Rondônia)	C
<i>Guatteria fractiflexa</i>	Ecuador Amazónico (Zamora-Chinchipe), Perú (Amazonas, Huánuco, San Martín)	C
<i>Guatteria galeottiana</i>	México (Oaxaca, Veracruz)	C
<i>Guatteria goudotiana</i>	Colombia (Antioquia, Huila, Nariño, Quindío, Tolima, Valle del Cauca), Ecuador (Imbabura, Napo, Pichincha, Zamora-Chinchipe)	C
<i>Guatteria amplifolia</i>	México (Chiapas, Oaxaca, Tabasco, Veracruz), Guatemala, Honduras, Belice, Nicaragua, Costa Rica, Panamá.	C
<i>Guatteria grandipes</i>	Perú Amazónico (Loreto)	C
<i>Guatteria herrerana</i>	Costa Rica (Limón)	C
<i>Guatteria hirsuta</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Cauca, Chocó, Huila, Meta, Norte de Santander, Santander, Valle del Cauca), Venezuela (Apure, Barinas, Falcón, Lara, Mérida, Portuguesa, Táchira, Trujillo, Zulia), Ecuador (Azuay, Morona-Santiago, Napo, Pastaza, Zamora-Chinchipe), Perú (Amazonas, Cajamarca, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Puno, San Martín), Brasil (Acre, Amazonas, Pará), Bolivia (Beni, Cochabamba, La Paz, Santa Cruz)	C
<i>Guatteria intermedia</i>	Noroeste Surinam, Guyana Francesa, Brasil (Amapá)	C
<i>Guatteria jefensis</i>	Panamá	C

<i>Guatteria latifolia</i>	Brasil (Minas Gerais, Rio de Janeiro)	C
<i>Guatteria leucotricha</i>	Guayana Francesa central	C
<i>Guatteria liesneri</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Guainía, Putumayo, Vaupés), Venezuela (Amazonas, Bolívar), Guyana, Surinam, French Guyana, Ecuador Amazónico (Morona Santiago, Napo, Sucumbios), Perú (Amazonas, San Martín), Brasil (Amapá, Amazonas, Pará)	C
<i>Guatteria lucens</i>	Costa Rica, Panamá	C
<i>Guatteria macropus</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais, Pará)	C
<i>Guatteria maypurensis</i>	Colombia Amazónica (Amazonas, Caquetá), Venezuela (Amazonas), Brasil (Amazonas)	C
<i>Guatteria meliodora</i>	Guyana, Perú Amazónico (Loreto), Brasil (Acre, Amazonas).	C
<i>Guatteria minutiflora</i>	Guyana oeste y Surinam central.	C
<i>Guatteria modesta</i>	Colombia Amazónica (Amazonas, Caquetá), Ecuador (Morona-Santiago, Napo, Pastaza, Sucumbios), Perú (Amazonas, Huánuco, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Ucayali), Brasil (Acre, Amazonas, Maranhão).	C
<i>Guatteria myriocarpa</i>	Brasil Amazónico (Amazonas, Pará)	C
<i>Guatteria notabilis</i>	Brasil (Minas Gerais)	C
<i>Guatteria oblongifolia</i>	Ecuador (Chimborazo, Zamora-Chinchipe), Perú (Cajamarca, Cusco, Pasco, San Martín), Bolivia (La Paz)	C
<i>Guatteria ouregou</i>	Guayana Francesa	C
<i>Guatteria partagensis</i>	Guyana (Merume Mts)	C
<i>Guatteria pastazae</i>	Ecuador Amazónico (Azuay, Morona-Santiago, Pastaza, Sucumbios, Zamora-Chinchipe), Perú (Amazonas, Cajamarca, San Martín), Brasil (Amazonas)	C

<i>Guatteria peruviana</i>	Perú Amazónico (Loreto)	C
<i>Guatteria pichincha</i>	Ecuador (Esmeraldas, Pichincha)	C
<i>Guatteria pogonopus</i>	Brasil (Alagoas, Bahía, Ceará, Espírito Santo, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraíba, Pernambuco)	C
<i>Guatteria pohliana</i>	Brasil (Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais)	C
<i>Guatteria polyantha</i>	Brasil (Pará)	C
<i>Guatteria punctata</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Boyacá, Cauca, Chocó, Guainía, Meta, Valle del Cauca, Vaupés, Vichada), Venezuela (Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro, Zulia), Guyana, Surinam, Guayana Francesa, Ecuador (Azuay, Carchi, Esmeraldas, Morona-Santiago, Napo, Pastaza, Santiago-Zamora, Sucumbios, Zamora-Chinchipe), Perú (Amazonas, Cajamarca, Cusco, Huánuco, Loreto, Madre de Dios, Oxapampa, Pasco, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amapá, Amazonas, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Rondônia), Bolivia (Beni, Cochabamba, La Paz, Pando, Santa Cruz)	C
<i>Guatteria richardii</i>	Surinam, Guayana Francesa, Brasil Amazónico (Amapá)	C
<i>Guatteria ruboides</i>	Colombia Amazónica (Amazonas) y Perú (Loreto).	C
<i>Guatteria rubrinervis</i>	Venezuela Amazónica (Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro), Guyana, Surinam, Brasil (Roraima).	C
<i>Guatteria sabuletorum</i>	Brasil Amazónico (Pará)	C
<i>Guatteria saffordiana</i>	Venezuela norte (Aragua, Carabobo, Mérida, Miranda, Táchira, Trujillo, Yaracuy)	C
<i>Guatteria sanctae-crucis</i>	Perú (Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Ucayali), Bolivia (Santa Cruz)	C
<i>Guatteria schomburgkiana</i>	Colombia (Guainía, Meta, Vaupés, Vichada), Venezuela (Amazonas, Bolívar, Tachira), Guyana, Surinam, Guayana Francesa,	C

	Brasil (Amapá, Amazonas, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Paraíba, Pernambuco, Rondônia, Roraima), Perú (Loreto), Bolivia (Beni, Pando, Santa Cruz)	
<i>Guatteria scytophylla</i>	Colombia Amazónica (Caquetá, Vaupés, Vichada), Venezuela (Amazonas), Guyana, Perú (Huánuco, Junín, Loreto, Madre de Dios, Pasco, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia), Bolivia (Beni, Pando, Santa Cruz)	C
<i>Guatteria sellowiana</i>	Brasil (Bahía, Distrito Federal, Espírito Santo, Goiás, Mato Grosso, Minas Gerais, Pernambuco, Rio de Janeiro, São Paulo)	C
<i>Guatteria sessilicarpa</i>	Panamá	C
<i>Guatteria spectabilis</i>	Ecuador Amazónico (Napo, Orellana), Perú (Loreto)	C
<i>Guatteria stenopetala</i>	Venezuela Amazónica (Amazonas)	C
<i>Guatteria stenophylla</i>	Brasil Amazónico (Amazonas).	C
<i>Guatteria stipitata</i>	Colombia (Amazonas, Antioquia, Caquetá, Meta, Santander), Venezuela (Amazonas), Ecuador (Morona Santiago, Napo, Orellana), Perú (Amazonas, Loreto, Pasco, San Martín)	C
<i>Guatteria synsepala</i>	Colombia (Antioquia)	C
<i>Guatteria terminalis</i>	Perú (Cusco, Huánuco, Pasco, Puno, Ucayali)	C
<i>Guatteria tomentosa</i>	Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia (Antioquia, Boyaca, Chocó, Cundinamarca), Ecuador (Morona-Santiago, Napo, Sucumbios), Perú (Amazonas, Cusco, Huánuco, Junín, Madre de Dios, Pasco, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amazonas, Bahía, Espírito Santo, Minas Gerais), Bolivia (Cochabamba, La Paz, Pando)	C

<i>Guatteria ucayalina</i>	Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia (Amazonas, Antioquia, Bolívar, Caquetá, Chocó, Guainía, Huila, Meta, Norte de Santander, Vaupés), Venezuela (Amazonas, Apure, Barinas, Bolívar, Carabobo, Merida, Táchira, Zulia), Guyana, Surinam, Ecuador (Morona-Santiago, Napo, Pastaza, Sucumbios, Zamora-Chinchi), Perú (Amazonas, Cusco, Huánuco, Loreto, Madre de Dios, Pasco, Puno, San Martín, Ucayali), Brasil (Acre, Amazonas, Rondônia), Bolivia (Cochabamba, La Paz, Pando	C
<i>Guatteria vallensis</i>	Colombia oeste (Chocó, Valle del Cauca)	C
<i>Guatteria venezuelana</i>	Venezuela norte (Distrito Federal, Falcón, Mérida, Miranda, Sucre, Táchira)	C
<i>Guatteria wokomungensis</i>	Guyana	C
<i>Anaxagorea panamensis</i>	-	-
<i>Anaxagorea phaeocarpa</i>	-	-
<i>Annona purpurea</i>	-	-
<i>Cymbopetalum aequale</i>	-	-
<i>Desmopsis microcarpa</i>	-	-
<i>Duguetia odorata</i>	-	-
<i>Fenerivia richardiana</i>	-	-
<i>Unonopsis bahiensis</i>	-	-
<i>Uvaria lobbiana</i>	-	-
<i>Xylopi globosa</i>	-	-
<i>Xylopi longipetala</i>	-	-
<i>Xylopi pulcherrima</i>	-	-
Especies No incluidas por mala calidad en las muestras	Distribución	Clado

1.- <i>G. bernardii</i>	Venezuela (Bolívar)	¿?
2.- <i>G. chrysophylla</i>	Ecuador Amazonas (Napó, Pastaza), Perú (Loreto)	¿?
3.- <i>G. cuatrecasasii</i>	Colombia (Antioquia, Chocó, Riseralda), Ecuador (Esmeraldas)	¿?
4.- <i>G. denudata</i>	Colombia Amazonas (Vaupés).	¿?
5.- <i>G. dotana</i>	Costa Rica	¿?
6.- <i>G. elata</i>	Colombia Amazonas (Amazonas, Vaupés), Brasil (Amazonas), Perú (Loreto)	¿?
7.- <i>G. eriopoda</i>	Perú Amazonas (Huánuco, Loreto)	¿?
8.- <i>G. foliosa</i>	Colombia Amazonas (Caquetá, Casanare, Vichada), Venezuela (Bolívar, Tachira), Guyana Francesa, Perú (Loreto), Brasil (Amazonas, Mato Grosso, Pará, Rondônia), Bolivia (Beni, Santa Cruz).	¿?
9.- <i>G. monticola</i>	Venezuela Amazonas (Amazonas, Bolívar), Guyana, Surinam	¿?
10.- <i>G. oblonga</i>	Guayana Francesa	¿?
11.- <i>G. rufotomentosa</i>	Colombia (Huila, Tolima).	¿?
12.- <i>G. rubiginosa</i>	Costa Rica y Panama	¿?
13.- <i>G. villosissima</i>	Brasil (Ceará, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)	¿?
14.- <i>G. alba</i>	Brasil (Amazonas, Pará).	¿?
15.- <i>G. antioquiensis</i>	Colombia (Meta, Vichada)	¿?
16.- <i>G. campestris</i>	Brazil (Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro).	
Especies No incluidas por falta de material (especies raras)	Distribución	Clado
1.- <i>G. auyantepuiensis</i>	Venezuela (Bolívar)	¿?

2.- <i>G. aliciae</i>	Panama (Veraguas)	¿?
3.- <i>G. Insculpta</i>	Colombia Amazonas (Amazonas, Caquetá), Venezuela (Amazonas), Brasil (Amazonas)	¿?
4.- <i>G. kamakusensis</i>	Guyana	¿?
5.- <i>G. odorata</i>	Brasil Amazonas (Pará)	¿?
6.- <i>G. scalarinervia</i>	Colombia Amazonas (Caquetá), Ecuador (Carchi, Napo, Orellana, Sucumbíos), Perú (Loreto)	¿?
7.- <i>G. pseudorotundata</i>	Panama (Comarca Ngabe-Buglé)	¿?
8.- <i>G. tenera</i>	Costa Rica	¿?
9.- <i>G. verruculosa</i>	Colombia (Norte de Santander), Venezuela (Barinas, Trujillo)	¿?
10.- <i>G. turrialbana</i>	Costa Rica, Caribbean slope	¿?

Cuadro suplementario 2. Lista de especies de *Guatteria* y especies outgroup. Acervo de muestras de datos filogenómicos utilizados.

Secuencia	Nombre de la especie	Código
RUN89I01 TAG 35	<i>Anaxagorea panamensis</i>	TC-S1777
RUN89I01 TAG 30	<i>Anaxagorea phaeocarpa</i>	TC-S1769
RUN89I01 TAG 11	<i>Annona purpurea</i>	TC-S1133
RUN89I04 TAG 71	<i>Cymbopetalum aequale</i>	TC-S2268
RUN89I02 TAG 93	<i>Desmopsis microcarpa</i>	TC-S1929
RUN89I04 TAG 84	<i>Duguetia odorata</i>	TC-S1491
RUN101NI02 TAG 56	<i>Fenerivia richardiana</i>	TC-S2196
RUN62I10 TAG 22	<i>Guatteria aberrans</i>	TC-S1097
RUN100I08 TAG 17	<i>Guatteria acrantha</i>	TC-S3355
RUN89I02 TAG 99	<i>Guatteria aeruginosa</i>	TC-S1943
RUN100I08 TAG 19	<i>Guatteria alata</i>	TC-S3364
RUN100I11 TAG 67	<i>Guatteria alba</i>	TC-S3414
RUN89I01 TAG 25	<i>Guatteria allenii</i>	TC-S1762
RUN100I11 TAG 78	<i>Guatteria alticola</i>	TC-S3493
RUN100I08 TAG 28	<i>Guatteria amapaensis</i>	TC-S3407
RUN89I02 TAG 92	<i>Guatteria amplifolia</i>	TC-S1924

RUN100I05 TAG 14	<i>Guatteria anteridifera</i>	TC-S1963
RUN100I11 TAG 58	<i>Guatteria antioquiensis</i>	TC-S3351
RUN100I12 TAG 31	<i>Guatteria araracuarae</i>	TC-S3391
RUN89I02 TAG 91	<i>Guatteria arenicola</i>	TC-S1922
RUN89I01 TAG 24	<i>Guatteria argentea</i>	TC-S1759
RUN100I11 TAG 57	<i>Guatteria atabapensis</i>	TC-S3345
RUN89I02 TAG 97	<i>Guatteria australis</i>	TC-S1937
RUN100I11 TAG 68	<i>Guatteria ayangannae</i>	TC-S3415
RUN100I11 TAG 94	<i>Guatteria beckii</i>	TC-S3523
RUN100I08 TAG 48	<i>Guatteria beniensis</i>	TC-S3686
RUN89I02 TAG 90	<i>Guatteria blainii</i>	TC-S1918
RUN100I05 TAG 10	<i>Guatteria blepharophylla</i>	TC-S1495
RUN100I08 TAG 42	<i>Guatteria brevipetiolata</i>	TC-S3670
RUN89I03 TAG 27	<i>Guatteria campestris</i>	TC-S2441
RUN100I11 TAG 75	<i>Guatteria candolleana</i>	TC-S3478
RUN100I08 TAG 36	<i>Guatteria capixabae</i>	TC-S3483
RUN100I11 TAG 87	<i>Guatteria carchiana</i>	TC-S3709
RUN88I09 TAG 80	<i>Guatteria caribaea</i>	TC-S1734
RUN100I08 TAG 37	<i>Guatteria chasmantha</i>	TC-S3486
RUN89I01 TAG 18	<i>Guatteria chiriquiensis</i>	TC-S1745
RUN88I09 TAG 81	<i>Guatteria citriodora</i>	TC-S1741
RUN100I11 TAG 59	<i>Guatteria confusa</i>	TC-S3356
RUN89I02 TAG 60	<i>Guatteria conspicua</i>	TC-S1792
RUN88I09 TAG 86	<i>Guatteria costaricensis</i>	TC-S1746
RUN89I02 TAG 62	<i>Guatteria crassipes</i>	TC-S1799
RUN100I08 TAG 35	<i>Guatteria crassivenia</i>	TC-S3475
RUN100I12 TAG 37	<i>Guatteria cryandra</i>	TC-S3437
RUN100I11 TAG 79	<i>Guatteria cuscoensis</i>	TC-S3521
RUN102NI10 TAG 60	<i>Guatteria darienensis</i>	TC-S4189
RUN89I01 TAG 19	<i>Guatteria decurrens</i>	TC-S1749
RUN100I08 TAG 24	<i>Guatteria delicatula</i>	TC-S3376
RUN89I01 TAG 20	<i>Guatteria discolor</i>	TC-S1750
RUN89I01 TAG 21	<i>Guatteria dolichopoda</i>	TC-S1751
RUN100I11 TAG 63	<i>Guatteria duckeana</i>	TC-S3380
RUN87I01 TAG 30	<i>Guatteria duodecima</i>	TC-S1843
RUN100I08 TAG 16	<i>Guatteria dura</i>	TC-S3342
RUN100I08 TAG 25	<i>Guatteria elegans</i>	TC-S3381
RUN100I11 TAG 64	<i>Guatteria elegantissima</i>	TC-S3383

RUN100I11 TAG 62	<i>Guatteria emarginata</i>	TC-S3378
RUN100I06 TAG 79	<i>Guatteria esmeraldae</i>	TC-S3176
R89 I07 T53	<i>Guatteria esperanzae</i>	TC-S3160
RUN103I10 TAG97	<i>Guatteria eugeniifolia</i>	TC-S4696
RUN87I01 TAG 47	<i>Guatteria ferruginea</i>	TC-S1877
RUN89I04 TAG 93	<i>Guatteria flabellata</i>	TC-S2263
RUN100I11 TAG 56	<i>Guatteria flagelliflora</i>	TC-S3344
RUN100I06 TAG 102	<i>Guatteria flexilis</i>	TC-S3334
RUN103I08 TAG9	<i>Guatteria fractiflexa</i>	TC-S3699
RUN100I08 TAG 18	<i>Guatteria friesiana</i>	TC-S3360
RUN100I08 TAG 13	<i>Guatteria galeottiana</i>	TC-S3335
RUN100I08 TAG 14	<i>Guatteria gentryi</i>	TC-S3336
RUN87I01 TAG 43	<i>Guatteria goudotiana</i>	TC-S1865
RUN89I01 TAG 17	<i>Guatteria grandiflora</i>	TC-S1743
RUN100I11 TAG 65	<i>Guatteria grandipes</i>	TC-S3385
RUN100I08 TAG 26	<i>Guatteria griseifolia</i>	TC-S3386
RUN100I05 TAG 12	<i>Guatteria guianensis</i>	TC-S1500
RUN100I12 TAG 44	<i>Guatteria herrerana</i>	TC-S3496
RUN87I01 TAG 41	<i>Guatteria hirsuta</i>	TC-S1862
RUN100I12 TAG 43	<i>Guatteria hispida</i>	TC-S3492
RUN102I11 TAG 35	<i>Guatteria intermedia</i>	TC-S2836
RUN89I02 TAG 70	<i>Guatteria inundata</i>	TC-S1872
RUN100I12 TAG 25	<i>Guatteria japurensis</i>	TC-S3272
RUN62I10 TAG 23	<i>Guatteria jefensis</i>	TC-S1098
RUN100I05 TAG 13	<i>Guatteria latifolia</i>	TC-S1959
RUN100I06 TAG 91	<i>Guatteria leucotricha</i>	TC-S3270
RUN87I01 TAG 36	<i>Guatteria liesneri</i>	TC-S1857
RUN101NI05 TAG 53	<i>Guatteria longicuspis</i>	TC-S3273
RUN87I01 TAG 29	<i>Guatteria lucens</i>	TC-S1841
RUN89I02 TAG 100	<i>Guatteria macropus</i>	TC-S1949
RUN87I01 TAG 35	<i>Guatteria maypurensis</i>	TC-S1856
RUN100I12 TAG 52	<i>Guatteria megalocarpa</i>	TC-S3719
RUN87I01 TAG 31	<i>Guatteria megalophylla</i>	TC-S1846
Run103I08 TAG15	<i>Guatteria meliodora</i>	TC-S4196
RUN100I06 TAG 89	<i>Guatteria microcarpa</i>	TC-S2704
RUN100I06 TAG 93	<i>Guatteria minutiflora</i>	TC-S3285
RUN87I01 TAG 37	<i>Guatteria modesta</i>	TC-S1858
RUN100I06 TAG 96	<i>Guatteria myriocarpa</i>	TC-S3299

RUN100I06 TAG 76	<i>Guatteria narinensis</i>	TC-S3136
RUN89I02 TAG 101	<i>Guatteria notabilis</i>	TC-S1951
RUN100I06 TAG 95	<i>Guatteria novogranatensis</i>	TC-S3295
RUN89I02 TAG 72	<i>Guatteria oblongifolia</i>	TC-S1886
RUN87I01 TAG 38	<i>Guatteria oliviformis</i>	TC-S1859
RUN100I06 TAG 92	<i>Guatteria oriximinae</i>	TC-S3283
RUN89I02 TAG 69	<i>Guatteria ouregou</i>	TC-S1844
RUN100I11 TAG 74	<i>Guatteria pachycarpa</i>	TC-S3473
RUN100I12 TAG 27	<i>Guatteria pachyphylla</i>	TC-S3294
RUN87I01 TAG 39	<i>Guatteria pacifica</i>	TC-S1860
RUN100I12 TAG 26	<i>Guatteria pakaraimae</i>	TC-S3277
RUN100I06 TAG 94	<i>Guatteria paludosa</i>	TC-S3286
RUN100I12 TAG 39	<i>Guatteria panamensis</i>	TC-S3461
RUN100I11 TAG 84	<i>Guatteria partagensis</i>	TC-S3684
RUN87I01 TAG 40	<i>Guatteria pastazae</i>	TC-S1861
RUN89I02 TAG 81	<i>Guatteria Peruviana</i>	TC-S1903
RUN89I03 TAG 10	<i>Guatteria pichincae</i>	TC-S2684
RUN87I01 TAG 49	<i>Guatteria pittieri</i>	TC-S1884
RUN87I01 TAG 33	<i>Guatteria pogonopus</i>	TC-S1852
RUN100I05 TAG 9	<i>Guatteria pohliana</i>	TC-S1954
RUN89I02 TAG 59	<i>Guatteria polyantha</i>	TC-S1790
RUN87I01 TAG 48	<i>Guatteria pudica</i>	TC-S1882
RUN89I02 TAG 73	<i>Guatteria punctata</i>	TC-S1887
RUN100I08 TAG 53	<i>Guatteria reinaldii</i>	TC-S3710
RUN89I03 TAG 50	<i>Guatteria richardii</i>	TC-S2847
RUN87I01 TAG 34	<i>Guatteria rostrata</i>	TC-S1853
RUN100I08 TAG 49	<i>Guatteria rotundata</i>	TC-S3689
RUN100I11 TAG 71	<i>Guatteria ruboides</i>	TC-S3466
RUN100I11 TAG 70	<i>Guatteria rubrinervis</i>	TC-S3462
RUN100I11 TAG 72	<i>Guatteria rupestris</i>	TC-S3467
RUN100I11 TAG 73	<i>Guatteria sabuletorum</i>	TC-S3468
RUN89I02 TAG 77	<i>Guatteria saffordiana</i>	TC-S1894
RUN100I08 TAG 43	<i>Guatteria sanctae-crucis</i>	TC-S3671
RUN89I02 TAG 76	<i>Guatteria scandens</i>	TC-S1892
RUN89I02 TAG 82	<i>Guatteria schomburgkiana</i>	TC-S1904
RUN87I01 TAG 42	<i>Guatteria scytophylla</i>	TC-S1864
RUN89I02 TAG 83	<i>Guatteria sellowiana</i>	TC-S1907
RUN100I08 TAG 20	<i>Guatteria sessilicarpa</i>	TC-S3366

RUN100I08 TAG 50	<i>Guatteria spectabilis</i>	TC-S3693
RUN89I04 TAG 100	<i>Guatteria stenocarpa</i>	TC-S2415
RUN100I08 TAG 47	<i>Guatteria stenopetala</i>	TC-S3683
RUN100I11 TAG 83	<i>Guatteria stenophylla</i>	TC-S3682
RUN89I01 TAG 23	<i>Guatteria stipitata</i>	TC-S1757
RUN89I02 TAG 78	<i>Guatteria subsessilis</i>	TC-S1897
RUN100I11 TAG 88	<i>Guatteria synsepala</i>	TC-S3715
RUN87I01 TAG 44	<i>Guatteria talamancana</i>	TC-S1867
RUN100I08 TAG 41	<i>Guatteria terminalis</i>	TC-S3669
RUN89I02 TAG 64	<i>Guatteria tomentosa</i>	TC-S1807
RUN100I11 TAG 86	<i>Guatteria trichocarpa</i>	TC-S3707
RUN89I02 TAG 80	<i>Guatteria ucayalina</i>	TC-S1901
RUN100I08 TAG 52	<i>Guatteria vallensis</i>	TC-S3708
RUN100I08 TAG 54	<i>Guatteria venezuelana</i>	TC-S3711
RUN89I03 TAG 11	<i>Guatteria venosa</i>	TC-S2690
RUN87I01 TAG 46	<i>Guatteria verrucosa</i>	TC-S1874
RUN89I02 TAG 84	<i>Guatteria wachenheimii</i>	TC-S1909
RUN100I11 TAG 80	<i>Guatteria wokomungensis</i>	TC-S3667
RUN89I02 TAG 85	<i>Guatteria zamorae</i>	TC-S1910
RUN101I01 TAG 7	<i>Unonopsis bahiensis</i>	TC-S1952
RUN89I01 TAG 40	<i>Uvaria lobbiana</i>	TC-S1167
99RUN89I07 TAG 24	<i>Xylopiya globosa</i>	TC-S2025
RUN89I07 TAG 30	<i>Xylopiya longipetala</i>	TC-S2035
RUN101NI02 TAG 95	<i>Xylopiya pulcherrima</i>	TC-S2627

Cuadro suplementario 3. Cuadro con los valores de los valores de exones recuperados contando como total 469 exones.

Especies	Exones recuperados	Porcentaje de exones recuperados	suma de los porcentajes de cada exon	porcentaje de la suma de los porcentajes de cada exon
<i>Anaxagorea panamensis</i>	410	87.42004	435.3768	92.83087
<i>Anaxagorea phaeocarpa</i>	412	87.84648	424.377	90.4855
<i>Cymbopetalum aequale</i>	447	95.30917	377.0158	80.38717
<i>Duguetia odorata</i>	461	98.29424	315.5319	67.27758
<i>Xylopiya globosa</i>	466	99.36034	423.5768	90.31489
<i>Xylopiya longipetala</i>	462	98.50746	368.0774	78.48132
<i>Guatteria aberrans</i>	452	96.37527	433.3964	92.40862
<i>Guatteria acrantha</i>	454	96.80171	412.1147	87.87093
<i>Guatteria aeruginosa</i>	459	97.8678	423.4845	90.29519

<i>Guatteria_alata</i>	466	99.36034	432.587	92.23603
<i>Guatteria_alba</i>	458	97.65458	412.1854	87.88601
<i>Guatteria_allenii</i>	460	98.08102	418.0905	89.14509
<i>Guatteria_alticola</i>	464	98.9339	371.7823	79.27127
<i>Guatteria_amapaensis</i>	468	99.78678	383.5469	81.77973
<i>Guatteria_amplifolia</i>	454	96.80171	417.8496	89.09374
<i>Guatteria_anteridifera</i>	465	99.14712	428.5761	91.38084
<i>Guatteria_antioquensis</i>	453	96.58849	413.1032	88.08171
<i>Guatteria_araracuarae</i>	463	98.72068	382.7838	81.61701
<i>Guatteria_arenicola</i>	460	98.08102	413.0332	88.06678
<i>Guatteria_argentea</i>	461	98.29424	426.349	90.90598
<i>Guatteria_atabapensis</i>	462	98.50746	344.3308	73.41808
<i>Guatteria_attenuata</i>	461	98.29424	405.7281	86.50919
<i>Guatteria_australis</i>	462	98.50746	411.8561	87.81579
<i>Guatteria_ayangannae</i>	463	98.72068	378.5028	80.70423
<i>Guatteria_beckii</i>	468	99.78678	420.5539	89.67034
<i>Guatteria_beniensis</i>	467	99.57356	402.8044	85.8858
<i>Guatteria_blainii</i>	461	98.29424	409.0775	87.22335
<i>Guatteria_blepharophylla</i>	465	99.14712	424.135	90.43391
<i>Guatteria_brevipetiolata</i>	465	99.14712	430.2283	91.7331
<i>Guatteria_campestris</i>	440	93.81663	415.2044	88.52972
<i>Guatteria_candolleana</i>	465	99.14712	416.8161	88.87336
<i>Guatteria_capixabae</i>	465	99.14712	412.3345	87.91781
<i>Guatteria_carchiana</i>	465	99.14712	416.649	88.83775
<i>Guatteria_caribaea</i>	466	99.36034	380.3963	81.10795
<i>Guatteria_chasmantha</i>	465	99.14712	428.2619	91.31384
<i>Guatteria_chiriquiensis</i>	426	90.83156	419.9135	89.5338
<i>Guatteria_citriodora</i>	464	98.9339	429.2045	91.51482
<i>Guatteria_clusiifoli</i>	458	97.65458	429.6879	91.61789
<i>Guatteria_confusa</i>	464	98.9339	358.2921	76.3949
<i>Guatteria_conspicua</i>	465	99.14712	419.6587	89.47947
<i>Guatteria_costaricensis</i>	461	98.29424	425.7218	90.77223
<i>Guatteria_crassipes</i>	463	98.72068	404.2121	86.18595
<i>Guatteria_crassivenia</i>	463	98.72068	432.9104	92.30498
<i>Guatteria_cryandra</i>	465	99.14712	419.2149	89.38484
<i>Guatteria_cuscoensis</i>	463	98.72068	421.4495	89.86131
<i>Guatteria_dariensis</i>	465	99.14712	400.8734	85.47407
<i>Guatteria_decurrens</i>	463	98.72068	328.4546	70.03297
<i>Guatteria_delicatula</i>	462	98.50746	431.3768	91.97799
<i>Guatteria_discolor</i>	463	98.72068	425.658	90.75864
<i>Guatteria_dolichopoda</i>	462	98.50746	426.2357	90.88181
<i>Guatteria_duckeana</i>	465	99.14712	428.1671	91.29362

<i>Guatteria_duodecima</i>	439	93.60341	375.7031	80.10728
<i>Guatteria_dura</i>	460	98.08102	414.8939	88.46352
<i>Guatteria_elegans</i>	464	98.9339	413.9401	88.26015
<i>Guatteria_elegantissima</i>	460	98.08102	416.6986	88.84832
<i>Guatteria_emarginata</i>	466	99.36034	410.8322	87.59748
<i>Guatteria_esmeraldae</i>	464	98.9339	432.6316	92.24555
<i>Guatteria_ferruginea</i>	401	85.50107	308.8684	65.85681
<i>Guatteria_flabellata</i>	441	94.02985	375.8593	80.14057
<i>Guatteria_flagelliflora</i>	451	96.16205	430.3013	91.74868
<i>Guatteria_flexilis</i>	463	98.72068	421.9559	89.96928
<i>Guatteria_friesiana</i>	465	99.14712	370.8814	79.07919
<i>Guatteria_galeottiana</i>	465	99.14712	427.3158	91.11211
<i>Guatteria_galeottiana</i>	465	99.14712	431.7975	92.0677
<i>Guatteria_gentryi</i>	462	98.50746	428.425	91.34861
<i>Guatteria_goudotiana</i>	439	93.60341	356.7837	76.07329
<i>Guatteria_grandiflora</i>	462	98.50746	419.5859	89.46394
<i>Guatteria_grandipes</i>	463	98.72068	414.4629	88.37161
<i>Guatteria_griseifolia</i>	461	98.29424	419.2675	89.39605
<i>Guatteria_guianensis</i>	465	99.14712	432.5334	92.2246
<i>Guatteria_herrerana</i>	455	97.01493	431.2946	91.96046
<i>Guatteria_heteropetala</i>	461	98.29424	405.3968	86.43855
<i>Guatteria_hirsuta</i>	440	93.81663	366.9246	78.23553
<i>Guatteria_hispida</i>	468	99.78678	366.5353	78.15251
<i>Guatteria_inundata</i>	464	98.9339	423.1556	90.22507
<i>Guatteria_japurensis</i>	464	98.9339	431.614	92.02858
<i>Guatteria_jefensis</i>	448	95.52239	396.2081	84.47933
<i>Guatteria_latifolia</i>	466	99.36034	430.0571	91.69662
<i>Guatteria_leucotricha</i>	465	99.14712	430.8849	91.87312
<i>Guatteria_liesneri</i>	437	93.17697	359.6409	76.6825
<i>Guatteria_longicuspis</i>	468	99.78678	405.4178	86.44302
<i>Guatteria_longicuspis</i>	462	98.50746	428.2672	91.31497
<i>Guatteria_lucens</i>	438	93.39019	392.8649	83.7665
<i>Guatteria_macropus</i>	459	97.8678	418.9093	89.31968
<i>Guatteria_maypurensis</i>	433	92.32409	366.2526	78.09224
<i>Guatteria_megalocarpa</i>	465	99.14712	386.1521	82.33519
<i>Guatteria_megalophylla</i>	433	92.32409	371.4113	79.19217
<i>Guatteria_meliadora</i>	465	99.14712	420.103	89.57421
<i>Guatteria_microcarpa</i>	465	99.14712	433.992	92.53561
<i>Guatteria_minutiflora</i>	466	99.36034	426.9733	91.03908
<i>Guatteria_modesta</i>	436	92.96375	375.9022	80.14972
<i>Guatteria_myriocarpa</i>	462	98.50746	416.8892	88.88896
<i>Guatteria_narinensis</i>	466	99.36034	431.708	92.04862

<i>Guatteria_notabilis</i>	455	97.01493	346.1712	73.81049
<i>Guatteria_novogranatensis</i>	465	99.14712	412.7246	88.00099
<i>Guatteria_oblongifolia</i>	463	98.72068	411.8576	87.81612
<i>Guatteria_oligocarpa</i>	463	98.72068	422.9425	90.17963
<i>Guatteria_oliviformis</i>	434	92.53731	373.3121	79.59746
<i>Guatteria_oriximinae</i>	460	98.08102	390.2786	83.21506
<i>Guatteria_ouregou</i>	462	98.50746	435.6419	92.8874
<i>Guatteria_pachycarpa</i>	461	98.29424	422.6198	90.11083
<i>Guatteria_pachyphylla</i>	459	97.8678	399.5084	85.18303
<i>Guatteria_pacifica</i>	444	94.66951	362.172	77.22217
<i>Guatteria_pakaraimae</i>	458	97.65458	412.4568	87.94388
<i>Guatteria_paludosa</i>	463	98.72068	418.1466	89.15706
<i>Guatteria_panamensis</i>	450	95.94883	426.2385	90.88241
<i>Guatteria_partagensis</i>	465	99.14712	418.1017	89.14749
<i>Guatteria_pastazae</i>	435	92.75053	379.052	80.82132
<i>Guatteria_peruviana</i>	453	96.58849	409.5798	87.33046
<i>Guatteria_pichincae</i>	461	98.29424	407.342	86.8533
<i>Guatteria_pittieri</i>	441	94.02985	352.1046	75.07561
<i>Guatteria_pogonopus</i>	427	91.04478	362.4081	77.27251
<i>Guatteria_pohlana</i>	464	98.9339	425.0872	90.63694
<i>Guatteria_polyantha</i>	463	98.72068	343.5606	73.25385
<i>Guatteria_pudica</i>	426	90.83156	295.7021	63.04948
<i>Guatteria_punctata</i>	461	98.29424	428.1621	91.29256
<i>Guatteria_reinaldii</i>	465	99.14712	432.6629	92.25222
<i>Guatteria_revoluta</i>	448	95.52239	412.8312	88.02371
<i>Guatteria_richardii</i>	455	97.01493	403.9392	86.12776
<i>Guatteria_rigida</i>	434	92.53731	329.5929	70.27568
<i>Guatteria_rostrata</i>	439	93.60341	355.7131	75.84501
<i>Guatteria_rotundata</i>	466	99.36034	435.7505	92.91056
<i>Guatteria_rubiginosa</i>	464	98.9339	435.8863	92.93952
<i>Guatteria_ruboides</i>	465	99.14712	400.6801	85.43285
<i>Guatteria_rubrinervis</i>	463	98.72068	409.0315	87.21355
<i>Guatteria_rupestris</i>	463	98.72068	417.9824	89.12206
<i>Guatteria_sabuletorum</i>	465	99.14712	418.2292	89.17467
<i>Guatteria_saffordiana</i>	455	97.01493	424.5936	90.53168
<i>Guatteria_sanctae-crucis</i>	463	98.72068	430.5055	91.79223
<i>Guatteria_scandens</i>	463	98.72068	428.0723	91.27341
<i>Guatteria_schomburgkiana</i>	457	97.44136	416.0244	88.70457
<i>Guatteria_scytophylla</i>	435	92.75053	373.893	79.72132
<i>Guatteria_sellowiana</i>	455	97.01493	413.7542	88.22051
<i>Guatteria_sessilicarpa</i>	465	99.14712	426.2926	90.89394
<i>Guatteria_sp</i>	466	99.36034	435.3804	92.83165

<i>Guatteria_spectabilis</i>	463	98.72068	431.5487	92.01464
<i>Guatteria_stenocarpa</i>	447	95.30917	329.7134	70.30135
<i>Guatteria_stenopetala</i>	460	98.08102	420.7934	89.7214
<i>Guatteria_stenophylla</i>	463	98.72068	405.4759	86.45543
<i>Guatteria_stipitata</i>	461	98.29424	424.4991	90.51153
<i>Guatteria_subsessilis</i>	460	98.08102	424.877	90.59212
<i>Guatteria_synsepala</i>	465	99.14712	416.825	88.87526
<i>Guatteria_talamancana</i>	420	89.55224	380.2316	81.07284
<i>Guatteria_terminalis</i>	466	99.36034	425.9627	90.82361
<i>Guatteria_tomentosa</i>	456	97.22814	422.929	90.17675
<i>Guatteria_trichastema</i>	464	98.9339	428.1225	91.28411
<i>Guatteria_trichocarpa</i>	463	98.72068	419.3451	89.4126
<i>Guatteria_ucayalina</i>	459	97.8678	425.8214	90.79347
<i>Guatteria_vallensis</i>	467	99.57356	422.5426	90.09437
<i>Guatteria_venezuelana</i>	466	99.36034	426.1576	90.86516
<i>Guatteria_venosa</i>	460	98.08102	422.7133	90.13077
<i>Guatteria_verrucosa</i>	416	88.69936	337.48	71.95736
<i>Guatteria_wachenheimii</i>	459	97.8678	402.6806	85.8594
<i>Guatteria_wokomungensis</i>	464	98.9339	407.5246	86.89223
<i>Guatteria_zamora</i>	459	97.8678	408.8074	87.16576

Cuadro suplementario 4. Cuadro con los modelos considerados por BioGeoBEARS.

LnL	parámetros	d	E	AICc	AICc_wt
DEC	-453.92	0.0072	0.0058	911.9	0.99
DIVALIKE	-459.12	0.0078	2.0e-09	922.2	0.0060
BAYAREALIKE	-466.32	0.0055	0.051	936.7	4.1e-06

Figuras suplementarias.

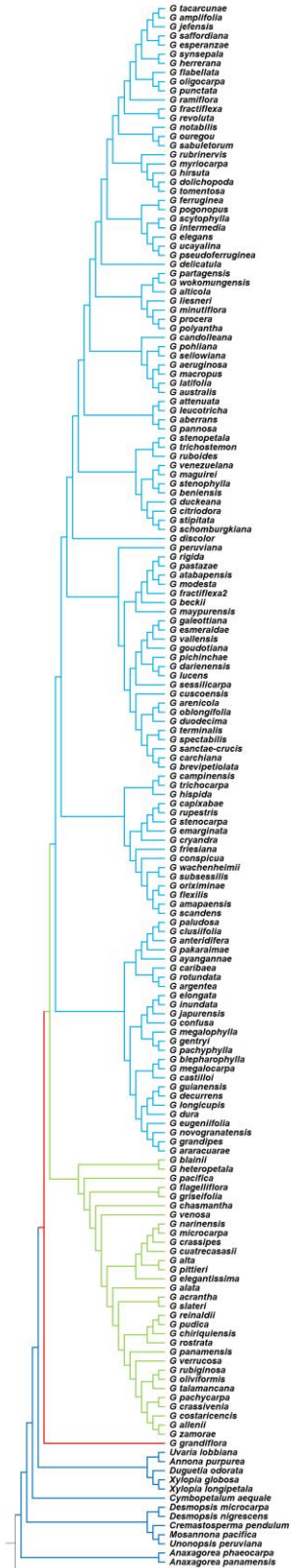


Figura suplementaria 1. Filogenia de las especies de *Guatteria* Bayesiana (Astral). Los valores de probabilidad posterior son variables a lo largo de la filogenia, pero en los clados tempranamente divergentes son robustos mientras que en algunos derivados con valores más bajos. clado A en rojo, clado B en verde, clado C en azul.

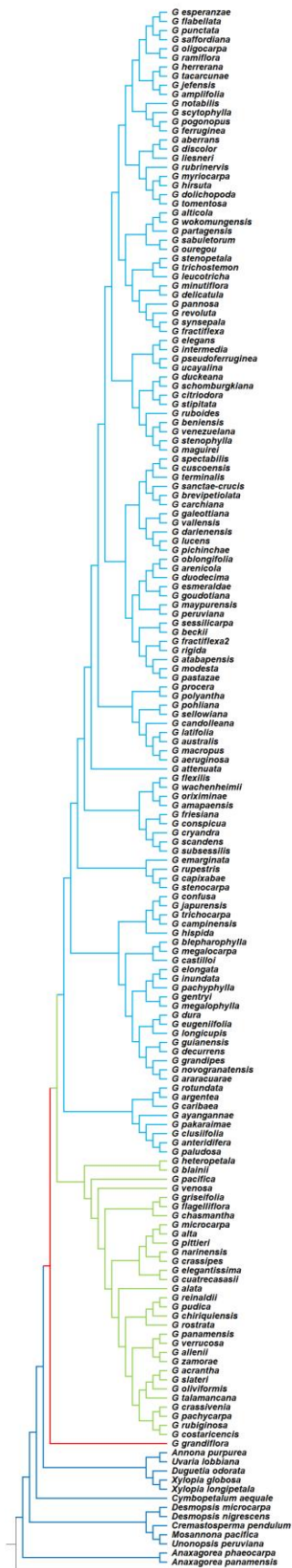


Figura suplementaria 2. Filogenia de las especies de *Guatteria* Bayesiana (Iqtree). Los valores de probabilidad posterior son variables a lo largo de la filogenia, pero en los clados tempranamente divergentes son robustos mientras que en algunos derivados con valores más bajos. clado A en rojo, clado B en verde, clado C en azul.

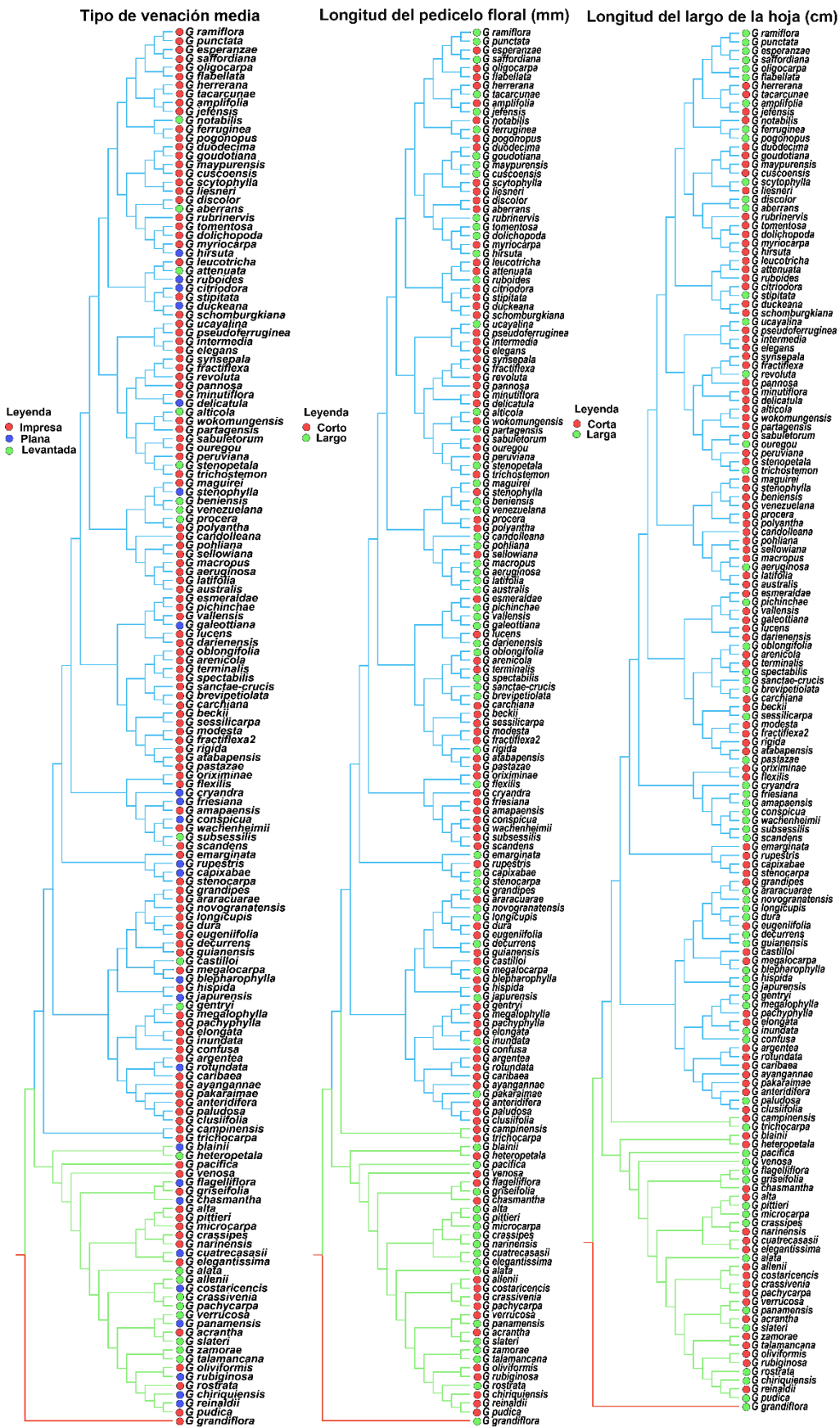
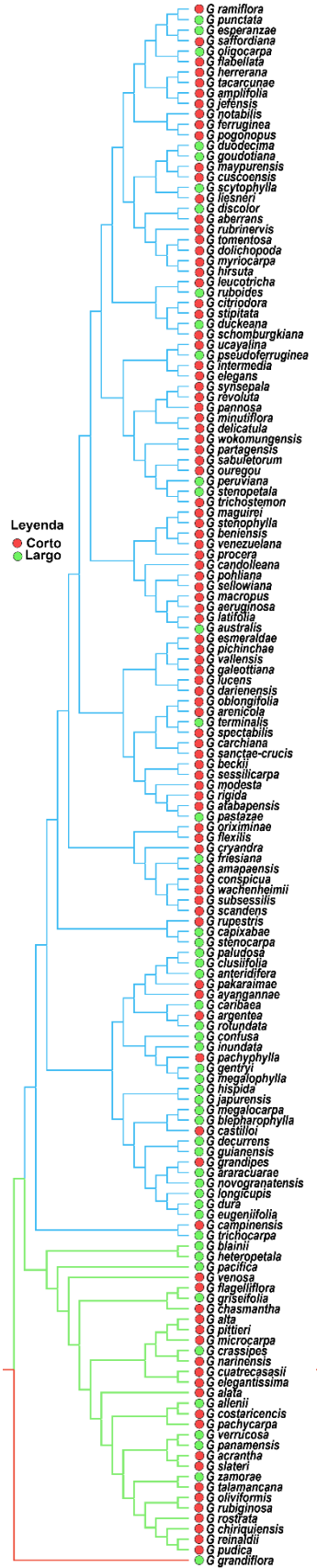
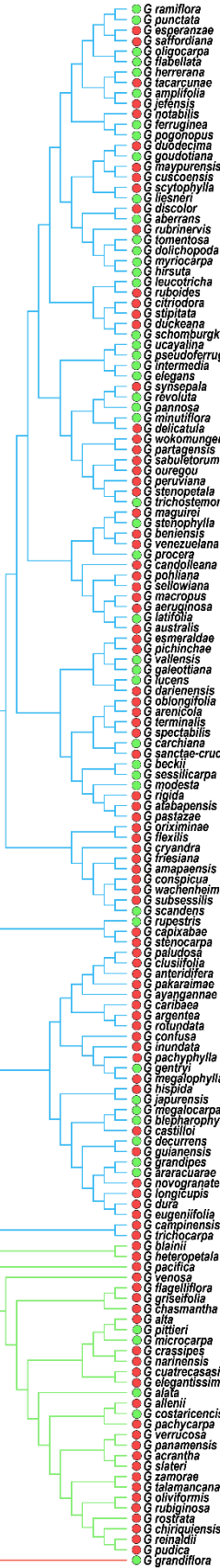


Figura suplementaria 3. Mapeo de caracteres en la filogenia de RAxML sobre longitud de monocarpas, longitud del stipe y tipo de ornamentación de la semilla.

Longitud de los monocarpas (mm)



Longitud del stipe (mm)



Tipo de ornamentación de la semilla (mm)

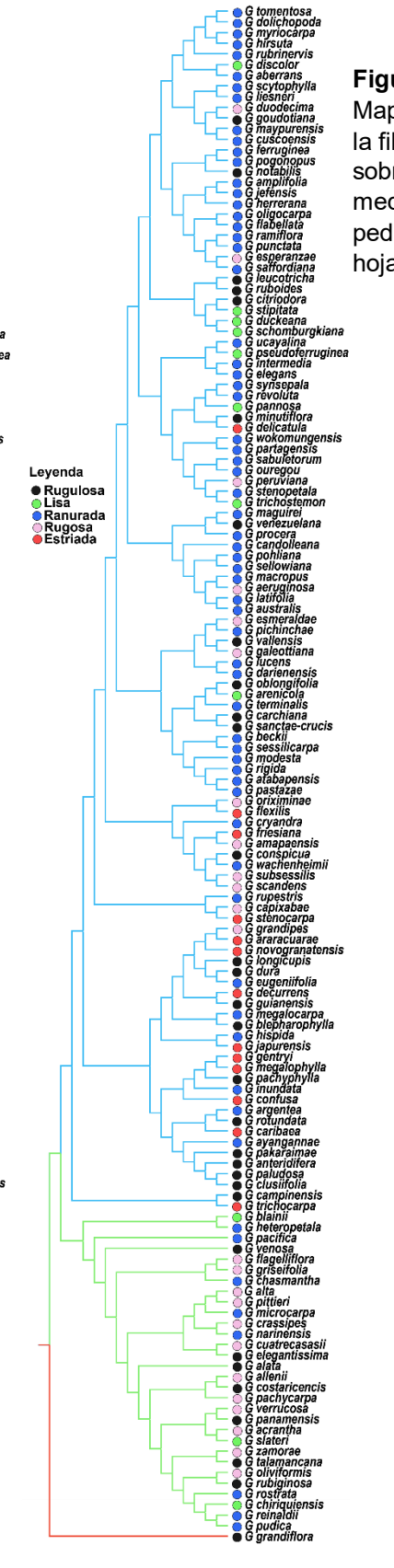


Figura suplementaria 4.
 Mapeo de caracteres en la filogenia de RAXML sobre tipos de venación media, longitud del pedicelo y largo de la hoja.

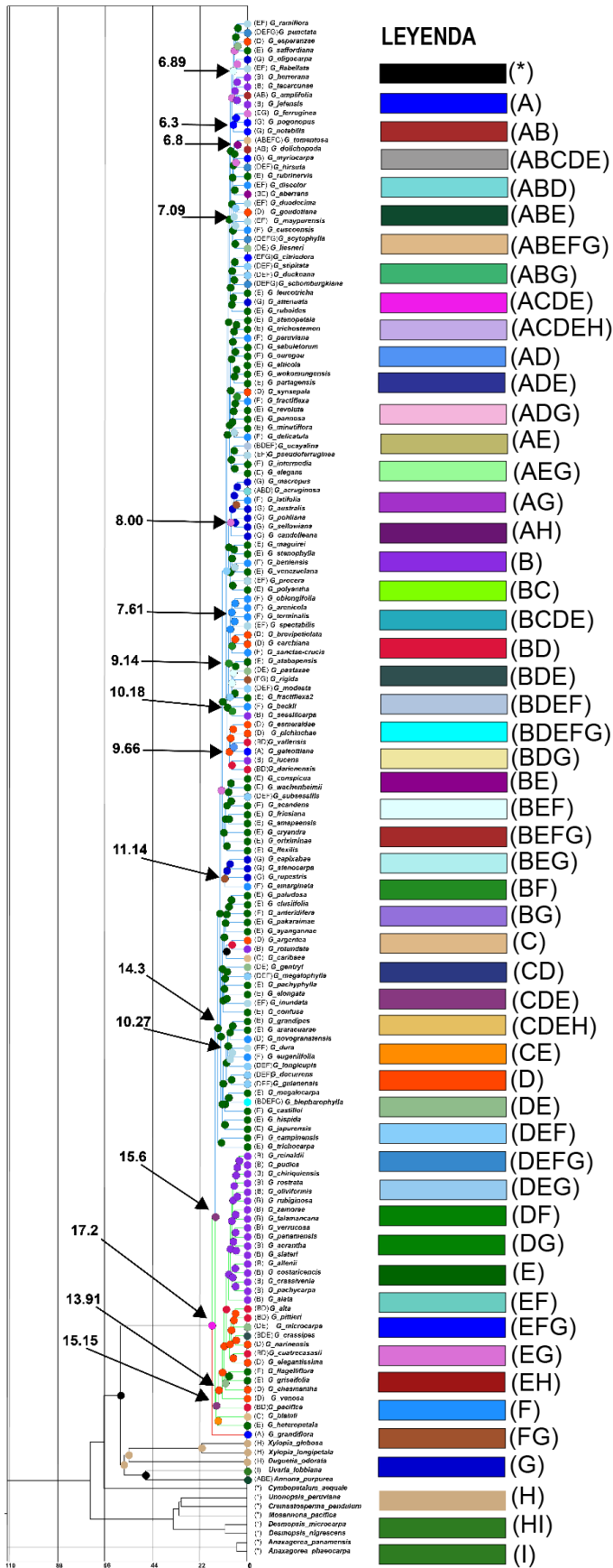


Figura suplementaria 5.
 Reconstrucción de estados ancestrales (DEC). En rojo el clado A, verde clado B y azul clado C.
 Zona A: Mega-México, Zona B: Puntarenas, Zona C: Caribe, Zona D: los Andes, Zona E: Dominio pacífico, Zona F: Amazonas del oeste, Zona G: Amazonas del este.