



Casa abierta al tiempo

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

**“ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y MODELADO DE NICHOS DE LA SUBTRIBU
PONERINAE (ORCHIDACEAE)”**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
PRESENTA

M. EN B. IVETH ESTRADA SÁNCHEZ
2191800121
iveth.es@hotmail.com
ORCID: 0000-0002-3806-5454

DIRECTOR DE TESIS
DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA

JURADO
PRESIDENTE

DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA
SECRETARIO

DR. CARLOS JAVIER GARCÍA CRUZ
VOCAL

DR. EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA
VOCAL

DRA. GUADALUPE MUNGUIÁ LINO
VOCAL

DR. EDUARDO RUIZ SÁNCHEZ

IZTAPALAPA, CIUDAD DE MÉXICO A 27 DE NOVIEMBRE DE 2025

El presente trabajo fue realizado en el Herbario Metropolitano Ramón Riba y Nava Esparza (UAMIZ) del Departamento de Biología y en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular, ambos de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, bajo la dirección del Dr. Mario Adolfo Espejo Serna, el asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo de los Drs. Carlos Javier García Cruz y Eduardo Alberto Pérez García.

La autora agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de CVU 637050, que comprendió del periodo de 01 de febrero de 2019 al 31 de enero de 2023. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados, con número de referencia 001480.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Nombre de la alumna: M. en B. Iveth Estrada Sánchez

Fecha de aprobación de la tesis: 27 de octubre de 2025

JURADO:

Dr. Mario Adolfo Espejo Serna

Presidente

Dr. Carlos Javier García Cruz

Secretario

Dr. Eduardo Alberto Pérez García

Vocal 1

Dra. Guadalupe Munguía Lino

Vocal 2

Dr. Eduardo Ruiz Sánchez

Vocal 3

Con gratitud y amor para ustedes, por creer en mí y por estar siempre a mi lado.

A mis padres, por su amor incondicional y su apoyo constante en cada paso de este camino.

Gracias por enseñarme el valor del esfuerzo y la perseverancia.

A mis hermanxs y sobrinxs, por ser mis cómplices y mis mejores amigxs. Sus ideas y risas han hecho que este viaje sea mucho más llevadero y lleno de alegría.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa por ser mi casa abierta al tiempo.

Al Dr. Adolfo Espejo Serna por su invaluable orientación, apoyo y paciencia a lo largo de este proceso. Su conocimiento y dedicación han sido fundamentales para el desarrollo de esta investigación.

Al Dr. Javier García Cruz por su amistad y consejos durante estos años de travesía académica. Aprecio cada conversación y momentos compartidos en los que me ha guiado con paciencia y dedicación.

Al Dr. Eduardo Pérez García por sus valiosos comentarios asesorando el presente trabajo.

A la Dra. Guadalupe Munguía Lino, al Dr. Eduardo Ruiz Sánchez y al Dr. Arturo Castro Castro, por su tiempo y valiosas observaciones durante la revisión de esta tesis. Sus aportes y sugerencias han sido fundamentales para enriquecer este trabajo.

A la mtra. Ana Rosa López Ferrari por todo el apoyo durante este tiempo, además de su invaluable amistad.

Al personal técnico y administrativo de los herbarios AMO, CHIP, CORU, HEM, IEB, MEXU y UAMIZ por las facilidades otorgadas en la consulta del material botánico.

Al Ing. Eric Hágsater, director del herbario AMO, por todas las facilidades otorgadas para la consulta de los ejemplares y para la donación de muestras de tejido vivo provenientes de UMA: MX-JB-046-MEX.

A los Bióls. Julián Duarte Salinas y Rolando Jiménez Machorro por todo el apoyo técnico en la consulta del herbario y el asesoramiento con la colección de plantas vivas.

A la Lic. Eva López por todas las facilidades otorgadas en la visita a la reserva ecológica y orquideario de Moxviuil en San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

Al Biól. Jesús Alejandro León Mendoza, director del parque nacional Lagunas de Montebello por permitirme tomar muestras del orquideario de dicho lugar.

A todo el personal técnico y administrativo del jardín botánico y orquidiario de Comitán, especialmente a las Dras. Nancy Martínez Correa y Nayeli Martínez Meléndez, por todo el apoyo y facilidades otorgadas en la donación de muestras de tejido vivo.

A la Dra. Yanin Islas Barrios y al Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero por todo el apoyo técnico en el procesamiento de las muestras en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular de la UAM-I.

Al Laboratorio de Biología y Sistemática de Monocotiledóneas del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, por el apoyo económico otorgado para cursos, congresos y viajes de colecta de material botánico.

Agradezco a todas y cada una de las personas que, de alguna manera, contribuyeron a este trabajo, ya sea a través de sus ideas, críticas constructivas o simplemente con su presencia. Cada uno de ustedes ha sido parte de este logro.



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Declaración de originalidad

La que suscribe, Iveth Estrada Sánchez, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autora de la tesis titulada: "Análisis filogenético y modelado de nicho de la subtribu Ponerinae (Orchidaceae)",

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para la obtención del grado de Doctora es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 27 de noviembre del 2025.

Atentamente


Iveth Estrada Sánchez

Nombre y firma del alumno

Este documento debe ser firmado con tinta azul y debe anexarse copia en la tesis o idónea comunicación de resultados (tesina, reporte, etc.), el documento original será conservado por el Coordinador del Posgrado.



DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD CUAJIMALPA
Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe,
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5814 6500 ext. 6534

UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Atlixco 186, Col. Leyes de
Reforma 1a Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA
Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

UNIDAD XOCHIMILCO
Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

doctoradocbs@correo.uam.mx

<http://posgradocbs.uam.mx>



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 27 de noviembre del año 2025, quien suscribe Iveth Estrada Sánchez, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autora intelectual de la tesis titulada “Análisis filogenético y modelado de nicho de la subtribu Ponerinae (Orchidaceae)”, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por Mario Adolfo Espejo Serna, Carlos Javier García Cruz y de Eduardo Alberto Pérez García, cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso de la autora o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico iveth.es@hotmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente de este.

Iveth Estrada Sánchez
2191800121



DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD CUAJIMALPA
Av. Vasco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe,
Cuajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
55 5814 6500 ext. 6534

UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Atlixco 186, Col. Leyes de
Reforma 1a Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA
Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

UNIDAD XOCHIMILCO
Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

doctoradocbs@correo.uam.mx

<http://posgradocbs.uam.mx>

ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	I
ÍNDICE DE CONTENIDO	IV
ÍNDICE DE TABLAS	VI
ÍNDICE DE FIGURAS	VII
RESUMEN	1
PALABRAS CLAVE	2
ABSTRACT	2
KEY WORDS	3
1. INTRODUCCIÓN	4
1.1 ANTECEDENTES	6
2. JUSTIFICACIÓN	10
3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	10
4. HIPÓTESIS	10
5. OBJETIVO GENERAL	11
5.1 OBJETIVOS PARTICULARES	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS	11
6.1 REVISIÓN DE HERBARIO Y BASES DE DATOS	11
6.2 DATOS DE PRESENCIA DE LA SUBTRIBU PONERINAE	11
6.3 MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS DE LA SUBTRIBU PONERINAE	12
6.4 RIQUEZA DE ESPECIES, ENDEMISMO Y CONSERVACIÓN	13
6.5 MUESTREO TAXONÓMICO Y OBTENCIÓN DE MUESTRAS	14
6.6 SELECCIÓN DE MARCADORES MOLECULARES Y GRUPOS EXTERNOS	14
6.7 EXTRACCIÓN Y CUANTIFICACIÓN DE ADN	15
6.8 AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DE ADN	16
6.9 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	16
6.9.1 <i>Máxima verosimilitud</i>	16
6.9.2 <i>Inferencia bayesiana</i>	16
6.10 TIEMPOS DE DIVERGENCIA	17
6.11 RECONSTRUCCIÓN DE ÁREAS ANCESTRALES	17
7. RESULTADOS	18
7.1 SUBTRIBU PONERINAE	18
7.2 DATOS DE PRESENCIA DE LA SUBTRIBU PONERINAE	26
7.3 MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS DE LA SUBTRIBU PONERINAE	31
7.4 RIQUEZA DE ESPECIES, ENDEMISMO Y CONSERVACIÓN	35
7.5 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	39
7.5.1 <i>Máxima verosimilitud</i>	40
7.5.2 <i>Inferencia bayesiana</i>	41
7.6 TIEMPOS DE DIVERGENCIA Y ESTIMACIÓN DE ÁREAS ANCESTRALES	42

8. DISCUSIÓN	46
8.1 LA SUBTRIBU PONERINAE	46
8.2 MODELADO DE NICHOS ECOLÓGICOS DE LA SUBTRIBU PONERINAE	46
8.3 RIQUEZA DE ESPECIES, ENDEMISMO Y CONSERVACIÓN	47
8.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	48
8.5 TIEMPOS DE DIVERGENCIA Y ÁREAS ANCESTRALES	49
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51
10. PERSPECTIVAS	61
11. ANEXOS	62
11.1 ANEXO 1. REVISIÓN TAXONÓMICA DE LA SUBTRIBU PONERINAE	62
11.2 ANEXO 2. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS	98
11.3 ANEXO 3. ARTÍCULO DERIVADO DE LA TESIS	106

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. LISTA DE VARIABLES CLIMÁTICAS DESCARGADAS DE CHELSA (KARGER ET AL., 2018).	12
TABLA 2. SECUENCIAS UTILIZADAS EN ESTE ESTUDIO, SE INDICAN LOS NÚMEROS DE ACCESO DE LAS SECUENCIAS DISPONIBLES EN GENBANK (2018) CORRESPONDIENTES A LAS SUBTRIBUS BLETIINAE, CHYSINAE, COELIINAE, LAELIINAE, PLEUROTHALLIDINAE Y PONERINAE.	15
TABLA 3. ESPECIES DE LA SUBTRIBUS CHYSINAE, COELIINAE, LAELIINAE, PLEUROTHALLIDINAE Y PONERINAE, SE INDICAN LOS PAÍSES Y LAS SUBREGIONES BIOGEOGRÁFICAS DONDE SE ENCUENTRAN Y EL CÓDIGO ASIGNADO QUE FUE INTRODUCIDO AL PROGRAMA RASP (YU ET AL., 2015).	17
TABLA 4. NOMBRES REVISADOS, EL AUTOR, LA PUBLICACIÓN, EL AÑO CORRESPONDIENTE Y SU ESTATUS, INDICANDO SI SE TRATA DE UN NOMBRE ACEPTADO O DE UN SINÓNIMO.	20
TABLA 5. DISTRIBUCIÓN POR PAÍSES, PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS, TIPOS DE VEGETACIÓN, HÁBITOS Y FORÓFITOS DE LAS ESPECIES DE LA SUBTRIBU PONERINAE. ABREVIATURAS DE LOS PAÍSES: BO: BOLIVIA, BR: BRASIL, BZ: BELICE, CO: COLOMBIA, CR: COSTA RICA, CU: CUBA, DO: REPUBLICA DOMINICANA, GF: GUAYANA FRANCESA, GT: GUATEMALA, GY: GUYANA, HN: HONDURAS, JM: JAMAICA, MX: MÉXICO, NI: NICARAGUA, PA: PANAMÁ, PE: PERÚ, PR: PUERTO RICO, PY: PARAGUAY, SV: EL SALVADOR, VE: VENEZUELA. ABREVIATURAS DE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN: BCL: BOSQUE TEMPLADO DE CONÍFERAS Y LATIFOLIADAS; BMM: BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA; BTC: BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO; BTP: BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO; H: HUMEDAL; MAX: MATORRAL XERÓFILO; P: PASTIZAL.	28
TABLA 6. ESPECIES DE LA SUBTRIBU PONERINAE Y LAS VARIABLES AMBIENTALES QUE PRESENTARON UN COEFICIENTE DE VARIACIÓN PEARSON INFERIOR A 0.85.	31
TABLA 7. VALOR DEL ÁREA BAJO LA CURVA (AUC) OBTENIDO PARA EL MODELO SELECCIONADO Y LAS VARIABLES QUE CONTRIBUYEN AL MODELO ESTÁN ORDENADAS DE MAYOR A MENOR DE ACUERDO A SU CONTRIBUCIÓN (LAS ABREVIATURAS SE DESCRIBEN EN LA TABLA 1).	32
TABLA 8. COMPARACIÓN ENTRE LA RIQUEZA DE ESPECIES, ENDEMISMO PONDERADO (WE), ENDEMISMO PONDERADO CORREGIDO (CWE) CON LOS DATOS DE PRESENCIA Y LOS DATOS DE ENM. SE INDICAN LAS CELDAS, LOS VALORES OBTENIDOS Y LAS ESPECIES UBICADAS EN LAS CELDAS.	37
TABLA 9. EDADES ESTIMADAS CON INFERENCIA BAYESIANA EN MILLONES DE AÑOS (MA), SE INDICAN LOS INTERVALOS DE CONFIANZA DEL 95%.	42

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO EJEMPLARES PERTENECIENTES A LA SUBTRIBU PONERINAE; SE INDICA LA DIVISIÓN POLÍTICA POR PAÍSES Y EN COLOR SE INDICAN LAS PROVINCIAS BIOGEOGRÁFICAS PROPUESTAS POR MORRONE ET AL. (2022).	27
FIGURA 2. MAPAS DE LOS HÁBITATS (REGIONES, ÁREAS) QUE PRESENTAN LAS CONDICIONES AMBIENTALES IDÓNEAS PARA ENCONTRAR A) ISOCHILUS ALATUS, B) I. AURANTIACUS, C) I. BRACTEATUS, D) I. CARNOSIFLORUS, E) I. CHIRIQUENSIS, F) I. LANGLASSEI, G) I. LATIBRACTEATUS, H) I. MAJOR, I) I. OAXACANUS, J) I. UNILATERALIS, K) NEMACONIA GLOMERATA, L) N. GRAMINIFOLIA, M) PONERA EXILIS Y N) P. JUNCIFOLIA.	34
FIGURA 3. RIQUEZA DE ESPECIES CON A) DATOS DE PRESENCIA, B) ENM; ENDEMISMO PONDERADO (WE) CON C) DATOS DE PRESENCIA, D) ENM; Y ENDEMISMO PONDERADO CORREGIDO (CWE) CON E) DATOS DE PRESENCIA, F) ENM, DE LA SUBTRIBU PONERINAE.	36
FIGURA 4. RIQUEZA DE ESPECIES CON A) DATOS DE PRESENCIA, B) DATOS ENM; ENDEMISMO PONDERADO (WE) CON C) DATOS DE PRESENCIA, D) DATOS ENM; Y ENDEMISMO PONDERADO CORREGIDO (CWE) CON E) DATOS DE PRESENCIA, F) DATOS ENM, DE LA SUBTRIBU PONERINAE Y ANPs.	38
FIGURA 5. RIQUEZA DE ESPECIES CON A) DATOS DE PRESENCIAS, B) DATOS ENM; ENDEMISMO PONDERADO (WE) CON C) DATOS DE PRESENCIAS, D) DATOS ENM; ENDEMISMO PONDERADO CORREGIDO (CWE) CON E) DATOS DE PRESENCIAS, F) DATOS ENM, DE LA SUBTRIBU PONERINAE Y RTPs.	39
FIGURA 6. ÁRBOL OBTENIDO CON MÁXIMA VEROSIMILITUD, LOS VALORES DE BOOSTRAP SE INDICAN EN LOS NODOS.	40
FIGURA 7. ÁRBOL FILOGENÉTICO OBTENIDO CON INFERENCIA BAYESIANA, EN LOS NODOS SE INDICAN LAS PROBABILIDADES POSTERIORES OBTENIDAS.	41
FIGURA 8. ÁRBOL DE MÁXIMA CREDIBILIDAD DE CLADOS DE LA SUBTRIBU PONERINAE OBTENIDO CON INFERENCIA BAYESIANA. EN LOS NODOS SE INDICA LA EDAD ESTIMADA EN MILLONES DE AÑOS (MA) Y EN LAS RAMAS SE MUESTRAN LOS VALORES DE PROBABILIDAD DEL TAXÓN.	44
FIGURA 9. ÁRBOL DE CONSENSO OBTENIDO CON EL ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE DISPERSIÓN Y VICARIANZA (S-DIVA). EN LOS NODOS SE INDICA UNA GRÁFICA DE PASTEL CON PORCENTAJES DE PROBABILIDAD EN COLOR DEL ÁREA ANCESTRAL QUE PUDO HABER OCUPADO EL ANCESTRO EN COMÚN DE CADA CLADO, LOS PUNTOS COLOR VERDE INDICAN LOS EVENTOS DE DISPERSIÓN....	45

FIGURA A1.1. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO ESPECIES DE LOS GÉNEROS HELLERIELLA, ISOCHILUS, NEMAConIA Y PONERA, DE LA SUBTRIBU PONERINAE.....	63
FIGURA A1.2. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO EJEMPLARES DE HELLERIELLA GUERRERENSIS Y HELLERIELLA NICARAGUENSIS.....	64
FIGURA A1.3. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO EJEMPLARES DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO ISOCHILUS.	66
FIGURA A1.4. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO EJEMPLARES DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO NEMAConIA.	88
FIGURA A1.5. LOCALIDADES DONDE SE HAN RECOLECTADO EJEMPLARES DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO PONERA.....	96
FIGURA A2.1. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS ALATUS.....	98
FIGURA A2.2. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS AURANTIACUS.	99
FIGURA A2.3. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS BRACTEATUS.	99
FIGURA A2.4. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS CARNOSIFLORUS.....	100
FIGURA A2.5. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS CHIRIQUESIS.	100
FIGURA A2.6. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS LANGLASSEI.....	101
FIGURA A2.7. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS LATIBRACTEATUS.	101
FIGURA A2.8. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS MAJOR.	102
FIGURA A2.9. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS OAXACANUS.....	102
FIGURA A2.10. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE ISOCHILUS UNILATERALIS.	103
FIGURA A2.11. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE NEMAConIA GLOMERATA.....	103

FIGURA A2.12. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE NEMACONIA GRAMINIFOLIA.	104
FIGURA A2.13. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE PONERA EXILIS.	104
FIGURA A2.14. ANÁLISIS DE CORRELACIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS DE LA ESPECIE PONERA JUNCIFOLIA.	105

RESUMEN

La subtribu Ponerinae (Orchidaceae) incluye 21 especies de los géneros *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera*. La mayoría de sus especies son epífitas y generalmente crecen en bosques mesófilos de montaña y bosques templados de coníferas y latifoliadas; estos taxa se distribuyen desde México, América Central y del Sur hasta el norte de Argentina, la mayor riqueza se localiza en la Zona de Transición Mexicana. Este grupo de plantas tiene un pie de columna prominente y un labelo articulado. Los estudios filogenéticos moleculares sugieren que es monofilético y un grupo hermano de las subtribus Pleurothallidinae y Laeliinae. Los objetivos de este estudio fueron: estimar la distribución de las especies de la subtribu Ponerinae utilizando modelos de nicho ecológico (ENM); determinar las áreas con mayor riqueza y endemismo con los datos de presencia y los modelos obtenidos; generar una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies de la subtribu Ponerinae utilizando datos moleculares, estimar los tiempos de surgimiento de cada uno de los taxa y realizar un análisis de áreas ancestrales. Se revisaron 1 045 especímenes de herbario en 10 colecciones institucionales, correspondientes a: dos especies de *Helleriella*, 11 de *Isochilus*, seis de *Nemaconia* y dos de *Ponera*, se generó una base de datos geográfica y taxonómica; los ENM fueron construidos con MaxEnt 3.3; determinamos las áreas con mayor riqueza de especies y endemismo usando una cuadrícula con celdas de 0.5° x 0.5° latitud-longitud y una superficie de 3 086.41 km² de superficie con los datos de presencia y posteriormente con los modelos obtenidos. Se solicitaron muestras de hojas frescas de diferentes colecciones vivas para extraer, amplificar y secuenciar los espaciadores internos de transcripción ribosomal nuclear y del cloroplasto el gen 3'ycf1. Las secuencias de los grupos externos se descargaron de GenBank y corresponden a cinco especies de la subtribus Bletiinae, Chyshinae, Coeliinae, Laeliinae y Pleurothallidinae. Se realizó un análisis de reloj molecular relajado con la finalidad de obtener las edades de divergencia de cada una de las especies de la subtribu, con los resultados obtenidos se generó un análisis estadístico de dispersion-vicarianza (S-DIVA) para estimar el área ancestral de los taxa de la subtribu. México es el país más diverso con 21 especies y el único con nueve especies endémicas, seguido por Guatemala con nueve especies en total. Las especies más ampliamente distribuidas son: *Isochilus linearis* y *Nemaconia striata*. Las celdas con mayor riqueza y endemismo ponderado de presencias se localizaron en los Altos de Chiapas, y la del mayor endemismo ponderado corregido se encuentra en la Faja Volcánica Transmexicana. Por otro lado, las celdas con mayor riqueza y endemismo ponderado con ENM se localizaron en la Sierra Madre del Sur,

y el mayor endemismo ponderado corregido en la Sierra Madre Oriental. La matriz alineada contiene 21 terminales con 705 pares de base y fue analizada con los algoritmos de inferencia bayesiana (BI) y máxima verosimilitud (ML). Nuestros resultados sugieren que Ponerinae es una subtribu monofilética con cuatro clados principales reconocidos como géneros monofiléticos: *Helleriella* (una especie), *Nemaconia* (tres especies), *Ponera* (dos especies) e *Isochilus* (11 especies). Se estimó que la subtribu Ponerinae surgió hace aproximadamente 38.72 millones de años durante el Eoceno en la Zona de Transición Mexicana, posteriormente probablemente se dispersó a las subregiones Antillana, Brasileña y Chacoense. Se recomienda incluir más marcadores de ADN y realizar un muestro de las especies faltantes para obtener una filogenia con altos valores en las ramas internas.

PALABRAS CLAVE

Áreas ancestrales, biogeografía, epífitas, filogenia, inferencia bayesiana

ABSTRACT

The subtribe Ponerinae (Orchidaceae) includes 21 species of the genera *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia*, and *Ponera*. Most of its species are epiphytes and usually grow on trees in cloud forests and temperate coniferous and broad-leaved forests; these taxa are distributed from Mexico, Central and South America to the north of Argentina, being the greatest richness in the Mexican Transition Zone. This group of plants have a conspicuous column foot and articulated labellum. Molecular phylogenetic studies proposed by van den Berg *et al.* (2009) and Givnish *et al.* (2015) suggest it is monophyletic and a sister group of the subtribes Pleurothallidinae and Laeliinae. The aim of this study was to estimate the distribution of the species of the subtribe Ponerinae using ecological niche models (ENM), determine areas with highest richness and endemism rates with the occurrence data and the models obtained; to generate a hypothesis of the phylogenetic relationships of the species of the subtribe Ponerinae using molecular data, estimate the divergence times of each taxa and perform an analysis of ancestral areas. We reviewed 1 045 herbarium specimens from ten institutional collections, corresponding to two species of *Helleriella*, 11 of *Isochilus*, six of *Nemaconia*, and two of *Ponera*, and a geographic and taxonomic database was generated. ENM were constructed with MaxEnt 3.3; and we determine areas with highest species richness and endemism with Biodiverse 4.3, using a grid with 0.5° x 0.5° latitude-longitude and 3 086.41 km² with occurrence and ENM data. Samples of fresh leaves were requested from different living collections to extract, amplify and sequence the

nuclear ribosomal internal transcribed spacers, and 3'ycf1 gene. Sequences of the external groups were downloaded from GenBank and correspond to five species of the subtribes Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, and Pleurothallidinae. A relaxed molecular clock analysis was performed to obtain the dates of divergence of each species of the subtribe, later we generated a statistical analysis of dispersion-vicariance (S-DIVA) to estimate the ancestral area of the taxa. Mexico is the richest country with 21 species, followed by Guatemala with nine. The more widely distributed species are: *Isochilus linearis*, and *Nemaconia striata*. The cells with higher occurrence richness and occurrence weighted endemism were in Chiapas Highlands, and the higher occurrence of corrected weighted endemism is in Transmexican Volcanic Belt, considered the nucleus of the Mexican Transition Zone. On the other hand, the cells with greater ENM richness and ENM weighted endemism were in Sierra Madre del Sur, and the higher ENM corrected weighted endemism in Sierra Madre Oriental. The aligned matrix contains 21 terminals with 705 base pairs and was analyzed with the Bayesian inference (BI) and maximum likelihood (ML) algorithms. Our results suggest that Ponerinae is a monophyletic subtribe with four major clades recognized as monophyletic genera: *Helleriella* (one species), *Nemaconia* (three species), *Ponera* (two species), and *Isochilus* (eleven species). The subtribe Ponerinae diverged 38.72 million years ago during the Eocene in the Mexican Transition Zone, later dispersed to the Antillean, Brazilian and Chacoan subregions. It is recommended to include more DNA markers to obtain a phylogeny with high values in the internal branches.

KEY WORDS

Ancestral areas, bayesian inference, biogeography, epiphytes, phylogeny

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos de la sistemática filogenética es proponer hipótesis de las relaciones de parentesco entre las especies utilizando caracteres homólogos. Estos pueden ser morfológicos, es decir, características fenotípicas de las especies o caracteres moleculares que pueden ser marcadores de ADN, ARN o proteínas.

Para proponer hipótesis filogenéticas con datos moleculares, en plantas se han utilizado diversos genes y/o regiones de ADN como los ITS (*Internal transcribed spacers*) de la región ribosomal nuclear, así como secuencias de diferentes regiones del cloroplasto. Su utilidad está determinada por la facilidad de amplificación y secuenciación, así como por los criterios de alineación de los caracteres moleculares seleccionados y el amplio muestreo de taxa (Baldwin *et al.*, 1995; Shaw *et al.*, 2007; Neubig *et al.*, 2009). La región ITS del ADN ribosomal del núcleo está conformada por dos espaciadores, ITS1 e ITS2, los cuales se pueden amplificar fácilmente mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) inclusive a partir de muestras de herbario; presenta secuencias de bases altamente conservadas con tasas de evolución muy lentas, lo que la hace apropiada para esclarecer relaciones filogenéticas entre taxa a niveles inter e intragénicos, así como intraespecíficos en angiospermas. Los análisis filogenéticos que combinan ambos espaciadores (ITS1 e ITS2), generan árboles con mayor resolución y soporte interno que los análisis basados en cualquiera de los espaciadores solos (Baldwin *et al.*, 1995; Whitten *et al.*, 2000; Peraza *et al.*, 2016). El genoma del cloroplasto se puede dividir en intrones, espaciadores intergénicos y genes que codifican proteínas; los dos primeros se conocen como regiones no codificadoras y son los que se utilizan para inferir filogenias: rpl32-trnL, trnL-trnF, trnH-psbA, el gen matK y la región ycf1, debido a que presentan una tasa de mutación más alta que las regiones codificadoras (Shaw *et al.*, 2007; Neubig *et al.*, 2009).

Existen diferentes métodos para inferir las relaciones filogenéticas de los taxa, entre ellos se pueden mencionar: los análisis de distancia que se fundamentan en el cálculo de matrices de distancia con base en los caracteres; los análisis de parsimonia que seleccionan las hipótesis más simples, es decir, hipótesis con el menor número de pasos o cambios y; los análisis de inferencia bayesiana que infieren las relaciones filogenéticas a partir de probabilidades posteriores (Morrone, 2000; Ronquist y Huelsenbeck, 2003; Drummond y Rambaut, 2007). Las hipótesis se representan en un árbol de relaciones de parentesco de las especies; cuando se obtiene más de un árbol se realiza un análisis de consenso que resume el resultado (Morrone, 2000). Los caracteres moleculares pueden acumular mutaciones a una velocidad fiable y esto se utiliza como herramienta para estimar

los tiempos de surgimiento o de divergencia de los taxa, dicho análisis se conoce como reloj molecular y estima las fechas de aparición de los taxa a partir de un análisis de inferencia bayesiana y también provee una descripción formal de los procesos de sustitución, la cual es central para entender los procesos evolutivos de los grupos, el resultado se representa con un filograma de especies (Drummond y Rambaut, 2007; Lemey *et al.*, 2009; Gamisch *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2023).

La distribución de las especies está determinada por factores ambientales e históricos y es posible realizar predicciones de su distribución actual y pasada relacionando los registros de presencia de las especies con los registros de las variables climáticas (Peterson *et al.*, 2012). Araújo y Guisan (2006) sugirieron una serie de pasos esenciales para estimar correctamente la distribución de las especies; primero hay que definir el concepto de nicho más apropiado que se utilizará en la estimación; después realizar un muestreo de los datos porque muchas veces provienen de colecciones históricas (registros de museos, herbarios, publicaciones etc.), en las cuales hay errores de identificación o de localidades de colecta; realizar un modelo predictivo ambiental; finalmente, se sugiere verificar en campo los resultados obtenidos.

El modelado de nicho ambiental (ENM) y el modelado de áreas de distribución de especies (SDM) son conceptos diferentes (Elith *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2012). SDM predice el área ocupada por las especies, ENM intenta estimar las áreas idóneas, es decir, localiza las regiones favorables a la especie (nicho fundamental) (Peterson *et al.*, 2012).

Grinnell (1917) y Hutchinson (1957) coinciden en que el concepto de nicho ecológico incluye tanto las dimensiones bióticas como abióticas con las cuales se relaciona un organismo en un espacio y tiempo determinado. Por otro lado, Soberón (2007) definió el nicho grinelliano como un espacio compuesto por las condiciones medioambientales que permiten a la especie sobrevivir (variables scenopoéticas). El mismo autor reconoce tres tipos de nicho: el nicho fundamental, que corresponde al conjunto de condiciones scenopoéticas; el nicho fundamental existente es la intersección del nicho fundamental con el espacio de variables existentes en el espacio; y el nicho realizado, que corresponde a lo que queda del nicho fundamental existente después de las interacciones con especies competidoras.

El modelado de nicho es el proceso de estimación o caracterización de la distribución de las especies en el espacio geográfico, relacionando sus presencias conocidas con las características físicas del hábitat, para predecir su posible distribución

geográfica (Peterson, 2006). Es una herramienta ampliamente utilizada por ecólogos, evolucionistas y conservacionistas para cuantificar la proliferación de especies invasoras, proponer regiones biogeográficas, evaluar el impacto del clima y el cambio del uso de suelo en la distribución de las especies, apoyar planes de manejo para la recuperación de especies, así como para mapear sitios adecuados para la reintroducción de las mismas (Guisan y Thuiller, 2005). Sin embargo, cuando se tienen pocos datos de presencia, es complicado o a veces hasta imposible realizarlo (Galante *et al.*, 2018). Por otra parte, se han propuesto índices de endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido para cuantificar los sitios con alta concentración de especies que presentan áreas de distribución restringida (Crisp *et al.*, 2001; Linder, 2001); ambos índices correlacionan el número de especies endémicas con la riqueza de especies a partir de la presencia en una cuadrícula colocada en el área estudiada (Noguera-Urbano, 2017).

La biogeografía histórica permite reconstruir distribuciones geográficas ancestrales combinando la información filogenética y la distribución actual de las especies. Uno de los métodos más conocidos y de uso común para la inferencia biogeográfica es el método estadístico basado en eventos de dispersión-vicarianza (S-DIVA). La dispersión y vicarianza junto con la extinción son los tres procesos básicos que explican los patrones de distribución de las especies (Morrone, 2008; Parenti y Ebach, 2009). En la reconstrucción ancestral, las frecuencias del nodo ancestral se promedian entre todos los árboles obtenidos y cada rango ancestral alternativo en un nodo es ponderado por la frecuencia del nodo u otra medida de apoyo para el nodo (Yu *et al.*, 2015).

1.1 Antecedentes

La familia Orchidaceae, una de las más numerosas y diversas de las angiospermas, reúne a más de 30 000 especies a nivel mundial (Dressler, 1981; Stevens, 2001). Esta riqueza y diversidad está asociada con los ambientes en los cuales se encuentran estos taxa (Hágsater *et al.*, 2005; Givnish *et al.*, 2015). La tribu Epidendreae es exclusiva de América y está conformada por las subtribus Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae (Pridgeon *et al.*, 2005; Chase *et al.*, 2015). La subtribu Ponerinae fue propuesta en 1887 por Pfitzer y posteriormente adoptada por Schlechter (1926) y Szlachetko (1995) para incluir a los taxa que presentan un pie de columna conspicuo y un labelo articulado, pero que anteriormente se encontraban en Laeliinae. Posteriormente, Dressler (1981, 1993) mencionó que era poco probable que Ponerinae en el sentido tradicional, fuera un grupo natural y lo fusionó con Laeliinae. Los estudios moleculares realizados por van den Berg *et al.* (2000) y van den Berg *et al.* (2009) muestran

que los géneros *Isochilus*, *Ponera*, *Nemaconia* y *Helleriella*, se agruparon en un linaje independiente entre las orquídeas epidendroides y sugirieron que conformen la subtribu Ponerinae *sensu stricto*. Los miembros de Ponerinae no presentan pseudobulbos como otros epidendroides, sino que presentan tallos tipo caña al igual que los taxa Pleurothallidinae.

Las clasificaciones de la familia Orchidaceae previas a los análisis filogenéticos moleculares se basan en caracteres morfológicos y anatómicos (columna, polinias y polinario). Los estudios filogenéticos con secuencias de ADN han adoptado dos enfoques; a nivel taxonómico superior, para subfamilias, se han utilizado los genes *rbcl*, *matK*, *psaB*, *Xdh* e *ycf1*; y a nivel taxonómico inferior, tribus e inferiores, se han utilizado los marcadores de cloroplasto *trnL* y *trnL-F*, *ADNr* nuclear ITS (ITS1–5.8S–ITS2) entre otros (Cameron *et al.*, 1999; Cameron, 2004; Givnish *et al.*, 2015). Los resultados obtenidos en estos análisis han colocado a Orchidaceae en el orden Asparagales con las familias Asteliaceae, Blandfordiaceae, Boryaceae, Hypoxidaceae y Lanariaceae, como hermanas siendo las más relacionadas Doryanthaceae, Iridaceae, Ixioliriaceae y Tecophilaeaceae. Orchidaceae está casi en la base de Asparagales, por lo cual, se sugiere que evolucionó hace aproximadamente 110 Ma (Givnish *et al.*, 2015; Givnish *et al.*, 2016).

Neubig *et al.* (2009) mencionaron que para inferir filogenias en plantas se han utilizado secuencias de ADN de cloroplasto porque son fáciles de amplificar y secuenciar, son variables y proporcionan caracteres filogenéticos útiles. Sin embargo realmente se usan pocas regiones para análisis filogenéticos; el gen *matK* codificador de proteínas de cloroplasto se utiliza mucho porque es fácil alinearlo, pero a nivel de especie no es informativo; el gen *ycf1* codificador de proteínas está presente en casi todos los genomas de plantas secuenciados hasta la fecha, se desconoce la función de la proteína *ycf1*, pero se ha demostrado que es esencial para la supervivencia de las plantas. Estos autores demuestran que las porciones de *ycf1* son relativamente fáciles de amplificar y alinear debido a su marco de lectura conservado; además, se demuestra que *ycf1* funciona mejor que *matK* a nivel de género y especie en términos de variabilidad y de hipótesis filogenéticas obtenidas. En contraste, *ycf1* no es más variable (en porcentaje) que ITS en cualquier conjunto de datos. Sin embargo, la facilidad de alineación y el mayor número de caracteres que ofrece *ycf1* pueden superar el mayor porcentaje de caracteres variables que en ITS.

Górniak *et al.* (2010) concluyeron que el gen *Xdh* es apropiado para resolver relaciones intrafamiliares de Orchidaceae porque es más variable que los genes *matK* e

ycf1 y también puede usarse a nivel subtribal y genérico. Por otro lado, Freudenstein y Chase (2015) analizaron las secuencias de ADN nuclear, del cloroplasto y mitocondrial para esclarecer las relaciones filogenéticas de la subfamilia Epidendroideae, probar la diversificación de caracteres y clasificar los géneros que la componen. Muchas relaciones previamente propuestas entre tribus y subtribus, fueron confirmadas y algunas fueron nuevas; sin embargo, los autores recomiendan incluir otros caracteres para obtener filogenias mejor resueltas. En este sentido, Givnish *et al.* (2015) generaron una filogenia de las tribus y subtribus de la familia Orchidaceae con la que obtuvieron que el clado Epidendreae que estaba conformado por las subtribus Bletiinae, Laeliinae, Ponerinae y Pleurothallidinae y donde Pleurothallidinae era la subtribu hermana de Ponerinae.

Por otra parte, Dong *et al.* (2018) ensamblaron los genomas completos del cloroplasto de cuatro especies de orquídeas, *Cremastra appendiculata* (D. Don) Makino, *Calanthe davidii* Franch., *Epipactis mairei* Schltr. y *Platanthera japonica* (Thunb.) Lindl. Estos autores identificaron 16 genes que podrían tener un papel importante en la adaptación de las especies de orquídeas a diversos ambientes (psbH, petD, petL, rpl22, rpl32, rpoC1, rpoC2, rps12, rps15, rps16, accD, ccsA, rbcL, ycf1, ycf2 y ycf4); se determinaron 11 regiones de puntos críticos mutacionales, incluidas cinco regiones no codificantes (intrón ndhB, ccsA-ndhD, rpl33-rps18, ndhE-ndhG y ndhF-rpl32) y seis regiones codificantes (rps16, ndhC, rpl32, ndhI, ndhK y ndhF).

Pérez-Escobar *et al.* (2020) sugieren ensamblar genomas completos para obtener mejor resolución taxonómica en los grupos de Orchidaceae; Kim *et al.* (2020) con la finalidad de comprender la evolución del plastoma de las orquídeas compararon 124 plastomas completos de Orchidaceae. Se observaron tres etapas de pérdida de genes entre los plastomas de orquídeas. La filogenia del plastoma de 124 especies de orquídeas confirmó la relación de {Apostasioideae [Vanilloideae (Cypripedioideae (Orchidoideae, Epidendroideae))]} y se estimó la edad de surgimiento hace 99.2 Ma.

En el caso de la familia Orchidaceae, se ha reportado que las regiones ITS y trnL-trnF presentan suficiente variación para inferir relaciones intergenéricas e interespecíficas (Whitten *et al.*, 2000; Pridgeon *et al.*, 2001; Sosa, 2007; Peraza *et al.*, 2016). En algunas ocasiones las combinaciones de datos moleculares con caracteres morfológicos no obtienen resultados positivos (Sosa, 2007), por lo cual, se sugiere el uso combinado de marcadores nucleares y del cloroplasto, así como un muestreo exhaustivo para proponer

hipótesis más sólidas (Whitten *et al.*, 2000; Monteiro *et al.*, 2010; Zou *et al.*, 2015; Peraza *et al.*, 2016; Salazar *et al.*, 2018; Verlynde *et al.*, 2018).

Dressler (1981) propuso que la distribución de las orquídeas está determinada por tres factores: la dispersión, la geografía a través del tiempo y las disyunciones; posteriormente, Chase (2001) mencionó que este grupo de monocotiledóneas ha tenido éxito evolutivo por la especialización en la polinización por insectos, han desarrollado estas estrategias en paralelo con muchos grupos de dicotiledóneas muy avanzadas y similares, es decir, pueden haber diversificado ampliamente una vez que se presentó una coevolución entre los polinizadores y las flores de otras familias.

Con respecto al origen de la familia Orchidaceae se han mencionado algunas hipótesis que sugieren su posible origen en Australia hace 112 Ma y de ahí se dispersaron a todo el mundo, teniendo actualmente una mayor diversidad en el neotrópico (Górniak *et al.*, 2010; Freudenstein y Chase, 2015; Givnish *et al.*, 2015; Givnish *et al.*, 2016; Pérez-Escobar *et al.*, 2017a). Por otra parte, Pérez-Escobar *et al.* (2024), mencionaron que el ancestro común más reciente de las orquídeas surgió hace aproximadamente 87 Ma, durante el Cretácico tardío en Laurasia y no en Australia como se pensaba.

En Sudamérica Pérez *et al.* (2017a) sugieren que los diferentes eventos orogénicos de los Andes ocasionaron una rápida diversificación de las orquídeas epífitas Cymbidie y Pleurothallidinae en esta región.

Las estimaciones de las edades de surgimiento de las orquídeas se han realizado a partir del registro fósil que incluye un polinario de *Meliorchis caribea* S. R. Ramírez, Gravend., R. B. Singer, C. R. Marshall & N. E. Pierce unido al mesoscutelio de una abeja sin aguijón extinta, recuperados de ámbar procedente de República Dominicana, la cual fue ubicada en la subtribu Goodyerinae (Ramírez *et al.*, 2007). En Nueva Zelanda se encontraron hojas fósiles de *Dendrobium winikaphyllum* Conran, Bannister & D. E. Lee y *Earina fouldenensis* Conran, Bannister & D. E. Lee; estos taxa pertenecen al clado basal Vandaeae/Cymbideae o Epidendreae (*Earina*) y al clado australasiano de *Dendrobium sensu lato* (Conran *et al.*, 2009). La evidencia de polinarios en los insectos en ámbar indica una diversidad de orquídeas en el neotrópico en el pasado; en República Dominicana se encontró un polinario de *Rudiculites dominicana* Poinar unido al ojo de *Proplebeia dominicana* Poinar tentativamente se asignó a la subfamilia Orchidoideae, tribu Cranichideae, subtribu Spiranthinae. Otro polinario de *Globosites apicola* Poinar fue encontrado adherido a las piezas bucales de *P. dominicana*, esta especie se asignó a la

subfamilia Epidendroideae, tribu Cymbidieae, subtribu Oncidiinae (Poinar, 2016a). La primera evidencia fósil de interacción entre insectos que polinizan orquídeas corresponde a un gorgojo (Coleoptera: Curculionidae) en ámbar dominicano con un polinario de orquídea unido a su tórax y un escarabajo (Coleoptera: Ptilodactylidae) en ámbar mexicano con un polinario adherido a sus piezas bucales. Los polinarios pertenecen a especies de la subfamilia Orchidoideae, tribu Cranichideae. El espécimen de ámbar dominicano *Cylindrocites browni* Poinar corresponde a la subtribu Spiranthinae, se encontró en la cordillera Septentrional de República Dominicana y el espécimen *Annulites mexicana* Poinar de la subtribu Cranichidinae, se encontró en el área de Simojovel, Chiapas, México (Poinar, 2016b). Finalmente *Succinanthera baltica* Poinar & Rasmussen se describió a partir de una antera con polinias y viscidio caudicular de una orquídea adherida a un mosquito incrustado en ámbar báltico por Poinar y Rasmussen (2017), se determinó tentativamente como Epidendroideae, pero no es posible asignarla a una tribu existente.

2. JUSTIFICACIÓN

Las hipótesis de relaciones filogenéticas de la familia Orchidaceae obtenidas hasta el momento, corresponden a niveles taxonómicos de familia, tribu, subtribu y género; sin embargo, la subtribu Ponerinae no es representada en su totalidad en estos estudios, algunos autores incluyen tres o cuatro especies de la subtribu Ponerinae, por lo cual este análisis busca generar información biogeográfica y evolutiva a partir de análisis filogenéticos y modelados de nicho ecológico, con la finalidad de promover su conservación.

3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

- ¿Cómo son las relaciones filogenéticas infragénicas de la subtribu Ponerinae?
- ¿Hace cuánto tiempo aparecieron las especies de Ponerinae?
- ¿Es posible estimar el área ancestral de la subtribu Ponerinae e inferir su posible ubicación?

4. HIPÓTESIS

1. Dado que los géneros *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera* presentan similitudes morfológicas se espera que formen una subtribu monofilética y que los géneros se agrupen en clados monofiléticos, también esperaríamos que el género *Nemaconia* sea el grupo hermano de *Helleriella*, *Ponera* e *Isochilus*.
2. La subtribu Ponerinae se encuentra ampliamente distribuida en el sureste mexicano y Centroamérica, debido a la alta riqueza en esta zona esperaríamos que su centro de diversificación se localice en este lugar.

5. OBJETIVO GENERAL

Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies de la subtribu Ponerinae y evaluar su historia evolutiva a partir de un análisis de áreas ancestrales con un enfoque de dispersión-vicarianza.

5.1 Objetivos particulares

- Analizar y proponer una hipótesis filogenética de la subtribu Ponerinae (*Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera*) con base en marcadores moleculares nucleares y de cloroplasto (ITS y 3'ycf1).
- Generar el modelado de nicho para cada una de las especies de la subtribu Ponerinae y estimar riqueza de especies y endemismo.
- Estimar los tiempos de divergencia de cada una de las especies de la subtribu Ponerinae y realizar un análisis de áreas ancestrales para estimar el probable origen geográfico de la subtribu.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Revisión de herbario y bases de datos

Se revisó la información disponible relativa a los nombres correspondientes a la subtribu Ponerinae, en las bases de datos Tropicos (<http://www.tropicos.org/>) del jardín botánico de Missouri y *Plants of the World Online* (POWO, 2024), de los jardines reales de Kew. Se consultaron los protólogos de todas las especies en Biodiversity Heritage Library (<https://www.biodiversitylibrary.org/>) y los ejemplares tipo disponibles en JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>). La información disponible (protólogos, fotografías digitales, claves taxonómicas, listados florísticos, etc.) para cada una de las especies se guardó en una carpeta digital y se imprimió para guardarla en una carpeta física.

Con la información contenida en la base de datos y la literatura revisada, se incluyen las descripciones de la subtribu, de los géneros y de las especies previamente publicadas, el hábitat en el que fueron observadas y se incluyen mapas con las localidades donde fueron recolectados estos registros (Anexo 1).

6.2 Datos de presencia de la subtribu Ponerinae

Se revisaron y determinaron los ejemplares de herbario de los géneros *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera*, depositados en las siguientes colecciones institucionales: Herbario AMO (AMO), Herbario del Colegio de Postgraduados (CHAPA), Herbario del Instituto de Historia Natural de Chiapas (CHIP), Herbario de la Universidad Veracruzana, campus Córdoba (CORU), Herbario Eizi Matuda de la Universidad de Ciencias y Artes de

Chiapas (HEM), Herbario del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara (IBUG), Herbario del Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A. C. (IEB), Herbario Nacional del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU), Herbario Metropolitano Ramón Riba y Nava Esparza (UAMIZ) y Herbario del Instituto de Ecología, A.C. (XAL), acrónimos de acuerdo con Thiers (2024).

Con la información de las etiquetas de los especímenes revisados, se elaboró una base de datos que incluye la siguiente información: datos taxonómicos-nomenclaturales (género, epíteto específico), datos geográficos (país, estado, municipio, localidad, elevación, latitud y longitud), datos curatoriales (nombre y número del colector, nombre del determinador y acrónimo de la colección) y datos ecológicos (tipo de vegetación, forma de vida, forófito, observaciones, fecha de floración y fecha de colecta). Los ejemplares que no tenían coordenadas geográficas fueron georreferenciados con ayuda del programa Google Earth Pro (2024) y el mapa digital de México ver. 6. 3 del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2022); los ejemplares que contaban con coordenadas geográficas fueron cotejados y en su caso corregidos con los mismos programas. Posteriormente en Rstudio (Rstudio Team, 2022), se extrajeron los datos disponibles en el sitio de Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org>) correspondientes a las especies de la subtribu Ponerinae, se verificó la nomenclatura, se eliminaron los duplicados y los registros atípicos, después se combinaron con los registros contenidos en la base de datos de los herbarios visitados. Se cuantificaron las especies por país, provincia biogeográfica, tipo de vegetación, forma de vida y forófitos.

6.3 Modelado de nicho ecológico de la subtribu Ponerinae

Se descargaron las 19 variables climáticas de la base de datos *Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas* (CHELSA, <https://chelsa-climate.org/>; Karger *et al.*, 2018; Tabla 1) con una resolución espacial de 30 segundos de arco. Para mantener la congruencia temporal entre los datos de presencia y los datos climáticos se filtraron los registros que fueron recolectados de 1980 a 2010.

Tabla 1. Lista de variables climáticas descargadas de CHELSA (Karger *et al.*, 2018).

Variable climática	Abreviatura
Temperatura promedio anual (°C)	BIO1
Oscilación diurna de la temperatura (°C)	BIO2
Isotermalidad (BIO2/BIO7*100)	BIO3
Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, %)	BIO4

Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)	BIO5
Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)	BIO6
Oscilación anual de la temperatura (°C)	BIO7
Temperatura promedio del trimestre más lluvioso (°C)	BIO8
Temperatura promedio del trimestre más seco (°C)	BIO9
Temperatura promedio del trimestre más cálido (°C)	BIO10
Temperatura promedio del trimestre más frío (°C)	BIO11
Precipitación acumulada anual (mm)	BIO12
Precipitación del periodo más lluvioso (mm)	BIO13
Precipitación del periodo más seco (mm)	BIO14
Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, %)	BIO15
Precipitación del trimestre más lluvioso (mm)	BIO16
Precipitación del trimestre más seco (mm)	BIO17
Precipitación del trimestre más cálido (mm)	BIO18
Precipitación del trimestre más frío (mm)	BIO19

Para obtener el modelado de nicho de las especies, se realizaron análisis de correlación de las variables climáticas y se eliminaron aquellas que presentaron coeficientes de correlación Pearson mayores o iguales a 0.85, como lo sugiere Sun *et al.* (2020) (ver anexo 2). Posteriormente se excluyeron las variables BIO8, BIO9, BIO18 y BIO19 debido a que estas cuatro variables combinan información de precipitación y temperatura en la misma capa y presentan defectos espaciales entre píxeles vecinos (Escobar *et al.* 2014).

Los modelos de nicho se construyeron con el programa MaxEnt 3.4.4 (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik 2008); las provincias biogeográficas propuestas por Morrone *et al.* (2022) se usaron para delimitar el espacio geográfico y ambiental donde se encuentra cada una de las especies y en algunos casos se delimitaron con polígonos. En MaxEnt 3.4.4 se indicó utilizar 75 % de los puntos para el entrenamiento del modelo y 25 % para validarlo. Los modelos con un valor de área bajo la curva (AUC) mayor o igual a 0.85 fueron seleccionados; posteriormente se visualizaron con el programa QGIS Desktop 3.28.0 (QGIS Development Team, 2023).

6.4 Riqueza de especies, endemismo y conservación

La riqueza de especies nos permite cuantificar el número de especies presentes en determinada área. El endemismo ponderado (WE) evalúa una celda de acuerdo con el nivel de endemismo de todas las especies presentes en ella, mientras que el índice de endemismo ponderado corregido (CWE) corrige el valor WE de una celda en función de su

riqueza de especies (Crisp *et al.*, 2001; Laffan *et al.*, 2010; Noguera-Urbano, 2017). Tanto la riqueza de especies como los índices de endemismo fueron estimados con el programa Biodiverse 3.1 (Laffan *et al.*, 2010) usando una cuadrícula con celdas de 0.5° x 0.5° longitud-latitud (Aagensen *et al.*, 2013). Primero se calcularon los valores de riqueza, endemismo ponderado y endemismo ponderado corregido con las presencias de las especies de la subtribu Ponerinae, posteriormente se obtuvieron los mismos valores con los modelos de nicho ecológicos de las especies previamente obtenidos. Finalmente, se comparó la ubicación geográfica de las áreas obtenidas (con mayor riqueza y endemismo, con los datos de presencias y los datos ENM) con la distribución geográfica de las áreas naturales protegidas (ANPs) y Regiones Terrestres Prioritarias (RTPs).

6.5 Muestreo taxonómico y obtención de muestras

Se solicitaron muestras de tejido vegetal (hojas frescas) de las especies de la subtribu Ponerinae a las siguientes instituciones: Jardín Botánico asociado al Herbario AMO (UMA: MX-JB-046-MEX); Reserva Ecológica y Orquideario de Moxviquil, San Cristóbal de las Casas; Jardín Botánico y Orquidiario de Comitán y Orquideario del Parque Nacional Lagunas de Montebello, de Chiapas; algunas muestras fueron proporcionadas de colecciones particulares. Las hojas frescas fueron deshidratadas y almacenadas en sílica gel hasta su procesamiento en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.

6.6 Selección de marcadores moleculares y grupos externos

Tomando en cuenta los estudios realizados en diferentes grupos de orquídeas se seleccionaron las cebadores 17SE (ACGAATTCATGGTCCGGTGAAGTGTTTCG) y 26SE (TAGAATTCCCCGGTTCGCTCGCCGTTAC) nucleares. Del cloroplasto se seleccionaron 3720F (TACGTATGTAATGAACGAATGG), INTR (TTTGATTGGGATGATCCAAGG), INTF (GATCTGGACCAATGCACATATT) y 5500R (GCTGTTATTGGCATCAAACCAATAGCG) (van den Berg *et al.*, 2009; Karremans *et al.*, 2013; Peraza *et al.*, 2016; Tamayo-Cen *et al.*, 2022).

El grupo interno está compuesto por 16 especies de la subtribu Ponerinae. Con base en las filogenias propuestas por van den Berg *et al.* (2009) y Givnish *et al.* (2015) el grupo externo comprende a *Bletia neglecta* Sosa, especie de la subtribu Bletiinae; *Chysis bractescens* Lindl., especie de la subtribu Chysinae; *Coelia triptera* (Sm.) Mutel, especie de la subtribu Coeliinae; *Laelia speciosa* (Kunth) Schltr., especie de la subtribu Laeliinae y *Pleurothallis cardiothallis* Rchb. f., especie de la subtribu Pleurothallidinae (Tabla 2).

Tabla 2. Secuencias utilizadas en este estudio, se indican los números de acceso de las secuencias disponibles en GenBank (2018) correspondientes a las subtribus Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae.

Subtribu	Especie	ITS
Bletiinae	<i>Bletia neglecta</i>	DQ445824.1
Chysinae	<i>Chysis bractescens</i>	EF079363.1
Coeliinae	<i>Coelia triptera</i>	EF079362.1
Laeliinae	<i>Laelia speciosa</i>	KR816317.1
Pleurothallidinae	<i>Pleurothallis cardiothallis</i>	KY988936.1
Ponerinae	<i>Helleriella guerrerensis</i>	AF260142.1
Ponerinae	<i>Isochilus alatus</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus aurantiacus</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus bracteatus</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus carnosiflorus</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus chiriquensis</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus langlassei</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus latibracteatus</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus linearis</i>	AY008480.1
Ponerinae	<i>Isochilus major</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Isochilus oaxacanus</i>	ND
Ponerinae	<i>Isochilus unilateralis</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Ponera exilis</i>	AF260144.1
Ponerinae	<i>Ponera juncifolia</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Nemaconia dressleriana</i>	ND
Ponerinae	<i>Nemaconia glomerata</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Nemaconia graminifolia</i>	ND
Ponerinae	<i>Nemaconia longipetala</i>	Obtenida en este análisis
Ponerinae	<i>Nemaconia pellita</i>	ND
Ponerinae	<i>Nemaconia striata</i>	KY239236.1

6.7 Extracción y cuantificación de ADN

La extracción de ADN se realizó con el método de CTAB 2x modificado de Doyle y Doyle (1987). Posteriormente, las concentraciones totales de ADN en ng/μl se cuantificaron con el nanodrop; la proporción de absorbancia de A260/A280 nm, el valor óptimo recomendado es > 1.8 o superior, si es < 1.8 indica que la muestra cuenta con la presencia

de proteínas; y la proporción de absorbancia a A260/A230 nm, valores < 2.0 indican que la muestra contiene carbohidratos y compuestos fenólicos. Finalmente se realizaron electroforesis en gel para verificar la integridad de la molécula de ADN obtenida.

6.8 Amplificación y secuenciación de ADN

Para llevar a cabo la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), se mezcló, en microtubos, el ADN previamente extraído de las muestras, el reactivo GoTaq® Green Master Mix que contiene Taq ADN polimerasa, dNTPs, MgCl₂ y tampones de reacción, los cebadores 17SE y 26SE nucleares, 3720F, INTR, INTF y 5500R del gen 3'ycf1, y H₂O libre de nucleasas. Después se indicó el siguiente programa en el termociclador 95° C (2:00 min), 50° C (0:30 min), 70° C (1:30 min), 38x, 70° C (7:00 min), 4° C (∞). Una vez finalizada la PCR se realizó la purificación de las muestras con el kit SAP-Exo, para degradar los cebadores residuales y los dNTPs. Para verificar la integridad de las muestras obtenidas de la purificación se realizó una electroforesis en gel de agarosa, finalmente se enviaron a secuenciar a la empresa Psomagen Inc (<https://www.psomagen.com/>).

6.9 Análisis filogenéticos

Se construyó una matriz de datos con los datos ITS. Las secuencias se editaron manualmente y se alinearon con el programa Bioedit (Hall, 1999) usando el algoritmo Muscle Alignment. Posteriormente, se realizaron análisis de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana. Los árboles filogenéticos obtenidos se visualizaron con el programa FigTree 1.4.2 (Rambaut, 2014) y se editaron en GIMP (2023).

6.9.1 Máxima verosimilitud

El análisis de máxima verosimilitud con los datos ITS se realizó con el programa RAxML 8.2.12 (Stamatakis, 2014) indicando 10 corridas independientes de búsqueda heurística y posteriormente 1 000 repeticiones de bootstrap para evaluar el soporte de las ramas, el modelo de sustitución elegido fue GTRGAMMA.

6.9.2 Inferencia bayesiana

Primero se obtuvo el modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustó a los datos; dicho análisis se llevó a cabo en el programa jModelTest2 (Darriba *et al.*, 2012) utilizando el criterio de información de Akaike (Akaike, 1974). El modelo seleccionado para el marcador ITS fue el GTR+I+G. Posteriormente el análisis de inferencia bayesiana se realizó con el programa MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck y Ronquist 2001), indicando una corrida de 10 000 000 de generaciones, con muestreos cada 1 000 generaciones; cada

corrida consistió en cuatro cadenas, una fría y tres calientes realizando un filtrado (*burn-in*) de 25 % para cada una de las corridas.

6.10 Tiempos de divergencia

Para estimar los tiempos de divergencia de las especies de Ponerinae, se utilizó la matriz ITS con los taxa de Ponerinae y los grupos externos. Debido a que los fósiles de orquídeas encontrados no se encuentran estrechamente relacionados con la subtribu Ponerinae, decidimos emplear calibraciones secundarias de la familia Orchidaceae previamente obtenidas por Zhang *et al.* (2023). El análisis se realizó con el programa BEAST v1.10.4 dentro de la página de CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2015).

Se realizaron tres análisis independientes con 10 000 000 de generaciones y un muestreo cada 1 000, indicando un reloj relajado y 48 Ma en la raíz del árbol con una desviación estándar de 4. Se constriñeron los clados Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae y se indicó una desviación estándar de 6 de acuerdo con Pérez-Escobar *et al.* (2017b) y Zhang *et al.*, (2023). Los árboles obtenidos fueron fusionados y combinados con el software LogCombiner v.1.8.4; posteriormente con Tree.Annotator v.1.8.4., se indicó un filtrado de 25 %. Los parámetros de convergencia fueron cotejados con Tracer v1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018). Finalmente el árbol obtenido fue visualizado con FigTree (Rambaut, 2014) y editado en GIMP (2024).

6.11 Reconstrucción de áreas ancestrales

Para realizar el análisis de áreas ancestrales con el algoritmo S-DIVA, primero se obtuvo el árbol de máxima credibilidad de clados con Tree.Annotator v.1.8.4., por otra parte se generó un archivo csv con las especies analizadas y su codificación de acuerdo a su ubicación en las subregiones biogeográficas propuestas por Morrone *et al.* (2022) (Tabla 3), posteriormente se analizaron con el programa RASP ver. 4.3 (Yu *et al.*, 2015) indicando el modelo S-DIVA, 10 000 000 de repeticiones y un bootstrap de 1 000.

Tabla 3. Especies de la subtribus Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Pleurothallidinae y Ponerinae, se indican los países y las subregiones biogeográficas donde se encuentran y el código asignado que fue introducido al programa RASP (Yu *et al.*, 2015).

ESPECIE	PAÍS	SUBREGIONES BIOGEOGRÁFICAS	CÓDIGO
<i>Bletia neglecta</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Chysis bractescens</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Coelia triptera</i>	JM, GT, MX, PR	Zona de Transición Mexicana, Antillana	AD
<i>Helleriella guerrensensis</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Isochilus alatus</i>	GT, HN, MX, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Isochilus aurantiacus</i>	GT, HN, MX, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB

<i>Isochilus bracteatus</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	BZ, CR, GT, MX, NI, PA	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Isochilus chiriquensis</i>	CR, GT, HN, MX, NI, PA, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Isochilus langlassei</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Isochilus latibracteatus</i>	CR, GT, HN, MX, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Isochilus linearis</i>	BO, CO, CR, CU, GT, GY, HN, JM, MX, NI, PR, PY, VZ	Zona de Transición Mexicana, Brasileña, Chacoense, Antillana	ABCD
<i>Isochilus major</i>	MX	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Isochilus unilateralis</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Laelia speciosa</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Nemaconia glomerata</i>	GT, MX, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña	AB
<i>Nemaconia longipetala</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Nemaconia striata</i>	BO, BZ, BR, CO, CR, GT, MX, NI, SV	Zona de Transición Mexicana, Brasileña, Chacoense	ABC
<i>Ponera exilis</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Ponera juncifolia</i>	MX, SV	Zona de Transición Mexicana	A
<i>Pleurothallis cardiothallis</i>	MX	Zona de Transición Mexicana	A

7. RESULTADOS

7.1 Subtribu Ponerinae

Se revisó información diversa relativa a un total de 90 nombres de los géneros *Helleriella* (3), *Isochilus* (41), *Nemaconia* (7) y *Ponera* (39). Con la información disponible en los protólogos y los ejemplares tipo se determinó el número de especies que conforman cada género (Tabla 4).

La subtribu Ponerinae está conformada por 21 especies agrupadas en los géneros *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera*. Se distribuye en México y Guatemala y unas pocas especies llegan a Sudamérica.

Las plantas de la subtribu Ponerinae se caracterizan por ser hierbas epífitas o litófitas, simpodiales y cespitosas. Las raíces frecuentemente son carnosas y con velamen tipo *Epidendrum*; presentan rizomas cortos y alargados. Los tallos son rollizos, tipo caña; con hojas dísticas, conduplicadas y con vainas articuladas. La inflorescencia es lateral y/o apical, sésil o subsésil, racemosa, fasciculada o glomerulada. Las flores son resupinadas, tubulares, campanuladas a subglobosas, carnosas; con sépalos libres o connados, suaves, escamosos o pubescentes; los pétalos son similares a los sépalos, pero más pequeños. El labelo se encuentra articulado a un pie de columna, frecuentemente con glándulas de

néctar. La columna es semicilíndrica, subclavada, sin alas o inconspicuamente alada, el polinario con cuatro polinias laterales comprimidas, el rostelo es laminar, corto, convexo a plano. Los frutos son cápsulas elipsoides y dehiscentes, con semillas del tipo *Pleurothallis*.

Helleriella. Este género, constituido por dos especies, se distribuye en las montañas altas de Centroamérica, desde el sur de México hasta Panamá. Para México se encuentran reportadas las dos especies: *Helleriella guerrerensis*, que crece en Guerrero y Oaxaca y *H. nicaraguensis* crece en Chiapas.

Isochilus. Está conformado por 11 especies distribuidas en México, América Central, las Antillas y Sudamérica desde Bolivia hasta el norte de Argentina. Particularmente en México, el género se encuentra bien representado con las especies: *Isochilus alatus*, *I. aurantiacus*, *I. bracteatus*, *I. carnosiflorus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. latibracteatus*, *I. linearis*, *I. major*, *I. oaxacanus* e *I. unilateralis*; distribuidas en los estados de Campeche, Chiapas, Colima, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz. Las especies que crecen en México habitan en bosques caducifolios, bosques templados, bosques de neblina, bosques de pino-encino-liquidambar y selvas tropicales secas.

Nemaconia. Es un género con seis especies distribuidas desde México hasta los Andes con algunas especies en el sureste de Brasil. La mayoría de los taxa se encuentran en zonas montañosas. Las especies que crecen en México son: *Nemaconia dressleriana*, *N. glomerata*, *N. graminifolia*, *N. longipetala*, *N. pellita* y *N. striata*. Se distribuyen en Campeche, Chiapas, Estado de México, Guerrero, Morelos, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz.

Ponera. Se distribuye desde las zonas altas de México hasta el Salvador. Algunas especies de este grupo fueron transferidas al género *Nemaconia*. Las dos especies que se distribuyen en México son *Ponera exilis*, reportada en Colima, Guerrero, Jalisco, Estado de México y Michoacán; y *P. juncifolia* que crece en Chiapas, Oaxaca, Puebla y Veracruz.

Tabla 4. Nombres revisados, el autor, la publicación, el año correspondiente y su estatus, indicando si se trata de un nombre aceptado o de un sinónimo.

Nombre	Autor	Referencia	Fecha	Estatus
<i>Helleriella</i>	A. D. Hawkes	Phytologia 14(1): 4	1966	
<i>Helleriella guerrerensis</i>	Dressler & Hágsater	Orquídea (Mexico City), n.s. 5(2): 36	1975	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Helleriella nicaraguensis</i>	A.D. Hawkes	Phytologia 14(1): 4–6, t. 2	1966	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Helleriella punctulata</i>	(Rchb. f.) Garay & H.R. Sweet	Fl. Lesser Antilles 167–169, f. 60	1974	<i>Scaphyglottis punctulata</i> (Rchb. f.) C. Schweinf.
<i>Isochilus</i>	R. Br.	Hortus Kew. 5: 209	1813	
<i>Isochilus alatus</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 10(254–256): 360	1912	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus amparoanus</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 19: 27	1923	<i>Isochilus chiriquensis</i> Schltr.
<i>Isochilus aurantiacus</i>	Hamer & Garay	Orquíd. El Salvador 3: 118–119, 266, f. s.n., f. 6a	1981	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus bracteatus</i>	(Lex.) Salazar & Soto Arenas ex López-Ferr. & Espejo	Acta Bot. Mex. 51: 65–67	2000	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus brasiliensis</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 9: 80	1921	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	Lindl.	Paxton's Mag. Bot. 11: 213	1844	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus cernuus</i>	Lindl.	Ann. Mag. Nat. Hist. 10: 184	1842	<i>Jacquinella cernua</i> (Lindl.) Dressler
<i>Isochilus chiriquensis</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 25–26	1922	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus crassiflorus</i>	A. Rich. & Galeotti	Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 22	1845	<i>Isochilus carnosiflorus</i> Lindl.
<i>Isochilus dubius</i>	A. Rich. & Galeotti	Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 23	1845	<i>Scaphyglottis livida</i> (Lindl.) Schltr.

<i>Isochilus elegans</i>	H. Focke	Tijdschr. Wis- Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 4: 68–69	1851	<i>Dimerandra elegans</i> (H. Focke) Siegerist
<i>Isochilus fusiformis</i>	Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 113	1831	No hay ejemplares tipo, ni información
<i>Isochilus globosus</i>	(Jacq.) Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 112	1831	<i>Jacquiniella globosa</i> (Jacq.) Schltr.
<i>Isochilus graminifolius</i>	Kunth	Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 1: 340, t. 78	1816	<i>Maxillaria graminifolia</i> (Kunth) Rchb. f.
<i>Isochilus graminoides</i>	(Sw.) Hook.	Exot. Fl. 3: t. 196	1826	<i>Dichaea graminoides</i> (Sw.) Lindl.
<i>Isochilus grandiflorus</i>	Lindl.	Edwards's Bot. Reg. 27: sub t. 1	1841	<i>Maxillaria cassapensis</i> Rchb.f.
<i>Isochilus lancifolius</i>	Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl.: 113	1831	Tipo de <i>I. graminifolius</i>
<i>Isochilus langlassei</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 16: 442	1920	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus latibracteatus</i>	A. Rich. & Galeotti	Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 3, 3: 22	1845	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus leucanthus</i>	Barb. Rodr.	Gen. Sp. Orchid. 1: 147	1877	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.
<i>Isochilus linearis</i>	(Jacq.) R. Br.	Hortus Kew. 5: 209	1813	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus linearis</i> var. <i>carosiflorus</i>	(Lindl.) Correll	Bot. Mus. Leaf. 10(1): 7–9	1941	<i>Isochilus carnosiflorus</i> Lindl.
<i>Isochilus linearis</i> var. <i>leucanthus</i>	(Barb. Rodr.) Cogn.	Fl. Bras. 3(5): 4	1898	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.
<i>Isochilus linearis</i> var. <i>unilateralis</i>	(B.L. Rob.) Correll	Bot. Mus. Leaf. 10(1): 9	1941	<i>Isochilus unilateralis</i> B. L. Rob.
<i>Isochilus linifolius</i>	(C. Presl) Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 113	1831	<i>Elleanthus linifolius</i> C.Presl
<i>Isochilus lividus</i>	Lindl.	Edwards's Bot. Reg. 25: misc. 36	1839	<i>Scaphyglottis livida</i> (Lindl.) Schltr.
<i>Isochilus major</i>	Schltl. & Cham.	Linnaea 6: 60	1831	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus major</i> var. <i>alatus</i>	(Schltr.) Correll	Bot. Mus. Leaf. 10(1): 11	1941	<i>Isochilus alatus</i> Schltr.

<i>Isochilus major</i> var. <i>amparoanus</i>	(Schltr.) Correll	Bot. Mus. Leafl. 10(1): 11–12	1941	<i>Isochilus chiriquensis</i> Schltr.
<i>Isochilus oaxacanus</i>	Salazar & Soto Arenas	Icon. Orchid. 10: t. 1033	2008	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Isochilus pauciflorus</i>	Cogn.	Symb. Antill. 6: 459	1910	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.
<i>Isochilus peruvianus</i>	Schltr.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 9: 79	1921	<i>Isochilus linearis</i> (Jacq.) R. Br.
<i>Isochilus pitalensis</i>	Hamer & Garay	Orquid. El Salvador 3: 124, f. p. 125, t. 5	1981	<i>Isochilus aurantiacus</i> Hamer & Garay
<i>Isochilus prolifera</i>	Lindl. ex C. Schweinf.	Bot. Mus. Leafl. 11: 181	1944	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (Sw.) Cogn.
<i>Isochilus proliferum</i>	(Sw.) R. Br.	Hortus Kew. 5: 209–210	1813	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.
<i>Isochilus proliferum</i>	(Sw.) R. Br. ex Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 113	1831	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.
<i>Isochilus ramosus</i>	(Jacq.) Spreng.	Syst. Veg. [Sprengel] 3: 734	1826	<i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f.
<i>Isochilus ramosus</i>	H. Focke	Tijdschr. Wis- Natuurk. Wetensch. Eerste Kl. Kon. Ned. Inst. Wetensch. 4: 69–70	1851	<i>Epidendrum strobiliferum</i> Rchb. f.
<i>Isochilus smithii</i>	H.G. Jones	Novosti Sist. Vyssh. Rast. 12: 140–141	1975	No está disponible la publicación, el tipo corresponde a <i>Epidendrum</i>
<i>Isochilus teretifolius</i>	Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 112	1831	<i>Jacquinella teretifolia</i> (Sw.) Britton & P. Wilson
<i>Isochilus unilateralis</i>	B.L. Rob.	Proc. Amer. Acad. Arts 29: 323	1894	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Nemaconia</i>	Knowles & Westc.	Fl. Cab. 2: 127	1838	
<i>Nemaconia australis</i>	(Cogn.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 8	2007	<i>Ponera striata</i> Lindl.
<i>Nemaconia dressleriana</i>	(Soto Arenas) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 8	2007	Nombre aceptado por POWO (2024)

<i>Nemaconia glomerata</i>	(Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 8	2007	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Nemaconia graminifolia</i>	Knowles & Westc.	Fl. Cab. 2: 127	1838	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Nemaconia longipetala</i>	(Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 8	2007	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Nemaconia pellita</i>	(Rchb. f.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 9	2007	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Nemaconia striata</i>	(Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas	Neodiversity 2: 8	2007	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Ponera</i>	Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 113–114	1831	
<i>Ponera adendrobium</i>	Rchb. f.	Flora 48(18): 278	1865	<i>Maxillaria adendrobium</i> (Rchb. f.) Dressler
<i>Ponera affinis</i>	(Poepp. & Endl.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2: 22	1854	<i>Maxillaria affinis</i> (Poepp. & Endl.) Garay
<i>Ponera albida</i>	Rchb. f.	Beitr. Orchid.-K. C. Amer. 103	1866	<i>Scaphyglottis behrii</i> (Rchb. f.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.
<i>Ponera amethystina</i>	Rchb. f.	Refug. Bot. 2: t. 93	1869	<i>Scaphyglottis stellata</i> Lodd. ex Lindl.
<i>Ponera australis</i>	Cogn.	Fl. Bras. 3(5): 9	1898	<i>Ponera striata</i> Lindl.
<i>Ponera behrii</i>	Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 3(15/16): 220	1855	<i>Scaphyglottis behrii</i> (Rchb. f.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.
<i>Ponera bilineata</i>	Rchb. f.	Beitr. Orchid.-K. C. Amer. 88	1866	<i>Scaphyglottis bilineata</i> (Rchb. f.) Schltr.
<i>Ponera caricalensis</i>	Kraenzl.	Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 7: 425	1920	<i>Scaphyglottis caricalensis</i> (Kraenzl.) Correll
<i>Ponera conferta</i>	(Ruiz & Pav.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2: 22	1854	<i>Scaphyglottis conferta</i> (Ruiz & Pav.) Poepp. & Endl.

<i>Ponera dressleriana</i>	Soto Arenas	Orquídea (Mexico City), n.s. 12(1): 118	1990	<i>Nemaconia dressleriana</i> (Soto Arenas) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas
<i>Ponera dubia</i>	(A. Rich. & Galeotti) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 4: 327	1856	<i>Scaphyglottis livida</i> (Lindl.) Schltr.
<i>Ponera esuriens</i>	Rchb. f.	Allg. Gartenzeitung 14: 98	1856	Sin información
<i>Ponera exilis</i>	Dressler	Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 39(1): 120	1968	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Ponera felskyi</i>	Rchb. f.	Linnaea 41: 85	1876	<i>Scaphyglottis felskyi</i> (Rchb. f.) Schltr.
<i>Ponera gearensis</i>	Barb. Rodr.	Contr. Jard. Bot. Rio de Janeiro 4: 103	1907	<i>Ponera striata</i> Lindl.
<i>Ponera glomerata</i>	Correll	Bot. Mus. Leaf. 9(8): 132	1941	<i>Nemaconia glomerata</i> (Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas
<i>Ponera graminifolia</i>	(Knowles & Westc.) Lindl.	Edwards's Bot. Reg. 25: Misc. 17	1839	<i>Nemaconia graminifolia</i> Knowles & Westc.
<i>Ponera graminifolia</i>	(Ruiz & Pav.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2: 22	1854	<i>Nemaconia graminifolia</i> Knowles & Westc.
<i>Ponera inconspicua</i>	Lodd. ex Baxter	Suppl. Hort. Brit. 3: 616	1850	Sin información de tipos
<i>Ponera jelskyi</i>	Cogn.	Not listed in IK.		Sin información de tipos
<i>Ponera juncifolia</i>	Lindl.	Gen. Sp. Orchid. Pl. 114	1831	Nombre aceptado por POWO (2024)
<i>Ponera kienastii</i>	Rchb. f.	Gard. Chron., n.s. 7: 810	1877	<i>Domingoa kienastii</i> (Rchb. f.) Dressler
<i>Ponera leucantha</i>	(Rchb. f.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2(2): 22	1854	<i>Scaphyglottis leucantha</i> Rchb. f.
<i>Ponera longipetala</i>	Correll	Bot. Mus. Leaf. 9(8): 135	1941	<i>Nemaconia longipetala</i> (Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas
<i>Ponera macroglossa</i>	Rchb. f.	Bot. Zeitung (Berlin) 10: 639	1852	<i>Scaphyglottis macroglossa</i> (Rchb. f.) Schltr.
<i>Ponera mapiriensis</i>	Kraenzl.	Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 25: 22	1928	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.

<i>Ponera mesocopis</i>	Endrés & Rchb. f.	Xenia Orchid. 2: 222, t. 200	1874	<i>Scaphyglottis mesocopis</i> (Endrés & Rchb. f.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl.
<i>Ponera modesta</i>	(Rchb. f.) Rchb. f.	Linnaea 41: 85	1877 [1876]	<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb. f.) Schltr.
<i>Ponera nicaraguensis</i>	(A.D. Hawkes) Brieger	Orchideen 8(2932): 474	1976	<i>Helleriella nicaraguensis</i> A.D. Hawkes
<i>Ponera pellita</i>	Rchb. f.	Gard. Chron., n.s. 14: 8	1880	<i>Nemaconia pellita</i> (Rchb. f.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas
<i>Ponera pleurostachys</i>	Linden & Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2: 282	1854	<i>Orleanesia pleurostachys</i> (Linden & Rchb. f.) Garay & Dunst.
<i>Ponera prolifera</i>	(Sw.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2(2): 22	1854	<i>Maxillaria swartziana</i> C.D. Adams
<i>Ponera punctulata</i>	Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 3(15–16): 220–221	1855	<i>Scaphyglottis punctulata</i> (Rchb. f.) C. Schweinf.
<i>Ponera rosea</i>	(Hook.) Rchb. f.	Bonplandia (Corrientes) 2: 22	1854	<i>Scaphyglottis rosea</i> Hook.
<i>Ponera stellata</i>	(Lodd. ex Lindl.) Rchb. f.	Ann. Bot. Syst. 6: 454	1862	<i>Scaphyglottis stellata</i> Lodd. ex Lindl.
<i>Ponera striata</i>	Lindl.	Edwards's Bot. Reg. 28: Misc. 18–19	1842	<i>Nemaconia striata</i> (Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas
<i>Ponera striolata</i>	Rchb. f.	Linnaea 41: 39	1877 [1876]	<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb. f.) Schltr.
<i>Ponera subquadrilabia</i>	Correll	Bot. Mus. Leafl. 9(8): 141	1941	<i>Ponera graminifolia</i> (Knowles & Westc.) Lindl.
<i>Ponera violacea</i>	(Lindl.) Rchb. f.	Bonplandia (Hannover) 2: 22	1854	<i>Scaphyglottis violacea</i> (Lindl.) Lindl.

7.2 Datos de presencia de la subtribu Ponerinae

Se revisaron 1 045 ejemplares correspondientes a dos especies del género *Helleriella*, 11 de *Isochilus*, seis de *Nemaconia* y dos de *Ponera*. En total se registraron 21 especies de la subtribu: *H. guerrensis*, *H. nicaraguensis*, *I. alatus*, *I. aurantiacus*, *I. bracteatus*, *I. carnosiflorus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. linearis*, *I. latibracteatus*, *I. major*, *I. oaxacanus*, *I. unilateralis*, *N. dressleriana*, *N. glomerata*, *N. graminifolia*, *N. longipetala*, *N. pellita*, *N. striata*, *P. exilis* y *P. juncifolia*. De acuerdo con los resultados obtenidos, la subtribu se encuentra distribuida, en 20 países de América (Tabla 5, Fig. 1), México es el que presenta 100% de las especies (21), seguido por Guatemala con nueve (42.8%), El Salvador con ocho (38.0%), Nicaragua con siete (33.3%), Costa Rica y Honduras con cinco cada uno (23.8%), Belice, Bolivia, Brasil, Colombia y Panamá con dos, mientras que Cuba, República Dominicana, Guayana Francesa, Guyana, Jamaica, Paraguay, Perú, Puerto Rico y Venezuela sólo presentaron una (Tabla 5, Fig. 1). *Isochilus linearis* se ha documentado desde el sureste de México, pasando por Centroamérica y las Antillas, hasta Brasil, *Nemaconia striata* desde el sureste de México y la península de Yucatán hasta Brasil. En contraste las especies *I. bracteatus*, *I. langlassei*, *I. major*, *I. oaxacanus*, *I. unilateralis*, *N. dressleriana*, *N. longipetala*, *N. pellita* y *P. exilis* son endémicas de México.

Las especies de Ponerinae se han reportado en 33 provincias biogeográficas; sin embargo, en la provincia Sierra Madre del Sur (SMS) se localizan la mayoría de las especies, en tanto que las provincias de Caatinga, Cauca, Chapada Diamantina, Cubana, Llanuras Guayanesas, Guayanesa, La Española, Jamaica, Magdalena, Monte, Pampeana, Páramo, Puerto Rico, Sierra Madre Occidental, Ucayali y Xingu-Tapajos únicamente se registró una especie.

Las especies de Ponerinae se han reportado en diferentes tipos de vegetación, aunque la mayoría habita principalmente en bosques mesófilos de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas. *Isochilus bracteatus*, *I. carnosiflorus*, *I. latibracteatus*, *I. unilateralis* y *Nemaconia striata* han sido mayormente recolectadas en bosques tropicales caducifolios y cuentan con muy pocos registros en humedales, matorrales xerófilos y pastizales (Tabla 5; Fig. 1). Las plantas de la subtribu Ponerinae pueden ser tanto epífitas como litófitas y raramente terrestres. Las epífitas crecen principalmente sobre árboles del género *Quercus* L.; *I. aurantiacus* ha sido encontrada creciendo en *Q. laurina* Bonpl. y *Buddleia* sp., *I. bracteatus* crece sobre árboles de *Bursera bipinnata* (Moc. & Sessé ex DC.) Engl. y *Prunus cortapico* Kerber ex Koehne; *I. carnosiflorus* se ha encontrado sobre *Inga* sp.; *I. latibracteatus* se ha reportado creciendo en *Cordia megalantha* S. F. Blake,

Liquidambar styraciflua L. e *Inga* sp.; *I. unilateralis* en *Liquidambar* sp., *Persea americana* Mill. y *Ponera juncifolia* en *Alnus jorullensis* Kunth (Tabla 5).

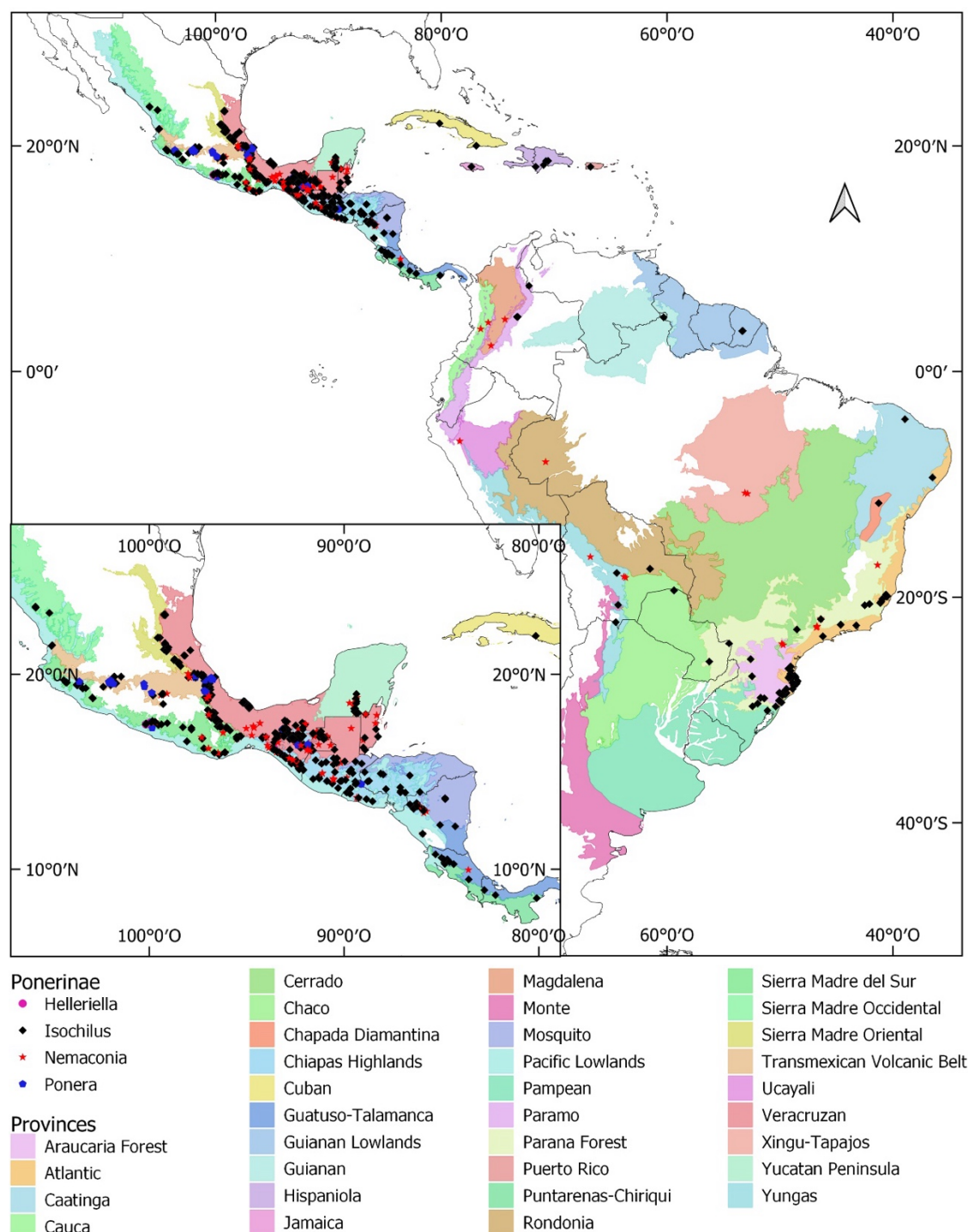


Figura 1. Localidades donde se han recolectado ejemplares pertenecientes a la subtribu Ponerinae; se indica la división política por países y en color se indican las provincias biogeográficas propuestas por Morrone *et al.* (2022).

Tabla 5. Distribución por países, provincias biogeográficas, tipos de vegetación, hábitos y forófitos de las especies de la subtribu Ponerinae. Abreviaturas de los países: BO: Bolivia, BR: Brasil, BZ: Belice, CO: Colombia, CR: Costa Rica, CU: Cuba, DO: Republica Dominicana, GF: Guayana Francesa, GT: Guatemala, GY: Guyana, HN: Honduras, JM: Jamaica, MX: México, NI: Nicaragua, PA: Panamá, PE: Perú, PR: Puerto Rico, PY: Paraguay, SV: El Salvador, VE: Venezuela. Abreviaturas de los tipos de vegetación: BCL: bosque templado de coníferas y latifoliadas; BMM: bosque mesófilo de montaña; BTC: bosque tropical caducifolio; BTP: bosque tropical perennifolio; H: humedal; MaX: Matorral xerófilo; P: pastizal.

ESPECIE	PAÍS / DEPARTAMENTO	PROVINCIA BIOGEOGRÁFICA	TIPO DE VEGETACIÓN	HÁBITO	FORÓFITO
1. <i>Helleriella guerrensis</i>	MX: Guerrero	Sierra Madre del Sur	BMM	Litófito	ND
2. <i>Helleriella nicaraguensis</i>	MX: Chiapas	Tierras Bajas del Pacífico	BCL	Epífita, litófito	ND
3. <i>Isochilus alatus</i>	GT: Alta Verapaz, Chiquimula, Cobán. HN: Olanchito. MX: Chiapas, Oaxaca. SV: Chalatenango, Santa Ana.	Altos de Chiapas, Mosquito, Tierras Bajas del Pacífico, Sierra Madre del Sur, Veracruzana	BCL, BMM, BTP	Epífita	ND
4. <i>Isochilus aurantiacus</i>	GT: Huehuetenango, Jalapa, San Marcos, Santa Rosa, Solola, Zacapa. HN: Francisco Morazán, Lempira, Ocotepeque, Santa Bárbara. MX: Chiapas. NI: Estelí, Jinotega, Madriz, Matagalpa. SV: Chalatenango, Santa Ana.	Altos de Chiapas, Tierras Bajas del Pacífico	BCL, BMM, BTP	Epífita	<i>Buddleia</i> sp., <i>Quercus laurina</i> , <i>Quercus</i> sp.
5. <i>Isochilus bracteatus</i>	MX: Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa	Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental, Faja Volcánica Transmexicana	BCL, BMM, BTC, BTP, MaX	Epífita, litófito, rupícola	<i>Bursera bipinnata</i> , <i>Prunus cortapico</i> , <i>Quercus</i> sp.
6. <i>Isochilus carnosiflorus</i>	BZ: Belize, Cayo, Toledo, Stan Creek. CR: Alajuela, Guanacaste. SV: Santa Ana. GT: Petén. MX: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz.	Altos de Chiapas, Guatuso-Talamanca, Mosquito, Tierras Bajas del Pacífico, Puntarenas-Chiriquí, Sierra	BMM, BTC, BTP, P	Epífita	<i>Inga</i> sp., <i>Quercus</i> sp.

	NI: Atlántico Norte, Atlántico Sur, Chontales, Granada, Nueva Segovia, Zelaya. PA: Chiriquí	Madre del Sur, Veracruzana, Península de Yucatán			
7. <i>Isochilus chiriquensis</i>	CR: Guanacaste, Monteverde, Puntarenas, San José GT: Zacapa. HN: La Paz. MX: Chiapas. NI: Estelí, Jinotega, Matagalpa. PA: Chiriquí. SV: Usulután.	Altos de Chiapas, Guatuso-Talamanca, Tierras Bajas del Pacífico, Puntarenas-Chiriquí	BCL, BMM, BTP	Epífita, rupícola	<i>Quercus</i> sp.
8. <i>Isochilus langlassei</i>	MX: Guerrero, Oaxaca	Sierra Madre del Sur	BCL, BMM, BTP, H	Epífita, litófito	<i>Quercus</i> sp.
9. <i>Isochilus latibracteatus</i>	CR: Alajuela. GT: Baja Verapaz, Guatemala, Quichán, Retalhuleu. HN: Cortés. MX: Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz. SV: Santa Ana, La Libertad, San Salvador, Sonsonate.	Altos de Chiapas, Guatuso-Talamanca, Mosquito, Tierras Bajas del Pacífico, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Veracruzana	BCL, BMM, BTC, BTP, H, P	Epífita	<i>Cordia megalantha</i> , <i>Inga</i> sp., <i>Liquidambar macrophylla</i> , <i>Quercus</i> sp.
10. <i>Isochilus linearis</i>	BO: Santa Cruz, Tarija. BR: Alagoas, Bahía, Ceará, Curitiba, Espírito Santo, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Sao Paulo, Santa Catarina. CO: Boyacá. CR: Alajuela, Guanacaste, Puntarenas. CU: Cienfuegos, Granma. DO: Azua, Pedernales, Peravia. GF: Saint-Élie. GT: Alta Verapaz, Izabal, Jalapa, Quiche, Zacapa, GY: Potaro-Siparuni. HN: El Paraíso. JM: Clarendon. MX: Chiapas. NI: Estelí, Matagalpa, Puerto Rico: Adjuntas, PY: Guairá. VZ: Tachira	Bosques Araucaria, Atlántica, Catinga, Cerrado, Chaco, Chapada Diamantina, Altos de Chiapas, Cuban, Guatuso-Talamanca, Llanuras Guayanesas, Guayanesa, La Española, Jamaica, Monte, Mosquito, Tierras Bajas del Pacífico, Pampeana, Páramo, Bosques de Paraná, Puerto Rico, Puntarenas-Chiriquí, Rondonia, Yungas	BMM, ND	Epífita, litófito	ND
11. <i>Isochilus major</i>	MX: Oaxaca, Puebla, Veracruz	Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Veracruzana	BCL, BMM, BTP	Epífita, litófito	<i>Quercus</i> sp.

12. <i>Isochilus oaxacanus</i>	MX: Oaxaca, Veracruz	Sierra Madre del Sur	BCL, BMM	Epífita	ND
13. <i>Isochilus unilateralis</i>	MX: Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz	Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Veracruzana	BCL, BMM, BTC, BTP	Epífita, litófito, rupícola	<i>Liquidambar</i> sp., <i>Persea americana</i> , <i>Quercus</i> sp.
14. <i>Nemaconia dressleriana</i>	MX: Morelos	Faja Volcánica Transmexicana	BCL,	Litófito	ND
15. <i>Nemaconia glomerata</i>	GT: Guatemala. MX: Campeche, Chiapas, Oaxaca. SV: Santa Ana.	Altos de Chiapas, Sierra Madre del Sur, Veracruzana, Península Yucatán	BCL, BMM, BTP	Epífita	<i>Quercus</i> sp.
16. <i>Nemaconia graminifolia</i>	GT: Quichán. MX: Chiapas, OAX, VER. NI: Jinotega,	Altos de Chiapas, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Veracruzana	BCL, BMM, BTP	Epífita	<i>Quercus</i> sp.
17. <i>Nemaconia longipetala</i>	MX: Guerrero, Oaxaca	Sierra Madre del Sur	BCL, BMM	Epífita	<i>Quercus</i> sp.
18. <i>Nemaconia pellita</i>	MX: Chiapas	Altos de Chiapas	BMM	Epífita, litófito	ND
19. <i>Nemaconia striata</i>	BO: Cochabamba, Santa Cruz. BZ: El Cayo, Orange Walk. BR: Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Sao Paulo CO: Cundinamarca, Huila, Valle del Cauca. CR: Cartago. GT: Amatitlán, Guatemala, Jalapa, Petén. MX: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz. NI: Granada, Matagalpa. PE: Amazonas. SV: La Libertad.	Bosques Araucaria, Atlántica, Cauca, Cerrado, Chaco, Altos de Chiapas, Guatuso-Talamanca, Magdalena, Tierras Bajas del Pacífico, Bosques de Paraná, Rondonia, Sierra Madre del Sur, Ucayali, Veracruzana, Xingu-Tapajos, Península Yucatán, Yungas	BCL, BTC, BTP, P	Epífita	<i>Quercus</i> sp.
20. <i>Ponera exilis</i>	MX: Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán	Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana	BCL, BMM	Epífita	<i>Quercus</i> sp.
21. <i>Ponera juncifolia</i>	MX: Chiapas, Puebla, Veracruz. SV: Chalatenango, Santa Ana	Altos de Chiapas, Sierra Madre del Sur, Faja Volcánica Transmexicana	BCL, BMM	Epífita, rupícola	<i>Alnus jorullensis</i> , <i>Quercus</i> sp.

7.3 Modelado de nicho ecológico de la subtribu Ponerinae

Para la construcción de los modelos de nicho se utilizaron en total 661 registros que corresponden a 14 especies de los géneros *Isochilus* (10), *Nemaconia* (2) y *Ponera* (2) respectivamente. Las especies *I. linearis* y *N. striata*, tuvieron presencias geográficamente distantes en Sudamérica; *H. guerrerensis*, *H. nicaraguensis*, *N. dressleriana*, *N. longipetala* y *N. pellita* presentaron un número de registros inferior a tres, por lo tanto, no fueron incluidas en el análisis. Para cada una de las especies analizadas se retuvieron de cinco a ocho variables climáticas (Tabla 6, Anexo 2).

Tabla 6. Especies de la subtribu Ponerinae y las variables ambientales que presentaron un coeficiente de variación Pearson inferior a 0.85.

Especie	Variables ambientales
<i>Isochilus alatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus aurantiacus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus bracteatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO5, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus chiriquensis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus langlassei</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15, BIO17
<i>Isochilus latibracteatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus major</i>	BIO1, BIO2, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus oaxacanus</i>	BIO1, BIO2, BIO4, BIO12, BIO15
<i>Isochilus unilateralis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Nemaconia glomerata</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Nemaconia graminifolia</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Ponera exilis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Ponera juncifolia</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15

Se seleccionaron los modelos que presentaron un valor del área bajo la curva (AUC) mayor o igual a 0.85. Con respecto a la influencia de las variables en el modelo se encontró que la temperatura promedio anual (BIO1) contribuyó en mayor medida al modelo obtenido para nueve especies de las 14 especies analizadas (Tabla 7, Fig. 2).

Tabla 7. Valor del área bajo la curva (AUC) obtenido para el modelo seleccionado y las variables que contribuyen al modelo están ordenadas de mayor a menor de acuerdo a su contribución (las abreviaturas se describen en la Tabla 1).

Especie	Valor del AUC	Variables climáticas que contribuyen al modelo
<i>Isochilus alatus</i>	0.964	BIO1, BIO12, BIO4, BIO15, BIO7
<i>Isochilus aurantiacus</i>	0.978	BIO1, BIO15, BIO3, BIO4, BIO2
<i>Isochilus bracteatus</i>	0.899	BIO4, BIO1, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	0.899	BIO14, BIO2, BIO4, BIO12, BIO15
<i>Isochilus chiriquensis</i>	0.973	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO14
<i>Isochilus langlassei</i>	0.966	BIO1, BIO4, BIO12, BIO14
<i>Isochilus latibracteatus</i>	0.944	BIO1, BIO12, BIO7, BIO2, BIO3
<i>Isochilus major</i>	0.953	BIO14, BIO1, BIO2, BIO12, BIO15
<i>Isochilus oaxacanus</i>	0.949	BIO15, BIO1, BIO4, BIO2
<i>Isochilus unilateralis</i>	0.945	BIO14, BIO1, BIO4, BIO2, BIO3
<i>Nemaconia glomerata</i>	0.971	BIO1, BIO14, BIO3, BIO2, BIO7
<i>Nemaconia graminifolia</i>	0.940	BIO1, BIO2, BIO15, BIO14
<i>Ponera exilis</i>	0.949	BIO1, BIO15, BIO3, BIO12, BIO4
<i>Ponera juncifolia</i>	0.981	BIO1, BIO14, BIO12, BIO7, BIO15

De acuerdo con los modelos obtenidos la distribución probable de las especies sería la siguiente: *Isochilus alatus* (Fig. 2a) en la provincia Veracruzana (VER), en la región de los Tuxtlas, en la parte oriental de la SMS y en Altos de Chiapas (CH); *I. aurantiacus* (Fig. 2b) en las zonas montañosas de SMSoc en Oaxaca y en CH, en los límites de México y Guatemala; *I. bracteatus* (Fig. 2c) en Sierra Madre Occidental (SMOc), Faja Volcánica Transmexicana (FVT), SMS, Pacific Lowlands (PL); *I. carnosiflorus* (Fig. 2d) en México en Península de Yucatán (PY) y SMS, en México y Guatemala en VER, CH y PL; *I. chiriquensis* (Fig. 2e) en CH, Mosquito, PL, Guatuso-Talamanca, Puntarenas-Chiriqui, Choco-Darien y Cauca; *I. langlassei* (Fig. 2f) en SMS, en las zonas montañosas de los estados de Guerrero y Oaxaca; *I. latibracteatus* (Fig. 2g) en Sierra Madre Oriental (SMOr), VER, FVT, CH y PL; *I. major* (Fig. 2h) en SMO y FVT, específicamente en Puebla y Veracruz; *I. oaxacanus* (Fig. 2i) en SMS, en el sureste de Puebla, entre los límites de Veracruz y Oaxaca y el norte y centro de Oaxaca. Finalmente *I. unilateralis* (Fig. 2j) en SMO, FVT y SMS, en Oaxaca. Las especies de *Nemaconia* presentarían una distribución similar, *N. glomerata* (Fig. 2k) en

FVT, SMS, VER, PL, PY y CH; *N. graminifolia* en SMO, FVT, SMS, VER, PL y CH (Fig. 2l). *Ponera exilis* (Fig. 2m) en SMOc, PL, FVT y SMS; *P. juncifolia* (Fig. 2n) en SMO_r, SMS, FVT, VER y CH.

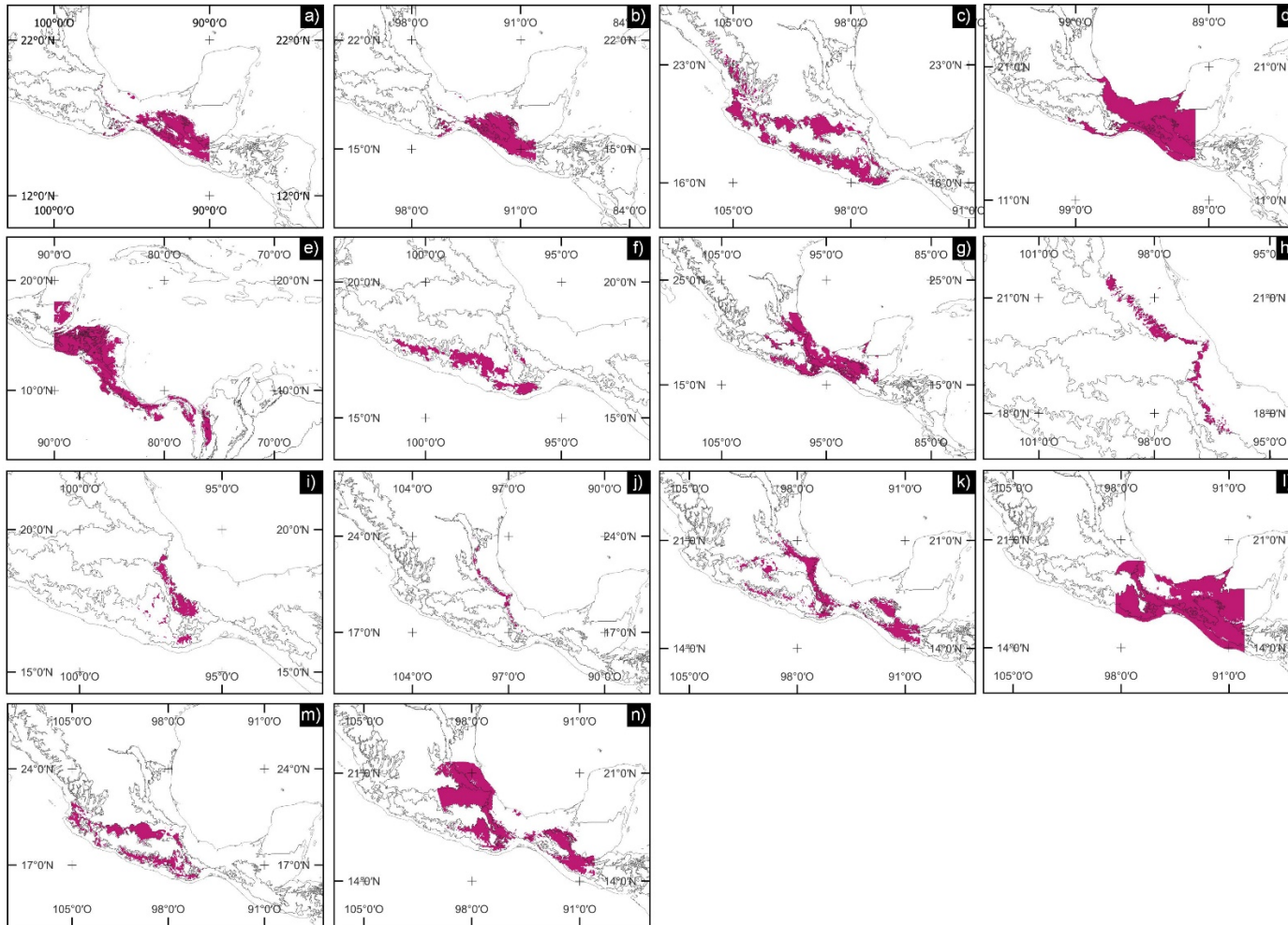


Figura 2. Mapas de los hábitats (regiones, áreas) que presentan las condiciones ambientales idóneas para encontrar a) *Isochilus alatus*, b) *I. aurantiacus*, c) *I. bracteatus*, d) *I. carnosiflorus*, e) *I. chiriquensis*, f) *I. langlassei*, g) *I. latibracteatus*, h) *I. major*, i) *I. oaxacanus*, j) *I. unilateralis*, k) *Nemaconia glomerata*, l) *N. graminifolia*, m) *Ponera exilis* y n) *P. juncifolia*.

7.4 Riqueza de especies, endemismo y conservación

El análisis de la riqueza de especies con los datos de presencia identificó celdas con una a ocho especies (Tabla 8; Fig. 3a); la mayor riqueza se localizó en el sureste de México.

El análisis de riqueza de especies con ENM identificó celdas con una a 13 especies, todas ellas ubicadas en Oaxaca (Tabla 8; Fig. 3b).

El análisis de endemismo ponderado (WE) con los datos de presencias identificó celdas con valores que van desde 0.01 a 1.25 (Tabla 8; Fig. 3c). Las celdas A (1.25), C (0.81) y D (0.78) se encuentran en Chiapas, mientras que las celdas B (1.23) y E (0.73) se encuentran en Guerrero. El análisis de WE con ENM identificó celdas con valores de 0.004 a 0.197, estas celdas están ubicadas en Oaxaca (Tabla 8; Fig. 3d).

El análisis de endemismo ponderado corregido (CWE) con los datos de presencias identificó celdas con valores que van desde 0.01 a 0.50 (Fig. 4e; Tabla 8). Las celdas A (0.50) y C (0.27) se encuentran en Morelos; la celda B (0.31) se encuentra en la parte central del estado de Guerrero; las celdas D (0.27) y E (0.25) se encuentran en Oaxaca. Finalmente el análisis de CWE con ENM identificó celdas con valores de 0.006 a 0.02857 (Tabla 8; Fig. 4f). El valor más alto corresponde a ocho celdas, A-H (0.028) que se ubican en Tamaulipas.

Las celdas con mayor riqueza, WE y CWE de ambos datos se localizan en las áreas naturales protegidas (ANPs): Corredor Biológico Chichinautzin, Lagunas de Montebello, El Tepozteco, La Sepultura, Volcán Tacaná, Lagunas de Zempoala, Yagul (Fig. 4); y en las regiones terrestres prioritarias (RTPs): Ajusco-Chichinautzin, Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas, Cañón del Zopilote, Sierra Madre del Sur de Guerrero, El Tlacuache, Huitepec-Tzontehuitz, Lacandona, El Momón-Montebello, El Mozotal, Sierras del Norte de Oaxaca-Mixe, Sierras de Taxco-Huautla, Selva Zoque-La Sepultura, Tacaná-Boquerón, El Triunfo-La Encrucijada-Palo Blanco, San Antonio Peña-Nevada, Valle de Jaumave, El Cielo, Llanura del Río Verde (Fig. 5).

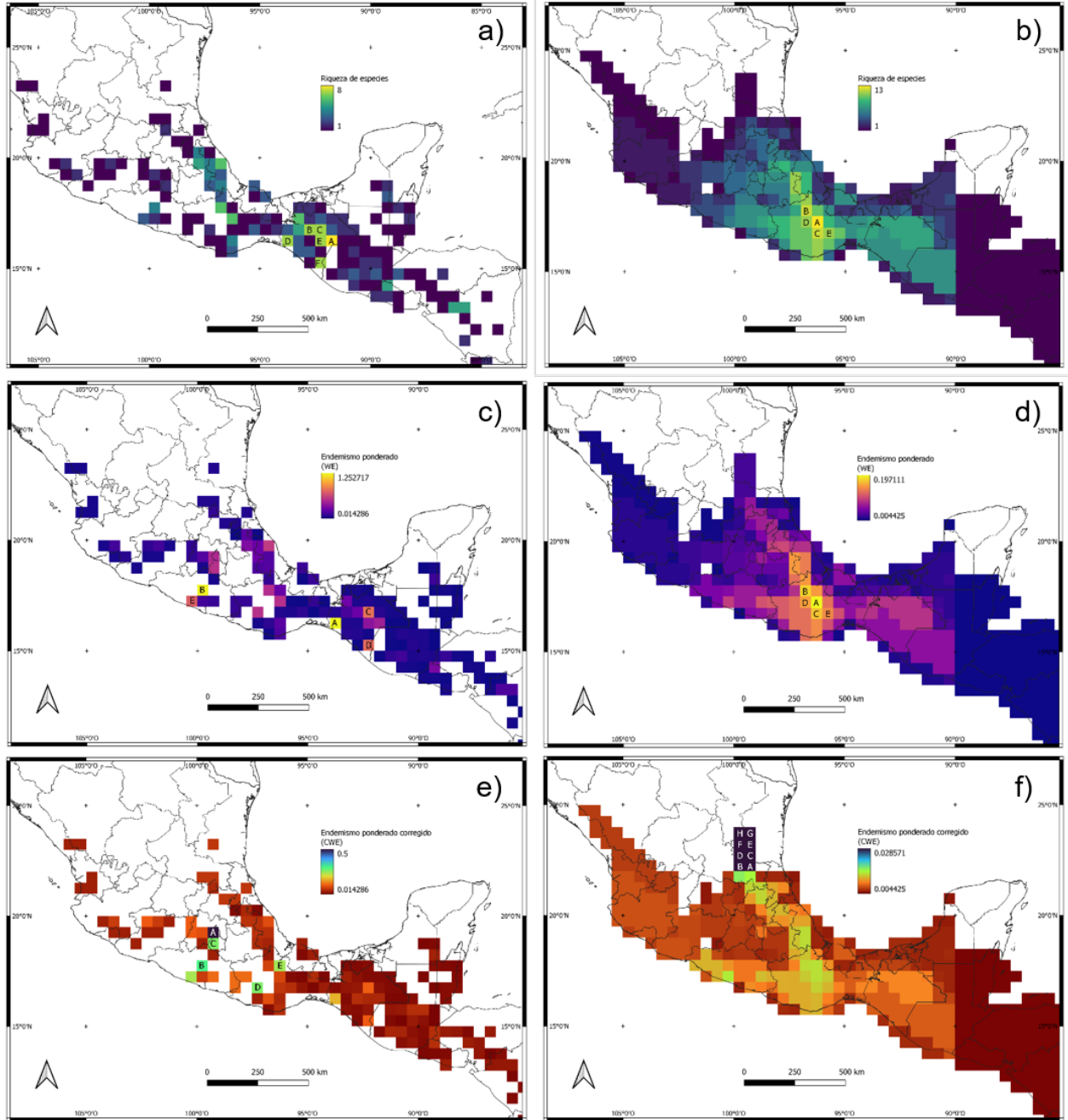


Figura 3. Riqueza de especies con a) datos de presencia, b) ENM; endemismo ponderado (WE) con c) datos de presencia, d) ENM; y endemismo ponderado corregido (CWE) con e) datos de presencia, f) ENM, de la subtribu Ponerinae.

Tabla 8. Comparación entre la riqueza de especies, endemismo ponderado (WE), endemismo ponderado corregido (CWE) con los datos de presencia y los datos de ENM. Se indican las celdas, los valores obtenidos y las especies ubicadas en las celdas.

Datos de presencia			Datos ENM		
Riqueza de especies					
Celda	Valor	Especies	Celda	Valor	Especies
A	8	3, 4, 6, 7, 10, 15, 16, 21	A	13	3, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 15,16, 20, 21
B	7	4, 6, 7, 10, 9, 15, 19	B	12	3, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 15,16, 20, 21
C	7	4, 7, 10, 15, 18, 19, 21	C	12	3, 4, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 15,16, 20, 21
D	7	2, 3, 4, 7, 10, 16, 19	D	11	5, 8, 10, 12, 13, 15,16, 20, 21
E	7	7, 10, 15, 16, 19, 21	E	11	3, 4, 6, 10, 11, 12, 13, 15,16, 21
F	7	3, 4, 7, 10, 15, 18, 19			
Endemismo ponderado (WE)					
A	1.25	2, 3, 4, 7, 10, 16, 19	A	0.1971	3, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 15,16, 20, 21
B	1.23	1, 8, 17, 20	B	0.1798	3, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 15,16, 20, 21
C	0.81	4, 7, 10, 15, 18, 19, 21	C	0.1721	3, 4, 5, 6, 8, 10, 12, 13, 15,16, 20, 21
D	0.78	3, 4, 7, 10, 15, 19	D	0.1548	5, 8, 10, 12, 13, 15,16, 20, 21
E	0.73	1, 8	E	0.1521	3, 4, 6, 10, 11, 12, 13, 15,16, 21
Endemismo ponderado corregido (CWE)					
A	0.5	14	A	0.0285	13
B	0.31	1, 8, 17, 20	B	0.0285	13
C	0.27	5, 14	C, E, F, H	0.0285	13
D	0.27	5, 17	D	0.0285	13
E	0.25	12	G	0.0285	13

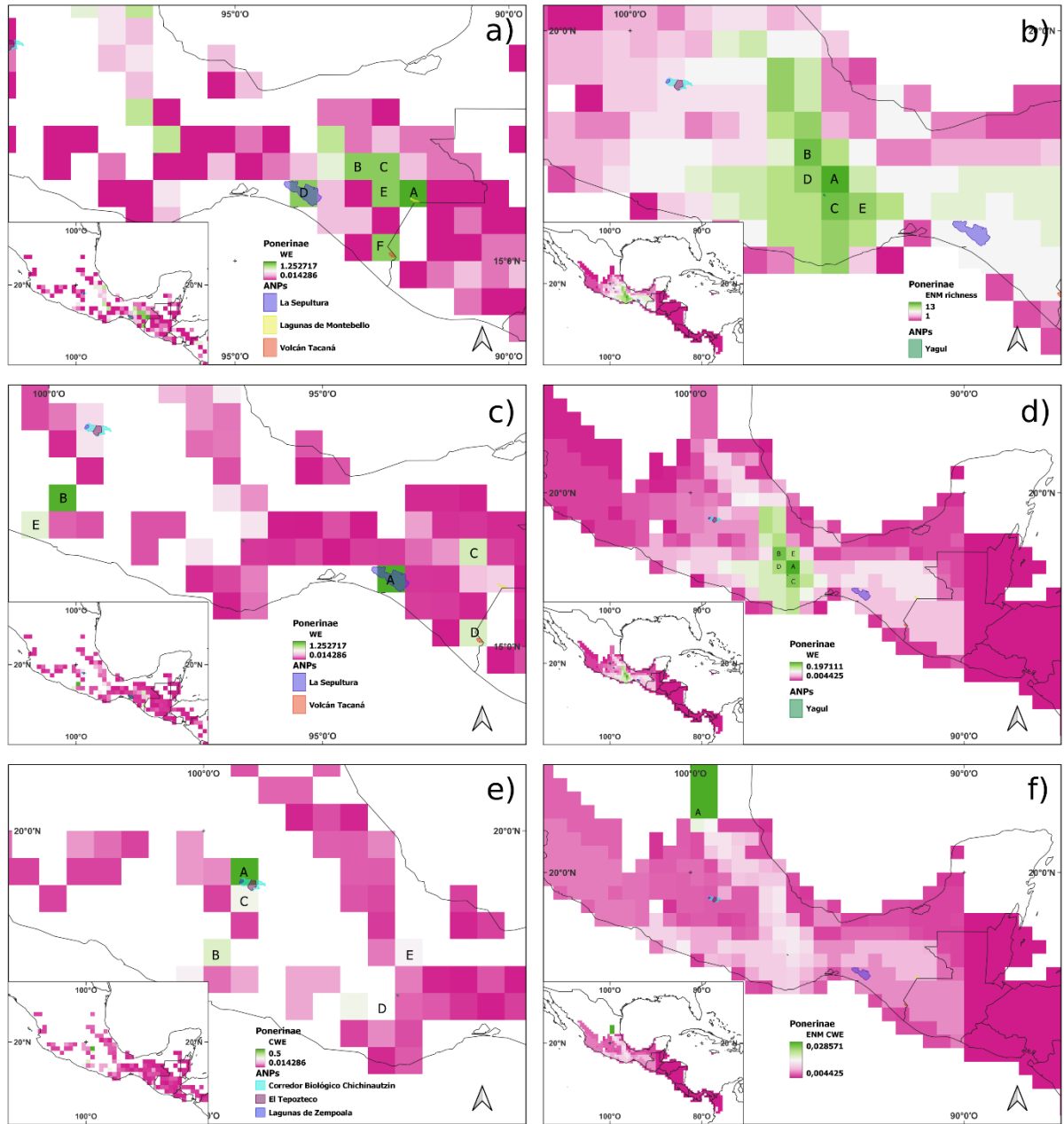


Figura 4. Riqueza de especies con a) datos de presencia, b) datos ENM; endemismo ponderado (WE) con c) datos de presencia, d) datos ENM; y endemismo ponderado corregido (CWE) con e) datos de presencia, f) datos ENM, de la subtribu Ponerinae y ANPs.

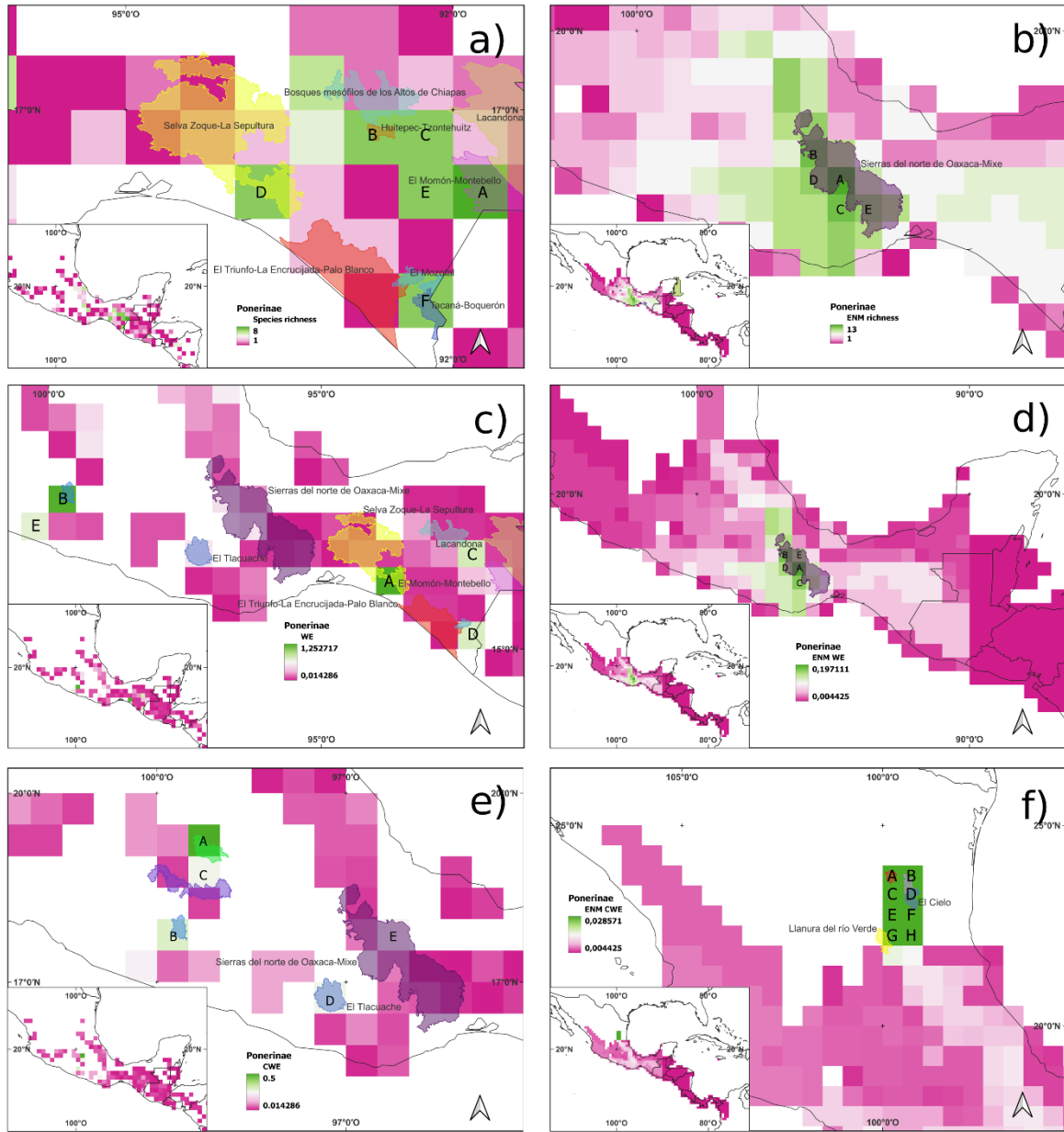


Figura 5. Riqueza de especies con a) datos de presencias, b) datos ENM; endemismo ponderado (WE) con c) datos de presencias, d) datos ENM; endemismo ponderado corregido (CWE) con e) datos de presencias, f) datos ENM, de la subtribu Ponerinae y RTPs.

7.5 Análisis filogenéticos

Se analizaron los datos moleculares obtenidos con el marcador ITS. Las muestras correspondientes al gen 3'ycf1 no se pudieron amplificar y secuenciar correctamente, por lo que no fue posible incluirlas en los análisis filogenéticos.

La matriz ITS alineada contiene 21 terminales con 705 pares de bases (pb), fue analizada con los algoritmos de inferencia bayesiana (BI) y máxima verosimilitud (ML). Los dos árboles generados con ML e IB muestran una topología similar entre ellos, con algunas diferencias en la resolución de las ramas internas del grupo interno. Ambos árboles indican que la subtribu Ponerinae es monofilética y hermana de las subtribus Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Pleurothallidinae y Laeliinae.

7.5.1. Máxima verosimilitud

Se obtuvo un solo árbol con valores de soporte de clados *bootstrap* de 30-100%, se reconocieron como grupos apoyados aquellos que tuvieran un valor igual o superior a 95% (Fig. 6). El análisis obtuvo tres clados, uno conformado por *Bletia neglecta*, otro conformado por las especies de las subtribus Chysinae, Coeliinae, Laeliinae y Pleurothallidinae, el tercer clado corresponde a la subtribu Ponerinae.

Dentro de Ponerinae las especies de los géneros *Helleriella*, *Nemaconia*, *Isochilus* y *Ponera* conforman un clado; *Helleriella guerrensis* es la especie primeramente divergida de la subtribu. Dentro del clado *Isochilus* se distinguen dos clados, el clado **a** conformado por *I. aurantiacus* e *I. chiriquensis* y otro clado que contiene dos subclados (a y b). El subclado **b1** esta conformado por *I. linearis*, *I. alatus* e *I. carnosiflorus*; en el subclado **b2**, *I. bracteatus* es hermana de *I. major*, *I. unilateralis*, *I. langlassei* e *I. latibracteatus* (Fig. 6).

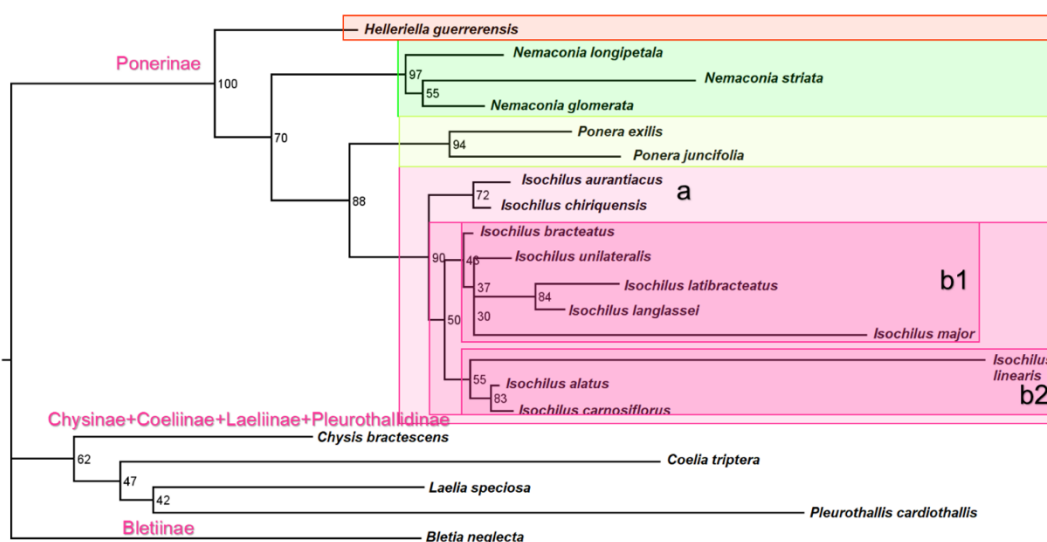


Figura 6. Árbol obtenido con máxima verosimilitud, los valores de *bootstrap* se indican en los nodos.

7.5.2 Inferencia bayesiana

Se obtuvo un solo árbol con valores de probabilidades posteriores de 0.53-1, fue enraizado con *Coelia triptera*. Se distinguen tres clados bien diferenciados, uno conformado por la especie *Coelia triptera*, otro por las subtribu Bletiinae, Ponerinae y la especie *Chysis bractescens*, el tercero conformado por las especies *Pleurothallis cardiothallis* y *Laelia speciosa* (Fig. 7).

En el clado Ponerinae se distinguen cuatro clados monofiléticos correspondientes a cada uno de los géneros que conforman a la subtribu: *Helleriella* es el grupo hermano de *Nemaconia*, *Ponera* e *Isochilus*. Dentro del clado *Nemaconia*, *N. longipetala* es hermana de *N. striata* y *N. glomerata*. El clado *Ponera*, que incluye *P. exilis* y *P. juncifolia*, es hermano del clado *Isochilus* (Fig. 7).

En el clado *Isochilus* observamos resolución en todas las terminales. Se distinguen dos clados, **a** conformado por *I. aurantiacus* e *I. chiriquensis* y **b** contiene dos subclados menores (b1 y b2). En el subclado **b1**, *I. bracteatus* es hermano de *I. major*, *I. unilateralis*, *I. langlassei* e *I. latibracteatus*; **b2** esta conformado por *I. linearis*, *I. alatus* e *I. carnosiflorus*.

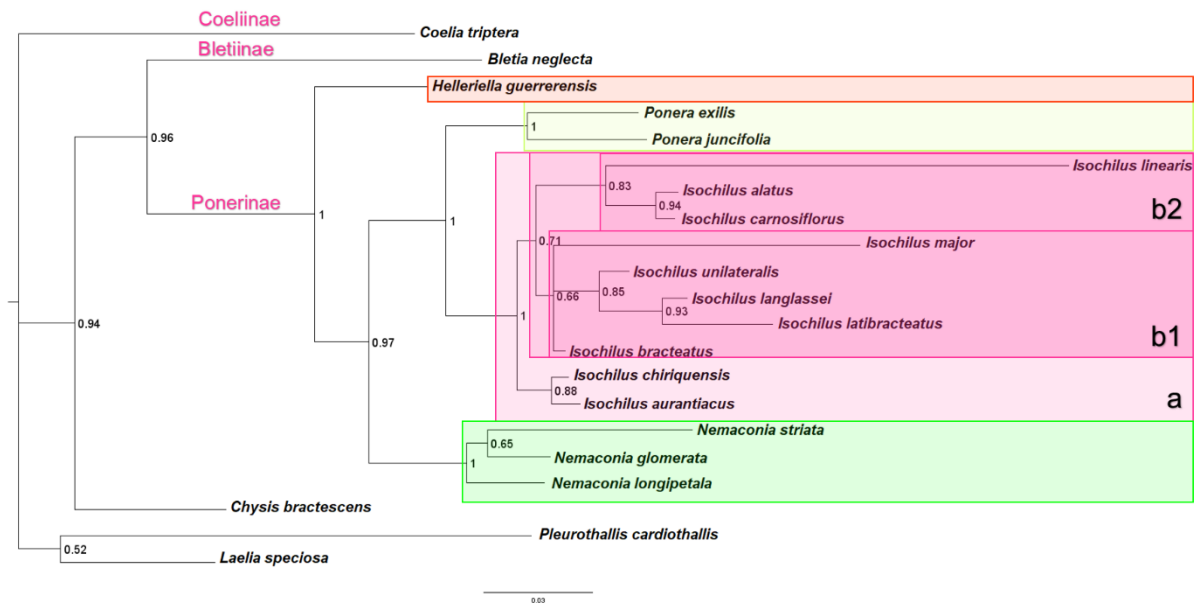


Figura 7. Árbol filogenético obtenido con inferencia bayesiana, en los nodos se indican las probabilidades posteriores obtenidas.

7.6 Tiempos de divergencia y estimación de áreas ancestrales

El análisis para estimar las edades de surgimiento de los taxones obtuvo un árbol de máxima credibilidad de clados con valores de probabilidades posteriores de 0.44 a 1. Debido a que no se realizó un muestreo completo de las subtribus Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laelinae y Pleurothallidinae, solamente se consideraron como grupo externo en estos análisis.

El origen de la subtribu Ponerinae se estima hace aproximadamente 38.72 Ma durante el Eoceno. *Helleriella* es el primer género divergido; posteriormente se dividen los clados *Isochilus* y *Ponera* hace 26.25 Ma, al final del Oligoceno. Las especies de *P. exilis* y *P. juncifolia* se separaron hace aproximadamente 12.5 Ma. Finalmente se divide el clado *Nemaconia* hace aproximadamente 16.99 Ma durante el Mioceno (Tabla 9; Fig. 8).

En el clado *Isochilus* la separación de los clados **a** y **b** ocurrió hace aproximadamente 17.27 Ma. En el clado **a** la división de *I. aurantiacus* e *I. chiriquensis* sucedió hace 4.73 Ma. En el clado **b** ocurrió una división hace aproximadamente 14.72 Ma; en el clado **b1**, *I. bracteatus* se separó del resto de especies hace 11.51 Ma, después *I. major* hace 10.09, posteriormente se diversificó *I. unilateralis* hace 8.44 Ma casi al final del Mioceno y finalmente se diferenciaron las especies *I. langlassei* e *I. latibracteatus* hace aproximadamente 4.46 Ma en el Plioceno. Por otra parte *I. linearis* es la especie hermana en **b2** y se separó hace 10.78 Ma durante el Mioceno, por último las especies *I. alatus* e *I. carnosiflorus* se diferenciaron hace 3.2 Ma durante el Plioceno (Tabla 9; Fig. 8).

Tabla 9. Edades estimadas con inferencia bayesiana en millones de años (Ma), se indican los intervalos de confianza del 95%.

Clado	Edad estimada (Ma)	Intervalo de confianza 95% (IC)
Bletiinae+Chysinae+Coeliinae +Laeliinae+Pleurothallidinae	44.05	19.81 — 57.7
Ponerinae	38.72	33.69 — 43.5
<i>Nemaconia</i>	16.99	6.62 — 28.04
<i>Ponera</i>	12.5	3.64 — 21.72
<i>Isochilus</i>	17.27	9.97 — 25.5
Clado <i>Isochilus</i> a	4.73	0.35 — 11.44
Clado <i>Isochilus</i> b1	11.51	5.73 — 18.18
Clado <i>Isochilus</i> b2	10.78	4.59 — 17.46

El análisis de áreas ancestrales nos indica que el clado Ponerinae probablemente se originó en la Zona de Transición Mexicana (A) hace aproximadamente 38.72 Ma. Las especies *Helleriella guerrerensis*, *Ponera exilis* y *P. juncifolia* presentaron un escenario de origen en A con un porcentaje de probabilidad de 1.0. Se identificaron siete probables eventos de

dispersión en los clados *Isochilus* (cinco) y *Nemaconia* (dos). El género *Isochilus* se originó en A con un porcentaje de probabilidad de 0.93. El clado **a**, conformado por las especies *I. aurantiacus* e *I. chiriquensis* presento dos posibles escenarios, A y AB, siendo el más probable el AB con un porcentaje de 0.72. En el clado **b1** la mayoría de nodos indico el escenario A con un porcentaje de 1.0, excepto en las especies *I. langlassei* e *I. latibractetus* que presentaron un escenario A con un porcentaje de 0.85. En el clado **b2**, para la especie *I. linearis* el escenario geográfico más probable fue el A con 0.87. Las especies *Isochilus alatus* e *I. carnosiflorus* presentaron dos posibles escenarios de origen geográfico A y AB, siendo el más probable el AB con un porcentaje de probabilidad de 0.71. Finalmente, la especie *N. striata* tiene un probable origen en A con 87.96%. Las especies *N. longipetala* y *N. glomerata* crecieron en A con un porcentaje de 75.68% (Fig. 9).

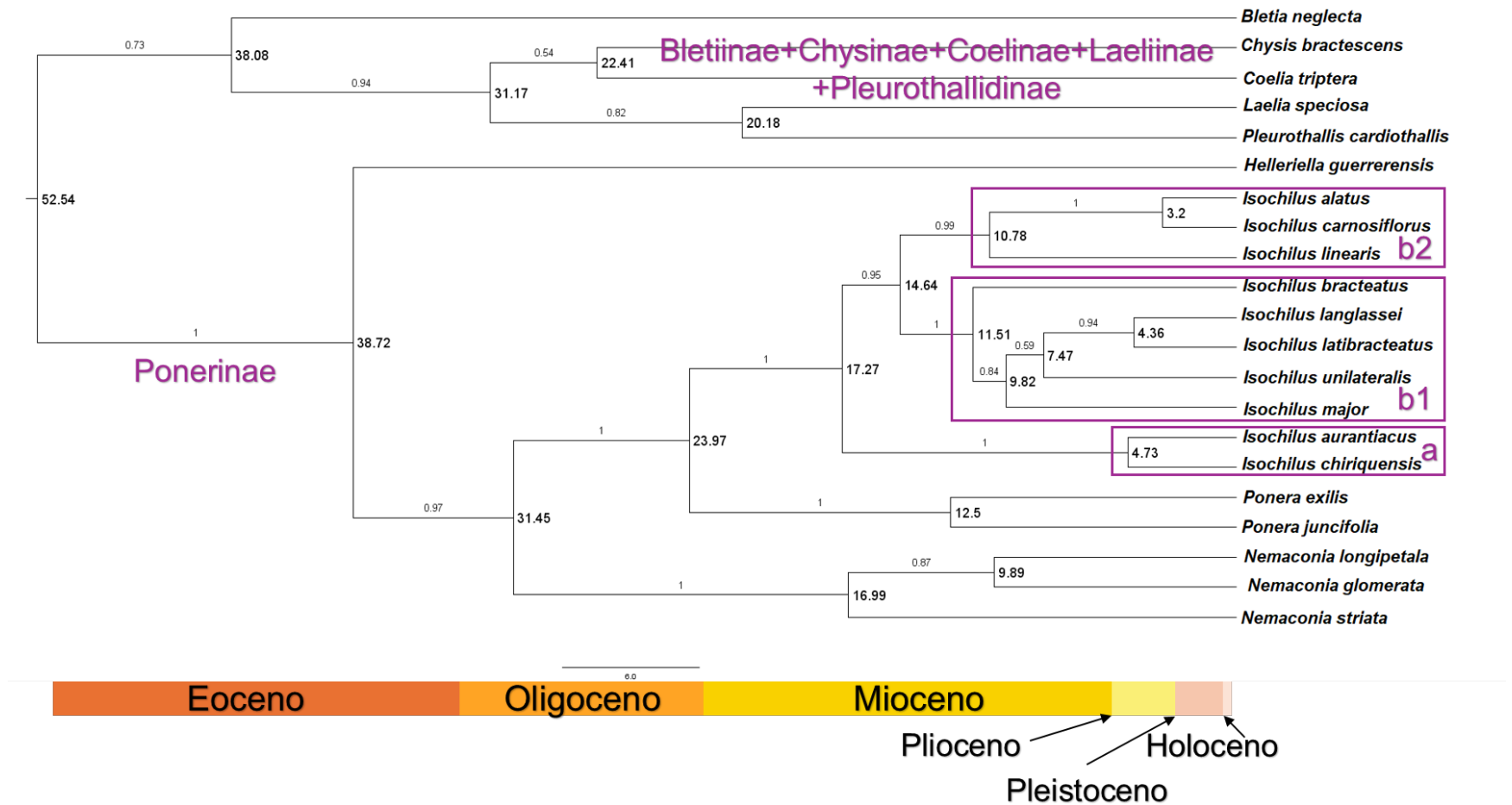


Figura 8. Árbol de máxima credibilidad de clados de la subtribu Ponerinae obtenido con inferencia bayesiana. En los nodos se indica la edad estimada en millones de años (Ma) y en las ramas se muestran los valores de probabilidad del taxón.

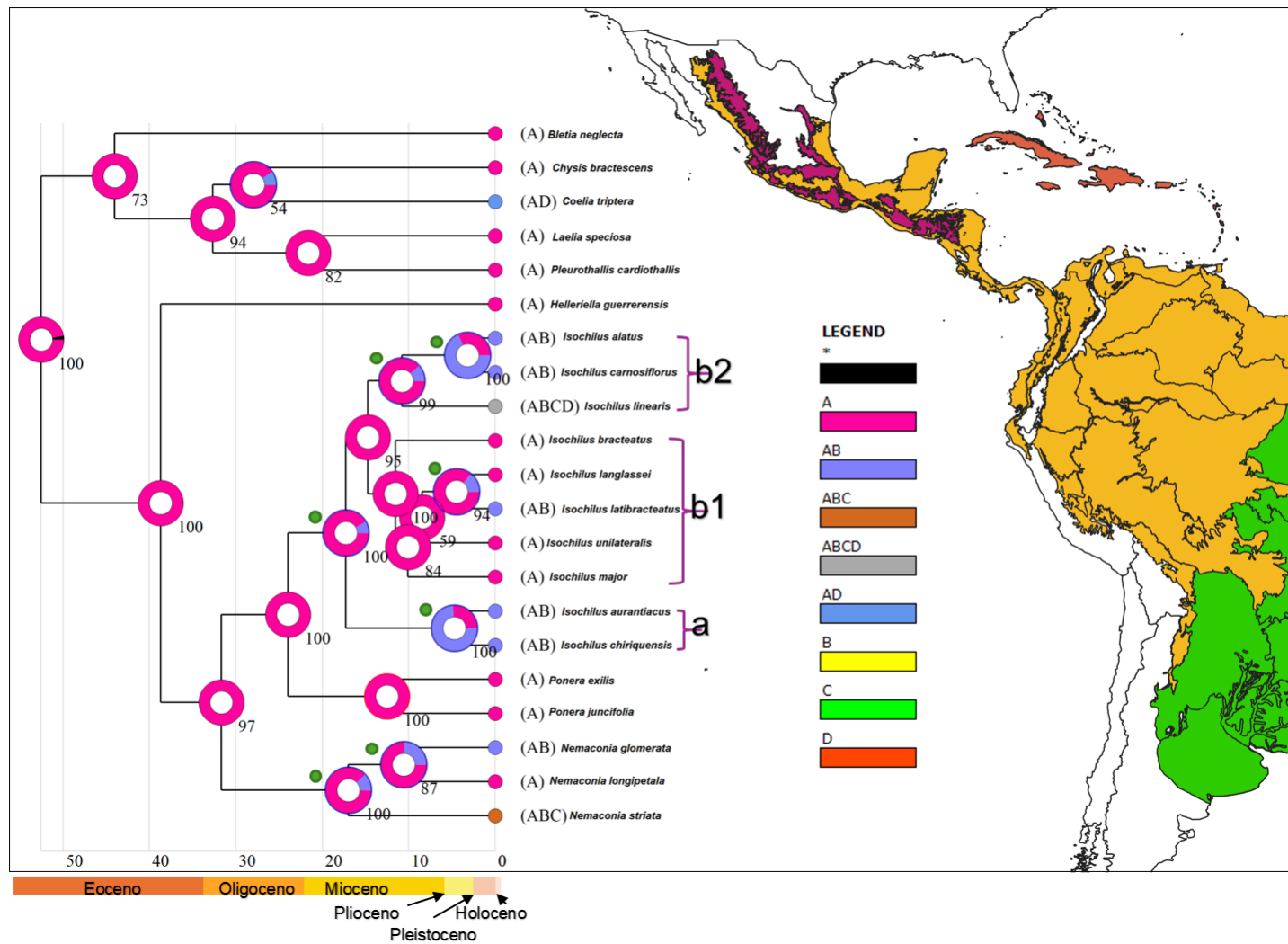


Figura 9. Árbol de consenso obtenido con el análisis estadístico de dispersión y vicarianza (S-DIVA). En los nodos se indica una gráfica de pastel con porcentajes de probabilidad en color del área ancestral que pudo haber ocupado el ancestro en común de cada clado, los puntos color verde indican los eventos de dispersión.

8. DISCUSIÓN

8.1 La subtribu Ponerinae

Las especies de Ponerinae se distribuyen desde México hasta Sudamérica, el sureste de México es el sitio donde se concentra el mayor número de registros de éstas. Se ha documentado la presencia de *Isochilus linearis* desde el sureste de México (Salazar, 2023), Centroamérica y las Antillas, hasta Brasil. *Nemaconia striata* se registra desde el sureste de México y la península de Yucatán hasta Brasil. Por otra parte, hay varios taxones que presentan una distribución restringida como *I. oaxacanus* registrado únicamente de Oaxaca, *Nemaconia dressleriana* de Morelos y *N. pellita* que ha sido recolectada solamente en Motozintla y Tenejapa en el estado de Chiapas (Estrada-Sánchez *et al.* 2024, Espejo-Serna *et al.*, 2021).

Las especies de Ponerinae se han reportado principalmente en bosques mesófilos de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas donde se ha documentado una alta riqueza de otras especies de plantas vasculares epífitas como orquídeas, bromelias, aráceas, helechos y piperáceas etc. (Espejo-Serna *et al.*, 2021).

8.2 Modelado de nicho ecológico de la subtribu Ponerinae

De acuerdo con Peterson *et al.* (2012) los modelos obtenidos para *Isochilus alatus*, *I. aurantiacus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. latibracteatus*, *I. major*, *I. oaxacanus*, *I. unilateralis*, *Nemaconia glomerata*, *N. graminifolia*, *N. striata*, *Ponera exilis* y *P. juncifolia* se consideran predicciones muy buenas (AUC > 0.9), mientras que los modelos generados para *I. bracteatus* e *I. carnosiflorus* se consideran predicciones razonables (AUC = 0.7–0.9).

Nueve variables ambientales presentaron la mayor contribución en el ENM de las especies de la subtribu (Tabla 4). La temperatura media anual (BIO1) fue la variable que más influyó en los modelos de *Isochilus alatus*, *I. aurantiacus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. latibracteatus*, *Nemaconia glomerata*, *N. graminifolia*, *Ponera exilis* y *P. juncifolia*. Nuestros resultados son similares a los reportados por Kolanowska *et al.* (2022), quien menciona que la idoneidad ambiental de 16 especies del género *Sobralia* está determinada por la misma variable. Por otro lado, la precipitación del mes más seco (BIO14) tuvo una mayor influencia en los modelos de *I. carnosiflorus*, *I. major* e *I. unilateralis*; el mismo efecto de esta variable fue reportado por Kolanowska *et al.* (2020) para la distribución de *Polystachya concreta* en África. La estacionalidad de la temperatura variable (BIO4) tuvo una gran contribución en el modelo de *I. bracteatus*, un caso similar fue reportado en el modelo de *P. concreta* en Asia, por Kolanowska *et al.* (2020). Del mismo modo, la estacionalidad de la precipitación (BIO15) tuvo una gran influencia en el modelo

de *I. oaxacanus*, al igual que lo obtenido por Kolanowska *et al.* (2022) en el modelo de *Sobralia macrantha* Lindl.

Las áreas de idoneidad ambiental modeladas para las especies de Ponerinae corresponden a zonas montañosas (*Isochilus aurantiacus*, *I. chiriquensis*, *I. unilateralis*), zonas con ambientes calurosos (*I. carnosiflorus* y *Nemaconia glomerata*), esto nos indica una congruencia con los ambientes donde se han recolectado como en el caso de las especies *Abies guatemalensis* y *A. religiosa* que fueron modeladas en México (Martínez-Méndez *et al.*, 2016) y las especies del género *Lycianthes* serie Meizonodontae (Anguiano-Constante *et al.* 2018).

En conclusión, es importante mencionar que los modelos indican una posible idoneidad ambiental para la presencia de algunas especies en ciertas áreas, sin embargo, es necesario corroborar su presencia en los lugares previstos por los modelos y asegurarse de que no han sido alterados por causas tales como cambio de uso del suelo, desastres naturales o incluso, que las especies no están presentes en los sitios.

8.3 Riqueza de especies, endemismo y conservación

La mayoría de las especies de Ponerinae se distribuyen en las provincias biogeográficas que corresponden a la Zona de Transición Mexicana (ZTM) en la cual se ha registrado una alta riqueza de endemismos de diferentes grupos taxonómicos (Morrone, 2019). La SMS es la provincia biogeográfica con el mayor número de especies de Ponerinae, principalmente el distrito Tierras Altas Oaxaqueñas, en esta provincia se han registrado niveles altos de riqueza de especies de plantas vasculares, aves y mamíferos (Álvarez-Álvarez *et al.* 2020; Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2020; Aragón-Parada *et al.* 2021). Sin embargo, las celdas con mayor riqueza y endemismo ponderado se localizaron en Altos de Chiapas, donde también se reportan especies endémicas de coleópteros, mamíferos y reptiles (Morrone, 2019). El mayor endemismo ponderado corregido de la subtribu Ponerinae se localiza en la provincia biogeográfica FVT, considerada el núcleo de la ZTM; para esta provincia se registran helechos, agaváceas, coleópteros y mamíferos endémicos (Morrone, 2019), también se han documentado especies de plantas vasculares como *Lycianthes* (Anguiano-Constante *et al.*, 2018), *Solanum* (Murillo-Pérez *et al.*, 2019) y bambúes (Ruiz-Sánchez *et al.*, 2020). La alta riqueza de especies en la FVT, está asociada a los eventos orogénicos, eventos volcánicos y fluctuaciones climáticas que han ocurrido en largos periodos de tiempo en esta zona (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Morrone, 2019; Morrone, 2020).

Las ANPs son decretadas y financiadas por el gobierno mexicano (CONABIO-CONANP, 2022); por otro lado, las RTPs, fueron propuestas por especialistas y la regionalización se realizó considerando la diversidad y el endemismo de las especies que los habitan, para que sirvan de

apoyo a la conservación de ciertas áreas del país (Arriaga *et al.*, 2000). Es evidente la ausencia de ANPs en la provincia biogeográfica Sierra Madre del Sur para los estados de Guerrero y Oaxaca (Fig. 5), dos estados con alta biodiversidad; los resultados de este estudio permiten sugerir la delimitación de una ANP en la celda B obtenida con el análisis de WE y CWE con las presencias, esta celda se encuentra en la RTP Cañón del Zopilote (Fig. 6); este lugar tiene un alto nivel de riqueza de especies de aves, mamíferos y plantas vasculares (Alvarez-Alvarez *et al.* 2020; Ruiz-Gutiérrez *et al.* 2020; Aragón-Parada *et al.* 2021). Del mismo modo, la celda D, obtenida con el análisis CWE con las presencias, ubicada en la RTP El Tlacuache tiene un alto grupo diverso de murciélagos, y plantas vasculares (García-Luis *et al.* 2019; Aragón-Parada *et al.* 2021; Contreras-Medina *et al.* 2022); las especies de la subtribu Ponerinae conviven con otros géneros de orquídeas y de diversas familias angiospermas, y otros taxones animales de diferentes provincias biogeográficas de la ZTM, por lo que esta es una región donde se conservarían muchas especies. Como recomendación final, apoyada por los resultados obtenidos en este estudio, proponemos el cambio de las RTPs Cañón del Zopilote y El Tlacuache a ANPs, lo que permitiría tener las primeras áreas naturales protegidas en dos de los estados más biodiversos de México.

8.4 Análisis filogenéticos

El análisis de inferencia bayesiana obtuvo valores altos de probabilidades posteriores, por lo cual lo consideramos como la hipótesis de relaciones filogenéticas de nuestro grupo de estudio. En el análisis de máxima verosimilitud los valores de *bootstrap* fueron bajos en la mayoría de los clados, por lo cual se sugiere incluir más marcadores moleculares para obtener una filogenia con valores de apoyo más alto en las ramas internas del clado *Isochilus* (Figs. 6, 7).

Ambos análisis obtuvieron un árbol filogenético similar y coinciden en que el clado Ponerinae es monofilético y es el grupo hermano de las subtribus Bletiinae, Chysinae, Coelinae, Laeliinae y Pleurothallinidae, esto es congruente con lo obtenido por las filogenias previamente publicadas por van den Berg *et al.* (2009), Chase *et al.* (2015), Givnish *et al.*, (2015), Zhang *et al.* (2023) y Pérez-Escobar *et al.* (2024), sin embargo las relaciones infragenéricas no se pueden comparar debido a que estos estudios incluyeron un muestreo reducido de las especies de la subtribu Ponerinae,

En nuestros resultados obtenidos *Helleriella guerrenderensis* es el taxón que diverge primero de la subtribu, posteriormente *Nemaconia* y finalmente las dos especies de *Ponera* y las especies del clado *Isochilus*, esto es ligeramente diferente a lo obtenido por van den Berg *et al.* (2009),

estos autores obtuvieron a *Nemaconia* como el primer género que diverge, después *Helleriella* y *Ponera* e *Isochilus*.

8.5 Tiempos de divergencia y áreas ancestrales

Los fósiles de orquídeas existentes no están estrechamente relacionados con la subtribu Ponerinae, por este motivo se optó por usar calibraciones secundarias y obtuvimos un árbol de máxima credibilidad de clados con valores de 0.54 a 1.0 de probabilidades posteriores (Fig. 8), lo que nos indica que las dataciones obtenidas en este estudio son congruentes con las propuestas por Zhang *et al.*, (2023).

Si bien el origen de Ponerinae probablemente fue a finales del Eoceno, la mayoría de las especies se diversificó durante el Mioceno (23.53-5.33 Ma) (Fig. 9). La primera especie divergida del género *Isochilus* fue *I. bracteatus*, esta especie surgió hace aproximadamente 10.78 Ma en la ZTM, actualmente se distribuye en las provincias biogeográficas FVT y SMS. Después surgen las especies *I. major*, *I. unilateralis*, *I. langlassei*, las cuales son endémicas de México, e *I. latibracteatus*, esta última presenta una distribución actual desde México hasta El Salvador. Por otra parte se estimó que el origen de *I. linearis* sucedió hace 10.78 Ma, esta especie es hermana de *I. alatus* e *I. carnosiflorus* que surgieron hace 3.2 Ma, estas especies habitan en las provincias biogeográficas Altos de Chiapas (ZTM) y Tierras Bajas del Pacífico (Brasileña), sin embargo *I. linearis* extiende su distribución a las subregiones biogeográficas Antillana y Chacoense. En otro clado surgen las especies *I. aurantiacus* e *I. chiriquensis* hace 4.73 Ma, estas dos especies presentan una distribución similar en las provincias biogeográficas Altos de Chiapas, Guatuso-Talamanca y Puntarenas-Chiriquí.

El análisis de áreas ancestrales nos muestra que la subtribu Ponerinae probablemente se originó en la Zona de Transición Mexicana, durante el Eoceno y de ahí ocurrieron siete diferentes eventos de dispersión en los clados *Isochilus* y *Nemaconia* durante el final del Eoceno y principios del Mioceno. Estos eventos junto con las fluctuaciones climáticas de este periodo geológico permitieron la colonización de nuevos hábitats en las subregiones biogeográficas Antillana, Brasileña y Chacoense. Este probable centro de diversificación está apoyado por el resultado obtenido con el análisis de riqueza de presencias, que encontró que la celda con mayor número de especies se localiza en la provincia biogeográfica Altos de Chiapas, en este lugar, Beutelspacher y Moreno-Molina (2010) reportan la presencia de la especie *Helleriella guerrensis* en Pueblo Nuevo Solistahuacán, Chiapas. Dressler (1993), Givnish *et al.* (2015), Pérez *et al.* (2017b) y Ackerman *et al.* (2025) mencionan que es muy probable la dispersión de largo alcance en las orquídeas, debido a que las semillas son muy pequeñas y se dispersan por

el viento, esto combinado con las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Mioceno propiciaron las condiciones idóneas para la colonización de nuevos hábitats.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aagensen, L., C.A. Szumik, P.A., Goloboff. 2013. Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography* 40: 2011–2016. <https://doi.org/10.1111/jbi.12172>
- Ackerman, J. D., R. L. Tremblay, T. Arias, G. Zotz, J. Sharma, G. A. Salazar, J. Kaur. 2025. Persistent habitat instability and patchiness, sexual attraction, founder events, drift and selection: A recipe for rapid diversification of orchids. *Plants* 14(8): 1193. <https://doi.org/10.3390/plants14081193>
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19(6): 716–723. <https://ieeexplore.ieee.org/document/1100705>
- Álvarez-Álvarez, E. A., R. Rodríguez-Godínez, P. Sierra-Morales, S. A. Medina-Valdivia, E. Vázquez-Salgado, M. Brito-Millán, R. C. Almazán-Núñez. 2020. Patterns of bird diversity and endemism along an elevational gradient in the Southern Mexican highlands. *Zoological Studies* 59: 69. <https://doi.org/10.6620/ZS.2020.59-69>
- Anguiano-Constante, M. A., G. Munguía-Lino, E. Ortiz, J. L. Villaseñor, A. Rodríguez. 2018. Riqueza, distribución geográfica y conservación de *Lycianthes* serie *Meizonodontae* (Capsiceae, Solanaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 516–529. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.2.2340>
- Aragón-Parada, J., A. Rodríguez, G. Munguía-Lino, J. A. De-Nova, M. M. Salinas-Rodríguez, P. Carrillo-Reyes. 2021. Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Botanical Sciences* 99: 643–660. <https://doi.org/10.17129/botsci.2682>
- Araújo, M. B., A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688. <https://www.jstor.org/stable/3838509>
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez, E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México
- Baldwin, B. G., M. J. Sanderson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski, D. S. Campbell, M. J. Donoghue. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247–277. <https://doi.org/10.2307/2399880>
- Benson, D. A., M. Cavanaugh, K. Clark, I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell, E. W. Sayers. 2018. GenBank. *Nucleic Acids Research* 46(D1), D41–D47. <https://doi.org/10.1093/nar/gkx1094>
- Beutelspacher, C. R. M., Moreno-Molina, I. 2010. Nuevos registros y localidades de orquídeas para Chiapas, México. *Lacandonia* 4(1): 11–15.
- Cameron, K. M., M. W. Chase, M. Whitten, P. J. Kores, D. C. Jarrell, V. A. Albert, T. Yukawa, H. G. Hills & D. H. Goldman. 1999. A phylogenetic analysis of the Orchidaceae: evidence from rbcL nucleotide sequences. *American Journal of Botany* 86(2): 208–224. <https://doi.org/10.2307/2656938>

Cameron, K. M. 2004. Utility of plastid *psaB* gene sequences for investigating intrafamilial relationships within Orchidaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 1157–1180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.10.010>

Chase, M. W. 2001. The origin and biogeography of Orchidaceae. En: Pridgeon, A.M., P.J. Cribb, M.W. Chase & F. Rasmussen (eds.) *Genera Orchidacearum* 2: 1–5. Oxford University.

Chase, M. W., K. M. Cameron, J. V. Freudenstein, A. M. Pridgeon, G. Salazar, C. van den Berg, A. Schuiteman. 2015. An updated classification of Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 177: 151–174. <https://doi.org/10.1111/boj.12234>

Contreras-Medina R, A. García-Martínez, J. C. Ramírez-Martínez, D. Espinosa, R. Balam-Narváez, I. Luna-Vega. 2022. Biogeographic analysis of ferns and lycophytes in Oaxaca: a Mexican beta-diverse area. *Botanical Sciences* 100: 204–222. <https://doi.org/10.17129/botsci.2844>

Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder, A. Monro. 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183–198. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00524.x>

Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo, D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9 (8): 772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>

Doyle, J. J., Doyle J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.

Dong, W. L., R. N. Wang, N. Y. Zhang, W. B. Fan, M. F. Fang, Z. H. Li. 2018. Molecular evolution of chloroplast genomes of orchid species: insights into phylogenetic relationship and adaptive evolution. *International Journal of Molecular Sciences* 19 (3): 716. <https://doi.org/10.3390/ijms19030716>

Dressler, R. 1981. *The Orchids. Natural History and Classification*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 332 pp.

Dressler, R. 1993. *Phylogeny and Classification of the Orchid Family*. Dioscorides Press. Portland, Oregon. 314 pp.

Drummond, A. J., A. Rambaut. 2007. Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-214>

Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>

Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods

improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>

Escobar, L.E., A. Lira-Noriega, G. Medina-Vogel, A. T. Peterson. 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: Use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9 (1): 221–229. <https://doi.org/10.4081/gh.2014.19>

Espejo-Serna, A. 2012. El endemismo de las Liliopsida mexicanas. *Acta Botanica Mexicana* 100: 195–257. <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.36>

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, A. Mendoza-Ruiz, J. García-Cruz, J. Ceja-Romero, B. Pérez-García. 2021. Mexican vascular epiphytes: Richness and distribution. *Phytotaxa* 503 (1): 1–282. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.503.1.1>

Estrada-Sánchez, I., A. Espejo-Serna, J. García-Cruz, A. R. López-Ferrari. 2024. Richness, distribution, and endemism of neotropical subtribe Ponerinae (Orchidaceae, Epidendreae). *Brazilian Journal of Botany* 47: 501–517. <https://doi.org/10.1007/s40415-024-01005-y>

Freudenstein J. V., M. W. Chase. 2015. Phylogenetic relationships in Epidendroideae (Orchidaceae), one of the great flowering plant radiations: progressive specialization and diversification. *Annals of Botany* 115: 665–681. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu253>

Galante, P. J., B. Alade, R. Muscarella, S. A. Jansa, S. M. Goodman, R. P. Anderson. 2018. The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. *Ecography* 41: 726–736. <https://doi.org/10.1111/ecog.02909>

Gamisch, A., G. A. Fischer, H. P. Comes. 2015. Multiple independent origins of auto-pollination in tropical orchids (*Bulbophyllum*) in light of the hypothesis of selfing as an evolutionary dead end. *BMC Evolutionary Biology* 15: 192. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0471-5>

Gamisch, A., G. A. Fischer, H. P. Comes. 2016. Frequent but asymmetric niche shifts in *Bulbophyllum* orchids support environmental and climatic instability in Madagascar over Quaternary time scales. *BMC Evolutionary Biology* 16: 14. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0586-3>

García-Luis, M., M. Briones-Salas, M. C. Lavariega. 2019. Bat species richness in the region of the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Arxius de Miscel·lània Zoològica* 17: 1–11. <https://doi.org/10.32800/amz.2019.17.0001>

GIMP Development Team. 2023. GIMP. Retrieved from <https://www.gimp.org>

Givnish, T. J., D. Spalink, M. Ames, S. P. Lyon, S. J. Hunter, A. Zuluaga, W. J. D. Iles, M. A. Clements, M. T. K. Arroyo, J. Leebens-Mack, L. Endara, R. Kriebel, K. M. Neubig, W. M. Whitten, N. H. Williams, K. M. Cameron. 2015. Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20151553. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>

Givnish, T. J., D. Spalink, M. Ames, S. P. Lyon, S. J. Hunter, A. Zuluaga, A. Doucette, G. Giraldo Caro, J. McDaniel, M. A. Clements, M. T. K. Arroyo, L. Endara, R. Kriebel, N. H. Williams, K. M. Cameron. 2016. Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. *Journal of Biogeography* 43: 1905–1916. <https://doi.org/10.1111/jbi.12854>

Google Earth Pro. 2024. Google Earth Pro ver. 7.3.6.9796 (64-bit). https://maps.google.es/intl/es_es/earth/

Górniak, M. O. Paun, M. W. Chase. 2010. Phylogenetic relationships within Orchidaceae based on a low-copy nuclear coding gene, Xdh: congruence with organellar and nuclear ribosomal DNA results. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 784–795. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.03.003>

Grinnell, J. 1917. The niche - relationships of the California thrasher. *The Auk* 34 (4): 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>

Guisan, A., W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>

Hágsater, E., M. Á. Soto Arenas, G. A. Salazar Chávez, R. Jiménez Machorro, M. A. López Rosas, R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín. México. 302 pp.

Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.

Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>

Huelsenbeck, J.P., F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 8: 754–5. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology* 22: 415–427.

INEGI. 2022. Mapa digital de México en línea. Versión 6.3. Disponible en: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/?v=bGF0OjIzLjMyMDA4LGxvbjotMTAyLjE0NTY1LHo6MSxsOmMxMTFzZXJ2aWNpb3N8dGMxMTFzZXJ2aWNpb3M=>

Karger, D. N., O. Conrad, J. Böhner, T. Kawohl, H. Kreft, R. W. Soria-Auza, N. E. Zimmermann, H. P. Linder, M. Kessler. 2018. Data from: Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *EnviDat*. <https://doi.org/10.16904/envodat.228.v2.1>

Karremans, A. P., F. T. Bakker, F. Pupulin, R. Solano-Gómez, M. J. M. Smulders. 2013. Phylogenetics of *Stelis* and closely related genera (Orchidaceae: Pleurothallidinae). *Plant Systematics Evolution* 299: 151–176. <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0712-7>

Kim, Y. K., S. Jo, S. H. Cheon, M. J. Joo, J. R. Hong, M. Kwak, K. J. Kim. 2020. Plastome evolution and phylogeny of Orchidaceae, with 24 new sequences. *Frontiers in Plant Science* 11: 22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00022>

Kolanowska, M., A. Jakubska-Busse. 2020. Is the lady's-slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) likely to shortly become extinct in Europe? — Insights based on ecological niche modelling. *PLoS ONE* 15 (1): e0228420. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228420>

Kolanowska, M., A. Rewicz, P. Baranow. 2020. Ecological niche modeling of the pantropical orchid *Polystachya concreta* (Orchidaceae) and its response to climate change. *Scientific Reports* 10: 14801 <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71732-1>

Kolanowska, M., S. Tsiftsis, M. Dudek, K. Konowalik, P. Baranow. 2022. Niche conservatism and evolution of climatic tolerance in the Neotropical orchid genera *Sobralia* and *Brasolia* (Orchidaceae). *Scientific Reports* 12: 13936. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18218-4>

Kolanowska, M. 2023. Future distribution of the epiphytic leafless orchid (*Dendrophylax lindenii*), its pollinators and phorophytes evaluated using niche modelling and three different climate change projections. *Scientific Reports* 13: 15242. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-42573-5>

Laffan, S. W., E. Lubarsky, D. F. Rosauer. 2010. Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography* 33: 643–647 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x>

Lemey, P., M. Salemi, A. M. Vandamme. 2009. *The Phylogenetic Handbook. A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing (2nd Edition)*. Cambridge. 751 pp ISBN: 9780521730716

Linder, H. P. 2001. On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic Biology* 50: 892–912. <https://doi.org/10.1080/106351501753462867>

Mastretta-Yanes, A., A. Moreno-Letelier, D. Piñero, T. H. Jorgensen, B. C. Emerson. 2015. Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography* 42(9): 1586–1600. <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>

Martínez-Méndez, N., E. Aguirre-Planter, L. E. Eguiarte, J. P. Jaramillo-Correa. 2016. Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (Pinaceae) en México: algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences* 94(1): 5–24. <https://doi.org/10.17129/botsci.508>

Miller, M. A., T. Schwartz, B. E. Pickett, S. He, E. B. Klem, R. H. Scheuermann, M. Passarotti, S. Kaufman, M. A. Leary. 2015. A RESTful API for Access to Phylogenetic Tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics* 11: 43–48. <https://doi.org/10.4137/EBO.S21501>

Monteiro, S. H. N., A. Selbach-Schnadelbach, R. P. de Oliveira, C. van den Berg. 2010. Molecular phylogenetics of *Galeandra* (Orchidaceae: Catasetinae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 35 (3): 476–486. <https://doi.org/10.1600/036364410792495944>

Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística. UNAM. México.

Morrone, J. J. 2008. *Evolutionary biogeography. An integrative approach with case studies*. Columbia University Press.

Morrone, J.J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90: e902980. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>

Morrone, J. J. 2020. The Mexican Transition Zone. A natural biogeographic laboratory to study biotic assembly. Springer, Mexico.

Morrone, J. J., T. Escalante, G. Rodríguez-Tapia, A. Carmona, M. Arana, J. D. Mercado-Gómez. 2022. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 94: 1e20211167. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>

Murillo-Pérez, G., A. Rodríguez, D. Sánchez-Carbajal, E. Ruiz-Sánchez, P. Carrillo-Reyes, G. Munguía-Lino. 2022. Spatial distribution of species richness and endemism of *Solanum* (Solanaceae) in Mexico. *Phytotaxa* 558 (2): 147–177. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.558.2.1>

Neubig, K. M., W. M. Whitten, B. S. Carlsward, M. A. Blanco, L. Endara, N. H. Williams, M. Moore. 2009. Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastid gene more variable than *matK*. *Plant Systematic Evolution* 277: 75–84. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0105-0>

Noguera-Urbano, E. A. 2017. Endemism: differentiation of the concept, methods and applications. *Acta Zoologica Mexicana* 33: 89–107. <https://doi.org/10.21829/azm.2017.3311016>

Ortega-Huerta, M. A., A. T. Peterson. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 205–216.

Parenti, L. R., M. C. Ebach. 2009. *Comparative biogeography: discovering and classifying biogeographical patterns of a dynamic Earth*. University of California Press.

Peraza, L. N., G. Carnevali, C. van den Berg. 2016. A molecular phylogeny of the *Laelia* alliance (Orchidaceae) and a reassessment of *Laelia* and *Schomburgkia*. *Taxon* 65 (6): 1249–1262. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp101>

Pérez-Escobar, O. A., G. Chomicki, F. L. Condamine, A. P. Karremans, D. Bogarín, N. J. Matzke, D. Silvestro, A. Antonelli. 2017a. Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist* 215: 891–905. <https://doi.org/10.1111/nph.14629>

Pérez-Escobar, O. A., M. Gottschling, G. Chomicki, F. L. Condamine, B. B. Klitgård, E. Pansarin, G. Gerlach. 2017b. Andean mountain building did not preclude dispersal of lowland epiphytic orchids in the Neotropics. *Scientific Reports*, 7(12878), 4919. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04261-z>

Pérez-Escobar, O. A., D. Bogarín, R. Schley, R. M. Bateman, G. Gerlach, D. Harpke, J. Brassac, M. Fernández-Mazuecos, S. Dodsworth, E. Hagsater, M. A. Blanco, M. Gottschling, F. R. Blattner. 2020. Resolving relationships in an exceedingly young Neotropical orchid lineage using Genotyping-by-

sequencing data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 144: 106672. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106672>

Pérez-Escobar, O.A., D. Bogarín, N. A. S. Przelomska, J. D. Ackerman, J. A. Balbuena, S. Bellot, R. P. Bühlmann, B. Cabrera, J. Aguilar Cano, M. Charitonidou, G. Chomicki, M. A. Clements, P. Cribb, M. Fernández, N. S. Flanagan, B. Gravendeel, E. Hágsater, J. M. Halley, Ai-Qun Hu, C. Jaramillo, A. Victoria Mauad, O. Maurin, R. Müntz, I. J. Leitch, L. Li, R. Negrão, L. Oses, C. Phillips, M. Rincon, G. A. Salazar, L. Simpson, E. Smidt, R. Solano-Gomez, E. Parra-Sánchez, Raymond L. Tremblay, C. van den Berg, B. S. Villanueva Tamayo, A. Zuluaga, A. R. Zuntini, M. W. Chase, M. F. Fay, F. L. Condamine, F. Forest, K. Nargar, S. S. Renner, W. J. Baker, A. Antonelli. 2024. The origin and speciation of orchids. *New Phytologist* 242: 700–716. <https://doi.org/10.1111/nph.19580>

Peterson, A. T. 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics* 3: 59-72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>

Peterson A. T., J. Soberón, V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary in time. *Science* 285: 1265–1267. <https://www.science.org/doi/10.1126/science.285.5431.1265>

Peterson, A. T., J., Soberón, R. G. Pearson, R. P. Anderson, E. Martínez-Meyer, M. Nakamura, M. B. Araújo. 2012. Ecological Niches and Geographic Distributions. Princeton University Press, United States of America, 328 pp

Pfitzer, E. 1887. Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, Heidelberg

Phillips, S. J., M. Dudik. 2008. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>

Phillips, S. J., R. P. Anderson, R. E. Schapired. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>

Poinar, G. 2016a. Orchid pollinaria (Orchidaceae) attached to stingless bees (Hymenoptera: Apidae) in Dominican amber. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen* 279: 287–293. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2016/0556>

Poinar, G. 2016b. Beetles with orchid pollinaria in Dominican and Mexican amber. *American Entomologist* 62: 172–177. <https://doi.org/10.1093/ae/tmw055>

Poinar, G. J., F. N. Rasmussen. 2017. Orchids from the past, with a new species in Baltic amber. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 327–333. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/bow018>

POWO. 2024. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <https://powo.science.kew.org/> Retrieved 12 August 2024.

Pridgeon, A. M., R. Solano, M. W. Chase. 2001. Phylogenetic relationships in Pleurothallidinae (Orchidaceae): combined evidence from nuclear and plastid dna sequences. *American Journal of Botany* 88 (12): 2286–2308. <https://doi.org/10.2307/3558390>

Pridgeon, A.M., P. J. Cribb, M. W. Chase, F. N. Rasmussen (Eds.). 2005. *Genera Orchidacearum Volume 4, Epidendreae (part 1)*. Oxford University Press.

QGIS Development Team. 2021. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.org>

Rambaut, A., A.J. Drummond, D. Xie, G. Baele, M.A. Suchard. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 65 (8): 901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>

Rambaut, A. 2014. FigTree versión 1.4.2. Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh. <http://tree.bio.ed.ac.uk>

Ramírez, S. R., B. Gravendeel, R. B. Singer, C. R. Marshall, N. E. Pierce. 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448: 1042–1045. <https://doi.org/10.1038/nature06039>

RStudio Team. 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>

Ronquist, F., J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>

Ruiz-Gutiérrez, F., C. Chávez, G. Sánchez-Rojas, C. E. Moreno, C. González-Salazar, B. O. Ruiz-Gutiérrez, R. Torres-Bernal. 2020. Mamíferos medianos y grandes de la Sierra Madre del Sur de Guerrero, México: evaluación integral de la diversidad y su relación con las características ambientales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91: e913168. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3168>

Ruiz-Sánchez, E., G. Munguía-Lino, G. Vargas-Amado, A. Rodríguez. 2020. Diversity, endemism and conservation status of native Mexican woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 192(1): 281–295. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz062>

Salazar, G. A., J. A. N. Batista, L. I. Cabrera, C. Van Den Berg, W. M. Whitten, E. C. Smidt, C. R. Buzatto, R. B. Singer, G. Gerlach, R. Jiménez-Machorro, J. A. Radins, I. S. Insaurralde, L. R. S. Guimarães, F. De Barros, F. Tobar, J. L. Linares, E. Mújica, R. L. Dressler, M. A. Blanco, E. Hágsater, M. W. Chase. 2018. Phylogenetic systematics of subtribe Spiranthinae (Orchidaceae: Orchidoideae: Cranichideae) based on nuclear and plastid DNA sequences of a nearly complete generic sample. *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 273–303. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box096>

Salazar, G. A. 2023. *Isochilus*. En: Ulloa, C., Hernández, H. M., Davidse, G., Barrie, F., Knapp, S. (Eds.) *Flora Mesoamericana* 7(2): 556–559

Schlechter, R. 1926. Das System der Orchidaceen. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 9: 563–591. <https://doi.org/10.2307/3994326>

Shaw, J., E. B. Lickey, E. E. Schilling, R. L. Small. 2007. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94 (3): 275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107>

Soto, M. 2005. Subtribe Ponerinae. En: Pridgeon, A.M., Cribb, P.J., Chase, M.W., Rasmussen, F.N. (Eds.) *Genera Orchidacearum Volume 4, Epidendreae part 1*. Oxford University, Oxford, 422–434 pp.

Sosa, V. 2007. A molecular and morphological phylogenetic analysis of subtribe Bletiinae (Epidendreae, Orchidaceae). *Systematic Botany* 32: 34–42. <https://www.jstor.org/stable/25064226>

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and postanalysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30 (9): 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>

Stevens, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

Sun, X., Q. Xu, Y. Luo. 2020. A maximum entropy model predicts the potential geographic distribution of *Sirex noctilio*. *Forests* 11: 175. <https://doi.org/10.3390/f11020175>

Szlachetko, D. L. 1995. Systema orchidalium. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 3: 1–152.

Tamayo-Cen, I., G. Carnevali, I. M. Ramírez-Morillo, W. Cetzal-Ix, G. A. Romero-González. 2022. From Megamexico to the Amazon: phylogeny, systematics and macroevolution of *Clowesia* (Orchidaceae: Catasetinae). *Taxon* 71 (4): 758–795. <https://doi.org/10.1002/tax.12717>

Thiers, B. 2024. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. *New York Botanical Garden's Virtual Herbarium*. Available online: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>

van den Berg, C., W. E. Higgins, R. L. Dressler, W. M. Whitten, M. A. Soto Arenas, A. Culham, M. W. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* 15 (2): 96–114

van den Berg, C., W. E. Higgins, R. L. Dressler, W. M. Whitten, M. A. Soto-Arenas, M. W. Chase. 2009. A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of Botany* 104: 417–430. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp101>

Verlynde, S., C. A. D'Haese, G. M. Plunkett, M. Simo-Droissart, M. Edwards, V. Droissart, T. Stévant. 2018. Molecular phylogeny of the genus *Bolusiella* (Orchidaceae, Angraecinae). *Plant Systematics and Evolution* 304: 269–279. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1474-z>

Whitten, W. M., N. H. Williams, M. W. Chase. 2000. Subtribal and generic relationships of Maxillarieae (Orchidaceae) with emphasis on Stanhopeinae: combined molecular evidence. *American Journal of Botany* 87 (12): 1842–1856. <https://doi.org/10.2307/2656837>

Yu, Y., Harris, A.J. Blair C., He X.J. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Biology and Evolution*. 37 (2): 604–606. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.008>

Zhang, G., Y. Hu, M. Z. Huang, W. C. Huang, D. K. Liu, D. Zhang, D., H. Hu, J. L. Downing, Z. J. Liu, H. Ma. 2023. Comprehensive phylogenetic analyses of Orchidaceae using nuclear genes & evolutionary insights into epiphytism. *Journal of Integrative Plant Biology* 65: 1204–1225. <https://doi.org/10.1111/jipb.13462>

Zou, L. H., J. X. Huang, G. Q. Zhang, Z. J. Liu, X. Y. Zhuang. 2015. A molecular phylogeny of Aeridinae (Orchidaceae: Epidendroideae) inferred from multiple nuclear and chloroplast regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 247–254. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.014>

10. PERSPECTIVAS

Los resultados obtenidos en el presente estudio proporcionan datos para el conocimiento biogeográfico y filogenético de la subtribu Ponerinae. Es importante el uso de otras herramientas, como la secuenciación de nueva generación que permitirán obtener una hipótesis filogenética más apoyada de la subtribu Ponerinae; es necesario realizar estudios taxonómicos y ecológicos en países de Centro y Sudamérica porque permitirán conocer si existen especies no descritas de la subtribu.

Una de las limitantes de este estudio fue la escasez de material vivo de las especies de la subtribu Ponerinae, debido a la pandemia ocasionada por el virus SARS-COV2 no fue posible localizar en campo algunos taxa y las muestras obtenidas en este estudio provienen de colecciones científicas, por lo cual enfatizamos la importancia de estas como fuentes de información para futuros proyectos.

11. ANEXOS

11.1 Anexo 1. Revisión taxonómica de la subtribu Ponerinae

Subtribu Ponerinae

Plantas epífitas o litófitas, simpodiales, cespitosas, rastreras o colgantes, de aspecto herbáceo o bambusiforme. Raíces a menudo carnosas y gruesas para el tamaño de la planta, velamen de tipo *Epidendrum*; también crecen en la base de los tallos aéreos. Rizoma corto o alargado. Tallos tipo caña, frondosos, ocultos por las vainas, simples o ramificados, teretes a lateralmente comprimidos. Hojas dísticas, conduplicadas, con vainas articuladas, las vainas tubulares escamoso-cartáceas o coriáceo-carnosas, generalmente con una cicatriz transversal entre la vaina y la lámina, similar a una capa de abscisión; las hojas pueden estar orientadas dorsiventralmente de tal manera que las superficies superiores estén casi en el mismo plano (secundariamente plagiotrópicas). Inflorescencia lateral y/o apical, simple o paracladial, sésil, casi racemosa, fasciculada o glomerular, dística, flores simultáneas a sucesivas, a menudo sostenidas por brácteas conspicuas como en *Isochilus*. Flores resupinadas, tubulares, campanuladas a subglobosas, carnosas; pie de columna, uña del labelo y bases de sépalos laterales que forman un mentón nectarial poco profundo, un nectario sigmoideo en *Isochilus*. Sépalos libres o connatos, lisos, verrucosos, escamosos o peludos. Pétalos similares a los sépalos, pero más pequeños, subclavados. Labelo articulado al pie de la columna, a menudo con glándulas de néctar. Columna semiterete-subclavada, sin alas o con alas discretas, pie de columna conspicuo, clinandrio de tres dientes; antera carnosa, apical, con cuatro polinias comprimidas lateralmente, que pueden ser ligeramente desiguales, a veces con una mini polinia adicional, viscidio en forma de gota; estigma ventral, excavado a convexo, entero, transversalmente elíptico a ampliamente en forma de U; rostelo laminar, corto, convexo a plano. Ovario generalmente grueso-obcónico, sulcado o liso, furfuráceo a lanoso. Fruto una cápsula elipsoide, quillada, dehiscente.

Las especies de la subtribu Ponerinae se han documentado de Belice, Bolivia, Brasil, Costa Rica, Cuba, El Salvador, Guatemala, Honduras, México (Campeche, Chiapas, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz), Nicaragua, Panamá, Puerto Rico y Venezuela (Fig. 1).

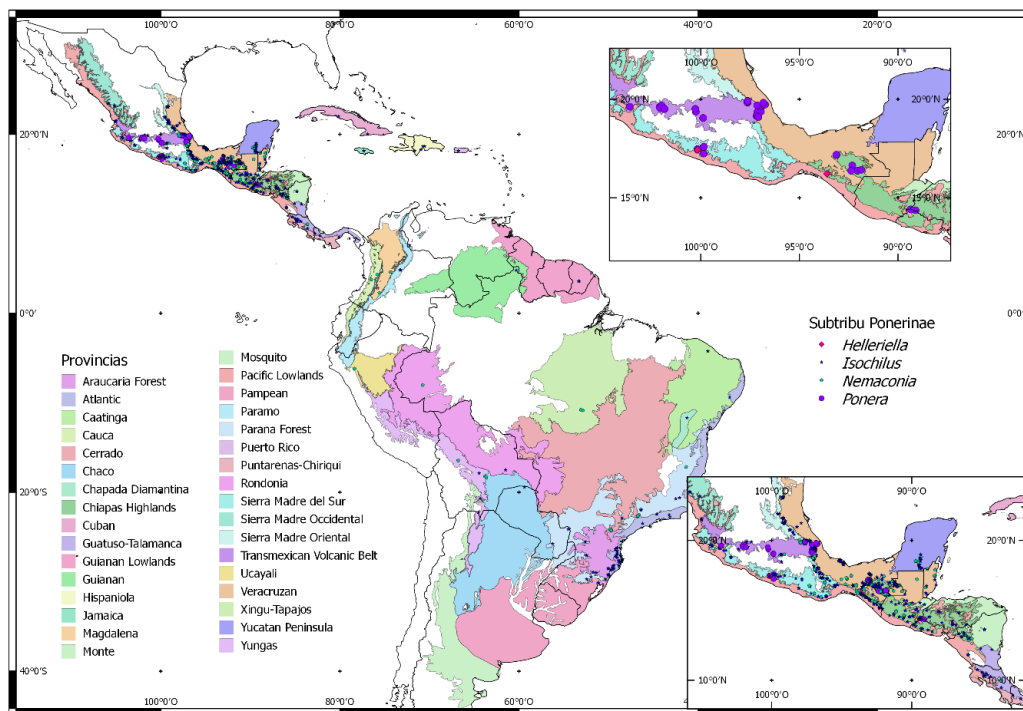


Figura A1.1. Localidades donde se han recolectado especies de los géneros *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia* y *Ponera*, de la subtribu Ponerinae.

Helleriella A. D. Hawkes

Phytologia 14(1): 4. 1966. Especie tipo: *Helleriella nicaraguensis* A. D. Hawkes

Género dedicado al botánico Alfonse Henry Heller (1894-1973); orquideólogo estadounidense de origen alemán estudioso de las orquídeas de Nicaragua.

Plantas terrestres o litófitas, parecidas a las del género *Epidendrum*; tallos alargados provistos de hojas alternas, elípticas, carinadas y obtusas; inflorescencia lateral o apical y con una a pocas flores.

Helleriella guerrensis se distingue fácilmente de *H. nicaraguensis* por su labelo claramente trilobado y obtuso. Además, los tépalos son más cortos y proporcionalmente más anchos y se extienden en la antesis.

Se distribuyen en México y Nicaragua

Helleriella guerrensis Dressler & Hágsater

Orquídea (Mexico City), n.s. 5(2): 36. 1975. **TIPO:** México, Guerrero, Cruz de Ocote, entre Yextla y Jaleaca, sobre roca caliza, 2 000 m snm. Preparado de material cultivado, E. Hágsater 2525 (holotipo: MEXU; isotipos: ENCB! US!).

Planta epífita o litófito; tallos erectos, con frecuencia con ramas secundarias recubiertas de hojas imbricadas, alternas, con la lámina doblada 90° en la base, por lo que todas están en el mismo plano paralelo al tallo; hojas elípticas, con un seno en el ápice; flores sésiles en inflorescencias cortas, amarillentas con nervaduras rojizas y el labelo teñido de rojo en los bordes; sépalos lanceolados, los laterales oblicuos; pétalos lanceolados, ligeramente oblicuos, con cinco nervaduras rojas; labelo amarillento, con nervaduras rojas y el ápice teñido de rojo, arqueado en la base, trilobado; columna arqueada que en la base forma un mentón con la base de los sépalos; cápsula elíptica.

Distribución: México (Guerrero) (Fig. 2).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Guerrero.** Atoyac de Álvarez. Cañada al SO de El Molote: *R. de Santiago* 1278 (MEXU).

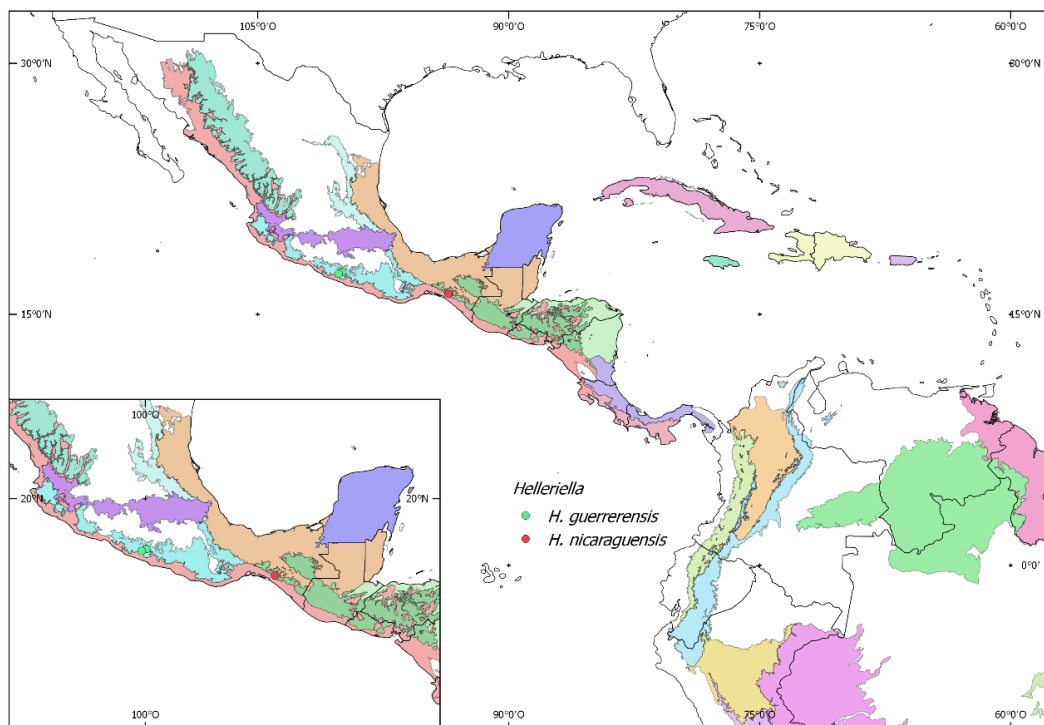


Figura A1.2. Localidades donde se han recolectado ejemplares de *Helleriella guerrensis* y *Helleriella nicaraguensis*.

Helleriella nicaraguensis A. D. Hawkes

Phytologia 14 (1): 4-6, t. 2. 1966. **TIPO:** Nicaragua, prov. Matagalpa, dept. Jinotega: near Jinotega Rock Quarry, epiphytic on scattered trees in and around pasture, about 4 700 feet, december 1959. A. H. Heller & A. D. Hawkes 1270 (F).

Planta epífita o litófito, hasta de 3 m de altura (más frecuentes hasta de 1 m); tallos provistos de hojas en la porción terminal; hojas articuladas con vainas, dísticas, carinadas, con el ápice oblicuamente retuso; inflorescencia apical o lateral (en tallos viejos), con pedúnculo corto y varias brácteas escariosas en la base, hasta con seis flores sucesivas, relativamente grandes, hasta de 3.5 cm de diámetro, con los sépalos y pétalos amarillo-verdosos, con nervios rojizos; labelo con cinco nervios rojos, móvil, subpandurado, cortamente unguiculado, con la porción basal carnosa y el borde eroso, el disco con cinco nervios purpúreos elevados; columna arquada y cuatro polinias en dos pares.

Distribución: México (Chiapas) y Nicaragua.

Hábitat: bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Chiapas.** Villaflores. Parte baja del cerro Tres Picos, ladera norte al SE de Villaflores: *Soto et al.*, 2822 (AMO).

Isochilus R. Br.

Hortus Kew., London (2nd ed.) 5: 209. 1813. Especie tipo: *Isochilus linearis* (Jacq.) R. Br. (basiónimo: *Epidendrum lineare* Jacq.)

Del griego *isos*, igual, y *cheilos*, labelo, indica la semejanza del labelo con los sépalos y pétalos.

Plantas epífitas o litófitas; tallos delgados tipo caña, con numerosas hojas lineares o linear-lanceoladas, subcoriáceas, dísticas; inflorescencias en espigas terminales, densas o laxas (a veces unifloras), unilaterales o dísticas, con frecuencia algo escorpioideas; flores pequeñas; sépalos semejantes, erectos o recurvados, cóncavos, libres o unidos en la base; sépalos laterales algo gibosos en la base; pétalos ligeramente unguiculados o atenuados hacia la base, tan largos o ligeramente más cortos que los sépalos y por lo general un poco más anchos que éstos; labelo cortamente unguiculado, semejante a los pétalos pero más angosto, y lanceolado hasta subespatulado, unido a la base de la columna, frecuentemente sigmoideo-flexuoso, a veces contraído cerca de la mitad; columna erecta, casi cilíndrica, dentada en el ápice, cápsulas pequeñas, elipsoides u ovoides.

Se distribuye en Bolivia, Brasil, Costa Rica, Cuba, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Puerto Rico y Venezuela (Fig. 3).

Isochilus alatus Schltr.

Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 10(254–256): 360. 1912. **TIPO:** Guatemala, Cobán, epiphytisch im Hochwalde bei Cobán, ca. 1 350 m. ü. d. M., blühend im Jun, 1907. *H. von Türckheim II* 1831 (AMES).

Planta epífita, cespitosa, erecta a decumbente; tallos erecto-arqueados; hojas superiores verrucosas y con la lámina foliar articulada a las vainas, dísticas, dispuestas en un mismo plano, de color verde oscuro, en ocasiones difuminadas con púrpura sucio, especialmente las cercanas a la inflorescencia, oblongas con el ápice emarginado; inflorescencia una espiga apical, recta o arqueada, descendente, dística, muy densa, hasta con 18 flores ascendentes, dispuestas en dos hileras, frecuentemente divergentes, sucesivas, llegando a estar casi todas abiertas a la vez, campanulado-trígonas; sépalos magentas brillantes; pétalos rosados, pálidos en la base, el ápice oscuro; labelo blanco, lóbulo apical distalmente rosado-magenta, con dos manchas púrpuras brillantes en la base; cápsula elipsoide-fusiforme.

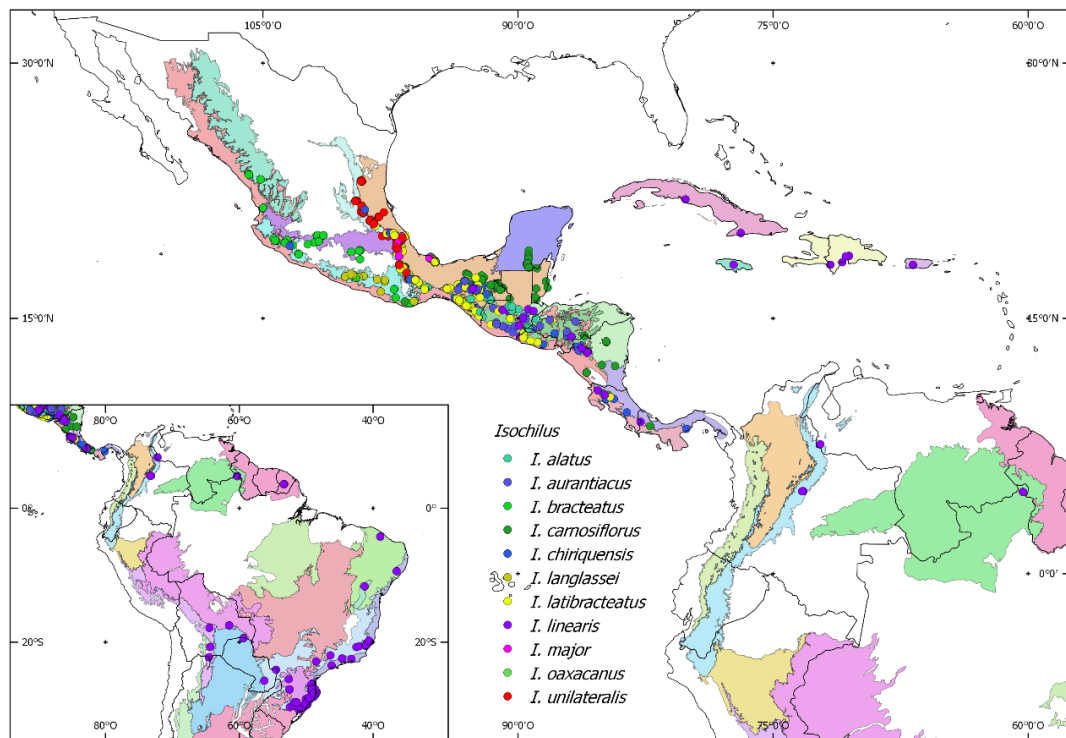


Figura A1.3. Localidades donde se han recolectado ejemplares de las especies del género *Isochilus*.

Distribución: Guatemala, Honduras y México (Chiapas y Oaxaca).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **GUATEMALA. Baja Verapaz.** Niño Perdido, bordering río San José, 8 km north in high forest: *C. L. Lundell* 21013 (MEXU). **Alta Verapaz.** Cobán. *H. von Türckheim II* 1831 (GH, NYBG, US). **HONDURAS. Olancho.** El Filo. Trail between la Chorrera campsite and 1 900 m camp on ridge: *T. Hawkins* 424 (AMO). **MÉXICO. Chiapas.** Berriózabal. Ca. 2 km adelante de El Suspiro (ejido Vista Hermosa), ca. 10 km al NE de Berriózabal: *M. A. Soto et al.* 5183 (AMO). La Trinitaria. Col. Cuauhtémoc, km 21 de la carretera Montebello-Santa Elena: *A. Méndez G.* 8219 (MEXU). Laguna Montebello, Montebello National Park: *D. E. Breedlove* 25340 (MEXU). Las Margaritas. ca. de Nuevo Momón, 25.8 mi al E de Las Margaritas, por el camino a Cruz del Rosario: *M. A. Soto et al.* 7197 (AMO). Colina a las afueras de Cruz del Rosario, km 42.5 del camino a Guadalupe Tepeyac: *M. A. Soto et al.* 8944 (AMO), *M. A. Soto & L. López* 8944 (AMO). Las Margaritas: *C. R. Beutelspacher B. sn* (HEM). Rayón. km 105 de la carretera Tuxtla-Villahermosa, cerca de Rayón: *M. A. Soto & E. M. Martínez* 5000 (AMO). Slope near Puerto del Viento, 9 miles northwest of Pueblo Nuevo Solistahuacán along road to Tapilula: *D. E. Breedlove* 12014 (MEXU). Unión Juárez. Volcán Tacaná, entre Talquián y Toniná: *E. M. Martínez* 20767 (MEXU). Villaflores. En las inmediaciones del Cerro Bola, hacia el W del ejido Sierra Morena: *A. Reyes-García* 5466 (MEXU); zona núcleo Cerro Bola: *A. Reyes-García* 7224 (MEXU); sn. (en blanco) 1 km al suroeste del entronque a Simojovel de Allende, sobre la carretera Escopetazo-Pichucalco: *E. Cabrera* 3067 (MEXU); Blanca Rosa-Chapultengo: *F. Miranda* 6566 (MEXU). **Oaxaca.** Guevea de Humboldt. Cerro Picacho, 8.1 km al N de Guevea de Humboldt: *R. Torres C.* 8884 (MEXU). Distrito Tehuantepec, recorrido al cerro de la Peña Blanca, al SO de La Cumbre, que esta a 13.5 km al N de Guevea de H.: *A. Campos V.* 3914 (MEXU). San Miguel Chimalapa. Arroyo el Faisán, al NO del cerro Sabinal (pico al SO de cerro Guayabitos), ca. 4-5 km en línea recta al NE de Díaz Ordáz, ca. 40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec: *S. Maya J.* 3565 (MEXU). Distrito Juchitán. Punta Quetzal, Bénito Juárez, zona oriente, Chimalapas: *C. Perret* 129 (MEXU). Santa María Chimalapa. Cerro de los Pavos, al N de Cerro Guayabitos y al O del río Portamonedas, ca. 47 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec: *S. Maya J.* 3937 (MEXU). Cerro el Quetzal (Cerro de la Mesa), ca. 3.5 km en línea recta al N del cerro Guayabitos, ca. 44 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, ca. del límite con el municipio San Miguel Chimalapa, cima del cerro, pendiente: *T. Wendt et al.* 5069 (MEXU). Santa María Guienagati. Chayotepec, cafetal: *C. Mota C.* 3 (MEXU). Distrito de Tehuantepec, cerro

Picacho, 8.1 km al N de Guevea de Humboldt: *R. Torres C. 8884* (UAMIZ). Sierra de los Tres Picos, ladera norte, al este de Rancho Alegre y Rodríguez Clara: *M. A. Soto et al. 7915* (AMO).

Isochilus aurantiacus Hamer & Garay

Las Orquídeas de El Salvador 3: 118–119, 266, f. s.n., f. 6a. 1981. **TIPO:** El Salvador, dpto. Chalatenango, cerro el Pital, 2 600 m s. n. m., 8. V.1978. *F. Hamer 828* (AMES!).

Planta epífita reptante o subcespitosa, erecta o algo decumbente; rizoma rastrero; tallos erectos o arqueados, cilíndricos; hojas dísticas, angostamente linear-lanceoladas, con el ápice diminutamente hendido-retuso, asimétrico; inflorescencia una espiga apical, dística, densa, hasta con cinco flores sucesivas, pudiendo estar todas abiertas a la vez; flores tubular-campanuladas, trígonoas, de color anaranjado brillante, sin aroma.

Forófitos: *Quercus* sp., *Quercus laurina*, *Budleja* sp. y *Chiranthodendron* sp.

Distribución: El Salvador, Guatemala, Honduras, México (Chiapas), Nicaragua.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **EL SALVADOR. Chalatenango.** San Ignacio. Cumbre del cerro el Pital: *J. L. Linares 7703* (MEXU). Cerro el Pital: *F. Hamer 828* (AMES). Santa Ana. P. N. Montecristo, calle el Trifinio: *D. Rodríguez 893* (MEXU). **GUATEMALA. Huehuetenango.** San Juan Ixcoy. San Carlos Yajaucu. *M. Véliz 4476* (MEXU). Jalapa. Miramundo, near Metaquesuintla: *P. M. Catling & V. R. Catling G7093* (AMO). San Marcos. En el camino Talquián-cima del volcán Tacaná por la vereda de los trigales: *E. Martínez S. 14107* (MEXU). Upper slopes of Volcano Pacaya just below the cone on north side: *W. E. Harmon 4136* (MEXU). Volcán de Acatenango: *I. Sajtoj 3081* (MEXU), *M. Véliz 2250* (MEXU). **HONDURAS. Francisco Morazán.** Santa Elena: *J. L. Linares 3472* (MEXU). Mount Uyuca: *H. W. Pfeifer 1831* (MEXU). **MÉXICO. Chiapas.** Comitán. Estación de microondas Chamula, entre San Cristóbal de las Casas y Comitán: *L. M. González-Villareal 4087* (IBUG). Montebello: *H. Bravo sn* (MEXU). El Porvenir. Northwest slope of Cerro Male, 3-4 km west of El Porvenir along road from Huixtla to Siltepec: *D. E. Breedlove 40369* (MEXU). Jaltenango. Al NO de la reserva El Triunfo, camino a Tres Picos: *J. I. Calzada 8824* (MEXU). Reserva de la biósfera El Triunfo polígono 1. Near cerro El Triunfo: *M. Heath & A. Long 965* (MEXU). Reserva de la biósfera El Triunfo. Near cerro El Triunfo: *M. Heath & A. Long 296* (MEXU). La Concordia. Reserva de la biósfera El Triunfo, polígono III, Cerro Quetzal, 50 km al sur de la colonia Independencia: *N. Martínez-Meléndez 60* (CHIP). Pueblo Nuevo Solistahuacán. Al NE de Pueblo Nuevo Solistahuacán: *A. Gómez-Pompa 2528* (MEXU).

San Cristóbal de las Casas. Cerro Huitepec (Muk'ta vits) west of San Cristóbal de Las Casas: *D. E. Breedlove* 27225 (MEXU). Estación biológica Huitepec-PRONATURA: *M. González* 696 (MEXU). Falda norte de Cerro Santa Cruz, San Felipe Ecatepec: *H. Mejía* 614 (MEXU). Huitepec MT. UMA Orquídeas Moxviquil. *CISCO* 9480 (AMO). Mitzitón: *N. Ramírez-Marcial* 566 (MEXU). Peña María: *M. Díaz H.* 59 (MEXU). Rancho el Chivero: *A. Chamé & L. Luna* 565 (MEXU), *J. Wolf* 2434 (MEXU). Reserva ecológica Huitepec: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 259 (AMO). San Antonio Las Rosas-Tulantik: *M. Martínez-Ico* 45 (MEXU). Southwest of Mexican Highway 190 near Rancho Nuevo, about 14 km southeast of San Cristóbal de las Casas: *D. E. Breedlove* 51539 (MEXU). Southwest of Mexican Highway 190 near Rancho Nuevo, about 9 miles southeast of San Cristobal de Las Casas: *D. E. Breedlove* 15121 (MEXU). Siltepec. Camino al Ayotal, zona de amortiguamiento: *H. Gómez D.* 1440 (HEM). Ejido Rancho Bonito. Polígono zona de amortiguamiento: *C. A. Pérez B.* 173 (HEM). Tapalapa. Al SW de Tapalapa-reserva Tzama Cum Pumy: *F. Hernández Najarro* 2541 (CHIP). Cerro Tapalapa (Reserva): *G. López V.* 841 (CHIP). Tenejapa. Steep rocky slope at Moel Ch'en above Tenejapa center along trail to Kulak'tik: *D. E. Breedlove* 10935 (MEXU); steep slopes near summit of trail to Pokolum just outside of Tenejapa center: *D. E. Breedlove* 6943 (MEXU). Teopisca. Ejido Flores Magón; 25 km al SE de San Cristóbal de las Casas: *M. González* 1508 (MEXU). Unión Juárez. En Chiquihuite: *E. Martínez S.* 20553 (MEXU). Villa Corzo. Nueva Reforma Agraria. Área de protección de flora y fauna La Frailesca: *J. Martínez M.* 122 (HEM). Villa de Reyes. 1 km al NO de la colonia 3 Picos: *A. G. Mendoza* 2267 (MEXU). Villaflores. Cerro Tres Picos: *J. J. Castillo et al.* 231 (AMO), *J. J. Castillo* 702 (CHIP), *C. A. Pérez B.* 39 (HEM). Zinacantán. On the northwest side of Muk'ta vis (cerro Huitepec): *R. M. Laughlin* 1855 (MEXU). Camino Chanal, km 3-5: *E. Hágsater* 4518 (AMO). Carretera San Cristóbal-Teopisca, cerca de Nuevo Belén: *M. A. Soto* 7974 (AMO). Entre reserva El Triunfo y Finca Prusia: *E. Martínez S.* 21618 (MEXU). km 21 del camino Motozintla-Niquivil: *M. A. Soto & E. M. Martínez* 6146 (AMO). km 23.5 del camino Motozintla-Niquivil, en las afueras de Niquivil, en la frontera con Guatemala: *M. A. Soto & E. M. Martínez* 6152 (AMO). km 27 del camino Buenos Aires-Siltepec: *M. A. Soto et al.* 3357 (AMO). km 4.4 Ocosingo road: *E. Greenwood & M. Greenwood* 727 (AMO). Km 90 de la carretera San Cristóbal de las Casas-Comitán: *M. A. Soto & G. A. Salazar* 1610 (AMO). Lagos de Montebello: *P. Born* 251/7112 (AMO). Mt. Male Porvenir: *E. Matuda* 4635 (MEXU). On the southeast side of Cerro Tres Picos and the ridges near summit: *D. E. Breedlove* 25428 (MEXU). Reserva de la biósfera El Triunfo. Camino del campamento El Triunfo hacia el Derrumbe: *J. Castillo & F. Bolom* 1470 (AMO); Cerro El Triunfo: *J. Castillo & F. Bolom* 173 (AMO). Entre Palo Gordo y campamento El Triunfo: *J. Castillo, F. Bolom* 1738 (AMO).

Veracruz. Atoyac. Cerro la Perla, 3 km al SE de Miraflores: *R. Acevedo R. 124* (MEXU).
NICARAGUA. Estelí. Cerro Quiabú (cerro Las Brisas): *W. D. Stevens 16276* (MEXU). Madriz.
Cerro Pataste, ca. 20 km SO de Ciudad Somoto: *A. Grijalva 903* (AMO, MEXU).

Isochilus bracteatus (Lex.) Espejo & López-Ferr.

Acta Bot. Mex. 51: 65. 2000. *Dendrobium bracteatum* Lex., Nov. Veg. Descr. 2 (Orch. Opusc.): 43. 1825. **TIPO:** "Habitat supra arbores, prope Paracho. Floret Octobri"; not located; neotype, designated by López-Ferarri and Espejo (2000): Michoacán, Ziracuarétiro, km 45 de la carretera Pátzcuaro-Uruapan, malpaís de Coru, cerca de San Andrés Coru. Bosque de *Pinus leiophylla* con encinos, *Clusia* y otros elementos mesofíticos, sobre basaltos, 1 750 m s. n. m., cerca de donde se cruzan la carretera y la vía del tren. XI. 1992, preparado de material cultivado, 18 de octubre de 1994, *M. Soto 7633* & *M. Hernández* (AMO 17066)! Basiónimo: ***Dendrobium bracteatum*** La Llave & Lex., Nov. Veg. Descr. 2: Orch. Opusc.: 43. 1825.

Planta epífita o litófita, cespitosa, erecta o algo decumbente; raíces gruesas, carnosas, blancas con tintes púrpura-magentas o cafés; rizoma corto, con escamas verrucosas; tallos tipo caña, erectos o algo arqueado-colgantes, teretes en la base, algo comprimidos en la parte apical; hojas dísticas, con vainas tubulares, estrechas, las vainas basales cortamente imbricadas, sin lámina, café-blanquecinas, muy verrucosas; inflorescencia una espiga apical, arqueada, densa; brácteas florales fuertemente adpresadas al ovario, obovado-elípticas, ampliamente obtusas; flores resupinadas, tubular-campanuladas, trígonoas; sépalos rosado-magentas, más oscuros abaxialmente; pétalos rosados muy pálidos con el ápice algo más oscuro y a veces marginados de blanco; labelo blanco, epiquilo rosado, con 2 manchas o a veces una sola banda transversal púrpura-magenta en la base; columna blanca; antera rosada o amarillenta; inodoras; mentón con néctar abundante; cápsula elipsoide, café, 3-quilladas.

Formas de vida: epífita, litófita, terrestre.

Forófitos: *Quercus* sp., *Tilia* sp.

Distribución: endémica de México (Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque templado de coníferas y latifoliadas, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosques templados de coníferas y latifoliadas, matorral xerófilo.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Colima.** Comala. Fraccionamiento 5 km antes de llegar a San Antonio, carretera Quesería-San Antonio: *R. Acevedo R. 1178* (IEB). 1.2 miles S of

hacienda de San Antonio de Suchitlán: *M. W. Chase* 82012 (AMO). **Durango.** Pueblo Nuevo. Aproximadamente 1 km después de La Laguna por el camino de San Bernardino de Milpillas Chico a San Francisco de Lajas: *M. González* 2332 (MEXU, UAMIZ). **Estado de México.** Coatepec de Harinas. Río Las Flores, km 13.5, carretera Méx. 12, rumbo a Chiltepec: *E. Rodríguez-Barquet* 357 (MEXU). Ocuilan. Mexicapa: *J. H. Nava B.* 69 (AMO), 70 (AMO). Terracería Ocuilan-Cuernavaca km 10-18: *J. Castañeda R.* 1331 (MEXU). Valle de Bravo. Orilla del río: *H. E. Lyonnet* 481200012 (MEXU). Camino Ocuilan-Cuernavaca, km 12: *Thusrton, Hágsater* 2517 (UAMIZ). Cerro de Corona, Zachapan: *E. Matuda* 30353 (MEXU). **Guerrero.** Chilpancingo. Cerro Alquitrán (cima): *H. Kruse* 2465 (MEXU). **Jalisco.** Autlán. Km 26 brecha Autlán-Cacoma: *J. A. Pérez de la Rosa* 83-B (AMO). Cuautitlán. Aproximadamente 1 km antes del aserradero, rumbo a la cumbre: *A. R. López Ferrari et al.* (AMO). Tecalitlán. 18 km al SE de Llanitos, sobre brecha a Plan de Lego: *J. Villa C. & J. Chávez L.* 287 (AMO). Zapotitlán. 8 km al N de la hacienda de San Antonio, brecha al Borbollón: *J. Villa C. et al.* 847 (AMO). 10 miles south of Autlán: *R. L. Wilbur & C. R. Wilbur* 2423 (MEXU). Deep valleys and ridges 1 km W of Zarza Mora, 1 km SW of Las Joyas, 8 km SSE of Ahuacapan, ca. 20 km. SSE of Autlán: *H. H. Iltis & R. Gúzman* 29036 (MEXU). Laderas orientales del macizo del volcán de Fuego, ca. km 10 del camino al parque nacional, cerca de Atenquique: *M. A. Soto & G. A. Salazar* 2351 (AMO). Northern slopes of Nevado de Colima, in pine-oak forest, about 1 km by lumber road above sawmill called Piedra Ancha: *R. McVaugh* 10145 (MEXU). SE of puerto Los Mayos on road from Autlán to Barra de Navidad: *D. E. Breedlove* 61705 (MEXU). **Michoacán.** Erongarícuaro. Pedregal de Tócuaro: *M. E. Molina & S. Zamudio* 466 (MEXU, UAMIZ). Pedregal del Tócuaro: *J. M. Escobedo* 2414 (AMO, MEXU). Tócuaro: *H. Díaz Barriga* 3895 (AMO, MEXU, UAMIZ). Huaniqueo. Centro del pedregal grande; 2.2 km al NE de Coeperio: *P. Silva-Sáenz* 851 (MEXU). Centro SE del pedregal pequeño; 1.3 km al SW de Tendeparacua: *P. Silva-Sáenz* 46 (MEXU). Pátzcuaro. Alrededores de Charahuén: *J. Rzedowski* 49457 (IEB). Tancítaro. Cerro Tancítaro, 27 km al W en línea recta, aproximadamente 1.5 km al N de Tancítaro: *I. García R.* 5195 (IEB). Uruapan. Pedregal de Uruapan, ± 5 km al SW de San Andrés Coru: *S. Zamudio & E. Pérez C.* 8290 (AMO, MEXU, UAMIZ). Zacapu. El Pinal, cerca de Santa Gertrudis: *H. Díaz Barriga & A. Grimaldo* 4502 (AMO, UAMIZ). Malpaís Negro, + 7 km al SW de Los Espinos: *S. Zamudio & A. Grimaldo* 6669 (MEXU, UAMIZ). Oeste de Santa Gertrudis: *A. Grimaldo N.* 9 (MEXU, UAMIZ). Zona arqueológica de Milpillas: *S. Zamudio & B. Gutiérrez* 17292 (UAMIZ). Pedregal entre Uruapan y Tingambato: *M. A. Soto et al.* 7633 (IEB, UAMIZ). Puerto antes de Dos Aguas: *E. Hágsater* 5808 (UAMIZ, AMO). Steep mountains northwest of Aguililla, ca. 6-7 km south of

aserradero Dos Aguas: *R. McVaugh* 22694 (AMO, MEXU, UAMIZ). **Morelos**. Cuernavaca. Al N de Santa María Ahuacatitlán, camino al Tepeite: *A. Flores C.* 640 (UAMIZ). Cerros al NNW de Mexicapa: *A. R. López Ferrari et al.* 2726 (UAMIZ). Mexicapa, carretera Ocuilan-Cuernavaca: *I. Luna* 470 (MEXU). Puente de Ixtla. Cerro Frío, al sur de Tilzapotla: *A. Flores & A. Espejo* 17806 (UAMIZ). **Nayarit**. Tepic. 10-16 km del entronque de la carretera al Izote-Jalcocotán, camino al Cuarenteño: *G. Flores-Franco* 2935A (MEXU). 5 km sobre la desviación al Cuarenteño, a partir de la carretera Tepic-Miramar: *A. R. López Ferrari & A. Espejo* 1310 (UAMIZ). 8 km después de la desviación al Cuarenteño: *R. E. González sn* (MEXU). Cuarenteño: *E. Hágsater et al.* 4485 (AMO, UAMIZ). **Oaxaca**. Pluma Hidalgo. Dto. Pochutla. Cerro Espino, al E de la finca cafetalera "Monte Cristo": *A. Campos V.* 2482 (MEXU). San Miguel del Puerto. Distrito Pochutla. 150 m al sur del rancho San Agustín, sobre la brecha a la Finca del Faro: *A. Saynes V.* 2515 (MEXU). Distrito Pochutla. Camino a la Z: *A. Ruiz V. & E. Vásquez G.* 118 (MEXU). Distrito Pochutla. Cerro Campana: *A. Ruiz V. & E. Vásquez G.* 112 (MEXU). Distrito Pochutla. Cerro Lobo: *J. Pascual* 1603 (MEXU). Distrito Pochutla. Las Lobas: *J. Pascual* 2278 (MEXU). Santa María Temaxcaltepec. A 5.3 km en línea recta (8°) de Santa María Temaxcaltepec, en colindancia con Yolotepec, Santa María Temaxcaltepec, Juquila: *K. Velasco G.* 4503 (MEXU). Santiago Textitlán. Distrito Sola de Vega río Tigre: *I. Trujillo O.* 511 (MEXU); *M. E. Jacob S.* 617 (MEXU). Distrito Sola de Vega. Camino a la cascada río Tigre: *A. Nava Z.* 1661 (MEXU). Distrito Sola de Vega. Camino San Vicente Laxichio-El Tlacuache, ca. 3.6 km de Cofradía hacia El Tlacuache: *G. A. Salazar* 7571 (MEXU). **Sinaloa**. Concordia. Loberas Microwave Station: *D. E. Breedlove* 44939 (MEXU). Potrerillos, a 1 km rumbo a La Petaca: *R. Vega A.* 2018 (MEXU). Km. 216 carr. Durango-Mazatlán: *W. B. Thurston T-2024* (AMO).

Isochilus carnosiflorus Lindl.

Paxton's Mag. Bot. 11: 213. 1844, "**carnosæflora**". *I. linearis* (Jacq.) R. Br. var. **carnosiflorus** (Lindl.) Correll, Bot. Mus. Leaf. 10: 7-9. 1941. **TIPO**: specimens have recently flowered in Messrs, Loddiges's collection at Hackney (K-Lindl.?). *I. crassiflorus* A. Rich. & Galeotti, Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 3. 3:22. 1845. **TIPO**: Sintipos: Veracruz, *H. Galeotti* 5147 (P!; LE); Veracruz, env. de "Miradores" [Hda. de Mirador, 19° 52' N, 96° 52' W], *J. Linden* 204 (P!).

Planta epífita, cespitosa; tallos delgados; hojas lineares angostas y alternas; inflorescencia un racimo apical, con pocas flores carnosas, pequeñas, de color rosa intenso, dispuestas en dos hileras muy pegadas entre sí; sépalos oblongo-elípticos, cóncavos y apiculados; pétalos muy semejantes a los sépalos; el labelo también es parecido a los pétalos y sépalos, pero presenta un par de manchas moradas oscuras hacia la parte interna del labelo.

Forófitos: ND

Distribución: Guatemala, Honduras, México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz), Nicaragua.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, pastizal.

Ejemplares examinados: **GUATEMALA. Petén.** Sierra de Lacandón, orillas de cenote gigante: *J. E. Morales C. 771* (MEXU). **HONDURAS. Toledo.** in broken ridge, Temash River: *P. H. Gentle 5205* (MEXU). **MÉXICO. Campeche.** Calakmul. 500 m al N del poblado 11 de Mayo: *E. M. Lira 207* (MEXU). A 1.5 km al W de 16 de Septiembre (Laguna de Alvarado): *E. Martínez S. 30080-A* (MEXU). A 1.8 km al NE de Dos Naciones: *D. Álvarez 3622* (MEXU). A 2 km al O del ejido Narciso Mendoza: *D. Álvarez 3340* (MEXU). A 3 km al NE de Narciso Mendoza: *E. Martínez S. 30344* (MEXU). A 5.96 km al O de Nuevo Becal: *D. Álvarez 7271* (MEXU). A 7.71 km al SO del poblado Nueva Vida: *D. Álvarez 7402* (MEXU). En el puente del Papagayo, a 4 km al S de la Nueva Vida, camino a Xpujil: *E. Martínez S. 27999-A* (MEXU). **Chiapas.** La Concordia. Reserva de la biósfera El Triunfo. Cerro Cebú, zona núcleo 5: *J. López Chagala 55* (MEXU). Las Margaritas. ca. de Nuevo Momón, 25.8 mi al E de Las Margaritas, por el camino a Cruz del Rosario: *M. A. Soto & R. Solano 7190* (AMO), *7197* (AMO). Ocosingo. 10 km al SE de Crucero Corozal, sobre la carretera fronteriza del sur: *E. Martínez S. 10071* (MEXU). 3 km al S de Frontera Corozal sobre el río Usumacinta: *E. Martínez S. 10960* (AMO, MEXU) *10960A*, *10964* (MEXU). 70 km southest of Palenque on road to Ocosingo along the Jol Uk'um: *D. E. Breedlove 48298* (MEXU). A 10 km al NW de Crucero Corozal camino a Palenque: *E. Martínez S. 15756* (MEXU). A 2 km al NE de la entrada al ejido Ojo de Agua: *G. Aguilar 5700* (MEXU). A 2 km al NE de San Javier: *G. Aguilar 5305* (MEXU). A 2 km al SE de Nvo. Guerrero, camino a Boca Lacantum: *E. Martínez S. 16950* (MEXU). A 2 km al SE de San Javier: *G. Aguilar 4687* (MEXU). A 2.7 km al O del crucero San Javier: *G. Aguilar 4765* (MEXU). A 3 km al SE de Nuevo Guerrero, camino Palenque-Boca Lacantum: *E. Martínez S. 14749* (MEXU). A 4 km al SE de Nuevo Guerrero camino a Boca Lacantum: *E. Martínez S. 16704*, *16740* (MEXU). A 4.5 km al SE de la zona arqueológica de Bonampak: *D. Álvarez 3716* (MEXU). A 6 km al NE del crucero de San Javier hacia Palestina: *G. Aguilar 3326* (MEXU). A 6 km al NO de San Javier (Tres Lagunitas) al O de la carretera a Palenque: *G. Aguilar 5624* (MEXU). A 8 km al S de Benemérito de las Américas camino a Flor de Cacao; en zona Marqués de Comillas: *E. Martínez S. 11605* (MEXU). Al SO de San Javier: *G. Aguilar 5364* (MEXU). Alrededores del poblado de Nueva Palestina: *M. A. Soto*, *E. Martínez 2996* (AMO). Carretera Palestina-Cintalapa; desviación al viejo poblado de Macedonia

(Selva Lacandona): *J. I. Calzada* 2943 (MEXU, UAMIZ). Ejido Nueva Palestina a 16 km al suroeste del ejido: *A. Luna-Gómez* 124 (MEXU). En cruce Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum: *E. Martínez S.* 11097 (MEXU), 14889 (MEXU), 15576 (MEXU), 17914 (MEXU), 15701 (MEXU, UAMIZ). En el vértice del río Chixoy, a 100 km al S de Boca Lacantum, camino a Chajul; en zona Marqués de Comillas: *E. Martínez S.* 15701 (MEXU). En laguna Ocotilito a 12 km al N de Monte Líbano camino a Chancalá: *E. Martínez S.* 17178 (MEXU). La comunidad Lacandona de Nahá, 27 km al sureste de Palenque, por la carretera fronteriza hasta el cruce Chancalá, después de 55.6 km por el camino de terracería hacia Monte Líbano: *A. Durán F. & S. Levy T.* 60 (AMO, MEXU). Lacanhá-Chansayab, a 130 km al sureste de Palenque, por la carretera fronteriza hasta el cruce de San Javier; después de 8 km hacia el oeste: *S. Levy T.* 339 (MEXU). Palenque. adyacente al pequeño río cascadería en Agua Azul: *D. E. Breedlove* 47319 (MEXU). Rayón. km 105 de la carretera Tuxtla-Villahermosa, cerca de Rayón: *M. A. Soto & E. Martínez* 5000 (AMO). San Fernando. Frente al rancho El Carmen: *V. Palacios T.* 8 (CHIP). Villa Corzo. Camino al cerro el Tajín, área de protección de flora y fauna La Frailecana: *J. Martínez M.* 226 (HEM). 15 km S of Palenque along road to Ocosingo: *D. E. Breedlove* 66318 (MEXU). Ca. 2 km delante de El Suspiro (ejido Vista Hermosa), ca. 10 km al NE de Berriózabal: *M. A. Soto, E. Martínez* 5183 (AMO), 5207 (AMO). **Oaxaca.** San Miguel del Puerto. Distrito Pochutla. Martín Lucas: *J. Pascual* 2244 (MEXU). San Pedro Teutila. El Faro: *C. A. Cruz-Espinosa* 2254 (MEXU). El Faro. Paraje Torre 122 de la L. T. Temascal II-Oaxaca Potencia: *G. Juárez G.* 1089 (MEXU). **Quintana Roo.** Othón P. Blanco. Cercanías de una cuenca alrededor de un gran cenote, 5 km al N de La Unión: *L. Sánchez et al.* 563 (AMO). **Tabasco.** Teapa. A 1 km del ejido Colorado a orilla de la carretera a Pompal: *Mares* 71 (MEXU, UAMIZ). Cerro del Coconá al noreste de la ciudad de Teapa: *G. Ruíz L.* 54 (MEXU). Km 6 de la entrada del ejido la Unión hacia Ixtapangajoyá: *M. A. Magaña* 699 (MEXU). **Veracruz.** Ixtaczoquitlán. Cuesta del Mexicano: *C. R. Huerta Alvizar sn* (CORU). Meyacapan. Santa Martha, alrededores del ejido Santa Marta: *F. Ramírez R.* 894, 1054 (XAL). Reyes. Reyes carretera a Zongolica: *P. E. Valdivia Q.* 2155 (XAL). San Andrés Tuxtla. Borde de la cima del cerro Mastagaga, al N del ejido Ruiz Cortinez, sierra de los Tuxtlas: *J. I. Calzada* 11861 (XAL). Sotapan. Cerca del poblado de Santa Martha: *R. Ortega* 1051 (XAL). San Fernando: *A. Santos R.* 212 (XAL). Tebanca. Sierra de Santa Martha Bastonal: *I. Aguirre Olavarrieta et al.* 812 (AMO).

Isochilus chiriquensis Schltr.

Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 17: 25–26. 1922. **TIPO:** Panamá, Chiriqui-Distrito, c. 4000' ft, *C. W. Powell* 98 (AMES).

Planta epífita cespitosa; tallos delgados; hojas alternas, lineares, con el ápice agudo a oblicuo, hasta de 8 cm de largo por 4 mm de ancho; con frecuencia las hojas terminales están teñidas de color rosado intenso a púrpura; inflorescencia un racimo, apical, unilateral, con unas 10 flores blancas, rosado-pálidas a púrpuras; sépalos oblongo-elípticos, cóncavos, formando una pequeña copa; pétalos con una uña delgada; labelo con una uña corta; cápsula elipsoide.

Forma de vida: epífita, terrestre.

Forófitos: *Quercus* sp.

Distribución: Costa Rica, Guatemala, Honduras, México (Chiapas), Panamá.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosques templados de coníferas y latifoliadas, bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **COSTA RICA. Guanacaste.** La Cruz de Abangares: *W. Haber & E. Bello* C. 2046 (AMO). **Monteverde.** Finca Cambell: *E. Hágsater et al.* 7066 (AMO), *J. T. Atwood* 89-222 (AMO). **GUATEMALA.** Zacapa. Vicinity of San Lorenzo, Sierra de las Minas: *P. M. Catling* sn (AMO). **HONDURAS. La Paz.** Guajiquiro. Por el filo del cerro Agua Escondida, 2 km al suroeste de Guajiquiro, departamento La Paz en la reserva biológica Guajiquiro: *D. Mejía* 429 (AMO). **MÉXICO. Chiapas.** Altamirano. En bur'bux, jaj Pueblo Nuevo: *A. Pérez* M. 33 (MEXU). Bochil. Lagunas: *J. Wolf* 2412 (MEXU). Coapilla. Panteón de Coapilla: *T. G. Cabrera* C. 158 (AMO, MEXU). La Independencia. 6-10 km north-northeast of la Soledad along logging road from Las Margaritas to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 34758 (MEXU). Las Margaritas. Above and southwest of la Soledad on road to Las Margaritas: *D. E. Breedlove* 53098 (MEXU). Motozintla. A 15 km al O de Motozintla, camino a Siltepec: *E. M. Martínez* 20739 (MEXU). A 2 km al S de la colonia Bénito Juárez, camino Motozintla a El Porvenir: *E. M. Martínez* 23811 (MEXU). Ocosingo. Camino a Ocosingo: *E. Hágsater* 1445 (AMO). Km 73.6 de la carretera San Cristóbal de las Casas-Ocosingo, ca. 10 km antes de Ocosingo: *M. A. Soto & L. López* 9874 (AMO). Rancho Puyilhá, a 7 km del pueblo de Ocosingo por la carretera federal Ocosingo-San Cristóbal: *O. Albores* O. sn (CORU). Villa Corzo. Predio particular St. Martha: *U. Bachem* C.172 (MEXU). Villaflores. Cerro Chumpire, al W del cerro Tres Picos: *J. Castillo* 709 (AMO). Villaflores. Aprox. A 300 m hacia el este, bajando por el camino en el límite del ejido con la costa, siguiendo la cañada, ejido Tierra y Libertad: *J. Martínez* M. 1358 (HEM). 9.8 mi, camino Montebello-Amparo Agua Tinta: *M. A. Soto* (AMO), *R. Solano* 7125 (AMO). Campamento Santiago, km 105 San Cristóbal-Teopisca: *E. Hágsater* 4496 (AMO), 4497 (AMO). Cañón del Sumidero: *CISCO* 12385 (AMO). Km 40 de la carretera Huixtla-Motozintla: *M. A. Soto et al.* (AMO). Lagunas de Montebello: *E. Hágsater*

1305 (AMO). Mile 0.4, Campo Santiago road: *E. Greenwood* & *P. Balogh* 944 (AMO). Mt. Ovando: *E. Matuda* 1813 (MEXU). Nahá: *CISCO* 11361 (AMO). On first ridge NE of Las Margaritas along road to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 66214 (MEXU). On the southeast side of cerro Tres Picos and the ridges near summit: *D. E. Breedlove* 25388 (MEXU). Saxchanal, Sierra Madre: *E. Matuda* 17807 (MEXU). Soconusco-system Finca Hamburgo, above Huixtla. In virgin forest on trees, leaves with inflorescences red: *O. Nagel* 514 (AMO). W of Belem along road from San Cristobal Las Casas to Teopisca: *D. E. Breedlove* 66183 (MEXU). **PANAMÁ. Panamá:** *C. Powell* 98 (AMES) *sn* (K).

Isochilus langlassei Schltr.

Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 16:442-443. 1920. **TIPO:** México, Guerrero, Sierra Madre [entre Jaleaca y Chilpancingo, probablemente cerca de San Vicente], 2 200 m s. n. m., epiphyte, fleurs, rouge violacé, 9.V.1899, *E. Langlassé* 1023 (B; AMES 22766!, G!, G!, GH 4391!, K!, P!, P!, US!).

Planta epífita o litófito, cespitosa, erecta; raíces gruesas, carnosas, cafés y púrpura-magentas; rizoma corto, con vainas verrucosas; tallos erectos, teretes, cubiertos por vainas; vainas foliares tubulares, apretadas, las basales imbricadas, sin lámina; verrucosas, cafés, las superiores papilosas y con lámina; hojas ascendentes, algo arqueadas, articuladas a las vainas, dísticas, verdes, lineares a linear-lanceoladas, ápice conspicuamente hendido-bilobado; inflorescencia una espiga, apical, densa, sésil, con 4-8 flores sucesivas, formando una sola hilera; flores tubular-campanuladas, trígonoas, rosadas, frecuentemente muy pálidas, segmentos internos casi blancos en la base, rosados hacia el ápice, con dos manchas magentas brillantes en el istmo, inodoras; cápsula elipsoide, 3-quillada.

Forófitos: *Quercus* sp.

Distribución: endémica de México (Guerrero, Oaxaca).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosques templados de coníferas y latifoliadas, bosque tropical perennifolio y humedal.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Guerrero.** Atlixac. Camino Chilapa-Hueycantenango, 12 km adelante de Alcozacán rumbo a Hueycantenango: *R. Jiménez M. et al.* 1218 (AMO). Atoyac de Álvarez. Alrededores de el Molote: *R. de Santiago* 1325 (MEXU). Chilpancingo. Alrededores de Omiltemí; peñas calizas arriba de Omiltemí en el camino a Chautipan: *G. A. Salazar* 6452 (MEXU). Jaleaca de Catalán: *A. Almazán* 72 (MEXU). Parque ecológico estatal Omiltemí (ca. 27 km W de Chilpancingo); cañada del río Omiltemi, abajo del poblado: *G. A. Salazar* 845 (AMO). Parque ecológico estatal Omiltemí (ca. 27 km W de Chilpancingo); vereda del poblado Omiltemí

hacia el Chayotal (o Chayotillo): *G. A. Salazar* 695 (AMO). General Heliodoro Castillo. 6 km después de Puerto del Gallo, hacia el cerro Teotepec, ladera N: *E. Velázquez M.* 1853 (MEXU). El Gallo, cañada al oriente del poblado, ladera O del Teotepec: *E. Velázquez M.* 2151 (UAMIZ). Leonardo Bravo. 3 km al SE de Carrizal de Bravo, carretera a Chichihualco: *T. Reyes* 313 (MEXU). Mochitlán: *O. Nagel* 3316 (AMO). Along highway between Milpillás (on Highway 95) and Atoyac de Álvarez, 3.7 miles west of turn-off onto road to Chichihualco; mature forest: *T. B. Croat* 45652 (AMO). Camino Chilpancingo-Cruz de Ocote, a 67.3 km de la carretera federal: *E. Hágsater et al.* 4831 (AMO). État de Guerrero, Sierra Madre: *E. Langlassé* 1023 (P). Km 75 del camino de Casa Verde a Atoyac, antes de Cruz de Ocote: *M. A. Soto et al.* 7808 (AMO). **Oaxaca.** Coicoyán. Distrito Juxtlahuaca, Coicoyán, al N del pueblo: *A. de Ávila* 77 (MEXU). Putla. Cerro el Pájaro: *R. V. González* 530 (IEB, MEXU). Putla Villa de Guerrero. San Andrés Chicahuaxtla: *E. Solano* 3417 (UAMIZ). San Juan Mixtepec. Cañada Chiquicuaza, 6 km S de San Juan Mixtepec: *J. Reyes S.* 224 (MEXU). San Miguel del Puerto. Distrito Pochutla. Cerro Apaste, cafetal el Encinal, colindancia de Hermanas Martínez con Jorge Palacios: *E. Vásquez G.* 33 (MEXU). Distrito: Pochutla, camino a la playa: *J. Pascual* 1598 (MEXU). Horno de cal, colindancia con Merced del Potrero y finca Montecarlo: *A. Ruiz V. & E. Vásquez G.* 23 (MEXU). 31.9 km N of Zócalo in San Juan del Estado: *R. McCullogh & E. Greenwood* 960 (AMO). Km 31 Río de la Y road: *E. Greenwood et al.* 1177 (AMO).

Isochilus latibracteatus A. Rich. & Galeotti

Ann. Sci. Nat. Bot. sér. 3. 3: 22. 1845. **TIPO:** México, Veracruz, Cordillera, chênes de Xalapa "Jalapa", 4000 ft [1217 m snm], V. 1840, *H. Galeotti* 5170 (P, W).

Planta epífita cespitosa; tallos erectos; hojas alternas, dísticas, lineares; inflorescencia un racimo apical con cinco a 10 flores unilaterales, rojo-violáceas, sépalos y pétalos del mismo color; labelo con la base en forma de "S", ligeramente blanquecino; columna dilatada y bidentada en el ápice.

Distribución: El Salvador, Guatemala, Honduras, México (Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz), Nicaragua.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque templado de coníferas y latifoliadas, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, humedal y pastizal.

Ejemplares examinados: **EL SALVADOR.** *Santa Ana.* Candelaria de la Frontera. Alrededores del cerro Peña del Cuervo, ± 4 km al NE de Candelaria de la Frontera: *J. L. Linares* 2890 (MEXU). **GUATEMALA.** Baja Verapaz. Along road (National Hwy. 5) between Guatemala

City and Rabinal, between Granados and Rabinal; southern slopes of Sierra de Chuacús, 2.8 mi N of El Chol; roadside vegetation on steep rocky dry slopes: *T. B. Croat & D. P. Hannon* 63613 (AMO). **HONDURAS.** Belén Gualcho. Cordillera de Celaque: Cruz Alta, 3 mi N of Belén Gualcho along road to Cucuyagua: *G. Davidse et al.* 35321 (AMO). **MÉXICO. Chiapas.** Amatenango del Valle. 1 km al N de col. Bénito Juárez, 5 km S desvío carr. Amatenango: *S. Ochoa-Gaona et al.* 4110 (AMO). Berriózabal. 1 km al NW del entronque aeropuerto-Ocozocoautla-México, sobre la carretera 190: *A. Reyes-García* 408 (MEXU). Cintalapa de Figueroa. Rancho los Ocotones (a 36 km al NO de Cintalapa), brecha la Cuchillona: *M. Martínez M.* 149 (HEM). Comitán. Montebello: *H. Bravo sn* (MEXU). West of Comitán: *O. Nagel sn* (AMO). Escuintla. San Juan Panamá: *C. Pérez* 65 (HEM). Jiquipilas. Los Alpes: *J. J. Castillo* 687 (CHIP). La Concordia. Cerro Cebú, polígono zona núcleo 5: *J. López Chagala* 55 (CHIP). Cerro el Quetzal, polígono zona núcleo III: *H. Reyes E.* 8 (HEM). Cerro la Danta, al S de rancho Santa Elena, faldas de cerro el Venado: *N. Martínez-Meléndez* 1815 (CHIP). Cima del cerro Cebú, reserva de la biosfera El Triunfo, polígono V: *J. Martínez M.* 820 (CHIP). Finca Custepec. Trail NW from finca, 1-3 km along trail: *R. J. Hampshire* 1218 (MEXU). Rancho Altos de Jesús, zona de amortiguamiento: *J. Martínez M.* 923 (CHIP). Reserva de la biosfera El Triunfo, polígono III, cerro Quetzal, 50 km al sur de la colonia Independencia: *N. Martínez-Meléndez 17bis* (CHIP). Reserva de la biosfera El Triunfo, polígono IV, finca el Porvenir, aprox. 55 km al sur de la colonia Independencia: *N. Martínez-Meléndez* 111 (CHIP). La Independencia. 6-10 km NE of La Soledad along road from Las Margaritas to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 66250 (MEXU). La Trinitaria. La Esperanza: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 627 (MEXU). Las Margaritas. Km 11 camino al ejido Chiapas: *E. Pérez et al.* 22036 (AMO). Motozintla. Al SE de Motozintla, ejido Pizarrín: *F. Hernández Najarro* 3716 (CHIP). Ocosingo. 22 km al N de Ocosingo, bosque de galería sobre el río Cantilá: *A. Espejo* 111 (MEXU, UAMIZ). Ejido Atotonilco, junto al camino al platanar viejo: *O. Albores O. sn* (CORU). Rancho Puyilhá, a 7 km del pueblo de Ocosingo por la carretera federal Ocosingo-San Cristóbal: *O. Albores O. sn* (CORU), *A. V. Schmeling* 6273 (MEXU). Ocozocoautla. El Sendero 2 rumbo Argentina a 6 km de la caseta de la reserva El Ocote: *A. Méndez T.* 9420 (CHIP, MEXU). Osumacinta. Colonia Libertad Campesina, parque nacional Cañón del Sumidero: *J. A. Espinosa J.* 621 (HEM). San Juan Cancuc. Chacté: *A. Chamé & L. Luna* 1174 (MEXU). Tapalapa. Camino a cerro la Bandera: *F. Hernández Najarro* 3044, *G. López V.* 798 (CHIP). Cerro Tapalapa (reserva): *G. López V.* 855 (CHIP). Tapilula. Camino a Videme de Ocampo: *G. López V.* 545 (MEXU), 599 (CHIP). Tila. Pie del Cerro "Ak'abana": *A. Méndez T.* 4356 (MEXU). Venustiano Carranza. 150 m al este de la carretera pavimentada; rancho Santa: *M. Cruz V.* 117 (MEXU). 300

m de la carretera hacia el poniente *M. Díaz H.* 93 (MEXU). Rumbo al puerto montaña: *L. López* 84 (MEXU). Villa Corzo. Cerro el Paiste, 8 km al O del ejido Plan de Ayala, 43 km S de San Pedro Buena V: *M. A. Pérez F.* 486 (CHIP). Cerro el Tomate: *F. Hernández Najarro* 926 (HEM, MEXU). Ejido Sierra Morena: *A. Reyes-García* 7179 (MEXU). Villaflores. Ejido Tres Picos, 5 km al SO del cerro Tres Picos: *A. Reyes-García* 4410 (HEM). Villacorzo. Cerro la Peña, 5 km al sureste del ejido la Libertad, 20 km al sureste de Villacorzo: *N. Martínez-Meléndez* 22 (CHIP). 10-15 km W of Ocozocoautla on road to El Ocote: *D. E. Breedlove* 70671 (MEXU). Cresta del Cañón del Sumidero: *M. Rodríguez sn* (AMO). Finca Prusia, reserva El Triunfo: *A. M. T.* 9348 (CHIP). Km 2.7 road to campamento Santiago (17 km E of San Cristóbal): *E. W. Greenwood* 564 (AMO). Libertad, Acacoyagua; upper course of río Cacaluta: *E. Matuda* 17946 (MEXU). Teopisca: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 275 (AMO). Sin municipio: *J. Castillo & F. Bolom* 935 (AMO), *M. A. Soto & E. Martínez* 2960 (AMO). **Oaxaca**. Chiquihuitlán de Bénito Juárez. La Concepción. A 2 km en LR al SW (204°) de Chiquihuitlán de Bénito Juárez, brecha entre Chiquihuitlán y Santa María Tlaxiactac: *C. A. Cruz-Espinosa* 1956 (IBUG). Comaltepec. Comaltepec, junto al río: *R. Jiménez M. & O. Suárez* 1395 (AMO). San Felipe Usila. Río Tlacuache, 1 km en línea recta al NO de Santa Cruz Tepetotutla: *P. Osorio H.* 218 (IEB). San Juan Bautista Cuicatlán. Acceso a la línea eléctrica Temascal-Oaxaca-Potencia, San Juan Coyula: *C. A. Cruz-Espinosa* 2120 (IBUG). San Miguel Chimalapa. Arroyo el Caracol, lado norte del cañón, al NO de Bénito Juárez en las faldas del cerro Guayabitos, ca. 39-40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec: *S. Maya J.* 3383 (CHAPA). Santa María Alotepec. Distrito Mixe. A 3 km al N de Sta. María Alotepec: *S. H. Salas M.* 6488 (MEXU). Talea de Castro. 10 km después de Talea, ca. 1 km después de la desviación a Santiago Lalopa, rumbo a Ixtlán de Juárez: *J. Ceja et al.* 1607 (UAMIZ). Totontepec. Distrito Mixe. Totontepec: *J. Rivera R.* 778 (AMO), 1089 (AMO, MEXU) 1294 (MEXU). Huautla-Tuxtepec km 25: *W. & B. Thurston* 2424 (AMO). **Puebla**. Carr. vieja CN 131, Hueytamalco, Ayotoxco-Papantla km 19: *W. & B. Thurston* 2596 (AMO). Cuetzalan del Progreso. Terreno detrás del jardín botánico Xoxotic: *M. Miguel V. & A. Flores M.* 132 (UAMIZ). Hueytamalco. 1.5 km al O de las instalaciones del campo experimental "Las Margaritas" Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP): *G. Ibarra M.* 5302 (IEB). Campo experimental "Las Margaritas" Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP): *B. Gómez C.* 727 (IEB). Zapotitlán de Méndez. Sobre el camino de herradura que va de Tuxtla a Nanacatlán: *J. García et al.* 1408 (UAMIZ). Zongozotla. Barranca de Cozol, 1 km al SE de Zongozotla, carretera a Zapotitlán: *A. Campos V.* 156 (MEXU). *P. Tenorio L.* 12778 (MEXU). **Veracruz**. Amatlán de los Reyes. A orillas del camino a Villa Libertad en el

rancho Chilpanapa: *C. R. Huerta Alvizar* 38 (AMO, CORU). Cerro de la Cueva de Lourdes (Tepetzala): *H. Oliva* 650 (CORU). La Maquinaria: *F. Ramón F.* 183 (CORU). Santa Ana Morelos (La Caldera): *N. E. Falcón G. sn* (CORU). Atoyac. Cerro la Perla, 3 km al SE de Miraflores: *R. Acevedo R.* 124 (XAL). Vara Negra, 3 km al NNW de Atoyac: *R. Acevedo R.* 317 (XAL). Atzalán. Cruz Gorda: *T. Krömer* 3580 (MEXU). Catemaco. A 8 km al N de Catemaco: *J. H. Beaman* 6166 (MEXU). Reserva Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical U. V.: *G. Carmona D.* 84 (AMO). Coatepec. Camino de Tierra Grande a Coatepec: *P. Zamora* 2389 (XAL). La Cortadura, falda E del Cofre de Perote: *G. Castillo C.* 22889 (XAL). Córdoba. Entrada a La Trinidad Chica: *O. Tejeda S.* 6 (CORU). Fortín de Las Flores. Barranca de Metlac: *J. Bello* 40 (CORU), *M. López C.* 44 (AMO, CORU). Huatusco. Huatusco: *A. G. Romero G.* 12 (CORU). Ixtaczoquitlán. Carretera federal Zapopan-Orizaba, cerca de la cumbre de Tuxpango (en el cerro): *J. E. Rivera H.* 4954 (CORU). Cerro Chicahuaxtla Barrientos: *A. Pérez P. sn* (CORU). Tuxpanguillo, camino de la cascada a Teopanapa: *J. E. Rivera H.* 6049 (CORU). Tuxpanguillo, en el pueblo: *J. E. Rivera H.* 6010 (CORU). Jalancingo. Chiconta: *F. Ventura A.* 12218 (AMO). Jilotepec. La Concepción: *F. Ventura A.* 19927 (AMO). Meyacapan. Faldas del volcán Santa Martha: *T. Krömer* 2849 (MEXU, XAL). Orizaba. Magdalena prope Orizaba, prensadas por EWG: *J. Haager & E. Hågsater* 5399 (AMO, UAMIZ). San Andrés Tlalnelhuayocan. Alrededores de la represa Xocollola: *A. Flores-Palacios* 908 (XAL). San Andrés Tuxtla. Arriba de la cruz, falda del volcán de San Martín Tuxtla: *T. Krömer* 2138 (MEXU). Colonia Ruiz Cortinez, ladera SE del volcán San Martín: *A. Campos V.* 5278 (MEXU). Ejido Barrio Lerdo, faldas del volcán San Martín Tuxtla: *T. Krömer* 2530 (MEXU, XAL). Laguna Azul, ca. de la estación de biología tropical Los Tuxtlas: *G. A. Salazar* 2208 (AMO). Laguna Escondida, 3 km NO de la estación de biología tropical Los Tuxtlas: *S. Sinaca C.* 212 (AMO). San Miguel el Soldado. La Tiapa: *F. Ventura A.* 10372 (AMO). Soteapan. Camino San Fernando a Santa Martha: *F. Vázquez B.* 540 (XAL), *J. Zavaleta P.* 19 (MEXU, XAL). Ocotál Chico, 20 km al norte de San Pedro Soteapan, Acayucan: *J. I. Calzada* 1019 (CHAPA, MEXU, XAL). Tatahuicapan de Juárez. Faldas del volcán Santa Martha: *T. Krömer* 3689 (MEXU). Tlapacoyan. Tlapacoyan, 5 km del límite de los estados de Puebla-Veracruz, carretera Teziutlán-Tlapacoyan: *L. I. Nevling* 1633 (XAL). Tlilapan. Manantial: *M. E. Luna Romero* 7 (CORU). San Andrés Tlilapan 20 km del centro al oeste: *A. García M.* 22 (CORU). Vega de Alatorre. Cumbre del cerro Chichimecas: *B. Guerrero C.* 1911B (XAL). El Centenario a 20 km, al NE de Santa Gertrudis: *G. Castillo C.* 2055 (XAL). Xalapa. Al N del poblado La Haciendita, a orilla de barranca a la altura de San Juan: *P. Zamora* 2132 (IEB, XAL); *J. N. Rose* 6121 (MEXU). Xico. 3 km de Xico, camino a Tonalaco: *I. Acosta R.* 328 (XAL). Cerro de San Marcos: *G. Castillo C.* 243 (XAL).

Zacualpan. 8.2 km después de la desviación a Zacualpan, sobre la carretera a Zacualpan-Tlachichilco: *I. Estrada-Sánchez et al.* 17 (UAMIZ). Barranca de Zacualpan: *J. García-Cruz* 656 (AMO). Zongolica. San Gerónimo Tonacalco: *P. E. Valdivia* Q. 2119 (XAL). Bastonal, Sierra de los Tuxtlas: *G. A. Salazar* 899 (AMO); *G. A. Salazar et al.* (AMO). Cerca de Laguna Escondida, cultivada sobre un cítrico en casa de S. Sinaca, ca. 250 m: *G. A. Salazar & S. Sinaca* 302 (AMO). Chiconquiaco: *E. Hágsater & R. L. Dressler* 6156 (AMO). Coscomatepec: *F. G. Hernández* H. 4 (AMO). Adelante de Paz Enríquez: *A. Gómez-Pompa* 1804 (MEXU). Jalcomulco, por la carretera que va de Coatepec a Totutla y se desvía a Jalcomulco: *G. A. Salazar* 3362 (AMO). Km 4 de la carretera de cuota Orizaba-Fortín: *A. Espejo* 96 (UAMIZ). Sierra de Santa Marha Bastonal: *I. Aguirre Olavarrieta et al.* 810 (AMO). Three miles southeast of Cordoba: *C. M. Rowell* 17M665 (MEXU). **Nicaragua. Jinotega.** Along Hwy. 3 ca. 1 km NW of La Fundadora entrance, unnamed peak ca. 500 m W of Hwy: *W. D. Stevens* 20337 (MEXU). ca. 23.5 km (by the road) NE of Hwy 1 at Estelí and ca 2.8 km SE of laguna Miraflores: *J. E. Henrich & W. D. Stevens* 402 (AMO, MEXU). Hacienda la Palestina, situada a unos 10 km al E de la ciudad de Jinotega: *A. Grijalva* 257 (MEXU). Laguna Miraflores, ca. 26.1 km (by road) NE of Hwy 1 at Estelí: *J. E. Henrich & W. D. Stevens* 256 (AMO, MEXU). Matagalpa. Aranjuez, a 1 km de la carretera Matagalpa-Jinotega: *P. P. Moreno* 16300 (MEXU). Fuente Pura km 142, carretera Matagalpa-Jinotega: *P. P. Moreno* 16979 (AMO). Fuente Pura, Santa María de Oztumba, entre Matagalpa y Jinotega: *E. M. Martínez* 1720 (MEXU).

Isochilus linearis (Jacq.) R. Br.

In W.T. Aiton, Hortus Kew. (ed.2) 5: 209 (1813). *Epidendrum lineare* Jacq., Enum. Syst. Pl. 29 (1760). **HOLOTIPO:** Plumier en Burman, Pl. Amer. t. 182, f. 1 (1758). Ilustr.: Hamer, Orquídeas El Salvador 3: 123 (1981). *Cymbidium lineare* (Jacq.) Sw., *Isochilus pauciflorus* Cogn., *I. smithii* H.G. Jones, *Leptothrium lineare* Kunth.

Planta epífita; tallos erectos; vainas foliares verrucosas en la parte basal del tallo, las de arriba lisas; hojas linear-lanceoladas; racimo unilateral, con 3-6 flores; brácteas florales parcialmente imbricadas. Flores rosadas a magentas, labelo con 2 manchas redondeadas púrpuras; sépalo dorsal, oblongo-lanceolado, obtuso a redondeado, sépalos laterales, oblicuamente oblongo-lanceolados, agudos, en ocasiones apiculados; pétalos, oblicuamente elípticos, obtuso-redondeados a subagudos; labelo, linear-lanceolado, agudo o subagudo. Cápsula elipsoide.

Distribución: Bolivia, Brasil, Cuba, Guatemala, Honduras, Puerto Rico, Venezuela.

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas y latifoliadas, bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **BOLIVIA. Santa Cruz.** Provincia Caballero. San Juan del Potrero Naranjos: *I. G. Vargas* 1328 (MEXU). **BRASIL. Curitiba.** Río Bonito do Iguaçu. Río Iguaçu Paraná: *C. B. Poliquesi* 296 (MEXU). **CUBA. Cienfuegos.** Cumanayagua, Sierra del Escambray. Subida al pico San Juan. Suelo esquisto carbonatado y arcilloso: *I. Arias et al.* 62973 (AMO). Granma. Bartolomé Masó, Santo Domingo, firme de la Sierra Maestra entre Lagunitas y Aguada de Joaquín: *J. Bisse et al.* 40454 (AMO). Cabezas del Río de la Plata y zona de la comandancia: *J. Bisse & H. Dietrich* 46244 (AMO). **GUATEMALA. Alta Verapaz.** San Crisótopal Verapaz. Along Hwy. 7 W between Purulhá, and Uspatán (Quiche Dept.), 7.5 km W of central plaza in San Cristóbal Verapaz: *T. B. Croat* 90225 (MEXU). **HONDURAS. El Paraíso.** Yuscarán, orillas quebrada E El Loro: *A. L. Díaz Z.* 121 (AMO). **PUERTO RICO.** Adjuntas. Base of pico Guilarte: *B. A. Liogier* 9983 (MEXU). **VENEZUELA.** Táchira. Cerro las Minas, bordering quebrada las Minas, 18 km al SE of Santa Ana: *J. A. Steyermark* 118979 (MEXU).

Isochilus major Schltdl. & Cham.

Linnaea 6: 60. 1831. **TIPO:** México, Veracruz, in arboribus prope Xalapa "Jalapam", VIII. 1828, C. Schiede & F. Deppe 1046 (LE; LE)

Planta epífita, cespitosa, erecta a decumbente; tallos erecto-arqueados; hojas dísticas con el ápice emarginado; inflorescencia una espiga apical, dística, muy densa, flores dispuestas en dos hileras, campanulado-trígonas; sépalos magentas brillantes; pétalos rosados, pálidos en la base, el ápice oscuro; labelo rosado, con dos manchas púrpuras brillantes en la base; cápsula elipsoide-fusiforme.

Distribución: endémica de México (Oaxaca, Puebla, Veracruz).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosques templados de coníferas y latifoliadas y bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Oaxaca.** Juquila Mixes: *Miller, E. Greenwood* 702 (AMO). San Andrés Teotilalpan. Agua Tuza, Santa Cruz Teotilpan: *C. A. Cruz-Espinosa* 1874 (MEXU). Totontepec. Tepitongo: *E. Velasco* 45 (MEXU). **Puebla.** Olintla. 1 km al S de Chipahuatlán: *J. L. Contreras* 4861 (MEXU). Xochiapulco. Apulco, a 100 m del camino de terracería Apulco-Atzalán y a 500 m de la entrada a la cascada La Gloria: *E. Mora G.* 43 (UAMIZ). La Manzanilla: *R. Pérez-Bravo* 40 (MEXU). Zacapoaxtla. Apulco, a 100 m del camino de terracería Apulco-Atzalán y a 500 m de la entrada a la cascada La Gloria: *E. Mora G.* 500 (UAMIZ).

Veracruz. Acajete. La Joya (on road Jalapa-Perote), ca. 2 km S of the road: *P. Hietz* 351 (XAL). Atzalán. Comunidad Cruz Gorda, congregación San Salvador: *T. Krömer* 3400 (MEXU). Calcahualco. 1 km al W de Excola, camino al banco: *J. L. Martínez P.* 10 (XAL). Chiconquiaco. La Cuesta, entre Gutiérrez Zamora y Barranca del Maíz: *C. Gutiérrez B.* 2635 (UAMIZ). Los Capulines, rancho Don Alfonso: *T. Krömer* 3691 (UAMIZ). Chocamán. Tetla: *F. Ventura A.* 1250 (AMO), 16276 (CHAPA, MEXU, UAMIZ, XAL). Coatepec. Barranca de Ramírez: *P. Zamora* 2499 (MEXU, XAL). N de la colonia Cuauhtémoc: *P. Zamora* 2433 (MEXU, XAL). Coscomatepec. Barranca Jamapa, camino al río pasando la tranca: *F. Hernández H.* 3 (CORU). Huatusco. 6 km después de Chichiquila, rumbo a Elotepec: *A. Espejo et al.* 1523 (UAMIZ). Huiloapan de Cuauhtémoc. Cerro San Cristóbal: *S. Morales J.* 335 (MEXU). Jilotepec. El Esquilón: *F. Ventura A.* 14057 (AMO, MEXU, XAL), *M. G. Zola* 417 (IEB, XAL), *R. Ortega* 260 (MEXU, XAL). Las Minas. Vereda de la Mancuerna a Las Minas: *C. Durán E.* 620 (MEXU). Meyacapan. Cima del volcán Santa Marta: *T. Krömer & E. Otto* 2818 (MEXU). Faldas del volcán Santa Martha, sendero de la cima hacia el cráter, ejido Plan Agrario: *T. Krömer & E. Otto* 2996 (MEXU). Naolinco. El Esquilón, carretera Xalapa-Naolinco: *J. Dorantes* 224 (MEXU). San Andrés Tlalnahuayocan. Alrededores de la represa Xocollola: *A. Flores-Palacios* 449 (XAL). Los Capulines: *J. Gómez D.* 116 (MEXU). Otilpan: *F. Ventura A.* 16161 (AMO, IEB). San Andrés Tuxtla. Borde E del cráter del volcán San Martín Tuxtla: *J. H. Beaman* 5968 (MEXU). Camino hacia la cima del volcán San Martín: *T. Krömer* 2094 (MEXU, XAL). Lado SE del volcán San Martín Tuxtla: *J. H. Beaman* 5986 (MEXU). Volcán de San Martín Tuxtla, cerca de la cima: *G. A. Salazar et al.* 523 (AMO). Volcán de San Martín Tuxtla, subiendo desde San Andrés: *G. A. Salazar et al.* 506 (AMO). Soteapan. Sierra de Santa Martha arriba de Ocotil Chico: *J. H. Beaman* 6235 (MEXU). Tatatila. Minas de Somelohuacan, cerro Mancuerna: *U. Guzmán* 1288 (MEXU). Tlalnahuayocan. 2 km al NO de la carretera Xalapa-San Antonio: *I. Pérez G.* 232 (XAL). 2 km de Tlalnahuayocan con dirección a Mazatepec; del lado norte del camino de terracería: *P. Zamora* 2814 (MEXU, XAL). Xalapa. Sedeño-rancho Servín: *G. Carmona D.* 52 (MEXU, XAL). Xico. 4 km al W de Xico, camino a Xico Viejo: *P. Zamora* 2247 (MEXU). Arriba de Xico rumbo a Tlacuilolán: *M. Cházaro B.* 2798 (IBUG). Yecuatla. Los Capulines, near Paz de Enríquez, ca. 8 km (by air) N of Chiconquiaco: *K. Taylor M.* 154 (HEM). Zongolica. La Quinta: *H. Flores M.* 85 (CORU). Reserva del Bicentenario, zona núcleo, Instituto Tecnológico Superior de Zongolica, km 4 de la carretera a la Compañía: *L. A. Castillo-Hernández* 59 (MEXU). Reserva ecológica La Quinta, Amatitla: *T. Krömer* 3119 (MEXU), 3225 (MEXU). Cañada del Huérfano: *A. Gómez-Pompa* 1562 (MEXU). Near of Jalapa: *E. Östlund* 2606 (AMO). San Miguel del Soldado, oeste de Veracruz: *A. Gómez-Pompa* 1476 (MEXU). Tlaltongo, 10 km al

SW de Huatusco: *Rzedowski 18909* (MEXU). Volcán de Santa Martha: *E. Hágsater & R. L. Dressler 6190* (AMO).

Isochilus oaxacanus Salazar & Soto Arenas

Icon. Orchid. 10: t. 1033. 2008. **TIPO:** México, Oaxaca, vereda entre el cruce de Jareta y Totontepec Mixes, el cruce de Jareta está ca. del km 7 de la desviación a Totontepec Mixes, desde la carretera Mitla-Zacatepec, 2 050 - 2 450 m s. n. m., 9.VI. 2006, *M. Soto & O. Suárez 9650b* (AMO).

Planta epífita, cespitosa, erecta; raíces carnosas, magentas con el ápice blanco; rizoma muy corto, algo bulboso, con escamas fibrosas, verrucosas; tallos tipo caña, erectos, teretes en la base, algo comprimidos hacia la parte apical, cubiertos por vainas; hojas dísticas con vainas tubulares, estrechas; inflorescencia apical, una espiga ligeramente arqueada, densa, sésil, secunda, con 3-7 flores dispuestas en una sola hilera, sucesivas, casi todas abiertas a la vez; flores resupinadas, tubular-campanuladas, trígonoas; sépalos magentas intensos, más oscuros adaxialmente; pétalos rosados pálidos con el ápice magenta, con una banda o 2 manchas púrpura brillantes justo abajo del istmo del labelo; columna rosada muy pálida, antera rosada y magenta; inodoras; mentón con néctar abundante; cápsula elipsoide, 6-quillada.

Distribución: endémica de México (Oaxaca, Veracruz)

Hábitat: bosque mesófilo de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Oaxaca.** Capulalpam de Méndez. Cruz de la Raya (sitio 18); a 8.5 km al E de Capulalpam de Méndez: *G. Juárez G. 5220* (MEXU). Sitio 13; a 7.2 km al E de Capulalpam de Méndez: *G. Juárez G. 5280* (MEXU). Sitio 15; a 5.9 km al E de Capulalpam de Méndez: *G. Juárez G. 5295* (MEXU). Ixtlán de Juárez. Wooded slopes and ravines surrounding the area called Llano Verde (ca. 12 km ESE of Ixtlán de Juárez: *W. L. Graham & M. W. Frohlich 1000* (AMO). San Juan Quiotepec. Ixtlán, Sierra Norte: *S. Salas M. 519* (AMO). San Miguel Yotao. Por el camino real de Yotao a Capulalpam, pasando el Llano Machín: *X. Munn-Estrada 336* (MEXU). Santa María Pápalo. 6.7 km al N de Juan Tepeuxila hacia Santos Reyes Pápalo: *I. Rosas R. 3640* (MEXU). Santiago Xiacui. Paraje sitio Los Barrenos (18), a 7.7 km al NE de Santiago Xiacui: *G. Juárez G. 5132* (MEXU). Sitio 4, a 6.4 km al NE de Santiago Xiacui: *G. Juárez G. 5143* (MEXU). Totontepec. Distrito Mixe. Totontepec: *J. Rivera R. 1023* (AMO, MEXU), *1063* (AMO). Totontepec Mixes. 4 km de Totontepec hacia Ayutla: *G. A. Salazar & P. M. Catling 4337* (AMO). Totontepec Mixes. 4 km de Totontepec hacia Ayutla, en una cañada húmeda bajando desde el camino: *G. A. Salazar & P. M. Catling 4337* (AMO). 31 km N of Ayutla along road from Mitla to

Choapam, NW slope of Cerro Zempoaltepel: *D. E. Breedlove* 66795 (MEXU). 60 km al N de Ixtlán, sobre la carretera a Tuxtepec: *Rzedowski sn* (MEXU). Arriba de Teotitlán, km 24.9 hacia Huautla: *E. Hágsater et al.* 5117 (AMO). Camino Ixtlán-Llano Verde: *O. Suárez* 254, 378 (AMO). Camino Oaxaca-Tuxtepec: *O. Suárez* 437 (AMO). Villa Alta, loc. 8.1 km al N de Maravillas, camino a Talea de Castro por Yalina: *R. Torres C.* 2940 (AMO, MEXU). **Veracruz**. Juchique de Ferrer. Cerro de Villa Rica, cerca de Nuevo Mundo: *G. Castillo C.* 1864 (XAL).

Isochilus unilateralis B.L. Rob.

Proc. Amer. Acad. Arts 29 (Contr. Gray Herb. n. s. 6): 323. 1984. "**unilaterale**". **I. linearis** (Jacq.) R. Br. var. **unilateralis** (B. L. Rob) Correll, Bot. Mus. Leaf. 10: 9. 1941. **TIPO**: México, San Luis Potosí, Tamasopo Cañon, on oaks, 23. VI. 1981, *C. Pringle* 5116 (GH 4375!; VT!).

Planta epífita, cespitosa; raíces gruesas, carnosas; rizoma rastrero, cubierto por numerosas vainas cortas, imbricadas, escarioso-fibrosas, cafés; tallos erectos, delgados, ligeramente comprimidos; vainas foliares tubulares, estrechas, cortamente imbricadas; hojas dísticas, articuladas con las vainas; inflorescencia apical, racemosa, laxa, sésil, secunda, arqueada, frecuentemente con 5 (3-7) flores que abren sucesivamente hasta estar todas abiertas al mismo tiempo; brácteas florales envolventes, oblongo-ovadas, retusas a agudas; flores campanuladas, medio abiertas, vistosas, inodoras, resupinadas; sépalos y pétalos lilas pálidos a rosa-morados, labelo lila a rosado con dos manchas moradas oscuras algo arriba de la mitad, frecuentemente visibles como una sola banda transversal; cápsula elipsoide.

Forófito: *Liquidambar sp.*, *Persea americana*, *Polypodium sp.*, *Quercus sp.*

Distribución: endémica de México (Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque templado de coníferas y latifoliadas, bosque tropical caducifolio y bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Hidalgo**. Molango de Escamilla. 6.9 km después de la desviación a Eloxochitlán. Carretera Molango-Tianguistengo: *I. Estrada-Sánchez et al.* 50 (UAMIZ). 8 km después de la desviación a Eloxochitlán. Carretera Molango-Tianguistengo: *I. Estrada-Sánchez et al.* 52 (AMO, UAMIZ). Río Malila, sobre la carretera Zacualtipán-Molango: *A. Mendoza R. et al.* 1494 (UAMIZ). Tianguistengo. 26 km después de la desviación a Eloxochitlán, 15.1 km después de Xochicoatlán, 7 km después de Chinameca, carretera Molango-Tianguistengo: *I. Estrada-Sánchez et al.* 71 (UAMIZ). Entre Molango y Tlanchinol: *G. A. Salazar & G. Martínez* 4127 (AMO). Km 27.2 de la carretera Tlanchinol-Molango, MEX 105: *M. A. Soto &*

E. Pérez 6242, 6243 (AMO). Tamazunchale-Jacala, camino a la Misión en el Puerto, al salir del valle: *E. Hágsater* 4704 (AMO). **Oaxaca**. Capulalpam de Méndez. Capulalpam de Méndez. Paraje el Embudo, cerca de los límites de Xiacuí: *G. Juárez G.* 3075 (MEXU). Ixtlán de Juárez. 15 km al E de Calpulalpam, Llano Verde: *R. Torres C.* 706 (MEXU). Sierra de Juárez, ruta 175 a 7 km al NE de Cerro Pelón: *D. H. Lorence* 4240 (MEXU). Mixe. 2 km al N de la desviación a San Andrés Yaa, camino a Totontepec, o 14 al NNE de Mixistlán: *R. Torres C.* 463 (MEXU). San Felipe Usila. 7.3 km en línea recta al S (179°) de Santa Cruz Tepetotutla: *A. Rincón G.* 421 (MEXU). Teotitlán de Flores Magón. Puerto de la Soledad: *P. Tenorio L.* 20037 (MEXU). Vereda (antiguo camino real) del Plan de Guadalupe al Cerro Pelón: *X. Munn-Estrada* 1163 (MEXU, XAL). Villa Alta, loc. 8.1 km al N de Maravillas, camino a Talea de Castro por Yalina: *R. Torres C.* 2490 (MEXU). Wooded slopes and ravines surrounding the area called Llano Verde ca. 12 km ESE of Ixtlán de Juárez: *W. L. Graham & M. W. Frohlich* 1000 (MEXU). **Puebla**. Chignahuapan. Alrededores del hotel aguas termales de Chignahuapan: *J. Ceja & A. Mendoza R.* 2024 (UAMIZ). Huauchinango: *A. J. Sharp* 441186 (MEXU); *E. Matuda* 32538 (MEXU). Zacapoaxtla. Las Lomas: *R. Pérez-Bravo* 38 (MEXU), 39 (MEXU), 41 (MEXU), 42 (MEXU), 70 (MEXU), 71 (MEXU). La Cañada, Chignahuapan-Apulco km 37: *W. B. Thurston et al.* 6551 (AMO). **Queretáro**. Jalpan de Serra. 1 km al ESE de El Saucito: *E. Carranza* 3153 (AMO, IEB). 2-3 km al oriente de La Parada: *B. Servín* 275 (MEXU). 2-3 km al poniente de San Isidro, La Parada: *B. Servín* 1043 (AMO, MEXU). 3-4 km al norte de La Parada: *B. Servín* 349 (MEXU). 7 km al N de La Parada: *S. Zamudio* 6541 (IEB). 8-9 km de Rancho Nuevo, el Repecho: *L. López* 120 (AMO, IEB). Al sur de Valle Verde: *F. Loredó* 3 (IEB, UAMIZ). El Chijol, 4-5 km al NW de Rancho Nuevo: *E. Carranza* 4422 (IEB, MEXU, XAL). El Repecho, 8-9 km al norte de Rancho Nuevo: *L. López* 389 (IEB, MEXU, XAL). Landa de Matamoros. 1 km al noroeste de El Humo: *H. Rubio* 308 (AMO, IEB, MEXU), 2396 (AMO, IEB). 1 km al poniente de El Aguacate: *H. Rubio* 663 (AMO, IEB, UAMIZ). 1 km al SE de El Naranjo: *H. Rubio* 1427 (IEB). 1.5 km al SE de Neblinas: *H. Rubio* 285 (IEB). 10 km al NE de Agua Zarca, sobre el camino a Neblinas: *Rzedowski* 46822 (AMO, IEB, MEXU). 10 km al S de Agua Zarca, sobre el camino a Pisaflores: *R. Fernández N.* 3900 (IEB). 2 km al SE de Río Verdito: *S. Zamudio* 6644 (MEXU). 2 km sobre el camino a Agua Zarca, a partir de El Lobo: *A. Espejo et al.* 3595 (UAMIZ). 3-4 km al S del parador Santa Martha: *E. Carranza* 1382 (MEXU). 6 km de El Humo rumbo a Neblinas: *S. Zamudio* 16341 (MEXU). 6 km de El Humo, camino a Neblinas: *E. Pérez* 3755 (IEB, MEXU), *E. Pérez & E. Carranza* 3755 (AMO). 7 km delante de Río Verdito, camino a Agua Zarca: *J. García et al.* 963 (IEB, UAMIZ), *J. García-Cruz et al.* 964 (AMO). Jagüey de la Manzana, 2 km al NE de la Yesca: *E. González* 614 (IEB). Km 45 Xilitla- San Juan del Río: *B.*

Thurston & E. Hágsater 2510 (AMO, UAMIZ), *W. B. Thurston 2510* (MEXU). **San Luis Potosí.** Rayón. Cerca de 100 m sobre la brecha a la torre de microondas "Las Tortugas", a partir del camino San Luis Potosí-Río Verde: *A. R. López F. et al. 1978* (MEXU, UAMIZ, XAL). 40 km NW of Ciudad Valles & El Porvenir Hwy 80: *Balogh & Peterson 719* (AMO). 47 miles W of Ciudad Valles on road from San Luis Potosí to C. Valles: *M. W. Chase 83412* (AMO, CHAPA, MEXU, XAL). Río Verde-Valles, en el puerto, km 82, camino empedrado a la derecha: *E. Hágsater 4693* (AMO), *4694* (AMO, MEXU). Río Verde-Valles, km 82, sobre camino microondas en Karst: *E. Hágsater 4694* (AMO). **Tamaulipas.** Gómez Farías. Camino a Ojo de Agua del Indio, 7 km al W de Rancho del Cielo y 18 km al W de Gómez Farías: *F. González-Medrano 4283* (MEXU). Casa de Piedra, estación Canindos, 4 km al NW de San José: *L. Hernández 3068* (MEXU). Rancho el Cielo, 11 km al noroeste de Gómez Farías: *F. González-Medrano 3600* (MEXU), *R. Torres C. 3116* (AMO, MEXU). Then went to Gómez Farías and up Alta Cima road, 5 km up from junction w/El Cielo road: *T. Todsén & E. Hágsater 91-20* (AMO). **Veracruz.** Acajete. Km 2 del camino La Joya-Joya Chica: *H. Naravae F. 641* (IEB, MEXU, XAL). Ayahualulco. Entre Carrizal y Monte Grande, cerca de cerro Boludo: *M. Cházaro B. & R. Acosta 3755* (AMO, XAL). Calcahualco. 1 km al W de Excola, camino al banco: *J. L. Martínez P. 11* (IEB). Cañada río Ayohuxtla, 1 km al NW de Itzapa: *A. Rincón G. 2702* (MEXU). Chiconquiaco. Camino Lomaplan-Buenavista: *P. Padilla S. 35* (XAL). Chicontepec. Cerca de 615 m al suroeste del Lindero: *D. Y. Trejo et al. 186* (UAMIZ). Tzicatipa, ca. 135 m al este de la laguna Tzicatipa: *D. Y. Trejo et al. 19* (UAMIZ). Huayacocotla. El Salto, camino a las Tres Cascadas: *L. Ballesteros 166* (XAL). Helechales: *F. Ramírez R. 1005* (XAL). Las Minas. Rinconada por el acueducto, donde baja el río: *C. Durán E. 466* (MEXU, XAL). Vereda de Cruz Blanca a Las Minas: *C. Durán E. 838* (XAL). Vereda de la Mancuerna a Las Minas: *C. Durán E. 620* (IEB, XAL). San Miguel el Soldado. La Tiapa: *F. Ventura A. 10372* (IEB, MEXU, XAL). Tepetzintla. Sierra de Otontepec: *G. Castillo C. 2560* (XAL). Xico. Filo de la Rayuela, 1 km al SE de la ranchería Rusia: *H. Naravae F. 470* (XAL). La Pandura, camino del Ingenio el Rosario a Xico: *H. Naravae F. 346* (IBUG, MEXU, XAL).

Nemaconia Knowles & Westc.

Floral Cab., 2, 127. 1838. Especie tipo: *Nemaconia graminifolia* Knowles & Westc.

Del griego *nema*, hilo y *akon*, dardo, probablemente en referencia a la forma linear o lanceolada de las hojas.

Plantas epífitas o litófitas; rizomas ascendentes; tallos rollizos, tipo caña, con seis o más hojas alternas, dísticas, lineares a angostamente lanceoladas; inflorescencia compuesta por racimos cortos o con flores solitarias, en ocasiones dispuestas en un fascículo terminal u opuesto

a las axilas de las hojas en nudos defoliados del tallo; sépalos iguales entre sí, el dorsal libre, los laterales con la base unida a la columna formando un mentón; pétalos más largos que los sépalos; labelo con la lámina arqueada-recurvada y extendida; columna es corta y robusta; cápsula ovoide y elipsoide.

Se distribuyen en Belice, Guatemala y México (Fig. 3).

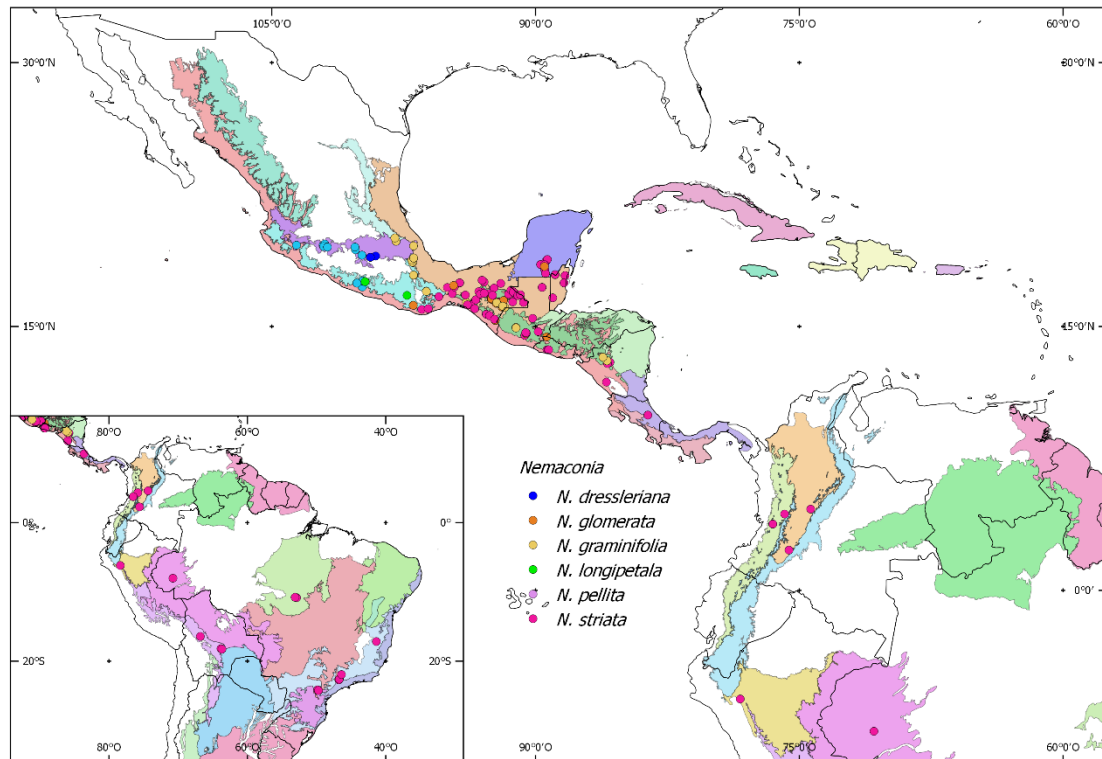


Figura A1.4. Localidades donde se han recolectado ejemplares de las especies del género *Nemaconia*.

Nemaconia dressleriana (Soto Arenas) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas

Neodiversity: A Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007. *Ponera dressleriana*. Soto Arenas.

Orquidea (Méx.) 12 (1): 1-126. 1990. **TIPO:** México, Morelos, cerca de Tepoztlán, Sierra del Tepozteco, enfrente de la pirámide azteca, paredes de roca en el encinar abierto, 2 000 m snm, colectada a principios de marzo de 1986, ejemplar preparado de material cultivado, 31.III.1987. M. A. Soto Arenas 5675, F. Rodríguez y J. Meave (AMO).

Planta litófito, erecta, cespitosa, ramificada; raíces carnosas, simples; tallos tipo caña, erectos, ligeramente arqueados, delgados, ligeramente comprimidos, frecuentemente

ramificados, las ramas más cortas y con hojas más pequeñas que los tallos principales; hojas dísticas, angostamente linear-lanceoladas, con el ápice desigual, obtuso-redondeado, dorsalmente carinadas, cartáceo-coriáceas; inflorescencia un racimo, apical, subsésil, con 1-4 flores; flores sésiles, sucesivas, carnosas; sépalos lanuginosos en la superficie abaxial; pétalos verdes, manchados de púrpura, glabros; la parte superior del labelo verde-amarillenta con manchas púrpuras, la inferior crema y amarillo.

Distribución: endémica de México (Estado de México, Morelos)

Hábitat: bosque templado de coníferas y latifoliadas

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Estado de México.** Ocuilan. Chalmita: *J. H. Nava B.* 49 (AMO), 50 (AMO), 51 (AMO). **Morelos.** Tepoztlán. Sobre la vía del ferrocarril México-Cuernavaca, al S de San Juan Tlacotenco: *A. Espejo et al.* 5962 (UAMIZ).

Nemaconia glomerata (Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas

Neodiversity: A Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007. *Ponera glomerata* Correll.

Bot. Mus. Leaflet. 9(8): 132. 1941. **TIPO:** México, Chiapas, E of Comitán, on old oak trees above Santa María de los Arcos, in forest, 1 500 m s.n.m., 1.IV. 1937, *Otto Nagel* 5654 (AMES, S).

Planta epífita o terrestre, cespitosa, robusta; hojas dísticas articuladas a las vainas, angostamente lanceoladas, oblicuamente retusas en el ápice, subcoriáceas, con aspecto de pasto; inflorescencia compuesta de glomérulos apicales o emergiendo de las axilas de las hojas; flores sésiles pequeñas; sépalo dorsal ampliamente ovado-elíptico, obtuso, cóncavo, los laterales oblicuamente triangulares, obtusos, cóncavos, unidos a la base de la columna formando un mentón prominente; pétalos oblongo-elípticos, ampliamente redondeados hacia el ápice; labelo arqueado-recurvado, la mitad inferior formando un canal ampliamente abovado-flabelado; columna corta y robusta; cápsula elipsoide.

Forófito: *Quercus* sp.

Distribución: México (Campeche, Chiapas, Oaxaca).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque templado de coníferas y latifoliadas y bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Campeche.** Calakmul. A 5.62 km al O del poblado Eugenio Echeverría Castellanos num. II (Carrizal): *D. Álvarez* 7962 (MEXU). **Chiapas.** Comitán. Cerca de Cruz Quemada (N. O. Comitán): *F. Miranda* 5083 (MEXU). La Independencia. 6-10 km NE of La Soledad along road from Las Margaritas to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 66248

(MEXU). Third ridge along logging road from Las Margaritas to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 33714-A (MEXU). Motozintla. 13 km al O-SO de Motozintla, camino a El Porvenir: *E. Martínez S.* 22458 (MEXU). 3 km al O-SO de Motozintla, camino a El Porvenir: *E. Martínez S.* 22458 (MEXU). Motozintla de Mendoza. A 13 km al O-SO de Motozintla, camino a El Porvenir: *E. Martínez S. et al.* 22458 (IEB). Teopisca. 10 km north of Teopisca along Mexican highway 190 near rancho Belem: *D. E. Breedlove* 53753 (MEXU). 48 km east of San Cristóbal de las Casas, highway 190: *E. W. Greenwood sn* (MEXU). Damasco: *CISCO* 10689 (AMO). San Isidro Chijilté: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 277 (AMO). Near Tres Lagunas on road from Comitán to Villa Las Rosas: *D. E. Breedlove* 70108 (MEXU). W of Belem along road from San Cristóbal de las Casas to Teopisca: *D. E. Breedlove* 66170 (MEXU). **Oaxaca**. San Jerónimo Coatlán. Distrito Miahuatlan. 11.7 km al SW de San Jerónimo Coatlán: *A. Campos V.* 788 (MEXU).

Nemaconia graminifolia Knowles & Westc.

Neodiversity: A Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007. *Ponera graminifolia* Correll.

Fl. Cab. 2: 127. 1838. (Oct. 1838). **TIPO**: México, Veracruz, nativa of Kalappa [Xalapa], imported in 1837, *George Barker s.n* (AMES).

Planta epífita, tallos recubiertos con vainas papiráceas; hojas alternas, lineares, lo que le da el aspecto de pasto; flores en pares, originándose en el ápice de las ramas; sépalos de color crema-verdoso; pétalos y el labelo de color crema, todos con rayas purpúreas.

Forófito: *Quercus* sp.

Distribución: México (Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz), El Salvador y Guatemala

Hábitat: bosque mesófilo de montaña, bosque templado de coníferas y latifoliadas y bosque tropical perennifolio.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Chiapas.** Jiquipilas. Cerro La Palmita, reserva La Sepultura: *J. J. Castillo H.* 415 (CHIP), 512 (CHIP). 10 km NW of Comitán on side road to Zaragoza la Montaña: *D. E. Breedlove* 70418 (MEXU). **Oaxaca.** San Juan Bautista Cuicatlán. 4.2 km al SE de la pluma (entre el camino de Quitepec a Coyula), sobre terracería hacia el cerro de las Nieves (línea de transmisión) San Juan Coyula: *L. Sosa G.* 707 (MEXU). San Juan Coyula, región Cañada. Brecha a la Peña del Águila, rumbo a la torre 209 de la línea eléctrica Temascal II-Oaxaca Potencia: *C. A. Cruz E.* 2100 (IBUG). Santo Domingo Albarradas. 6.6 miles west of Santa María Albarradas: *G. E. Pollard* 1C-387-6 (MEXU). 8 km de Santa María Albarradas por la brecha a Santo Domingo Albarradas, menos de 0.5 km delante de la bifurcación del camino hacia San Miguel o Santo Domingo Albarradas: *G. A. Salazar* 6111 (MEXU). **Puebla.** Tetela de

Ocampo. Cañón de Escahuasco: A. *Espejo et al.* 5365 (UAMIZ, XAL). **Veracruz**. Magdalena. Magdalena: P. E. *Valdivia* 2176 (XAL). Zongolica. Reserva del Bicentenario, zona núcleo, Instituto Tecnológico Superior de Zongolica, km 4 de la carretera a la Compañía: L. A. *Castillo-Hernández* 142 (MEXU). Zongolica: M. *Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 290 (AMO). Cerca de Jalapa: E. *Östlund* 1466 (MEXU).

Nemaconia longipetala (Correll) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas

Neodiversity: A Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007. *Ponera longipetala* Correll.

Bot. Mus. Leaf. 9(8): 135. 1941. **TIPO**: México, Guerrero, pine-oak forest near Jaleaca, epiphyte, 2 000 m snm. 9.IV.1936, *Otto Nagel & Juan González* 3252 (AMES).

Planta epífita muy ramificada, raíces gruesas, tallos tipo caña, teretes; hojas distícas, articuladas a la vaina foliar, estrechamente lanceoladas; vaina foliar lisa; inflorescencia apical, un racimo sésil compacto con pocas flores, con varias brácteas membranosas imbricadas de color marrón oscuro; flores sésiles, carnosas, con ovarios cortos densamente verrucosos; sépalos muy carnosos, densos y gruesos verrucosos en la superficie externa; pétalos arqueados; labelo arqueado-recurvado; columna corta y gruesa; cápsula elipsoide.

Forófito: *Quercus* sp.

Distribución: endémica de México (Guerrero, Oaxaca).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Guerrero**. Chilpancingo. Parque ecológico estatal Omiltemí (ca. 27 km W de Chilpancingo); cañada de Potrerillos, ca. 1 km arriba de las captaciones: G. A. *Salazar* 1883 (AMO, MEXU), 1884, 1885 (AMO). La Pastora, km 79-80 del camino Casas Verdes-Atoyac de Álvarez: M. A. *Soto et al.* 4341 (AMO). **Oaxaca**. Santiago Textitlán. Distrito Sola de Vega, La Chuparrosa: I. *Trujillo O.* 1965 (MEXU).

Nemaconia pellita (Rchb. f.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas

Neodiversity: a Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007.

Ponera pellita Rchb. f. The Gardeners' Chronicle, new series 14: 8. 1880. **TIPO**: ex hort cel. B.S. Williams s.n.

Planta epífita generalmente decumbente, cespitosa, poco ramificada; tallos tipo caña; hojas dísticas angostamente linear-lanceoladas, coriáceas; inflorescencia apical, un racimo corto; flores sésiles, sucesivas, carnosas; sépalos lanuginosos, amarillentos con líneas y manchas longitudinales de color púrpura; pétalos verdes, también rayados con púrpura; labelo con la parte

superior de color crema-amarillento muy manchada, con rojo, en hileras longitudinales; sépalo dorsal dirigido hacia adelante, algo cóncavo, elíptico-oblongo, obtuso, los laterales basalmente cóncavos, oblicuamente triangulares; pétalos arqueados dirigidos hacia adelante; labelo fuertemente arqueado-recurvado; columna corta y gruesa; cápsula elipsoide, lanuginosa.

Distribución: endémica de México (Chiapas).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Chiapas.** Motozintla. Km 11.5 del camino Motozintla-Niquivil: *M. A. Soto, L. López 9098* (AMO). Tenejapa. Near Colonia Ach'lum: *D. E. Breedlove 49760* (MEXU). Paraje Crus Chen: *D. E. Breedlove 71393* (MEXU).

Nemaconia striata (Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas

Neodiversity: A Journal of Neotropical Biodiversity 2(1): 8. 2007. *Ponera striata* Lindl. Edward's Bot. Reg. 28: misc. 19. 1842. **TIPO:** Guatemala, Plant has lately flowered with Mrs. Wray of Cheltenham, among a collection sent to that lady from Guatemala by Mr. Skinner, *Skinner s.n.*

Planta epífita, decumbente, cespitosa; tallos angostos tipo caña; hojas dísticas, erecto-extendidas, angostamente linear-lanceoladas y subcoriáceas; flores sésiles, fasciculadas, terminales o en las axilas de las hojas, en los nudos a lo largo del tallo defoliado; sépalos y pétalos verdes claros, teñidos de color lavanda o con rayas pardo-rojizas, el dorsal ampliamente ovado a oblongo-elíptico, cóncavo, los laterales oblicuamente triangulares, agudos y recurvados, en la base unidos al pie de la columna formando un mentón prominente; pétalos ampliamente ovales a elíptico-oblongos, angostos hacia la mitad; labelo blanco, con algunas líneas de color lavanda, arqueado-recurvado, en el tercio inferior incurvado formando un tubo, en la mitad superior engrosado, diminutamente ciliado debajo de la mitad, ocasionalmente pandurado; columna gruesa; cápsula oblicuamente ovoide, profundamente acanalada.

Forófito: *Quercus* sp.

Distribución: Belice, Guatemala, México (Chiapas, Campeche, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz).

Hábitat: bosque templado de coníferas y latifoliadas, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, pastizal.

Ejemplares examinados: **BELICE. El Cayo.** Bank of Belize River: *P. H. Gentle 2233* (MEXU). **Orange Walk.** Mile 39 1/2, Northern Hwy, 1 mile N of Maskall: *J. D. Dwyer 12182* (MEXU). **GUATEMALA. Amatitlán.** Laguna (Lake Amatitlán): *W. A. Kellerman 4536* (MEXU). Petén. Tikal National Park, Tikal, growing on top of Temple I: *C. L. Lundell 15572* (MEXU).

MÉXICO. Campeche. Calakmul. A 15 km al N de Zoh-Laguna, camino a Dizibalchén: *E. Madrid* 607 (MEXU). A 3 km al E de La Nueva Vida, camino a La Mancolona: *E. Martínez* S. 31612 (MEXU). A 3.4 km al O del ejido Narciso Mendoza: *D. Álvarez* 3377bis (MEXU). a 9 km al SW de Ley de Fomento Agropecuario, camino a Altamira: *E. Martínez* S. 30067-A (MEXU). Champotón. A 30 km al N de Calakmul camino a Escárcega: *E. Martínez* S. 2900-A (MEXU). A 70 km al S del km 98 de la carretera Escárcega-Chetumal, sobre el camino a las ruinas de Calakmul: *E. Martínez* S. 2900-B (MEXU). Hopelchén. Ruinas de Chicanná (zona arqueológica): *E. Ucan et al.* 684 (XAL). **Chiapas.** Cintalapa de Figueroa. Predio los Ocotones, 36 km al NO de Cintalapa: *N. Martínez* M. 2152 (HEM). Las Margaritas. on the western side of laguna Miramar east of San Quintín: *D. E. Breedlove* 33249 (MEXU). Motozintla de Mendoza. Entronque a Llano Grande: *M. Jonapá* S. 226 (CHIP). Ocosingo. 2 km al N de Tanhi Perla camino a Monte Libano-Ocosingo: *E. Martínez* S. 17642 (AMO, MEXU). 3 km al S de Frontera Corozal sobre el río Usumacinta: *E. Martínez* S. 10959 (AMO, MEXU), 10963 (MEXU). 5 km al E de Crucero Corozal, camino a Frontera Corozal: *E. Martínez* S. 7281 (MEXU). A 14 km al NO de Crucero Corozal, camino a Palenque. Carretera Fronteriza del Sur: *E. Martínez* S. 16662 (MEXU). A 2.98 km al S del Crucero San Javier: *G. Aguilar* 9038bis (MEXU). A 3 km al SE de Lacanjah Tzeltal camino Santo Domingo Nuevo Guerrero (debe ser noroeste): *E. Martínez* S. 16824 (MEXU). A 4 km al SE de Nuevo Guerrero camino a Boca Lacantum: *E. Martínez* S. 16698 (MEXU). A 5 km al E de Crucero Corozal, camino a Frontera Corozal: *E. Martínez* 7281 (XAL). Crucero Corozal, 170 km al SE de Palenque, camino a Boca Lacantum, sobre la carretera fronteriza del Sur: *E. Martínez* S. 17483 (MEXU). Crucero Corozal, camino a Boca Lacantum: *E. Martínez* S. 15415 (MEXU). En crucero Corozal, camino Palenque-Boca Lacantum: *E. Martínez* S. 15697 (IEB, MEXU). En zona Márquez de Colmillas, 12 km al E de Pico de Oro camino a Ejido Benemerito de las Américas, cerca del pozo Cantil I: *E. Martínez* S. 16604 (MEXU). En Zona Márquez de Comillas, 12 km al E de Pico de Oro camino a ejido Benemérito de las Américas, cerca del pozo Cantil: *E. Martínez* S. 16604 (IBUG, IEB). Ocozocoautla de Espinosa. Cerro Brujo: *D. Torres-Arguello* 54 (CHIP) *G. I. López* V. 14 (HEM). San Cristóbal de las Casas. Lagos de Montebello: *CISCO* 8282 (AMO). San Fernando. Camino a La Pimienta: *T. Cabrera* 321 (MEXU). Ejido Tierra Colorada, parque nacional Cañón del Sumidero: *J. A. Espinosa* J. 697 (HEM, MEXU). Villa Corzo. Ejido Nuevo Refugio: *F. Hernández* N. et al. 759 (HEM). Villaflores. Ejido Tierra y Libertad: *A. Reyes-García* 6648 (MEXU). Yajalón. Chitallik: *A. Méndez* T. 7210 (MEXU). Camino Soyaló-Chicoaseé, desviación a San Antonio 2 km después de Bombaná: *A. Espejo et al.* 977 (MEXU, UAMIZ). Reserva de la biosfera "El Triunfo", camino entre finca Prusia y campamento El Triunfo: *J. Castillo* 873 (CHIP). Reserva

de la biosfera "El Triunfo", entre Concepción Pinada y Capitán Luis A. Vidal: *J. Castillo* 1139 (CHIP). Reserva de la Biósfera "El Triunfo", entre Concepción Pinada y San Luis: *J. Castillo* 1290 (CHIP). Santa Catarina: *E. Matuda* 32198 (MEXU). **Oaxaca**. San Miguel del Puerto. Distrito Pochutla. Cerro Apaste, cafetal el Encinal, colindancia de Hermanas Martínez con Jorge Palacios: *E. Vásquez G.* 34 (MEXU). Distrito Pochutla. Horno de cal, colindancia con Merced del potrero y finca Montecarlo: *A. Ruiz V. & E. Vásquez G.* 18 (MEXU). Santa María Chimalapa. Dto. Juchitán. Los Ángeles, antes Arroyo Seco, brecha a Santa María Chimalapa, a 33 km al E del Mezquite: *A. Campos V.* 1724 (MEXU). Santiago Lachiguiri. Distrito Tehuantepec, campamento Cerro de las Flores, a 2.9 km en LR (77° N) de Santiago Lachiguiri: *K. Velasco G.* 1422 (MEXU). Río Jalatengo, near bridge on Hwy 175 (Oaxaca-Porto Ángel): *M. W. Chase* 83353 (AMO, MEXU). **Quintana Roo**. Othón P. Blanco. 5 km al N de La Unión, cuenca alrededor de un gran cenote: *L. Sánchez et al.* 554 (AMO). **Tabasco**. Teapa. 1 km del ejido Colorado a orilla de la carretera a Pompal: *Mares* 69 (MEXU, UAMIZ). 1 km al NE de Puyacatengo, Universidad Autónoma de Chapingo: *E. Martínez S.* 34862 (MEXU). **Veracruz**. Hidalgotitlán. 2 km antes de llegar a Río Alegre: *P. E. Valdivia Q.* 1863 (MEXU). Camino del campamento Hermanos Cedillo-Carolino Anaya: *J. Dorantes* 4169 (MEXU, XAL). Campamento Hermanos Cedillo, tramo para Río Alegre y La Esmeralda: *J. I. Calzada*, 1735 (AMO, MEXU).

Ponera Lindl.

Gen. Sp. Orchid. Pl. 113–114. 1831.

Del griego *poneros*, miserable, asqueroso, refiriéndose a la apariencia poco atractiva de sus flores.

Plantas epífitas o litófitas, erectas o decumbentes que forman colonias densas; tallos rollizos, tipo caña; hojas lineares dísticas; inflorescencia apical, con flores agrupadas, de colores blanquecinos, con rosado, lila o pardo; sépalos verdosos a blancos; pétalos de menor tamaño con líneas pardas o rojizas; labelo carnoso, blanco y recurvado y con líneas de color lila, bilobado en el ápice; columna corta.

Las dos especies de *Ponera* a menudo se confunden, *P. exilis* se distingue de *P. juncifolia* por la forma del labelo y por las brácteas florales más grandes y verrucosas; también la planta es más delgada y alta.

Se distribuyen en México (Fig. 5).

Ponera exilis Dressler

Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Bot. 39(1): 117-120. 1971. **TIPO:** México, district of Temascaltepec, near Cajones, 2 480 m snm, 19° 02' N; 100° 03' W, G. *Hinton* 2346 (US 1809462; SEL 10743).

Planta herbácea epífita, cespitosa, de 15 a 25 cm de alto, raíces basales, carnosas, filiformes, rollizas, tallos tipo caña; hojas de 4 a 6, delgadas, lineares, ápice obtuso, desigualmente bilobado, inflorescencia apical; ovario algo ensanchado hacia el ápice, ligeramente verrucoso; brácteas florales tubulares, verrucosas, ovadas, agudas; flores de 1 a 3, resupinadas, blanco-verdosas a blanco-amarillentas, con una mancha anaranjado-rosada en la mitad basal del labelo; sépalo dorsal ovado; pétalos cortamente unguiculados, ovado-elípticos, lóbulos laterales ascendentes, subcuadrados a subtriangulares, redondeados, margen entero, lóbulo medio subovado a subtriangular, obtuso, margen entero; columna corta, con 2 alas apicales, subcuadradas, pie de columna evidente; cápsula subglobosa.

Forófito: *Quercus* sp.

Distribución: México (Estado de México, Guerrero, Jalisco y Michoacán).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Estado de México.** Temascaltepec. Temascaltepec, near Cajones: G. B. *Hinton* 2346 (MO, SEL, US). Donato Guerra. A 1.9 km al NNE de ejido San Juan Xoconusco: D. *Álvarez* 15342 (MEXU). **Guerrero.** Chichihualco. Aproximadamente 5-6 km después de Carrizal de Bravo rumbo a Paraíso: A. *Espejo et al.* 2784 (UAMIZ). Asoleadero, ca. Km 191 Atoyac-Xochipala: G. A. *Salazar* 373 (AMO). Chilpancingo. Near Santa Rosa, S. W. of Chilpancingo: K. E. M. *Östlund* 1712 (AMO). General Heliodoro Castillo. Al SE de Puerto del Gallo, ladera oeste del cerro Teotepec: E. *Domínguez* 1345 (MEXU). Las Pozas, aproximadamente 3 km antes de El Gallo, ladera O del Teotepec: E. *Velázquez M.* 2038 (MEXU). Leonardo Bravo. Puerto Soleares, aprox. 7 km después de Carrizal de Bravo, hacia Atoyac: L. *Cervantes* 241 (MEXU, UAMIZ). 18 km S of los Pozos: *Pollard sn* (AMO). **Jalisco.** Ciudad Guzmán. Nevado de Colima: R. *Soltero Q. & I. Contreras sn* (IBUG). **Michoacán.** Cherán. Cerro Juanxani, 3 km al W de Cherán K'eri: F. J. *Huaroco S.* 127 (MEXU). Tingambato. 6 km al E de Tingambato por la carretera a Pátzcuaro: S. *Zamudio & V. Steinmann* 12180 (IEB, UAMIZ, XAL). Uruapan. Carretera Uruapan-Zamora, aprox. 10 km delante de Capácuaro, a la orilla de la carretera: R. *Jiménez M.* 2071 (AMO). Malpaís de Capácuaro: E. *García L. & E. Pérez C.* 4106 (AMO, IEB, UAMIZ). Zitácuaro. A 2.9 km al NNE de Donacio Ojeda: D. *Álvarez* 15298 (MEXU).

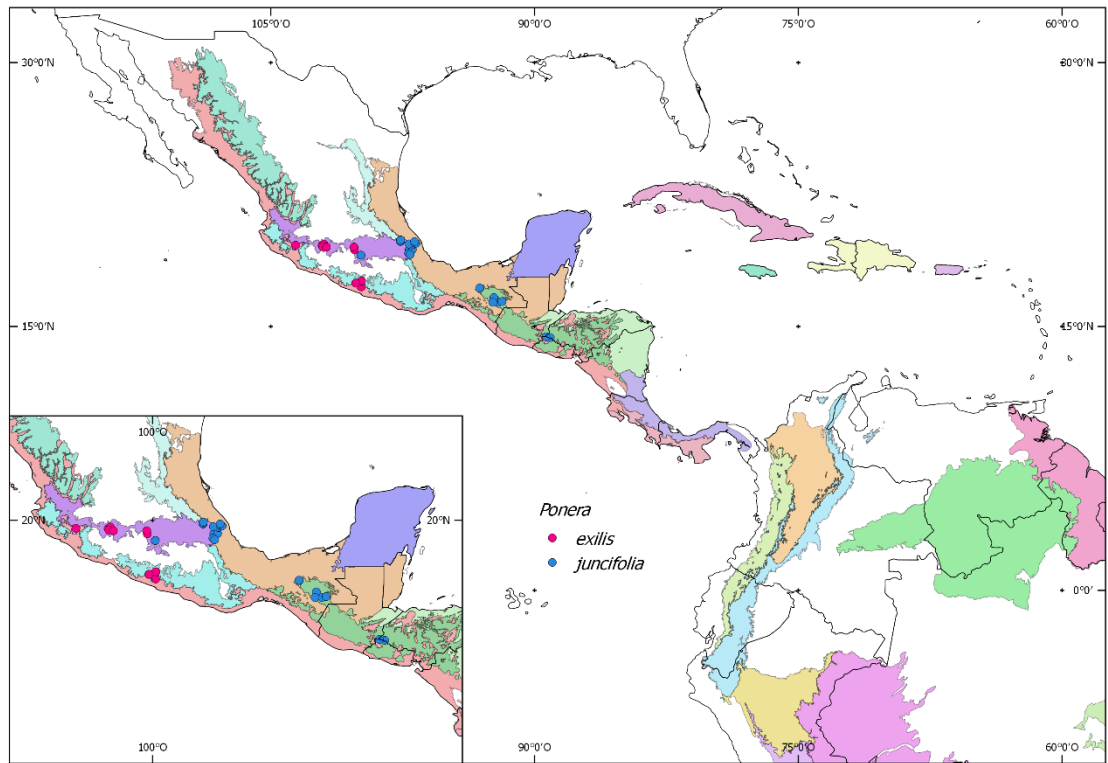


Figura A1.5. Localidades donde se han recolectado ejemplares de las especies del género *Ponera*.

Ponera juncifolia Lindl.

Gen. Sp. Orchid. Pl. 114. 1831. ***Epidendrum graminifolium*** Pav. ex Lindl., Gen. Sp. Orchid. Pl. 114. 1831, pro syn. **TIPO:** México, Nova Hispania, "Pavón", seguramente M. Sessé & J. Mociño (K-Lambert; K-Lindl, BM, FI).

Hexisea tenuisima H. Wendl. & Kraenzl., in Rchb. f., Xenia Orch. 3: 172, t. 300, f. 1-7. 1900. Tipo: Die Pflanze wurde von Herrn Wendland in Brüssel erworben. Eingeführt von L. Linden, blühte mehrfach in Herrenhausen, hort. sn. (HBG).

Planta epífita, de hasta 15 cm de altura, cespitosa. Hojas aciculares. Inflorescencia en un racimo terminal con una o dos flores pequeñas, blancas o de color crema, poco abiertas; labelo con tres lóbulos. Cápsulas verdes y con quillas.

Forófito: *Alnus jorullensis*, *Quercus* sp.

Distribución: endémica de México (Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz).

Hábitat: bosque mesófilo de montaña y bosque templado de coníferas y latifoliadas.

Ejemplares examinados: **MÉXICO. Chiapas.** La Independencia. 6-10 km NE of La Soledad along road from Las Margaritas to Campo Alegre: *D. E. Breedlove* 66275 (MEXU). San Cristóbal de las Casas. Along road to Chanal 16-20 km east of Chilil: *D. E. Breedlove* 41427 (MEXU). Tapalapa. Cerro el Calvario: *G. López V.* 706 (CHIP). Cerro Tapalapa (Reserva): *G. López V.* 707 (CHIP). **Oaxaca.** Ixtlán de Juárez. Paraje "Laa Chia Yana": *V. M. Martínez G.* 23 (MEXU). Por la brecha 1022 en la parte baja del paraje Laa Chia Yana al N de Ixtlán de Juárez: *V. M. Martínez G.* 35 (MEXU). Juquila Mixes. Camino de terracería Ayutla-Ocotepec, aprox. 8 km después de Juquila Mixes, aprox. 33 km después de Ayutla rumbo a Juquila Mixes: *R. Jiménez M.* 1752 (AMO). **Puebla.** Xochiapulco. La Manzanilla. *R. Pérez-Bravo* 72 (MEXU), 77 (MEXU), 86 (MEXU). Zacapoaxtla. Apulco, sobre la brecha Apulco-Tepataxco, a 300 m del camino de terracería: *E. Mora G.* 515 (AMO, UAMIZ). Apulco, sobre la brecha Apulco-Tepataxco, a 300 m del camino de terracería Apulco-Atzalan: *E. Mora G.* 48 (UAMIZ). Apulco, sobre la brecha Apulco-Tepataxco, a 300 m del camino de terracería: *E. Mora G.* 515 (IEB, XAL). Las Lomas: *R. Pérez-Bravo* 12 (MEXU), 16 (MEXU), 73 (MEXU), 76 (MEXU), 88 (MEXU). La Cañada, Chignahuapan-Apulco km 37: *W. B. Thurston et al.* 2547 (AMO). **Veracruz.** Calcahualco. Cañada río Ayohuxtla, 1 km al NW de Itzapa: *A. Rincón G.* 2716 (MEXU, XAL). Chiconquiaco. Arriba del Escalanar, rumbo a Chiconquiaco: *M. Cházaro B.* 2677 (XAL). Camino a la cascada El Salto de Rincón Grande, a 5 km de Cofresillo, por el camino de terracería de Chiconquiaco-Tepetlán: *J. L. Tapia M. et al.* 1377 (XAL). Rincón Grande: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 196 (AMO). Santa Rita Chiconquiaco: *V. Sosa* 92 (XAL). Coscomatepec. Ejido del Cerro de la Magdalena: *F. G. Hernández H.* 100 (CORU). Filo del Cerro de la Magdalena: *F. G. Hernández H.* 99 (AMO). Ixhuacán de los Reyes. Ixhuacán de los Reyes: *M. Castañeda-Zárate & S. Ramos-Castro* 403 (AMO). Las Minas. Vereda Las Minas-La Mancuerna: *C. Durán E., S. Avendaño R.* 1005 (XAL). Naolinco. Región of Naolinco, towards Coacohuacintla: *K. E. M. Östlund* 4721 (AMO). Teocelo: *Verbeek, Hágsater* 4652 (AMO).

11.2 Anexo 2. Análisis de correlación de variables climáticas

Análisis de correlación de las 19 variables climáticas. Los valores son coeficientes de correlación Pearson. El azul representa la correlación positiva, el rojo representa la correlación negativa y cuanto más oscuro es el color, más fuerte es la correlación. El tamaño del círculo representa la fuerza de la correlación, y cuanto mayor sea el círculo, más fuerte será la correlación.

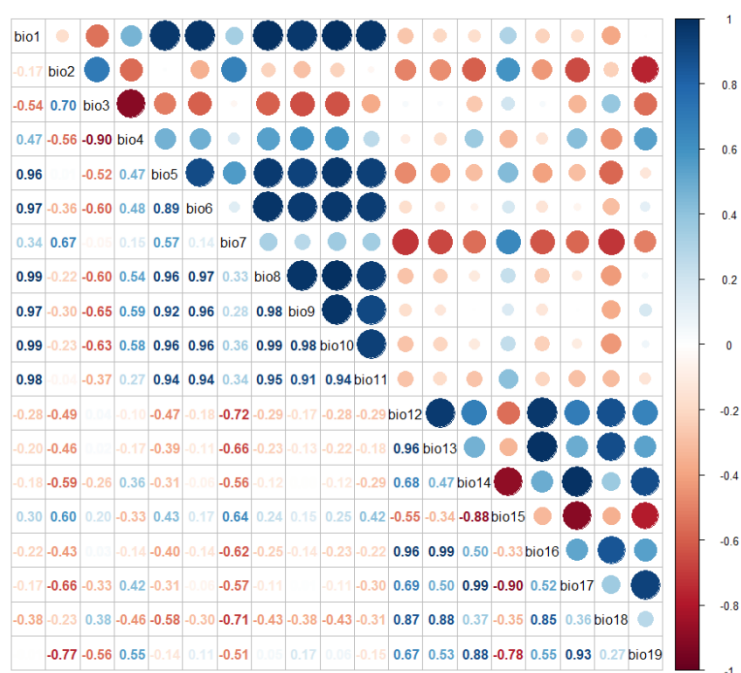


Figura A2.1. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus alatus*.

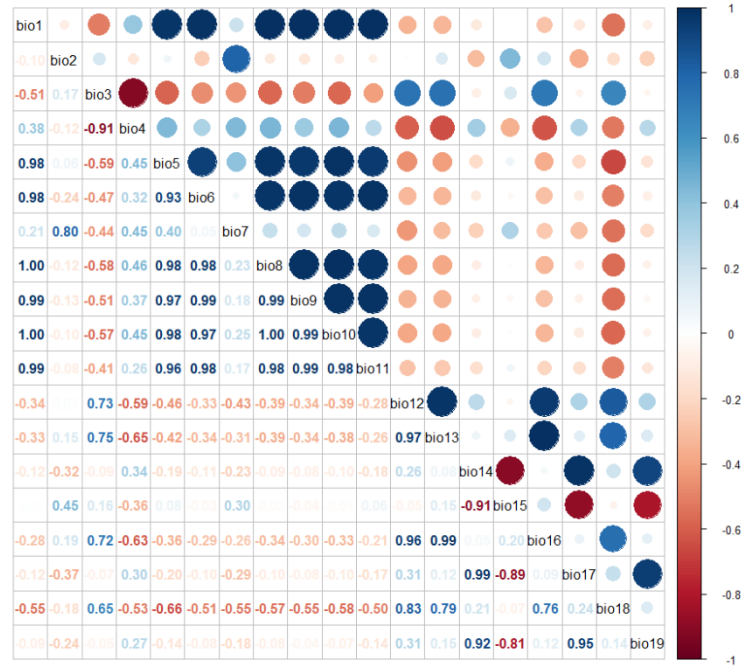


Figura A2.2. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus aurantiacus*.

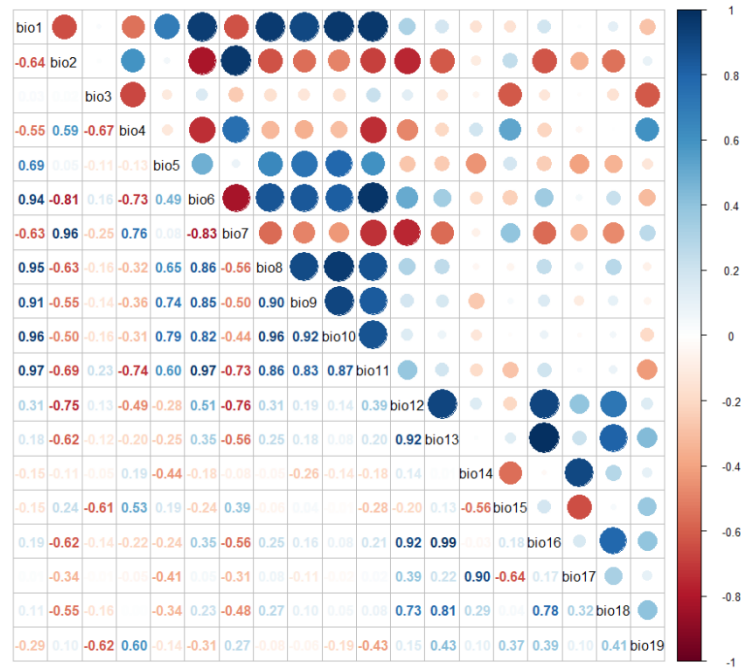


Figura A2.3. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus bracteatus*.

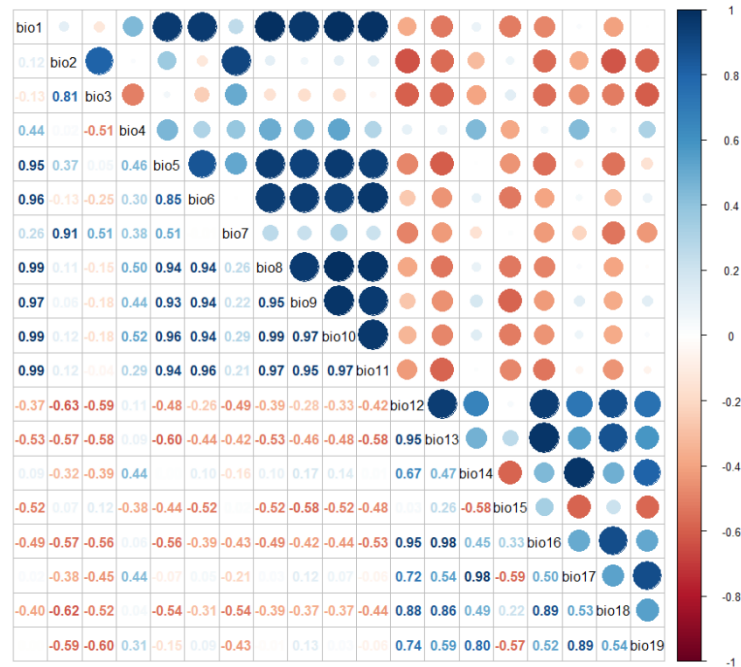


Figura A2.4. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus carnosiflorus*.

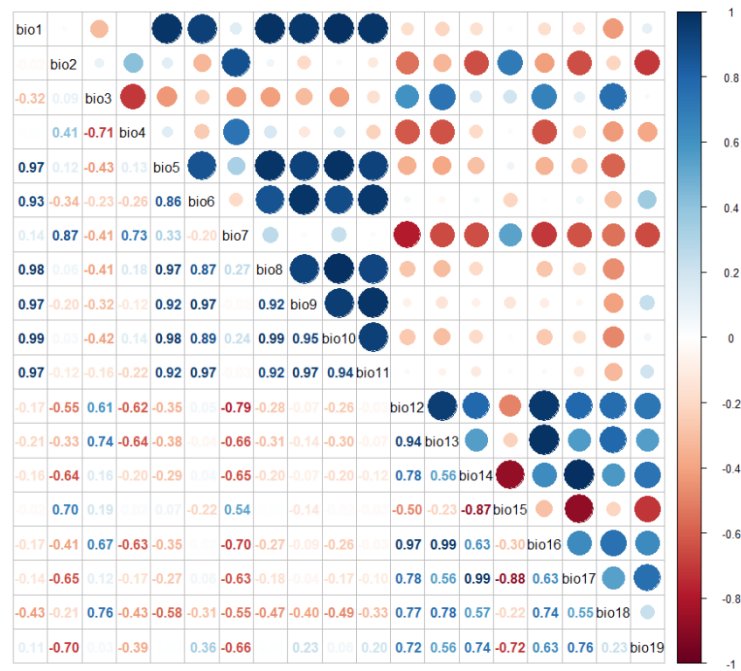


Figura A2.5. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus chiriquensis*.

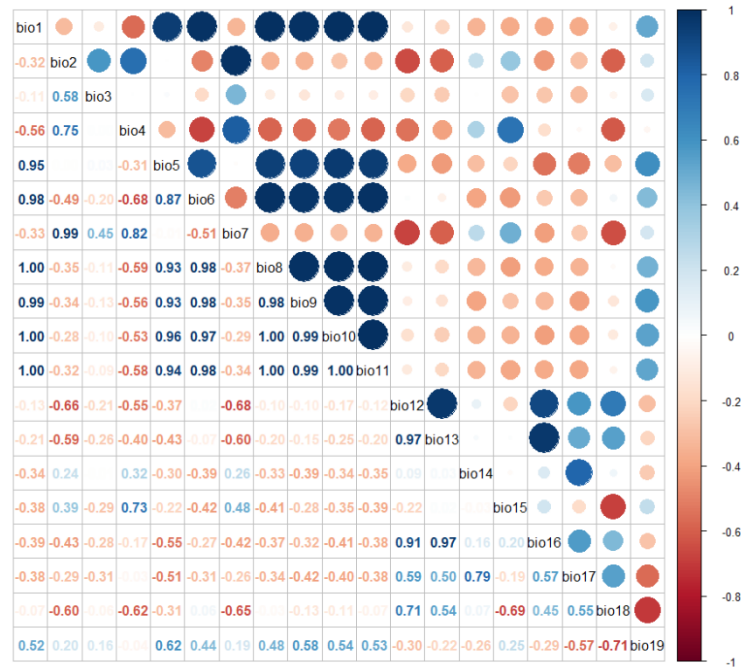


Figura A2.6. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus langlassei*.

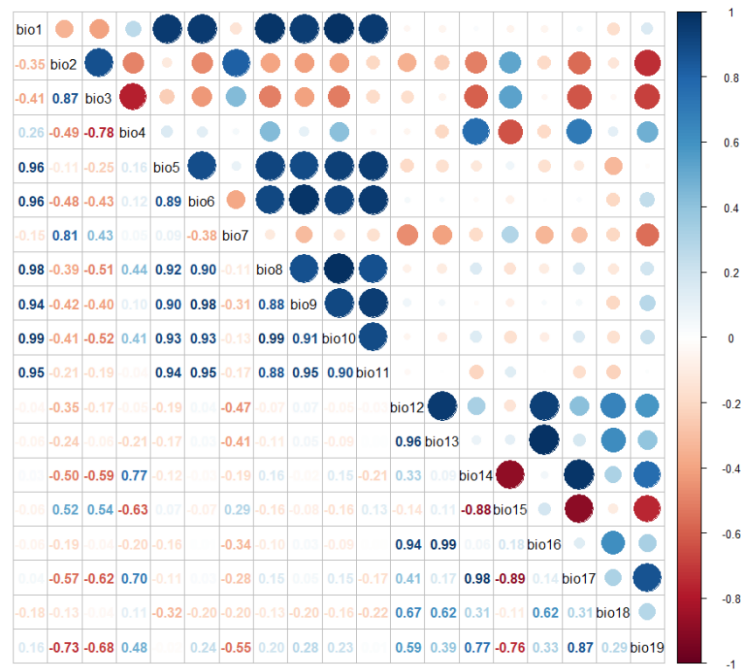


Figura A2.7. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus latibracteatus*.

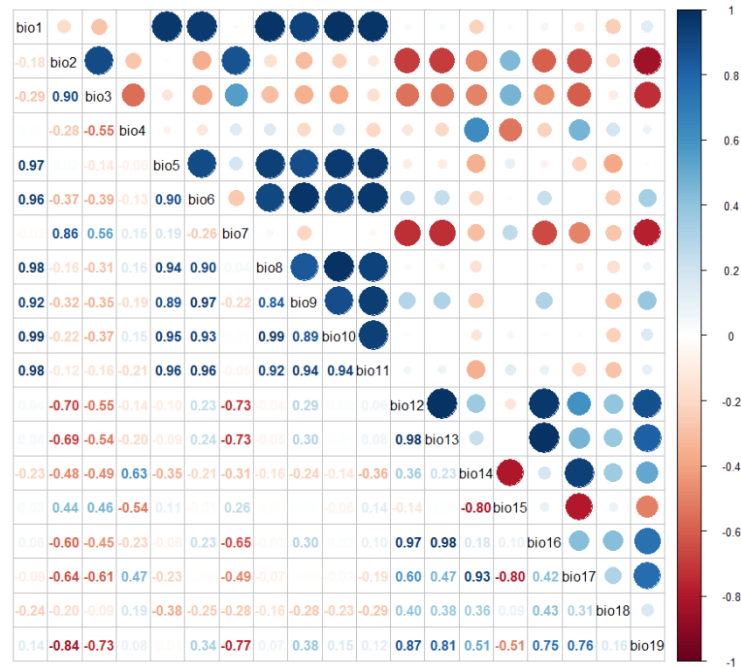


Figura A2.8. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus major*.

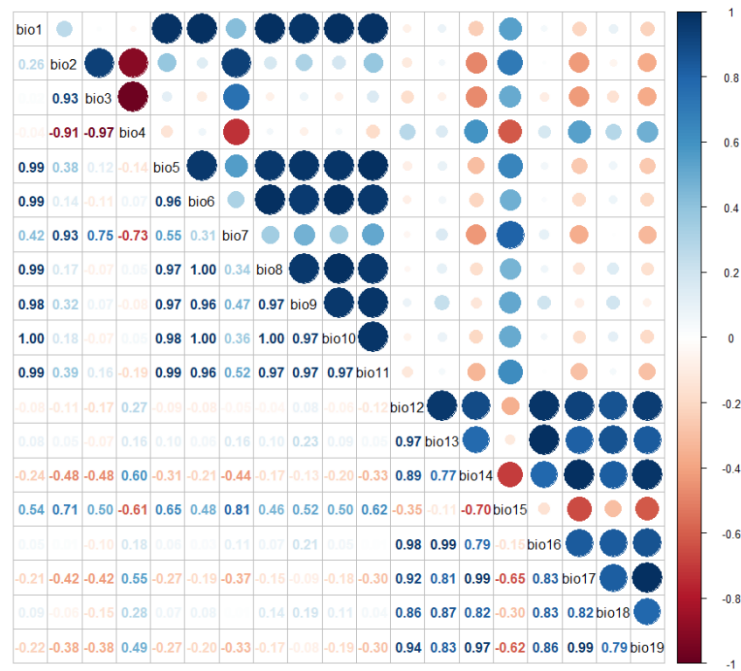


Figura A2.9. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus oaxacanus*.

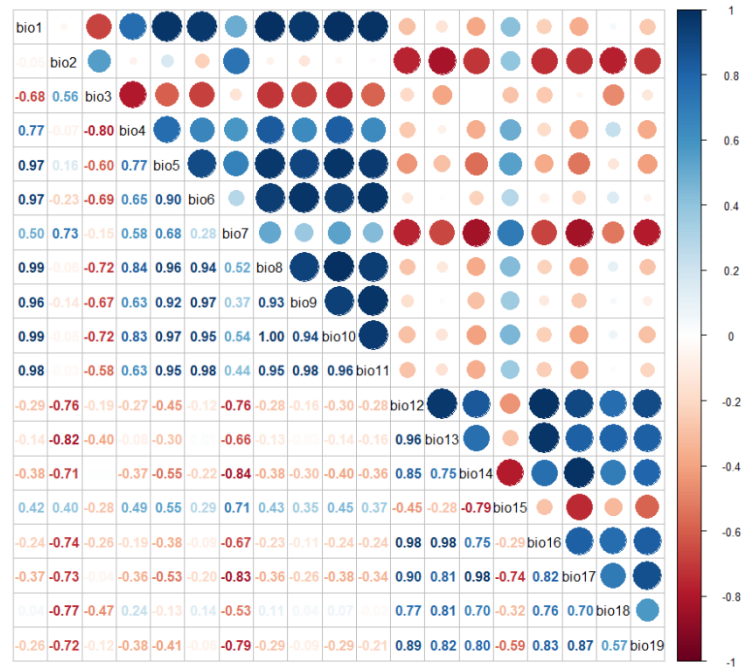


Figura A2.10. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Isochilus unilateralis*.

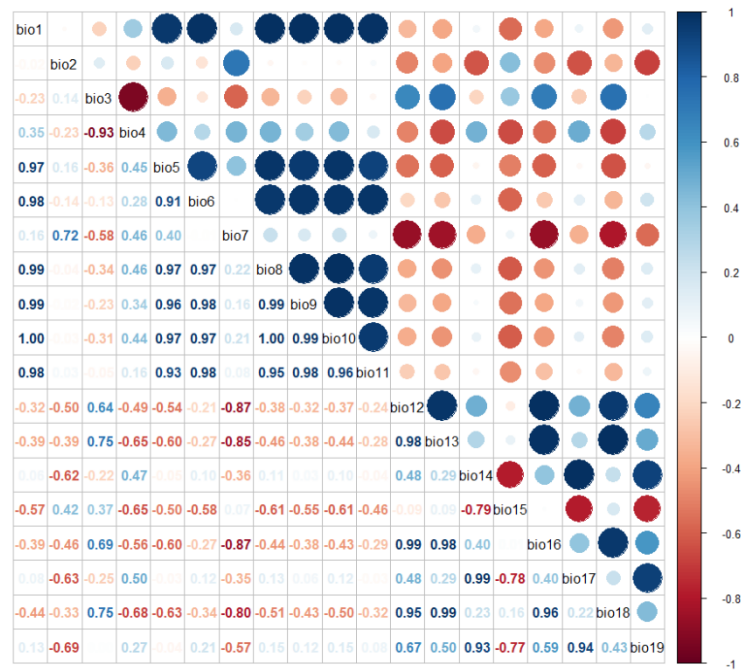


Figura A2.11. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Nemaconia glomerata*.

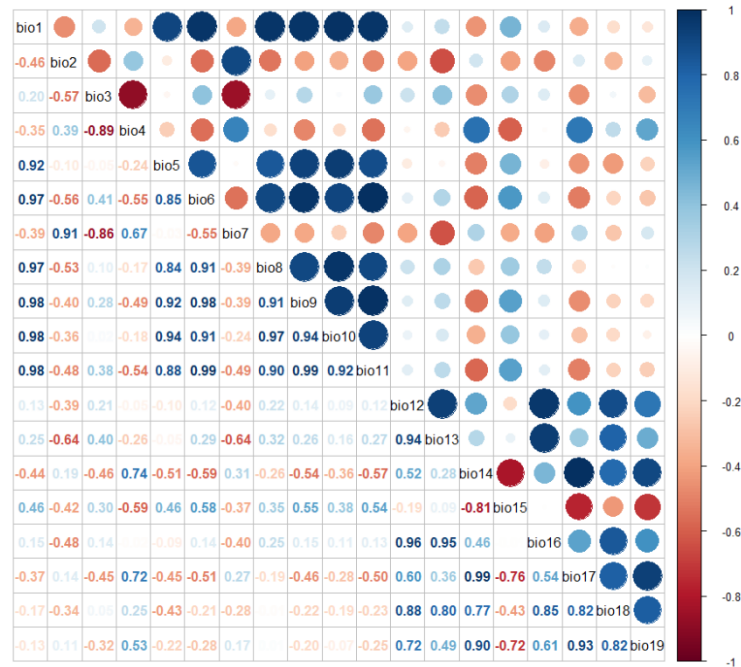


Figura A2.12. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Nemaconia graminifolia*.

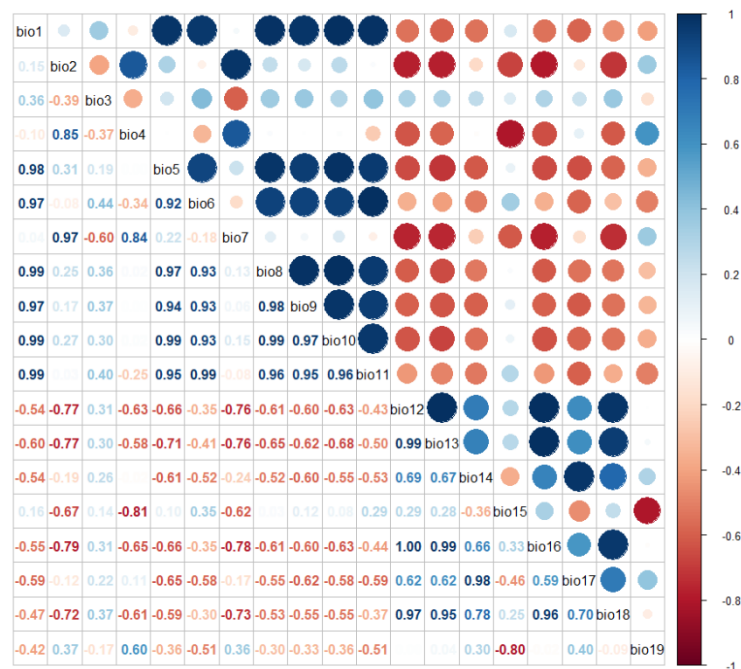


Figura A2.13. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Ponera exilis*.

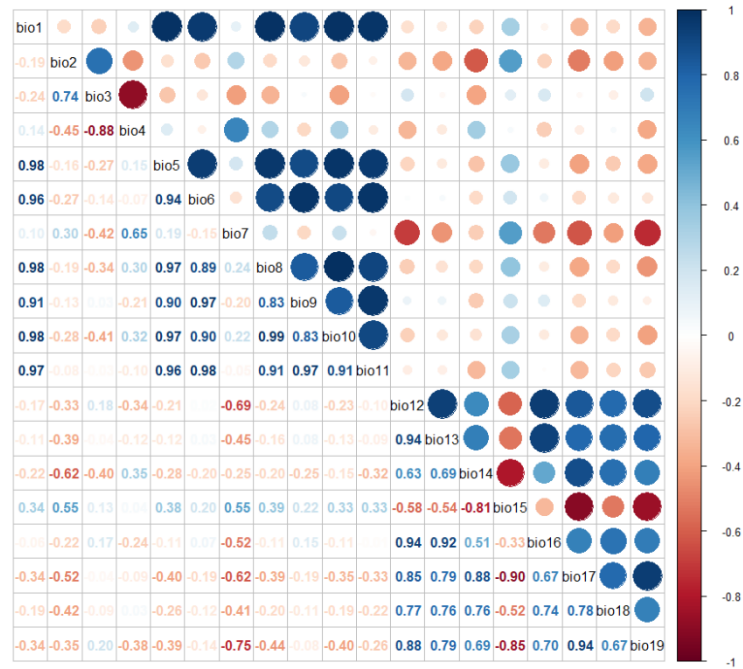


Figura A2.14. Análisis de correlación de variables climáticas de la especie *Ponera juncifolia*.

11.3 Anexo 3. Artículo derivado de la tesis

Brazilian Journal of Botany (2024) 47:501–517
https://doi.org/10.1007/s40415-024-01005-y

ECOLOGY & BIOGEOGRAPHY - ORIGINAL ARTICLE



Richness, distribution, and endemism of neotropical subtribe Ponerinae (Orchidaceae, Epidendreae)

Iveth Estrada-Sánchez^{1,2} · Adolfo Espejo-Serna² · Javier García-Cruz² · Ana Rosa López-Ferrari²

Received: 21 July 2023 / Revised: 14 March 2024 / Accepted: 19 March 2024 / Published online: 13 April 2024
© The Author(s), under exclusive licence to Botanical Society of Sao Paulo 2024

Abstract

The subtribe Ponerinae (Orchidaceae) includes the genera *Helleriella* A. D. Hawkes, *Isochilus* R. Brown, *Nemaconia* Knowles & Westc., and *Ponera* Lindl. Most of its species are epiphytes and usually grow on trees of the genus *Quercus* L. in cloud forests and temperate coniferous and broad-leaved forests; some taxa are rarely lithophytes or less frequently terrestrial. The aim of this study was to estimate the distribution of the species of the subtribe Ponerinae using ecological niche models (ENM), determine areas with highest richness and endemism rates with the occurrence data and the models obtained, and determine if the areas with highest richness and endemism recognized in this work are located within any of the conservation areas (ANPs) and/or Regiones Terrestres Prioritarias (RTPs). We reviewed 1 044 herbarium specimens from ten institutional collections, corresponding to two species of *Helleriella*, eleven of *Isochilus*, six of *Nemaconia*, and two of *Ponera*, and a geographic and taxonomic database was generated. ENM were constructed with MaxEnt 3.3; and we determine areas with highest species richness and endemism with Biodiverse 4.3. Mexico is the richest country with 21 species, followed by Guatemala with nine. The more widely distributed species are: *Isochilus linearis* (Jacq.) R.Br. and *Nemaconia striata* (Lindl.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas; *I. oaxacanus* Salazar & Soto Arenas is endemic to Mexican state of Oaxaca and *N. dressleriana* (Soto Arenas) van den Berg, Salazar & Soto Arenas of Morelos. The cells with higher occurrence richness and occurrence weighted endemism were located in Chiapas Highlands, and the higher occurrence of corrected weighted endemism is located in Transmexican Volcanic Belt, considered the nucleus of the Mexican Transition Zone. On the other hand, the cells with greater ENM richness and ENM weighted endemism were located in Sierra Madre del Sur, and the higher ENM corrected weighted endemism in Sierra Madre Oriental. It is suggested to change the status of the regions Cañón del Zopilote and El Tlacuache from RTPs to ANPs.

Keywords Chiapas highlands · Conservation · Ecological niche models · Epiphyte orchids · Sierra Madre del Sur

1 Introduction

Orchidaceae is distributed in all ecosystems of the planet except in Antarctica. One of its richest tribes, Epidendreae, is exclusive to the Americas and consists of the subtribes Bletiinae, Chysinae, Coeliinae, Laeliinae, Pleurothallidinae, and Ponerinae (Pridgeon et al. 2005; Givnish et al. 2015).

The subtribe Ponerinae was proposed by Pfitzer (1887), and later adopted by Schlechter (1926) and Szlachetko (1995) to include taxa that have a conspicuous column foot and hinged labellum but were previously found in Laeliinae. On the other hand, Dressler (1981, 1993) mentioned that Ponerinae in the traditional sense was unlikely to be a natural group and merged it with Laeliinae. Van den Berg et al. (2009) proposed a molecular phylogeny of the subtribe Laeliinae and suggested the clade formed by the genera *Helleriella* A.D. Hawkes, *Isochilus* R. Brown and *Ponera* Lindl. *sensu lato* (including *Nemaconia* Knowles & Westc.) integrates the subtribe Ponerinae *sensu stricto*. So far, no hypothesis of intergeneric phylogenetic relationships has been proposed.

The subtribe Ponerinae includes 21 species grouped in the genera *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia*, and *Ponera* mainly distributed in Mexico and Mesoamerica and a few

✉ Iveth Estrada-Sánchez
ies@xanum.uam.mx

¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Ciudad de México, México

² División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida Ferrocarril San Rafael Atlixco 186, 09310 Ciudad de México, México

distributed in South America (Soto 2005; Chase et al. 2015; Dressler 2023a, b, c; Salazar 2023).

The genus *Helleriella*, consisting of two species, is distributed from southern Mexico to Panama, mainly in the high mountains of Central America, (Soto 2005; Dressler 2023a); its plants are terrestrial or lithophytes and vegetatively similar to some in the genus *Epidendrum* L. *Helleriella guerrensis* Dressler & Hágsater grows in ravines and oak forests in the state of Guerrero and is easily distinguished from *H. nicaraguensis* A. D. Hawkes by its trilobed and obtuse labellum and by the shorter and proportionally wider tepals (Dressler and Hágsater 1975; Soto 2005; Dressler 2023a).

Ischilus groups 11 species distributed in Mexico (Espejo-Serna and López-Ferrari 1998a; Soto 2005; Salazar 2023), to northern Argentina. *Ischilus* species are epiphytes (Espejo-Serna et al. 2021) or lithophytes with thin cane-like stems with numerous linear or oblong-linear leaves and flowers mostly pink to magenta except *I. aurantiacus* Hamer & Garay that present orange flowers. They inhabit deciduous forests, temperate forests, cloud forests, pine-oak-liquidambar forests, and dry tropical forests (Hágsater et al. 2005; Soto 2005; Salazar 2023).

The genus *Nemaconia* with seven or eight epiphyte (Espejo-Serna et al. 2021) or lithophyte species is distributed from Mexico to the Andes, with some of them in southeastern Brazil. Their flowers are whitish and/or yellowish and usually grow in cloud forests, temperate coniferous and broad-leaved forests, or evergreen tropical forests and some inhabit in deciduous tropical forests and grasslands (Hágsater et al. 2005; Soto 2005; Soto-Arenas et al. 2007a; Dressler 2023b).

Finally, the genus *Ponera* is distributed from the highlands of central-southern Mexico to El Salvador (Espejo-Serna and López-Ferrari 1998b). Some species of this group were transferred to the genus *Nemaconia* (Soto-Arenas et al. 2007b). The two species of *Ponera* are often confused with each other; however, the plants of *P. exilis* Dressler are distinguished from those of *P. juncifolia* Lindl. by the shape of the labellum and by the larger and more verrucous floral bracts; they are also thinner and taller plants (Soto 2005; Dressler 2023c).

The distribution of species is determined, among other things, by environmental factors, so it is possible to make predictions of their current, past, and future distribution by relating the records of species presence with those of climatic variables (Peterson et al. 2012). Ecological niche modeling is the process of estimating or characterizing the distribution of species in the geographical space, relating their known occurrences to the physical characteristics of the habitat, to predict their possible geographical distribution

(Peterson 2006). It is a tool widely used by ecologists, evolutionists, and conservationists to quantify the proliferation of invasive species, to propose biogeographic regions, to evaluate the impact of climate change and land use on the distribution of species, and to support management plans for the recovery of species as well as for mapping sites suitable for species reintroduction (Guisan and Thuiller 2005). Some authors have estimated the distribution with Ecological niche models (ENM) in climatic change scenarios for some terrestrial taxa of orchids as *Cypripedium calceolus* L., *Dendrophylax lindenii* (Lindl.) Benth. ex Rolfe; *Epipactis zinnii*, and *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay & H.R. Sweet (Kolanowska and Jakubska-Busse 2020; Kolanowska et al. 2020; Evans and Jacquemyn 2022; Hu et al. 2022; Kolanowska 2023). Similarly, Kolanowska et al. (2022) and Pessoa et al. (2022a) estimated the ENM for the Neotropical orchids *Sobralia Ruiz & Pav.*, and *Epidendrum latilabre* Lindl. complex to estimate the evolutionary history of these groups. However, when there are few data of occurrence, it is complicated or sometimes even impossible to realize it (Galante et al. 2018). Furthermore, weighted endemism and corrected weighted endemism indices have been proposed to quantify sites with high concentration of species with restricted range (Crisp et al. 2001; Linder 2001); both indices correlate the number of endemic species with the species richness from the presence in a grid placed in the studied area (Noguera-Urbano 2017).

The International Union for the Conservation of Nature (IUCN 2023) is responsible for publishing the Red List of threatened species, which provides about species ecological preferences, distribution, and conservation worldwide; however no information was found available on the species of the subtribe Ponerinae. In Mexico, only *Nemaconia dressleriana* and *N. pellita* (Rchb. f.) Van den Berg, Salazar & Soto Arenas are listed in under the category of species subject to special protection (Pr) in the “Norma Oficial Mexicana (NOM) NOM-059-SEMARNAT-2010” (SEMARNAT 2010). On the other hand, in Mexico, there are 187 “Áreas Naturales Protegidas” (ANP) decreed by “Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas” (CONABIO-CONANP 2022) and 152 “Regiones Terrestres Prioritarias” (RTP) proposed by “Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad” (Arriaga et al. 2000), whose main objective is to conserve the country's natural resources. The aim of this study was to estimate the distribution of the species of the subtribe Ponerinae using ENM, determine areas with highest richness and endemism rates with the occurrence data and the models obtained, and determine if the areas with highest richness and endemism recognized in this work are located within any of the ANPs and/or RTPs.

Table 1 Distribution by countries, biogeographic provinces, vegetation types, life form and phorophytes of the species of the subtribe Ponerinae

Species	Country/departament	Biogeographic province	Vegetation type	Life form	Phorophyte
1. <i>Helleiella guerrerensis</i>	MX: Guerrero	Sierra Madre del Sur	BMM	lithophyte	ND
2. <i>Helleiella nicaraguensis</i>	MX: Chiapas	Pacific Lowlands	TCB	epiphyte, lithophyte	ND
3. <i>Ischilus alatus</i> Schltr	GT: Alta Verapaz, Chiquimula, Cobán, HN: Olanchito, MX: Chiapas, Oaxaca, SV: Chalatenango, Santa Ana	Chiapas Highlands, Mosquito, Pacific Lowlands, Sierra Madre del Sur, Veracruz	TCB, CF, TPF	epiphyte	ND
4. <i>Ischilus aurantiacus</i>	GT: Huehuetenango, Jalapa, San Marcos, Santa Rosa, Solola, Zacapa, HN: Francisco Morazán, Lempira, Ocotepeque, Santa Bárbara, MX: Chiapas, NI: Estelí, Jinotega, Madriz, Matagalpa, SV: Chalatenango, Santa Ana	Chiapas Highlands, Pacific Lowlands	TCB, CF, TPF	epiphyte	<i>Buddleia</i> sp., <i>Quercus laurina</i> Bonpl., <i>Quercus</i> sp.
5. <i>Ischilus bracteatus</i> (Lex.) Espejo & López-Ferr	MX: Colima, Durango, Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa	Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental, Transmexican Volcanic Belt	TCB, CF, TDF, TPF, XS	epiphyte, lithophyte, terrestrial	<i>Bursera bipinnata</i> (Moc. & Sesse ex DC.) Engl., <i>Prunus cortapico</i> Kerth ex Koehne, <i>Quercus</i> sp.
6. <i>Ischilus carnosiflorus</i> Lindl	BZ: Belize, Cayo, Toledo, Stann Creek, CR: Alajuela, Guanacaste, SV: Santa Ana, GT: Petén, MX: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, NI: Atlántico Norte, Atlántico Sur, Chontales, Granada, Nueva Segovia, Zelaya, PA: Chiriquí	Chiapas Highlands, Guatuso-Talamanca, Mosquito, Pacific Lowlands, Puntarenas-Chiriquí, Sierra Madre del Sur, Veracruz, Yucatan Peninsula	CF, TDF, TPF, G	epiphyte	<i>Inga</i> sp., <i>Quercus</i> sp.
7. <i>Ischilus chiriquensis</i> Schltr	CR: Guanacaste, Monteverde, Puntarenas, San José, GT: Zacapa, HN: La Paz, MX: Chiapas, NI: Estelí, Jinotega, Matagalpa, PA: Chiriquí, SV: Usulután	Chiapas Highlands, Guatuso-Talamanca, Pacific Lowlands, Puntarenas-Chiriquí	TCB, CF, TPF	epiphyte, lithophyte	<i>Quercus</i> sp.
8. <i>Ischilus langlassei</i> Schltr	MX: Guerrero, Oaxaca	Sierra Madre del Sur	TCB, CF, TPF, W	epiphyte, lithophyte	<i>Quercus</i> sp.
9. <i>Ischilus latibracteatus</i> A. Rich. & Galeotti	CR: Alajuela, GT: Baja Verapaz, Guatemala, Quiché, Retalhuleu, HN: Conté, MX: Chiapas, Oaxaca, Puebla, Veracruz, SV: Santa Ana, La Libertad, San Salvador, Sonsonate	Chiapas Highlands, Guatuso-Talamanca, Mosquito, Pacific Lowlands, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental, Transmexican Volcanic Belt, Veracruz	TCB, CF, TDF, TPF, W, G	epiphyte	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake, <i>Inga</i> sp., <i>Liquidambar macrophylla</i> Oerst., <i>Quercus</i> sp.

Table 1 (continued)

Species	Country/department	Biogeographic province	Vegetation type	Life form	Phorophyte
19. <i>Nemacoma striata</i>	BO: Cochabamba, Santa Cruz. BZ: El Cayo, Orange Walk. BR: Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, São Paulo CO: Cundinamarca, Huila, Valle del Cauca. CR: Cartago. GT: Amatlán, Guatemala, Jalapa, Petén. MX: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz. NI: Granada, Matagalpa. PE: Amazonas. SV: La Libertad	Atacaria Forest, Atlantic, Cauca, Cerrado, Chaco, Chiapas Highlands, Guatuso-Talamanca, Magdalena, Pacific Lowlands, Parana Forest, Rondonia, Sierra Madre del Sur, Ucayali, Veracruzian, Xingu-Tapujos, Yucatan Peninsula, Yungas	TCB, TDF, TPF, G	epiphyte	<i>Quercus sp.</i>
20. <i>Ponera exilis</i>	MX: Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán	Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt	TCB, CF	epiphyte	<i>Quercus sp.</i>
21. <i>Ponera juncifolia</i>	MX: Chiapas, Puebla, Veracruz. SV: Chalatenango, Santa Ana	Chiapas Highlands, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt	TCB, CF	epiphyte, lithophyte	<i>Alnus jorullensis Benth.</i> , <i>Quercus sp.</i>

Abbreviations of the countries: BO Bolivia, BR Brazil, BZ Belize, CO Colombia, CR Costa Rica, CU Cuba, DO Dominican Republic, EG French Guiana, GT Guatemala, GY Guyana, HN Honduras, JM Jamaica, MX Mexico, NI Republic of Nicaragua, PA Panama, PE Peru, PR Puerto Rico, PY Paraguay, SV Republic of El Salvador, VE Venezuela. Abbreviations of the vegetation types: CF cloud forest, G grassland, TCB temperate coniferous and broad-leaved forest, TDF tropical deciduous forest, TPF tropical perennifolius forest, W wetland, XS xeric shrubland

2 Material and methods

Occurrence data of subtribe Ponerinae: We reviewed and determined all herbarium specimens of the genera *Helleriella*, *Isochilus*, *Nemaconia*, and *Ponera*, deposited in the following institutional collections: AMO, CHAPA, CHIP, CORU, HEM, IBUG, IEB, MEXU, UAMIZ, and XAL (acronyms according to Thiers (2023)). With the information on the labels of the herbarium specimens reviewed, we developed a database including the following information: taxonomic-nomenclatural, geographical, curatorial, and ecological data. The specimens without geographical coordinates were georeferenced with Google Earth Pro (2022) and the digital map of Mexico 6.3 of the Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI 2022); specimens with geographical coordinates were checked and if necessary corrected with the same software. Data available on the Global Biodiversity Information Facility website (<https://www.gbif.org>) were subsequently extracted using Rstudio 4.2.0 software (Rstudio Team 2022) for the species of the subtribe Ponerinae and were combined with the records contained in the database of the herbaria visited. Species were quantified by country, biogeographic province, vegetation type, life form and phorophytes (Table 1). Phenological data were visualized with Rstudio 4.2.0 (Rstudio Team 2022).

Ecological niche models of the subtribe Ponerinae: Nineteen bioclimatic variables were downloaded from the climatologies at high resolution for the earth's land surface areas database (CHELSA, <https://chelsa-climate.org/>) with a spatial resolution of 30 arcseconds (Karger et al. 2018; Table 2). To maintain the temporal congruence between presence and climate data, records that were collected from 1980 to 2010 were filtered and analyzed.

To obtain niche modeling of the species, different studies suggest previous correlation analyses of bioclimatic variables to eliminate those with Pearson correlation coefficients lower than or equal to 0.85 (Sun et al. 2020). Niche models were obtained using MaxEnt 3.4.4 (Phillips et al. 2006); biogeographic provinces proposed by Morrone et al. (2022) were used to delimit the geographical and environmental space where each of the species is located and in some cases were delimited with polygons. In MaxEnt 3.4.4 it was indicated to use 75% of the points for the model training and 25% to validate it. Models with an area under the curve (AUC) value greater than or equal to 0.85 were selected; they were then visualized with QGIS Desktop 3.28.0 (QGIS Development Team 2023).

Species richness, endemism, and conservation: Species richness allows us to quantify the number of species present in each area. Weighted endemism (WE) evaluates a cell according to the level of endemism of all species present in it, while the corrected weighted endemism index (CWE)

Table 2 List of bioclimatic variables downloaded from CHELSA (Karger et al. 2018)

Bioclimatic variables	Abbreviation
Annual mean temperature (°C)	BIO1
Mean diurnal range (°C)	BIO2
Isothermality (BIO2/BIO7)(*100)	BIO3
Temperature seasonality (standard deviation)	BIO4
Max temperature of warmest month (°C)	BIO5
Min temperature of coldest month (°C)	BIO6
Temperature annual range (°C)	BIO7
Mean temperature of wettest quarter (°C)	BIO8
Mean temperature of driest quarter (°C)	BIO9
Mean temperature of warmest quarter (°C)	BIO10
Mean temperature of coldest quarter (°C)	BIO11
Annual precipitation (mm)	BIO12
Precipitation of wettest month (mm)	BIO13
Precipitation of driest month (mm)	BIO14
Precipitation seasonality (coefficient of variation)	BIO15
Precipitation of wettest quarter (mm)	BIO16
Precipitation of driest quarter (mm)	BIO17
Precipitation of warmest quarter (mm)	BIO18
Precipitation of coldest quarter (mm)	BIO19

weights the WE value of a cell according to its species richness (Crisp et al. 2001; Laffan et al. 2010; Noguera-Urbano 2017). Both species richness and endemism indices, were estimated with the Biodiverse 3.1 software (Laffan et al. 2010) using a grid with cells of 0.5° × 0.5° longitude-latitude.

Finally, we compared the geographic location of the obtained areas (with highest richness and endemism rates with the occurrence data and the ENM) with the geographic distribution of conservation areas (ANPs) and RTPs.

3 Results

Occurrence data of subtribe Ponerinae: We reviewed 1044 specimens corresponding to 21 taxa: two species of the genus *Helleriella*, eleven of *Isochilus*, six of *Nemaconia* and two of *Ponera* (Fig. 1). The species of the subtribe are distributed in 20 countries of the Americas. They have been reported from 33 biogeographic provinces and also from several types of vegetation, most inhabit mainly in cloud forests and temperate coniferous and latifoliate forests (Fig. 2; Table 1).

The species of the four genera of Ponerinae have different flowering and fruiting periods (Fig. 3). The plants of the genus *Helleriella* bloom in May and June (beginning of rainy season), and due to the low number of specimens available, the information of the months in which they present fruits is not available. Most species of *Isochilus* bloom from



Fig. 1 Some species of the subtribe Ponerinae: **a** *Hellierella nicaraguensis*, **b** *Isochilus major*, **c** *Nemaconia graminifolia*, and **d** *Ponera juncifolia*. Photographs **a**, by E. van den Berghe; **b**, **c**, and **d** by I. Estrada-Sánchez

May to August (rainy season) and according to the available data they present fruits in two periods, the first in the months of January and February (dry season), and the second in July and August (rainy season). *Nemaconia* species bloom preferably between October and January (dry season) and the fruits have been documented in the months of November to

April (dry season). Finally the *Ponera* species bloom in two periods in November and April, and the fruits appear from October to March (dry season in both) (Fig. 3).

Ecological niche model of the subtribe Ponerinae: A total of 661 records were used for the construction of niche models corresponding to species of the genera *Isochilus* (10),

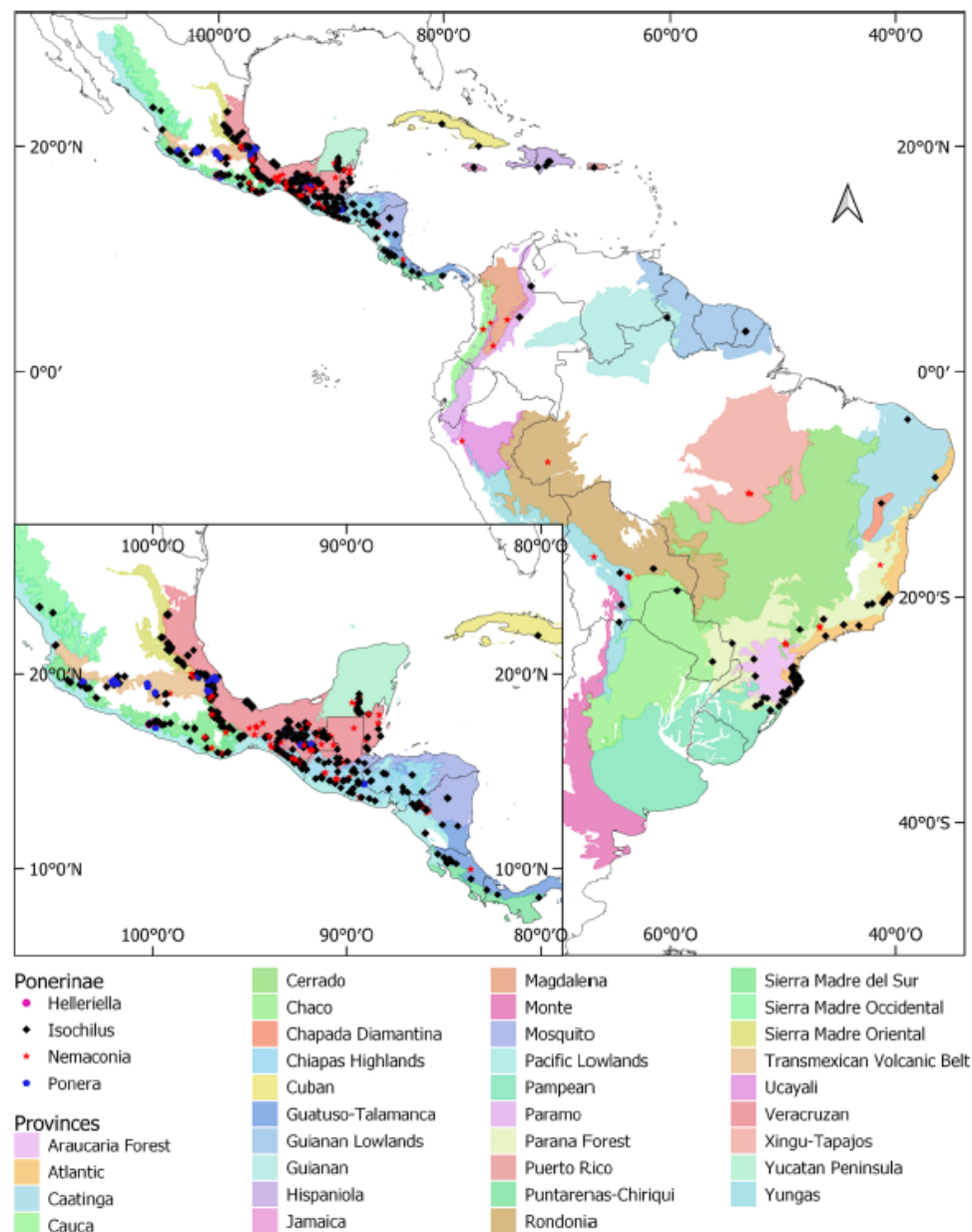


Fig. 2 Occurrence data of the subtribe Ponerinae; the political division by countries and biogeographic provinces proposed by Morrone et al. (2022) are indicated

Nemaconia (2) and *Ponera* (2), respectively; species *I. linearis* and *N. striata* had geographically distant occurrence presences in South America, *Helleriella guerrensis*, *H. nicaraguensis*, *N. dressleriana*, *N. longipetala*, and *N. pellita* presented a number of records less than ten, so they were not

considered for the analysis. For each of the species analyzed, five to eight climatic variables were retained (Table 3). Regarding the influence of the variables on the model, it was found that the annual mean temperature (BIO1) contributed more to the model obtained in nine species (Fig. 4; Table 4).

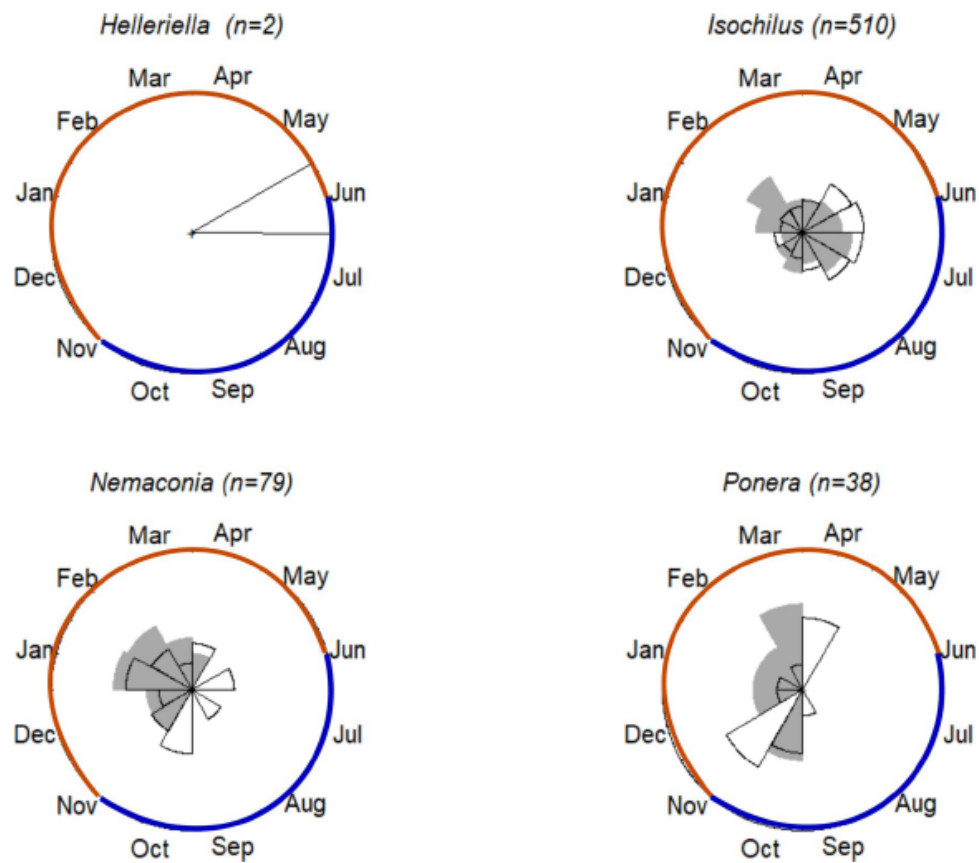


Fig. 3 Flowering and fruiting months of Ponerinae genera. The white bars indicate the flowering months, and the grey bars indicate the fruiting months, *n* is the number of observations that have information available on herbarium labels. Blue line indicate rainy season and orange line indicate dry season

Table 3 Species of the subtribe Ponerinae and bioclimatic variables that presented a Pearson variation coefficient greater than 0.85

Species	Bioclimatic variables
<i>Isochilus alatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus aurantiacus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus bracteatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO5, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus chiriquensis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus langlassei</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15, BIO17
<i>Isochilus latibracteatus</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus major</i>	BIO1, BIO2, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus oaxacanus</i>	BIO1, BIO2, BIO4, BIO12, BIO15
<i>Isochilus unilateralis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Nemaconia glomerata</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Nemaconia graminifolia</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Ponera exilis</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Ponera juncifolia</i>	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO7, BIO12, BIO14, BIO15

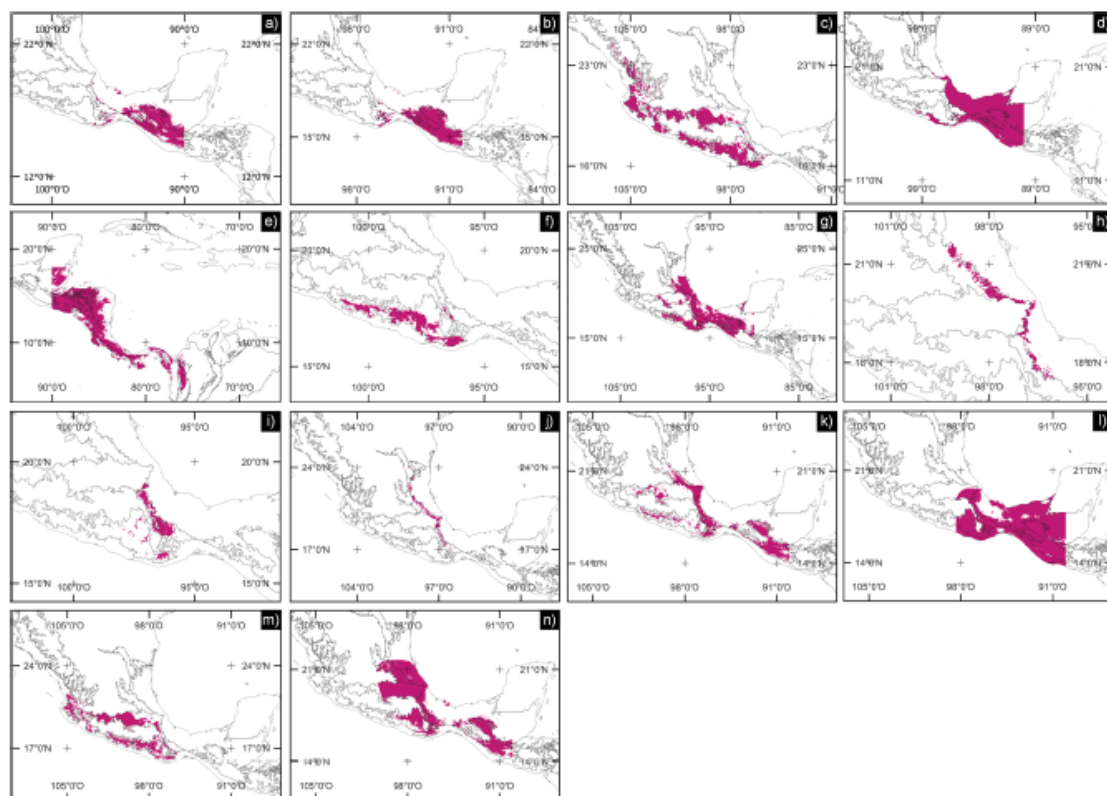


Fig. 4 Environmental suitability areas predicted for **a** *Isochilus alatus*, **b** *I. aurantiacus*, **c** *I. bracteatus*, **d** *I. carnosiflorus*, **e** *I. chiriquensis*, **f** *I. langlassei*, **g** *I. latibracteatus*, **h** *I. major*, **i** *I. oaxacanus*, **j** *I. unilateralis*, **k** *Nemaconia glomerata*, **l** *N. graminifolia*, **m** *Ponera exilis*, and **n** *P. juncifolia*

According to Peterson et al. (2012), the models obtained for *Isochilus alatus*, *I. aurantiacus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. latibracteatus*, *I. major*, *I. oaxacanus*, *I. unilateralis*, *Nemaconia glomerata*, *N. graminifolia*, *N. striata*, *Ponera exilis* and *P. juncifolia* are considered very good predictions ($AUC > 0.9$) and those generated for *I. bracteatus* and *I. carnosiflorus* are considered reasonable predictions ($AUC = 0.7–0.9$).

According to the models obtained, the environmental suitability distribution of the species would be the following: *Isochilus alatus* (Fig. 4a) in the Veracruz province (VER), in the Tuxtla region, in the eastern part of the SMS and in Chiapas Highlands (CH); *I. aurantiacus* (Fig. 4b) in the mountain areas of SMSoc in Oaxaca and in CH, on the borders of Mexico and Guatemala; *I. bracteatus* (Fig. 4c) in Sierra Madre Occidental (SMOc), Transmexican Volcanic Belt (TVB), SMS, and Pacific Lowlands (PL); *I. carnosiflorus* (Fig. 4d) in Yucatan Peninsula (YP) and SMS, in VER, CH and PL in Mexico and Guatemala; *I. chiriquensis* (Fig. 4e) in CH, Mosquito, PL, Guatuso-Talamanca,

Puntarenas-Chiriqui, Choco-Darien and Cauca; *I. langlassei* (Fig. 4f) in SMS, in the mountainous areas of the states of Guerrero and Oaxaca; *I. latibracteatus* (Fig. 4g) in Sierra Madre Oriental (SMOr), VER, TVB, CH and PL; *I. major* (Fig. 4h) in SMO and TVB, specifically in Puebla and Veracruz; *I. oaxacanus* (Fig. 4i) in SMS, in the southeast of Puebla, between the border of Veracruz and Oaxaca and the north and center of Oaxaca; finally *I. unilateralis* (Fig. 4j) in SMO, TVB and SMS, in Oaxaca. *Nemaconia* species have a similar distribution, *N. glomerata* (Fig. 4k) in TVB, SMS, VER, PL, YP, and CH and *N. graminifolia* in SMO, TVB, SMS, VER, PL, and CH (Fig. 4l). *Ponera exilis* (Fig. 4m) in SMOc, PL, TVB and SMS; and *P. juncifolia* (Fig. 4n) in SMOc, SMS, TVB, VER, and CH.

Species richness, endemism, and conservation: The occurrence species richness analysis identified cells with one to eight species (Figs. 5a, 6a; Table 5); the highest richness in southeastern Mexico was evident.

Table 4 Value of the area under the curve (AUC) obtained for the selected model and the variables that contribute to the model sorted from highest to lowest (for the meaning of abbreviations, see Table 2)

Species	AUC value	Bioclimatic variables that contribute to the model
<i>Isochilus alatus</i>	0.964	BIO1, BIO12, BIO4, BIO15, BIO7
<i>Isochilus aurantiacus</i>	0.978	BIO1, BIO15, BIO3, BIO4, BIO2
<i>Isochilus bracteatus</i>	0.899	BIO4, BIO1, BIO12, BIO14, BIO15
<i>Isochilus carnosiflorus</i>	0.899	BIO14, BIO2, BIO4, BIO12, BIO15
<i>Isochilus chiriquensis</i>	0.973	BIO1, BIO2, BIO3, BIO4, BIO14
<i>Isochilus langlassei</i>	0.966	BIO1, BIO4, BIO12, BIO14
<i>Isochilus latibracteatus</i>	0.944	BIO1, BIO12, BIO7, BIO2, BIO3
<i>Isochilus major</i>	0.953	BIO14, BIO1, BIO2, BIO12, BIO15
<i>Isochilus oaxacanus</i>	0.949	BIO15, BIO1, BIO4, BIO2
<i>Isochilus unilateralis</i>	0.945	BIO14, BIO1, BIO4, BIO2, BIO3
<i>Nemaconia glomerata</i>	0.971	BIO1, BIO14, BIO3, BIO2, BIO7
<i>Nemaconia graminifolia</i>	0.940	BIO1, BIO2, BIO15, BIO14
<i>Ponera exilis</i>	0.949	BIO1, BIO15, BIO3, BIO12, BIO4
<i>Ponera juncifolia</i>	0.981	BIO1, BIO14, BIO12, BIO7, BIO15

The ENM species richness analysis identified cells with one to 13 species, located in state of Oaxaca (Figs. 5b, 6b; Table 5).

The occurrence WE analysis identified cells with values ranging from 0.01 to 1.25 (Figs. 5c, 6c; Table 5). Cells **A** (1.25), **C** (0.81), and **D** (0.78) are in the state of Chiapas, while cells **B** (1.23), and **E** (0.73) are located in the state of Guerrero.

The ENM WE analysis identified cells with values from 0.004 to 0.197, these cells are located in Oaxaca (Figs. 5d, 6d; Table 5).

The occurrence CWE analysis identified cells with values ranging from 0.01 to 0.50 (Figs. 5e, 6e; Table 5). Cells **A** (0.50), and **C** (0.27) are located in Morelos; cell **B** (0.31) is located in the central part of the state of Guerrero; cells **D** (0.27), and **E** (0.25) are located in Oaxaca.

The ENM CWE analysis identified cells with values from 0.006 to 0.02857 (Figs. 5f, 6f; Table 5). Cell **A-H** (0.028) with the highest value corresponds to eight cells that are located in Tamaulipas.

4 Discussion

Ecological niche model of the subtribe Ponerinae: Nine environmental variables presented the greatest contribution in the ENM of subtribe species (Table 4). The annual mean temperature (BIO1) was the variable that had the greatest influence on the models of *Isochilus alatus*, *I. aurantiacus*, *I. chiriquensis*, *I. langlassei*, *I. latibracteatus*, *Nemaconia glomerata*, *N. graminifolia*, *Ponera exilis*, and *P. juncifolia*. Our results are similar to those reported by Kolanowska et al. (2022), who mention that the environmental suitability of 16 species of the genus *Sobralia* are determined by the same variable. On the other hand, precipitation of driest month (BIO14) had a greater influence on the models of *I. carnosiflorus*, *I. major*, and *I. unilateralis*; the same effect of this variable was reported by Kolanowska et al. (2020) for the distribution of *Polystachya concreta* in Africa. The variable temperature seasonality (BIO4) had a great contribution on the model of *I. bracteatus*; a similar case was reported in the Asian distribution model of *P. concreta* by Kolanowska et al. (2020). In the same way the precipitation seasonality (BIO15) had a great influence on the model of *I. oaxacanus*, as reported by Kolanowska et al. (2022) in the distribution model of *Sobralia macrantha* Lindl. In conclusion, it is important to mention that models indicate a possible environmental suitability for the presence of some species in certain areas; however, it is necessary to corroborate their presence in the places predicted by the models and ensure that they have not been altered by causes such as change of land use, natural disasters, or even that the species are not present in the sites.

Species richness, endemism, and conservation: Most of the species of Ponerinae are distributed in the Neotropical region, mainly in biogeographic provinces corresponding to the Mexican Transition Zone (MTZ) in which a high richness of endemism of different taxonomic groups has been recorded (Morrone 2019; Morrone et al. 2022), Sierra Madre del Sur being the biogeographical province with the higher number of species of the subtribe, mainly the district Oaxacan Highlands.

However, the cells with higher occurrence richness and occurrence WE were located in Chiapas Highlands, where diverse endemic species of beetles, mammals and endemic reptiles are also reported (Morrone 2019). The higher occurrence of CWE of the subtribe Ponerinae is located in the biogeographical province Transmexican Volcanic Belt, considered the nucleus of the MTZ; for this province the presence of endemic species of ferns, agaves, coleoptera and endemic mammals has been recorded (Morrone 2019). On the other hand, the cells with greater ENM richness and ENM WE were located in SMS, and the higher ENM CWE was located in Sierra Madre Oriental.

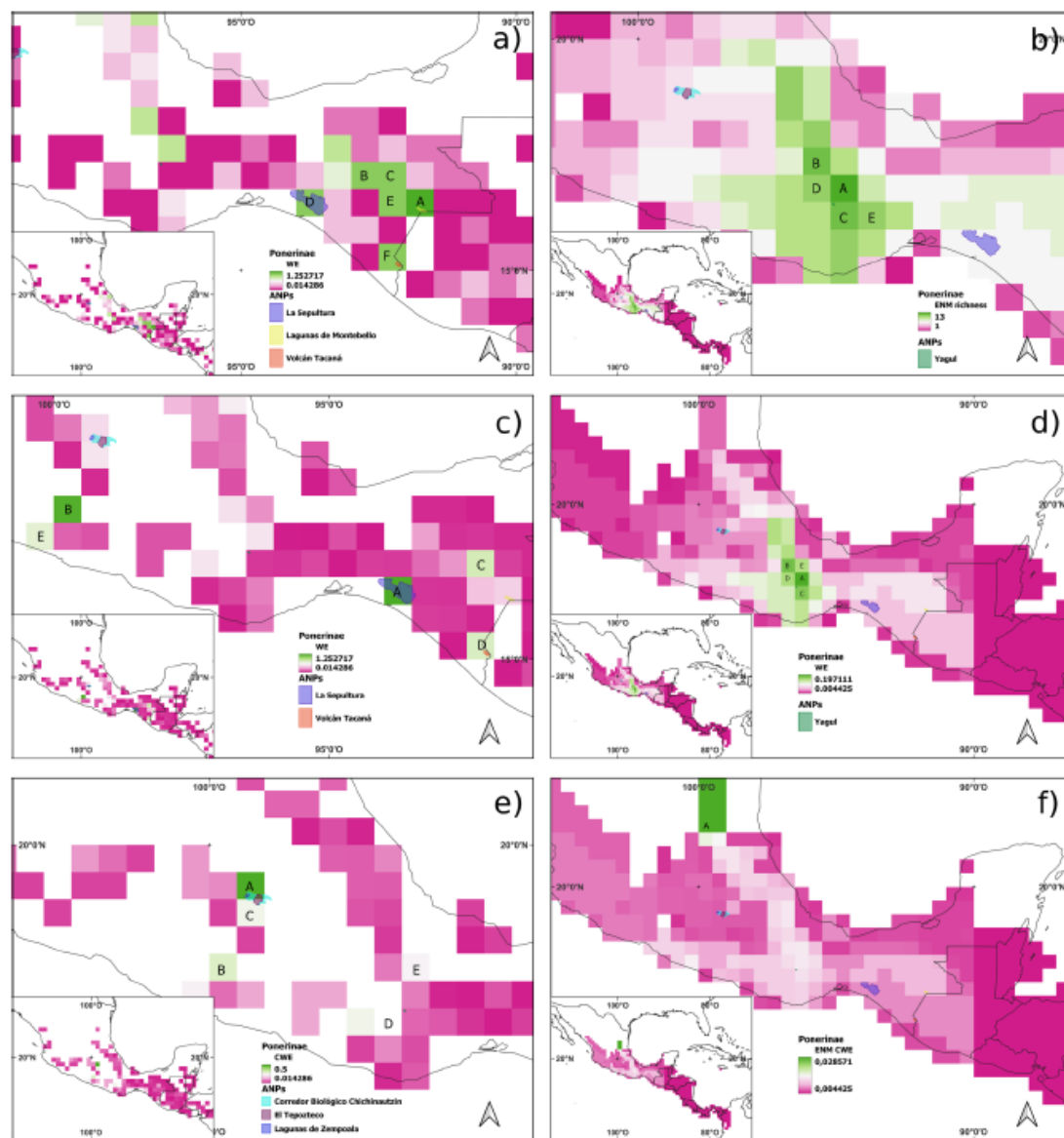


Fig. 5 Species richness with **a** occurrence data, **b** ENM data; weighted endemism (WE) with **c** occurrence data, **d** ENM data; and corrected weighted endemism (CWE) with **e** occurrence data, **f** ENM data, of the subtribe Ponerinae, and ANPs

The results of higher species richness with occurrence data and ENM are different, and the cells obtained by each analysis are geographically distant, the first one is located in southeast of Mexico in the state of Chiapas and the second in the state of Oaxaca; in addition, these areas have different species composition. Likewise, the cell with the highest value obtained by CWE analysis with occurrence data

is located in Transmexican Volcanic Belt where is present *Nemaconia dressleriana*, moreover the analysis of CWE with ENM identified the cell with the highest value in the Sierra Madre Oriental where is present *Isochilus unilateralis* (Figs. 5, 6; Table 5). The differences reported in this study may be explained by the Wallacean shortfall (Colli-Silva et al. 2020; Araujo and Ramos 2021; Pessoa et al. 2022b),

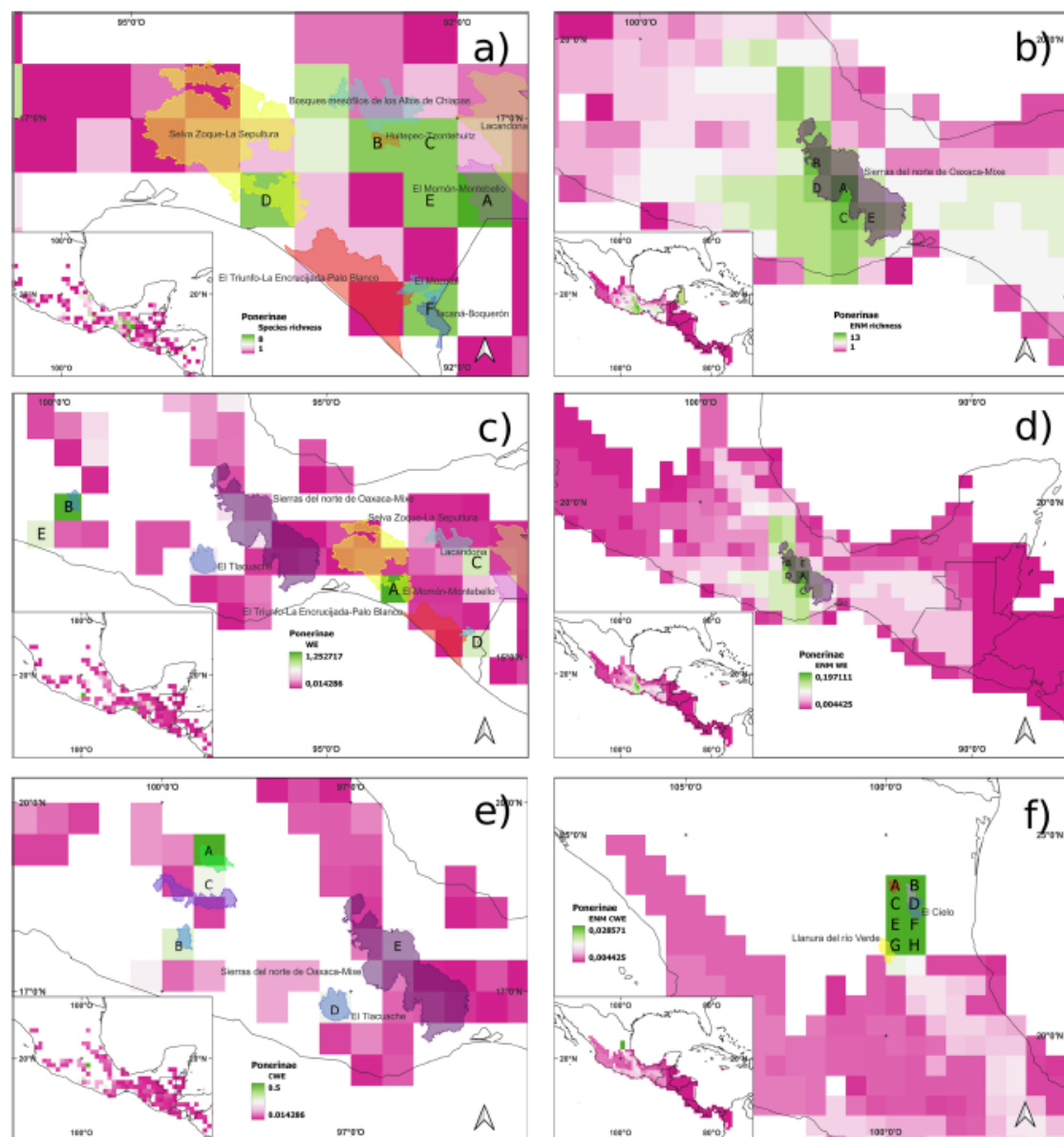


Fig. 6 Species richness with **a** occurrence data, **b** ENM data; weighted endemism (WE) with **c** occurrence data, **d** ENM data; and corrected weighted endemism (CWE) with **e** occurrence data, **f** ENM data, of the subtribe Ponerinae, and RTPs

i.e., models predicting environmental suitability for species may overestimate its distribution and, in the case of the subtribe Ponerinae, some species have been few collected due to inaccessibility to their habitats and consequently ENM cannot be properly estimated. In this case, we selected the results obtained with the occurrence data since they allow us to analyze the cases of the species with few records to

have a complete overview of the richness and endemism of the subtribe.

The ANPs are decreed and financed by the Mexican government (CONABIO-CONANP 2022); on the other hand, the RTPs, were proposed by specialists and the regionalization was done considering the diversity and endemism of the species that inhabit them, so that they serve to support

Table 5 Comparison between species richness, WE and CWE with occurrence and ENM data

Occurrence data			ENM data		
Species richness					
Cell	Value	Species	ANPs / RTPs	Cell	Value
A	8	3, 4, 6, 7, 10, 15, 16, 21	PLM/ MOM, LAC	A	13
B	7	4, 6, 7, 10, 9, 15, 19	BAC, HTZ	B	12
C	7	4, 7, 10, 15, 18, 19, 21	BAC, LAC	C	12
D	7	2, 3, 4, 7, 10, 16, 19	RSP/ SZ-SEP	D	11
E	7	7, 10, 15, 16, 19, 21	None	E	11
F	7	3, 4, 7, 10, 15, 18, 19	RVT/ MOZ, TPB, TBO		
Weighted endemism (WE)					
A	1.25	2, 3, 4, 7, 10, 16, 19	RSP/ SZ-SEP	A	0.1971
B	1.23	1, 8, 17, 20	Cañón del Zopilote	B	0.1798
C	0.81	4, 7, 10, 15, 18, 19, 21	BAC	C	0.1721
D	0.78	3, 4, 7, 10, 15, 19	RVT / MOZ, TPB, TBO	D	0.1548
E	0.73	1, 8	GRO	E	0.1521
Corrected weighted endemism (CWE)					
A	0.5	14	CBC, TEP, ZEM/ AJC, STH	A	0.0285
B	0.31	1, 8, 17, 20	Cañón del Zopilote	B	0.0285
C	0.27	5, 14	CBC, TEP, ZEM/ AJC, STH	C, E, F, H	0.0285
D	0.27	5, 17	El Tianguiche	D	0.0285
E	0.25	12	NOAX-MI	G	0.0285

Cells, values obtained, species distributed in the cells and the conservation area (ANP) or Regiones Terrestres Prioritarias (RTPs) are indicated. Abbreviations for species (see Table 1). Abbreviations for ANPs: CBC Corredor Biológico Chichinautzin, PLM Lagunas de Montebello, TEP El Tepozteco, RSP La Sepultura, RVT Volcán Tacaná, ZEM Lagunas de Zempodá. Abbreviations for RTPs: AJC Ajusco-Chichinautzin, BAC Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas, GRO Sierra Madre del Sur de Guerrero, HTZ Huatpec-Tzotzil, LAC Lacandona, MOM El Momón-Montebello, MOZ El Mozotal, NOAX-MI Sierras de I Norte de Oaxaca-Mixte, STH Sierras de Tacco-Huautla, SZ-SEP Selva Zoque-La Sepultura, TBO Tacaná-Boquerón, TPB El Triunfo-La Encrucijada-Palo Blanco

preservation of certain areas in the country (Arriaga et al. 2000). The absence of ANPs is evident in the Sierra Madre del Sur biogeographic province for the states of Guerrero and Oaxaca (Fig. 5), two states with high biodiversity, and the results of this study allow suggesting the delimitation of an ANP in the cell B obtained with the occurrence WE and occurrence CWE analyses, this cell is located in RTP Cañón del Zopilote (Fig. 6); this place have a high level of richness of species of birds, mammals, and vascular plants (Alvarez-Alvarez et al. 2020; Ruiz-Gutiérrez et al. 2020; Aragón-Parada et al. 2021). In the same way, in the cell D, obtained with the analysis of occurrence CWE, located in the RTP El Tlacuache with a high diverse groups of bats, and vascular plants (García-Luis et al. 2019; Aragón-Parada et al. 2021; Contreras-Medina et al. 2022); the species of the subtribe Ponerinae coexist with other genera of orchids and of diverse angiosperm families, and other animals taxa from in different Neotropical biogeographic provinces of the MTZ, so this is a region where many species would be preserved. As a final recommendation, strongly supported by the results obtained in this study, we propose the change of the RTPs Cañón del Zopilote and El Tlacuache to ANPs, which would allow to have the first areas for the protection of species in two of the most biodiverse states in Mexico.

Acknowledgements We wish to thank to curators and technical staff of the herbariums AMO, CHAPA, CHIP, CORU, IBUG, IEB, MEXU, UAMIZ and XAL for the facilities granted in the consultation of the botanical material; to the anonymous reviewers who with their comments helped improve this work. The first author thanks to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), for its scholarship awarded for postgraduate studies (CVU 637050), and to Laboratorio de Biología y Sistemática de Monocotiledóneas de Departamento de Biología of Universidad Autónoma Metropolitana, for its financial support granted.

Authors contributions All authors contributed to the study conception and design. Material preparation, data collection and analysis were performed by IES. The first draft of the manuscript was written by IES, and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Data availability statement All data included in this study are available upon request by contact with the corresponding author.

Declarations

Conflict of interest The authors declare that they have no conflicts of interest.

References

Aragón-Parada J, Aarón Rodríguez A, Munguía-Lino G, De-Nova JA, Salinas-Rodríguez MM, Carrillo-Reyes P (2021) Las plantas vasculares endémicas de la Sierra Madre del Sur, México. *Bot Sci* 99:643–660. <https://doi.org/10.17129/botsci.2682>

- Araujo ML, Ramos FN (2021) Targeting the survey efforts: Gaps and biases in epiphyte sampling at a biodiversity hotspot. *For Ecol Manag* 498:119544. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119544>
- Arriaga L, Espinoza JM, Aguilar C, Martínez E, Gómez L, Loa E (coordinadores) (2000) Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México
- Alvarez-Alvarez EA, Rodríguez-Godínez R, Sierra-Morales P, Medina-Valdivia SA, Vázquez-Salgado E, Brito-Millán M, Almazán-Núñez RC (2020) Patterns of bird diversity and endemism along an elevational gradient in the Southern Mexican highlands. *Zool Stud* 59:69. <https://doi.org/10.6620/ZS.2020.59-69>
- Chase MW, Cameron KM, Freudenstein JV, Pridgeon AM, Salazar G, Van den Berg C, Schuiteman A (2015) An updated classification of Orchidaceae. *Bot J Linn Soc* 177:151–174. <https://doi.org/10.1111/boj.12234>
- Colli-Silva M, Reginato M, Cabral A, Campostrini R, Pirani JR, Vasconcelos TNC (2020) Evaluating shortfalls and spatial accuracy of biodiversity documentation in the Atlantic Forest, the most diverse and threatened Brazilian phylogeographic domain. *Taxon* 69:567–577. <https://doi.org/10.1002/tax.12239>
- Contreras-Medina R, García-Martínez A, Ramírez-Martínez JC, Espinosa D, Balam-Narváez R, Luna-Vega I (2022). Biogeographic analysis of ferns and lycophytes in Oaxaca: a Mexican beta-diverse area. *Bot Sci* 100:204–222. <https://doi.org/10.17129/botsci.2844>
- Crisp MD, Laffan S, Linder HP, Monro A (2001) Endemism in the Australian flora. *J Biogeogr* 28:183–198. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00524.x>
- CONABIO-CONANP (2022) Áreas Naturales Protegidas Federales de México, marzo 2022. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- Dressler RL (1981) The orchids. Natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 332
- Dressler RL (1993) Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, Oregon, p 314
- Dressler RL (2023a) *Helleriella*. In: Ulloa C, Hernández HM, Davidse G, Barrie F and Knapp S, (eds.) Flora Mesoamericana. Missouri Botanical Garden Press, 7(2):556
- Dressler RL (2023b) *Nemaconia*. In: Ulloa C, Hernández HM, Davidse G, Barrie F and Knapp S, (eds.) Flora Mesoamericana. Missouri Botanical Garden Press, 7(2):556
- Dressler RL (2023c) *Ponera*. In: Ulloa C, Hernández HM, Davidse G, Barrie F and Knapp S, (eds.) Flora Mesoamericana. Missouri Botanical Garden Press, 7(2):556
- Dressler RL, Hágsater E (1975) Una nueva especie del sur de México: *Helleriella guerrensis*. *Orquídea (mex)* 5:36–39
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR (1998a) Orchidaceae. Las Monocotiledóneas Mexicanas, una Sinopsis Florística I. Lista de referencia. Parte VII. UAM-CONABIO, México
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR (1998b) Orchidaceae. Las Monocotiledóneas Mexicanas, una Sinopsis Florística I. Lista de referencia. Parte VIII. UAM-CONABIO, México
- Espejo-Serna A, López-Ferrari AR, Mendoza-Ruiz A, García-Cruz J, Ceja-Romero J, Pérez-García B (2021) Mexican Vascular Epiphytes: Richness and Distribution. *Phytotaxa* 503:001–124. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.503.1.1>
- Evans A, Jacquemyn H (2022) Range size and niche breadth as predictors of climate-induced habitat change in *Epipactis* (Orchidaceae). *Front Ecol Evol* 10:894616. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.894616>
- Galante PJ, Alade B, Muscarella R, Jansa SA, Goodman SM, Anderson RP (2018) The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. *Ecography* 41:726–736. <https://doi.org/10.1111/ecog.02909>

- García-Luis, M., Briones-Salas M., Lavariega, MC. (2019). Bat species richness in the region of the Central Valleys of Oaxaca, Mexico. *Arx Misc Zool* 17:1–11. <https://doi.org/10.32800/amz.2019.17.0001>
- Givnish TJ SD, Ames M, Lyon SP, Hunter SJ et al (2015) Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proc Royal Soc B* 282:20151553. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>
- Google Earth Pro (2022) Version 7.3.6.9345. <https://www.google.com/earth/>
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett* 8:993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hágsater E, Soto Arenas MA, Salazar Chávez GA, Jiménez Machorro R et al. (2005) Las Orquídeas de México. Instituto Chinoín, México
- Hu H, Wei Y, Wang W, Suonan J, Wang S, Chen Z, Guan J, Deng Y (2022) Richness and distribution of endangered orchid species under different climate scenarios on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Front Plant Sci* 13:948189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.948189>
- INEGI (2022) Mapa digital de México en línea. Versión 6.1. Disponible en: <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/?v=bGF0OjZLjMyMDA4LXxvbjotMTAyLjE0NTYILH06MSxsOmMxMTFzZXJ2aWwNpY3N8dGxMTFzZXJ2aWwNpb3M=>
- IUCN (2023) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022–2. <https://www.iucnredlist.org>
- Karger DN, Conrad O, Böhrer J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza RW, Zimmermann NE, Linder HP, Kessler M (2018) Data from: Climatology at high resolution for the earth's land surface areas. *EnvDat*. <https://doi.org/10.16904/envdat.228.v2.1>
- Kolanowska M, Jakubka-Busse A (2020) Is the lady's-slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) likely to shortly become extinct in Europe?—Insights based on ecological niche modelling. *PLoS ONE* 15(1):e0228420. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228420>
- Kolanowska M, Rewicz A, Baranow P (2020) Ecological niche modelling of the pantropical orchid *Polystachya concreta* (Orchidaceae) and its response to climate change. *Sci Rep* 10:14801. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71732-1>
- Kolanowska M, Tsiftsis S, Dudek M, Konowalik K, Baranow P (2022) Niche conservatism and evolution of climatic tolerance in the Neotropical orchid genera *Sobralia* and *Brasilia* (Orchidaceae). *Sci Rep* 12:13936. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-18218-4>
- Kolanowska M (2023) Future distribution of the epiphytic leafless orchid (*Dendrophylax lindenii*), its pollinators and phorophytes evaluated using niche modelling and three different climate change projections. *Sci Rep* 13:15242. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-42573-5>
- Laffan SW, Lubarsky E, Rosauer DF (2010) Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography* 33:643–647. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x>
- Linder HP (2001) On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Syst Biol* 50:892–912. <https://doi.org/10.1080/106351501753462867>
- Morrone JJ (2019) Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Rev Mex Biodivers* 90:e902980. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone JJ, Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Carmona A, et al. (2022) Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. *An Acad Bras Ciênc* 94:1e20211167. <https://doi.org/10.1590/0001-376520220211167>
- Noguera-Urbano EA (2017) Endemism: differentiation of the concept, methods and applications. *Acta Zool Mex* 33:89–107. <https://doi.org/10.21829/azm.2017.3311016>
- Peterson AT (2006) Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodivers Inform* 3:59–72. <https://doi.org/10.17161/bi.v3i0.29>
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E et al (2012) Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, USA
- Pessoa EM, Cordeiro JMP, Felix LP, Lemes P, Viruel J, Alves M, Chase MW, Van Den Berg C (2022a) The role of Quaternary glaciations in shaping biogeographic patterns in a recently evolved clade of South American epiphytic orchids. *Bot J Linn Soc* 199(1):252–266. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab039>
- Pessoa E, Costa da Silva MJ, Sena de Oliveira M, Ribeiro da Silva Junior W, Coelho Ferreira AW (2022b) An updated checklist reveals strong incongruities with previous studies: insights after revisiting a regional orchid list. *Acta Bot Bras* 36:e2020abb0487. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0487>
- Pfitzer E (1887) Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Carl Winter's Universitätsbuchhandlung, Heidelberg
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW, Rasmussen FN (eds) (2005) Genera Orchidacearum 4, Epidendreae part 1. Oxford University, Oxford
- QGIS Development Team (2023) QGIS Geographic information system. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://www.qgis.org/>
- RStudio Team (2022) RStudio: integrated development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>
- Ruiz-Gutiérrez F, Chávez C, Sánchez-Rojas G, Moreno CE, González-Salazar C, Ruiz-Gutiérrez BO, Torres-Bernal R (2020) Mamíferos medianos y grandes de la Sierra Madre del Sur de Guerrero, México: evaluación integral de la diversidad y su relación con las características ambientales. *Rev Mex Biodivers* 91:e913168. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3168>
- Schlechter R (1926) Das System der Orchidaceen. *Notizblatt Des Botanischen Gartens Und Museums Zu Berlin-Dahlem* 9:563–591. <https://doi.org/10.2307/3994326>
- Salazar GA (2023) Isochilus. In: Ulloa C, Hernández HM, Davides G, Barrie F, Knapp S (eds) Flora mesoamericana 7(2). Missouri Botanical Garden Press, USA, pp 556–559
- SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 diciembre, 2010. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091&fecha=30/12/2010#gsc.tab=0
- Soto M (2005) Subtribe Ponerinae. In: Pridgeon AM, Cribb PJ, Chase MW, Rasmussen FN (eds) Genera Orchidacearum 4, Epidendreae part 1. Oxford University, Oxford, pp 422–434
- Soto-Arenas MA, Hágsater E, Jiménez-Machorro R, Solano-Gómez R (2007a) Orquídeas de México. Herbario AMO-Instituto Chinoín, A.C. y Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Unidad-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. P.107. México D. F.
- Soto Arenas MA, Salazar GA, van den Berg C (2007b) New combinations in *Domingoa*, *Homalopetalum* (Orchidaceae: Laeliinae) and *Nemaconia* (Orchidaceae: Ponerinae). *Neodiversity* 2(1):7–9. <https://doi.org/10.13102/neod.21.2>

- Sun X, Xu Q, Luo Y (2020) A maximum entropy model predicts the potential geographic distribution of *Sirex noctilio*. *Forests* 11:175. <https://doi.org/10.3390/f11020175>
- Szlachetko DL (1995) *Systema orchidalium*. *Fragmenta Floristica Et Geobotanica* 3:1–152
- Thiers B (2023) *Index Herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available online: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>
- Van den Berg C, Higgins WE, Dressler RL, Whitten WM, Soto-Arenas MA, Chase MW (2009) A phylogenetic study of Laeliinae (Orchidaceae) based on combined nuclear and plastid DNA sequences. *Ann Bot* 104:417–430. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp101>
- Publisher's Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.
- Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00165

Matrícula: 2191800121

Análisis filogenético y
modelado de nicho de la
subtribu Ponerinae
(Orchidaceae).

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas
del día 27 del mes de noviembre del año 2025 en la Unidad
Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los
suscritos miembros del jurado:

DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA
DRA. GUADALUPE MUNGUÍA LINO
DR. EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA
DR. EDUARDO RUIZ SÁNCHEZ
DR. CARLOS JAVIER GARCÍA CRUZ



IVETH ESTRADA SANCHEZ
ALUMNA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de
Secretario el último, se reunieron a la presentación de la
Disertación Pública cuya denominación aparece al margen,
para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: IVETH ESTRADA SANCHEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento
de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma
Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la
interesada el resultado de la evaluación y, en caso
aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

MTRA. ROSALVA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTE

DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA

VOCAL

DRA. GUADALUPE MUNGUÍA LINO

VOCAL

DR. EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA

VOCAL

DR. EDUARDO RUIZ SÁNCHEZ

SECRETARIO

DR. CARLOS JAVIER GARCÍA CRUZ