

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

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

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

CAPÍTULO III RECONSTRUCCIÓN DE ESTADOS ANCESTRALES EN *CLOWESIA*

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

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

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

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

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

ÍNDICE DE CUADROS

INTRODUCCIÓN

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

CAPÍTULO I

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

CAPÍTULO II

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

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

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

RESUMEN

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

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

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

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