

**Universidad Nacional
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Escuela de Ciencias Biológicas
Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales**

Informe Escrito Final


Biogeografía histórica del género *Camaridium* (Orchidaceae) en el Neotrópico

**Tesis presentada como requisito parcial para optar al grado de
Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales**

María José Guerra Arauz

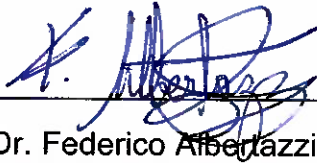
**Campus Omar
Dengo Heredia,
2022**

Este trabajo de graduación fue Aprobado por el Tribunal Examinador de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Biología con Énfasis en Manejo de Recursos Naturales.



M.Sc. Tania Bermúdez Rojas

Representante, Decano, quién preside



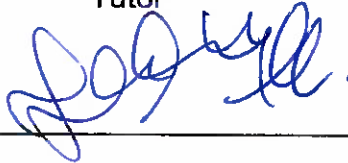
Dr. Federico Alberizzi Castro

Director



Dr. Federico Villalobos Brenes

Tutor



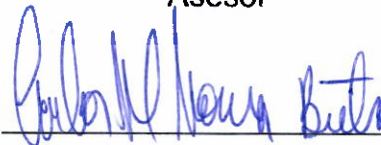
Lic. Fabián Araya Yannarella

Asesor



M.Sc. Bernal Morera Brenes

Asesor



Dr. Carlos Morera Beita

Invitado especial

Resumen

Introducción: El neotrópico es un punto de alta diversidad de orquídeas, el género *Camaridium* cuenta con 80 spp. descritas para esta región. En América Central se ha estudiado principalmente en las tierras altas y bajas de Panamá y Costa Rica. *Camaridium* fue separado de *Maxillaria* gracias a los estudios de filogenética molecular que demostraron que tienen diferencias considerables.

Objetivo: Identificar los posibles eventos vicariantes y la importancia relativa de un modelo de especiación mediado por vicarianza en la diversificación del género. **Métodos:** se realizó un análisis comparativo de datos geográficos y datos moleculares utilizando el programa de inferencia de vicarianza (VIP), para 46 especies del género. **Resultados:** Los datos biogeográficos de *Camaridium* en todo el neotrópico ubican al género en zonas altas y bajas con un alto grado de vicarianza y dispersión causado principalmente por las barreras geográficas producidas por la presencia de cadenas montañosas. Un total de 26 eventos de especiación estuvieron asociados a las disyunciones espaciales, lo que corresponde a un 54% de las especies analizadas. Las disyunciones espaciales identificadas en el análisis permiten reconocer cuatro patrones generales de disyunción presentes en la historia evolutiva del género *Camaridium*. **Conclusiones:** Los cuatro patrones identificados son: la disyunción espacial del istmo de Panamá separando las especies mesoamericanas de las suramericanas; la disyunción espacial del Mar Caribe que separa las especies mesoamericanas de las especies presentes en las islas del Caribe; la disyunción espacial del norte de los Andes que separa especies en dos regiones de la cordillera de los Andes y la Amazonía, y finalmente las disyunciones espaciales asociadas a los sistemas de cordilleras de Costa Rica y Panamá.

Agradecimiento

Expreso mi más profundo agradecimiento a la Escuela de Ciencias Biológicas por permitirme formarme como profesional, por todas las enseñanzas y aprendizajes durante todos estos años; a mis profesores y tutores, en especial al Dr. Federico Villalobos por la enseñanza y comprensión en los diferentes momentos de este trabajo; al Dr. Mario Blanco pues gracias a sus publicaciones este trabajo pudo tomar forma, a mi familia y amigos por ser un apoyo fundamental y un soporte en momentos difíciles en todo este proceso.

Dedicatoria

Este trabajo está dedicado a todas las personas que creyeron en que sería posible, que me acompañaron y me motivaron a seguir adelante, en los que debo mencionar a Paulina Araus, Aurelia Romero, Ana Aráus como pilares fundamentales, y en su apoyo en el día a día la dedico a mis colegas y amigos, en los que debo mencionar a Belén Liger por su ayuda con SIG, a Adrián Jiménez Brais y Vanessa Vargas por su insistencia, colaboración y aguante. Muchas Gracias.

Índice

Resumen.....	III
Agradecimiento	IV
Dedicatoria.....	V
Índice.....	VI
Índice de figuras.....	VIII
Abreviaturas o acrónimos	IX
1. Introducción	1
1.1. Antecedentes	3
1.2. Justificación	5
1.3. Planteamiento del problema a investigar	6
1.4. Objetivos	6
1.4.1. Objetivo general.....	6
1.4.2. Objetivos específicos	6
2. Marco Teórico	6
2.1 Conceptos Básicos de la Biogeografía Histórica	6
2.2 Descripción del grupo taxonómico	8
3. Marco Metodológico	10
3.1 Curación taxonómica	10
3.2 Mapa de distribución.....	10
3.3 Disyunciones espaciales.....	10
3.4 Análisis filogenético	12
4. Resultados.....	12
5. Discusión	18
5.1 Patrón de disyunción en Costa Rica y sus sistemas montañosos.....	18
5.2 Patrón de disyunción espacial en el istmo de Panamá.....	21
5.3 Patrón de disyunción del Caribe	22
5.4 Patrón de disyunción en Suramérica.....	24
6. Conclusiones y Recomendaciones.....	26
7. Referencias.....	28
8. Anexos	34
Anexo 1: Número de especies por registro de localidad.....	34
Anexo 2: Mapa de distribución de Camaridium en el Neotrópico	37
Anexo 3: Análisis de sensibilidad	37

Anexo 4: Códigos de GenBank para las especies estudiadas	38
Anexo 5: Mapas de distribución resultantes.	40

Índice de figuras

Figura 1: Reconstrucción filogenética bayesiana de <i>Camaridium</i>	14
Figura 2: Patrones generales de disyunción espacial en <i>Camaridium</i>	15

Abreviaturas o acrónimos

UNA	Universidad Nacional de Costa Rica
VIP	Vicariance Inference Program
QGIS	Sistema de información geográfica libre y de código abierto.

1. Introducción

La biogeografía estudia la distribución geográfica de los seres vivos, es decir, la distribución espacial de la vida a través del tiempo (Crisci, 2001). Diversos factores pueden modificar los patrones biogeográficos de las especies tales como la capacidad de dispersión de los organismos, así como también la presencia de barreras geográficas y climáticas (Crisci, 2001). El surgimiento de barreras vicariantes también es uno de los factores relevantes para entender los patrones de distribución y eventos de diversificación de las especies. De esta forma, la diversidad biológica en un lugar específico es producto de la historia evolutiva y geológica del área geográfica considerada y de sus relaciones en el tiempo (Zunino, 1994) pero también de las interacciones ecológicas entre los elementos presentes.

Los estudios más actualizados relacionados con el catálogo de plantas de América, incluyen 124 933 especies; 6 227 géneros, 355 familias que corresponden al 33% de las 383 671 especies de plantas vasculares conocidas en todo el mundo. En los últimos 25 años se han agregado un promedio de 744 especies al año. La familia Orchidaceae es la más diversa de angiospermas en el Neotrópico, representa aproximadamente el 8% de las plantas vasculares del mundo y cuenta con 12 983 especies descritas para América (Ulloa Ulloa et al., 2017). Todas las orquídeas son herbáceas, de las cuales alrededor del 73% son epífitas o litófitas, cuentan con 880 géneros y 27 800 especies; crecen en casi todos los hábitats terrestres excepto en desiertos (Guo et al., 2012).

La familia Orchidaceae es particularmente rica en los países andinos tropicales, donde representan la familia más diversa de plantas vasculares. En los Andes tropicales presenta en Ecuador el 23% de su flora, en Colombia el 15%, en Perú 11%, en Venezuela 10%, y en Bolivia 9%. Mientras que en América Central representa un 13% y las Guayanas un 9% y la segunda más diversa en Brasil con un 8% (Ulloa Ulloa et al., 2017).

El origen de la familia Orchidaceae según los registros fósiles podría remontarse al Terciario temprano, la radiación adaptativa de la mayoría de los clados de las Orchidaceae se produjo durante esta época según métodos de datación molecular (Poinar & Rasmussen, 2017). Su historia biogeográfica de la familia Orchidaceae involucró un primer evento de dispersión desde Australia hacia el Sur América a través de la Antártica, cuando los tres continentes estaban en estrecho

contacto (Givnish et al., 2016). Las especies pertenecientes a la subfamilia paleotropical Apostasioideae se separaron del antepasado de las orquídeas neotropicales, que incluyeron a las subfamilias Vanilloideae, Cypripedioideae, Orquidoideae y Epidendroideae. La dispersión de estos organismos tanto a corta como larga distancia ha sido un factor relevante para entender la subsecuente diversificación en la región Neotropical. La tasa de diversificación de las orquídeas, específicamente Epidendroideae ha sido muy alta en dos regiones: el sudeste asiático y el neotrópico (Givnish et al., 2016). Las tasas regionales de formación de montañas en algunas cordilleras de estas dos regiones se encuentran entre las más altas del mundo, lo que sugiere que el elevado levantamiento tectónico podría ser un factor importante que rige las tasas de cambio ambiental y, a su vez, las tasas de especiación de las orquídeas (Kirby, 2016).

La diversificación subsecuente de Orchidaceae en las regiones continentales puede ser explicada bajo un modelo vicariante en el cual la tectónica de placas habría sido un factor relevante. La hipótesis de la vicarianza asume que una especie ya estaba dispersa en una amplia zona y, posteriormente, se fragmenta con un factor geográfico o abiótico y se desarrollan barreras. Al explicar los patrones biogeográficos el factor vicariante principal es la deriva continental (tectónica de placas), la mayoría de las distribuciones pueden explicarse mediante una combinación de eventos de dispersión y vicariantes (Christenhusz & Chase, 2013). A pesar de la existencia de algunos ejemplos de orquídeas cosmopolitas que pudieron involucrar eventos de dispersión a larga distancia, la gran mayoría de las subtribus se encuentran restringidas a áreas continentales.

Los procesos biogeográficos como la dispersión, especiación y extinción son efectos importantes que ocurren en las cadenas montañosas en la biogeografía de orquídeas tropicales dentro de las Américas (Kirby, 2011). En la región de América Central, alrededor del 40% de las especies de orchidaceae son endémicas del istmo de Panamá (definiendo este istmo como el accidente geográfico que se encuentra entre los océanos Pacífico y Atlántico y que une América Central con América del Sur). Esta alta tasa de endemismo podría estar relacionada con eventos geológicos del arco volcánico de América Central y fenómenos de vicarianza producidos por el levantamiento de la Cordillera de Talamanca. Algunas especies de orquídeas con distribución alopatrica podrían ser resultado de la división altitudinal producida por la Cordillera de Talamanca y su efecto de barrera climática que bloquea el Caribe y el océano Pacífico (Kirby, 2011).

Desde el centro de Panamá hasta el sureste de Darién y hacia Colombia, aparece una historia geológica común y muy diferente a la que se puede observar al oeste de Panamá y sureste de Costa Rica: esto se ve reflejado en el género *Camaridium* (aprox 80 spp, Maxillariinae), cerca de 10 especies de *Camaridium* están presentes en Panamá pero no en Costa Rica; por otro lado, 18 especies de *Camaridium* están presentes en Costa Rica y todavía no están registradas en Panamá (Kirby, 2011; Kirby and Blair, 2019). Sólo se conocen 3 especies de *Camaridium* en el Tapón del Darién del este de Panamá (Kolanowska, 2014). A pesar de contar con información filogenética sobre las relaciones evolutivas del género y especies relacionadas (Blanco et al., 2007), sus implicaciones biogeográficas no han sido exploradas. Este estudio pretende identificar los posibles eventos vicariantes y la importancia relativa de un modelo de especiación mediado por vicarianza en la diversificación del género.

1.1. Antecedentes

La subtribu Maxillariinae sensu Dressler (Blanco et al., 2007; Whitten et al., 2007) está compuesta por un gran número de géneros endémicos del Neotrópico. Los géneros menores actualmente reconocidos del "núcleo" Maxillariinae (*Anthosiphon*, *Chrysocycnis*, *Cryptocentrum*, *Cyrtidiorchis*, *Mormolyca*, *Pityphyllum* y *Trigonidium*) están contenidos dentro de *Maxillaria* sensu lato. Con base en estudios filogenéticos (Blanco et al., 2007), se segregaron de *Maxillaria* s.l. o se redefinieron los géneros *Brasiliorchis*, *Camaridium*, *Christensonella*, *Heterotaxis*, *Inti*, *Mapinguari*, *Maxillariella*, *Mormolyca*, *Nitidobulbon*, *Ornithidium*, *Rhetinantha* y *Sauvetrea*.

Entre los géneros que comprenden Maxillariinae, *Maxillaria* Ruiz y Pav. Ha sido circunscrito para incluir al menos 580 especies, lo que lo convierte en uno de los géneros de orquídeas más ricos en especies. Sin embargo, estudios filogenéticos de *Maxillaria* y otros géneros de Maxillariinae (Dathe & Dietrich, 2006; Blanco et al., 2007; Whitten et al., 2007) descubrieron que el género era polifilético, y en su lugar se seleccionó a *Maxillaria* como un género más restringido y más pequeño. Para mantener géneros monofiléticos, *Maxillaria* s.l. ahora ha sido recirculado como un género más pequeño, más restringido y más cerca de otros 13 géneros relacionados que han sido reconocidos (Moraes et al., 2012). Dentro de estos géneros, *Camaridium* actualmente cuenta con 80 especies de distribución exclusivamente Neotropical y la mayor diversidad en la región de América Central (Blanco et al., 2007).

La biogeografía tradicional fundamentada en un paradigma dispersalista constituyó un gran avance en la investigación, cuyos esfuerzos se canalizaron en la búsqueda de los "centros de origen" de cada taxón y la inferencia de sus historias de dispersión (Espinoza-Organista, Morrone, Llorente-Bousquets, Villela-Flores, 2002). Sin embargo, el paradigma actual en la biogeografía plantea cuáles áreas de endemismo son producto de una historia común, para investigar sus interrelaciones históricas. Hay una historia que produjo los patrones de distribución observados. La biogeografía, por lo tanto, es el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos y sus cambios a través del tiempo y el espacio, explica los patrones de distribución de la biota, principalmente con base en las relaciones genealógicas de los taxones que la componen (Espinoza, Morrone, Llorente & Flores, 2002).

En relación al origen de las orquídeas se ha sugerido que aparecieron primero en el Nuevo Mundo o como hipótesis alternativa producto de una distribución ancestral amplia. La vicarianza podría ser el factor responsable de la disyunción encontrada entre dos grandes grupos de especies: orquídeas deslizantes propulsoras en las regiones paleotropicales y neotropicales. De acuerdo con las estimaciones del reloj molecular, el género *Selenipedium* se originó en el Paleoceno, mientras que el ancestro común más reciente de las de este tipo de orquídeas con hojas conductistas se podría remontar al Eoceno (Guo et al., 2012).

Los análisis biogeográficos también han corroborado las propuestas de que, al menos en lo que respecta a las Orchidaceae, el Neotrópico es una región biogeográfica híbrida que alberga linajes con distintas historias y afinidades geográficas complejas establecidas en diferentes momentos en la escala geológica (Salazar & Cabrera, 2013). La orogenia andina podría haber promovido la riqueza de especies de orquídeas creando oportunidades ecológicas tales como el aumento del paisaje, la mediación del cambio climático local, la creación de hábitats novedosos y la formación de entornos insulares que afectaron las migraciones y la especiación alopátrica a través del aislamiento (Hoorn et al., 2013).

1.2. Justificación

La biogeografía histórica permite identificar factores asociados o responsables del proceso de diversificación como son vicarianza, barreras y dispersión en una o varias especies determinadas y así poder reconstruir su historia evolutiva (Crisci, 2001). Además, trata de descubrir una secuencia de acontecimientos geológicos y geográficos, y apunta a la reconstrucción de un modelo de relaciones entre las áreas de endemismo (Hovenkamp, 2001). Esa identificación de dichos factores es relevante para la conservación de la diversidad biológica, al permitir identificar y preservar los procesos y factores que producen la diversidad. La conservación no solo debe centrarse en proteger las especies actuales, sino los procesos que dan origen a la diversidad (Crisci, 2001). La información biogeográfica al determinar que una especie tiene una ubicación específica y es el resultado de eventos de especiación permitirá tomar decisiones sobre su conservación tales como la restricción en la translocación de individuos entre localidades separadas por potenciales barreras geográficas.

Debido a la ausencia de conocimiento en la distribución de muchas especies y de sus poblaciones, es difícil establecer las zonas más apropiadas para su conservación (Reid, 1998). Por otro lado, se ha comprobado que en lugares heterogéneos, en los que los diferentes taxones exhiben patrones biogeográficos comunes, la conservación de espacios complementarios asegura la protección de un mayor número de taxones (Howard et al., 1998). Estos puntos calientes o “hotspots” son áreas relativamente pequeñas que contienen un gran número de especies endémicas (Myers 1990), y actualmente se enfrentan a una amenaza significativa de pérdida de hábitat (Reid, 1998). Precisamente los sitios calientes de diversidad presentan historias evolutivas y biogeográficas complejas. Por lo tanto, la identificación de los factores asociados a la alta tasa de diversificación en los sitios calientes de biodiversidad es relevante para el diseño de espacios protegidos. Se considera improbable que mucha de la biodiversidad tropical sobreviva sin protección efectiva (Myers et al., 2000). En comparación con las plantas de otras familias, las orquídeas son extremadamente susceptibles a la alteración de su hábitat. Sin embargo, poco se sabe acerca de cómo las orquídeas se distribuyen y cómo se protegen a grandes escalas (Zhang et al., 2015).

1.3. Planteamiento del problema a investigar

La ausencia de conocimiento sobre la biogeografía histórica de *Camaridium* nos indica que un estudio sobre esta temática podría ser muy útil para identificar instancias de especiación asociados a eventos vicariantes así como para la identificación de potenciales barreras geográficas. Este conocimiento nos permitiría identificar rasgos morfológicos que podrían considerarse en la conservación de las especies y de los procesos evolutivos que les ha dado origen, al determinar si existen barreras geográficas asociadas a eventos vicariantes involucradas con su diversificación.

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivo general

Identificar los factores geográficos que influyeron en la evolución del género *Camaridium* en la región neotropical, para determinar su relevancia en la diversidad de especies actuales.

1.4.2. Objetivos específicos

1. Determinar la distribución geográfica de las especies analizadas del género en el área Neotropical.
2. Reconstruir las relaciones filogenéticas de las especies del género *Camaridium*.
3. Identificar las barreras vicariantes que influyeron en la diversificación del género en el Neotrópico.
4. Estimar la influencia de la vicarianza en la diversificación de *Camaridium*.

2. Marco Teórico

2.1 Conceptos Básicos de la Biogeografía Histórica

Se puede definir a la biogeografía como el estudio de la distribución de los seres vivos tanto en el espacio como en el tiempo, es decir es el estudio de la distribución geográfica de los seres vivos y sus cambios a través del tiempo. Algunos autores propusieron que la biogeografía ha pasado por tres etapas de desarrollo progresivo: descriptiva, narrativa, y analítica (Ball, 1976; Humphries, 1995).

Hay por lo menos nueve enfoques biogeográficos históricos básicos: centro de origen y dispersión, panbiogeografía, biogeografía filogenética, biogeografía cladística, filogeografía, análisis de parsimonia de endemismos, métodos basados en eventos, áreas ancestrales y biogeografía experimental. Estos nueve enfoques contienen al menos 30 técnicas (23 de ellas se han propuesto en los últimos 14 años) (Crisci, 2001). Toda la práctica y la filosofía de la biogeografía dependen del desarrollo de un marco conceptual coherente e integral para el manejo de la distribución de los organismos y eventos en el espacio (Crisci, 2001).

En la actualidad, el análisis espacial es un enfoque muy utilizado para el estudio de los fenómenos que se manifiestan en el espacio. Se trata de los modelos formales de la organización espacial y asume el conocimiento de los arreglos espaciales y procesos de tiempo. La tradición del análisis espacial incluye el estudio de tres temas interrelacionados: disposición espacial (patrón de ubicación de los objetos de estudio); procesos de espacio–tiempo (como los arreglos espaciales se modifican por el movimiento); y predicción y postdicción espacial (prever disposiciones espaciales futuras y establecer las disposiciones espaciales sobre la base de la actual evidencia, respectivamente) (Crisci, 2001).

Los procesos y los patrones de evolución de los taxones y las biotas del mundo son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de las interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo, es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica (Llorente, Papavero y Bueno, 2000).

Los fundamentos de la biogeografía histórica se encuentran en la conjunción del método de la sistemática filogenética de Hennig, y con la panbiogeografía de Croizat (Hennig, 1966; Croizat, 1982) nos permite inferir una homología biogeográfica debido a una ancestralidad común en la reconstrucción de la historia evolutiva de las áreas (Goyenechea et al., 2001). Busca estudiar grupos cuya monofilia sea demostrable, de acuerdo con un análisis filogenético previo, a través de un cladograma (Goyenechea, 2001); además trata de descubrir una secuencia de acontecimientos geológicos y geográficos y apunta a la reconstrucción de un modelo de relaciones entre las zonas (Hovenkamp, 2001).

De modo esquemático, los taxones pueden ser endémicos a sus áreas por dos razones: (1) sus antecesores originalmente ocurrieron ahí y no ha habido modificación o expansión de la distribución, por lo que sus descendientes sobreviven ahí hasta la actualidad (excepto cuando una barrera se genera y fracciona la población ancestral, lo cual se conoce como vicarianza), y (2) sus antecesores se originaron en otro lugar y después sus descendientes migraron hacia las áreas que actualmente ocupan, lo que se denomina dispersión (Llorente et al., 2000).

La reconstrucción de la historia de estos eventos biogeográficos se puede hacer desde tres perspectivas diferentes: (1) la reconstrucción de la historia de la distribución de los grupos individuales: biogeografía del taxón, (2) la reconstrucción de la historia de las áreas de endemismo: área-biogeografía, búsqueda de relación entre áreas y (3) reconstrucción de la historia de distribución de las biotas: homología espacial (Zunino, 1994).

Los biogeógrafos han identificado tres procesos espacio-temporales diferentes que pueden modificar la disposición espacial geográfica de los organismos: extinción, dispersión y vicarianza. La extinción se define como la muerte de todos los individuos de una población local o especie y ha sido aceptada sin mayor controversia. Este no es el caso para los otros dos procesos (dispersión y vicarianza), que han sido considerados por muchos años como explicaciones de la distribución geográfica de organismos competidores (Espinoza, et. al. 2002).

En la vicarianza, las barreras pueden ser cambios tectónicos, climáticos y extinciones que fragmentan o aíslan a las poblaciones originales con la subsecuente diferenciación de las subpoblaciones. En la dispersión, los medios de dispersión permiten superar barreras ya existentes, por lo que hay un área de origen (Nelson y Platnick, 1984).

2.2 Descripción del grupo taxonómico

Camaridium es el género más abundante de Maxillariinae en América Central, con 62 especies de las 80 especies en toda la región neotropical (Blanco et al., 2007). La mayor parte de la diversidad se concentra en Costa Rica y Panamá, con >80% de las especies (Perez, et al., 2021). Además, este género de epífitas tropicales muestra alrededor del 15% de todas las especies de la

subtribu Maxillariinae presentado un grupo florístico y vegetativo diverso (ej. *C. biolleyi* (Schltr.) Schltr., *C. bradeorum* Schltr., y *C. wercklei* Schltr.). Alrededor del 72% de las especies de *Camaridium* son endémicas de Costa Rica y Panamá, y solo tres son compartidas exclusivamente con Sudamérica y otras tres con el resto de América Central. (Blanco et al., 2007)

Algunas especies en *Camaridium* tienen un crecimiento dimórfico; las simpodiales juveniles tienen pseudobulbos, mientras que los brotes maduros de flores son monopodiales (Whitten et al., 2007). Radiaciones a nuevos síndromes de polinización (colibríes en algunos *Camaridium*) se asocian con numerosas apomorfías florales que resultan en la segregación de estos clados a nivel de género (Whitten et al., 2007). La extraordinaria diversidad de orquídeas incluye la evolución del polinario, hábito epífita, fotosíntesis CAM, polinización a través de las abejas euglosinas (Givnish et al., 2016).

La mayoría de las orquídeas son de distribución restringida en hábitats específicos debido a su especificidad de micorrizas, la especialización de los polinizadores y la limitada tasa de germinación de las semillas. En las últimas décadas, muchos estudios han documentado disminuciones locales de poblaciones de orquídeas debido a los cambios ambientales. Sin embargo, existen pocos datos de los cambios en la distribución de especies de orquídeas en general a escalas espaciales y temporales (Vogt-Schilb et al., 2015).

La tribu de Cymbidieae a la cual pertenece *Camaridium* comprende más de 3.700 especies, 90% de las cuales se encuentran en los Neotrópicos (las especies restantes se encuentran en África tropical y Australasia). Cymbidieae incluye 12 subtribus, distribución andina (es decir, Maxillariinae, Oncidiinae, Stanhopeinae y Zygopetaliinae (Pridgeon et al., 2009).

El desarrollo de síndromes de polinización y sistemas sexuales específicos es particularmente cierto para la subtribu Cymbidieae, en el que se han registrado hasta siete síndromes de polinización (Pridgeon et al., 2009), que van desde especies exclusivamente polinizadas por abejas Euglossini macho (Ramirez et al., 2011) hasta aquellos polinizados sólo por las abejas de aceite (*Macropis* sp.). Los datos sobre la ecología de la polinización de Pleurothallidinae son muy escasos, pero los informes dispersos a través del clado sugieren que

están polinizados en su mayor parte por una amplia gama de linajes de Diptera (Blanco et. al., 2005, Pupulin et al., 2012).

3. Marco Metodológico

3.1 Curación taxonómica:

La información espacial del género *Camaridium* se recopiló de bases de datos de herbarios en el Neotrópico: Herbario Nacional (CR) (antiguo Herbario del Instituto Nacional de Biodiversidad (INB)), Jardín Botánico Lankester (JBL), Herbario Luis Fournier Origggi (USJ), Missouri Botanical Garden (MO). Los datos espaciales de 48 especies fueron sistematizados, para un total de 2007 registros de localidades (Anexo 1).

3.2 Mapa de distribución:

Se generó un mapa de distribución de todas las especies estudiadas con el programa QGIS que es un software libre de código abierto. La base de datos se depuró con los registros que tuvieran datos espaciales y se transformó a un archivo vectorial, se proyectaron los registros sobre una capa base, la misma que contiene datos de OpenStreetMap. (Anexo 2)

3.3 Disyunciones espaciales:

El análisis espacial de vicarianza implementado en el software Vicariance Inference Program (VIP) (Arias et al., 2011) fue empleado para identificar las disyunciones espaciales asociadas a los nodos del árbol filogenético de *Camaridium*. En VIP se implementa un criterio de optimización basado en el número de nodos vicariantes y el número de distribuciones eliminadas, el criterio de optimización busca encontrar el mejor compromiso entre el número máximo posible de nodos hermanos disyuntivos y el número mínimo de distribuciones eliminadas. La representación gráfica de las barreras se realizó mediante la teselación de Voronoi-Delaunay (de Berg et al., 2013). Este método geométrico tiene la ventaja de que las barreras pueden expresarse como líneas (un diagrama de Voronoi), o como un área (una triangulación de Delaunay); estas barreras se calculan

utilizando el gráfico doble de Voronoi-Delaunay en los registros reconstruidos para el nodo seleccionado (Arias et al., 2011).

El análisis espacial de vicarianza (VIP) (Arias et al., 2011) requiere dos tipos de información básica. En primer lugar, un cladograma que represente las relaciones filogenéticas entre los taxones del estudio, y segundo, cada especie debe tener al menos un punto con coordenadas geográficas (latitud, longitud). La implementación de este método se basa en una cuadrícula en la que se asigna la información espacial de los especímenes utilizando puntos físicos georreferenciados o distribuciones de mapas. Como en otros métodos basados en cuadrículas, es posible utilizar algoritmos de llenado para corregir el sesgo en el origen de la cuadrícula, tamaño de celda, y las lagunas causadas por bajo esfuerzo de muestreo. El énfasis del análisis se encuentra en la identificación de las disyunciones espaciales en la distribución de las especies de estudio, que estarían asociadas a eventos de especiación vicariante.

Las especificaciones de análisis utilizados en el programa VIP fueron modificados en el tamaño de cuadrícula donde se utilizó valores de 0,5 y 1, con un máximo llenado de 0 y 1; con respecto al costo de remoción de la distribución en caso de traslape se utilizó el valor de 0 para maximizar las especies hermanas disyuntas, y el valor 2 para el costo no vicariante. El costo de uso fraccionado donde el valor de 1 es para los nodos alopátricos que pueden tener costo adicional si presentan traslape. En la estimación del traslape se utilizó el valor de 0 para cualquier traslape el cual descarta las especies hermanas como disyuntas, y el valor de 10 que tolera esa cantidad de traslape máximo y las considera disyuntas.

Se realizó un análisis de sensibilidad con 32 escenarios para evaluar cuáles valores permitirían maximizar la cantidad de eventos de disyunción (Anexo 3). Con estos parámetros establecidos el análisis espacial de vicarianza realiza en primera instancia una distribución espacial en los nodos internos del árbol donde se optimiza las distribuciones de sus descendientes: de tal forma que una cuadrícula ocupada en uno o ambos descendientes fue considerada como “ocupada” en el nodo interno. Si no existe intersección en la distribución de los descendientes, entonces el nodo tiene descendientes con distribuciones disyuntas.

La presencia de las distribuciones disyuntas permite identificar las potenciales barreras asociadas a la diversificación. La búsqueda heurística realizada para todos los escenarios consistió de 5000 iteraciones guardando las 10 mejores reconstrucciones por interacción, con una búsqueda sectorial completa y un tamaño de sector en 20. Se empleó el algoritmo heurístico de Page examinando todos los nodos previamente a ser eliminados (*flip nodes*). El algoritmo de Nixon se utilizó para evitar óptimos locales.

3.4 Análisis filogenético:

Se eligió como grupo externo a *Mormolodica gracilipes* basándose en Whitten, et al.(2007). La información de secuencias correspondientes a los fragmentos del ADN del cloroplasto: *matK*+*tRNA-lys*, y *atpB-rbcL* fueron empleadas para estimar las relaciones filogenéticas. Las secuencias de dichas regiones fueron obtenidas de las bases de datos del NCBI (Sayers et al., 2019) para las especies de estudio (Anexo 4). Las secuencias fueron alineadas empleando el programa Geneious 7.0.6 (Kearse et al., 2012). La reconstrucción filogenética bayesiana se realizó con el programa MrBayes 3.2.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001) con dos particiones correspondientes a los fragmentos obtenidos. Cada una de las particiones fueron analizadas con el programa JModelTest (Darriba et al., 2012) para determinar el modelo de sustitución nucleotídica. Los modelos implementados en el análisis filogenético fueron por lo tanto de la familia GTR (nst=mixed). Dos réplicas independientes con 4 cadenas MCMC de 10 millones de generaciones cada uno fueron empleados (una fría y tres calientes). Cada réplica fue muestreada con una frecuencia de 1000 generaciones para un total de 10 mil muestras por análisis. Se empleó un *burn-in* correspondiente al 25%. Como parámetros para evaluar la convergencia de las cadenas MCMC se empleo el número de muestras independientes (ESS) mayores a 200, la desviación estándar máxima de las frecuencias de bipartición de taxa menores al 0.05, el PSRF (Potential Scale Reduction Factor; Gelman & Rubin, 2003) y el patrón aleatorio de las cadenas.

4. Resultados

El análisis filogenético realizado para las especies de *Camaridium* estudiadas permitió identificar seis clados (Figura 1). Las relaciones en tres de los clados recuperados no pudieron ser establecidas, sin embargo, cada uno de los grupos presenta una probabilidad posterior adecuada.

El análisis de sensibilidad de VIP que reportó un mayor número de disyunciones tuvo unas dimensiones de cuadrícula de 0.5 x 0.5 (Von Neuman), un máximo de llenado de cero (escenario 16, material suplementario 3). La estrategia de búsqueda heurística produjo 2 reconstrucciones, y un máximo de 13 pares de especies disyuntas (con 26 nodos removidos) lo cual corresponde a un 26% de las especies consideradas en la reconstrucción filogenética (Figura 1). Un total de 26 eventos de especiación estuvieron asociados a las disyunciones espaciales, lo que corresponde a un 54% de las especies analizadas

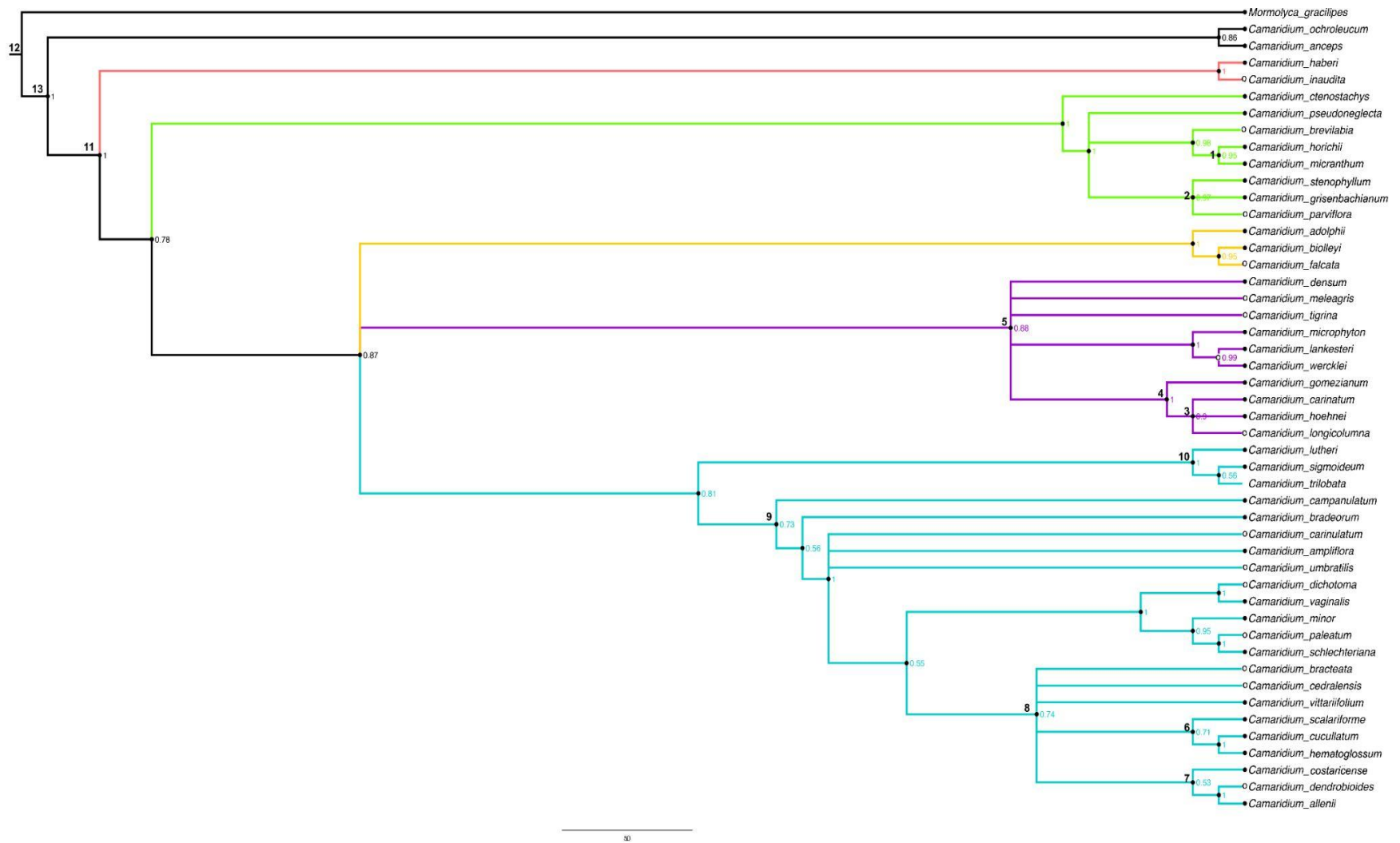


Fig. 1: Reconstrucción filogenética bayesiana de *Camaridium*. La probabilidad posterior se indica para cada nodo. Los nodos espaciales se indican en números negros. Los círculos vacíos son especies eliminadas por el proceso de optimización VIP.

Las disyunciones espaciales identificadas en el análisis permiten reconocer cuatro patrones generales de disyunción presentes en la historia evolutiva del género *Camaridium* (Figura 2): i) la disyunción espacial del istmo de Panamá separando las especies mesoamericanas de las suramericanas; ii) la disyunción espacial del Mar Caribe que separa las especies mesoamericanas de las especies presentes en las islas del Caribe; iii) la disyunción espacial del norte de los Andes que separa especies en dos regiones de la cordillera de los Andes y la Amazonía, y finalmente iv) la disyunciones espaciales asociadas a los sistemas de cordilleras de Costa Rica.

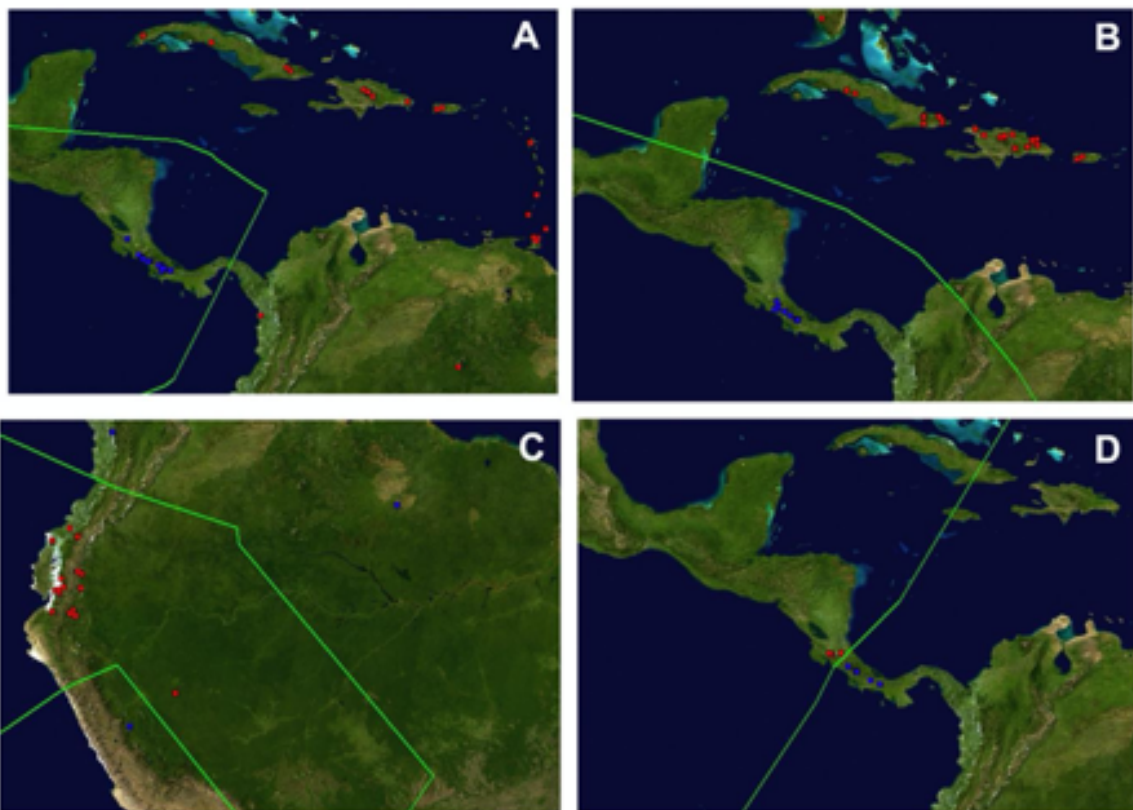


Figura 2: Patrones generales de disyunción espacial en *Camaridium*. Ejemplos de la disyunción espacial del Istmo de Panamá que separa las especies mesoamericanas de las sudamericanas. (A); la disyunción espacial del Mar Caribe que separa las especies mesoamericanas de las especies presentes en las Islas del Caribe (B); la disyunción espacial del norte de los Andes y de la Amazonía (C); las disyunciones espaciales asociadas a los sistemas montañosos de Costa Rica (D). (Más detalles en el Anexo 5)

La disyunción espacial que involucra a las especies, *Camaridium horichii* y *Camaridium micranthum* (*Maxillaria conferta*) (Figura 1, nodo 1; Anexo 5 _ Fig. 1) se encuentra en la región de la parte baja de Centroamérica, específicamente entre las cordilleras de Guanacaste, Volcánica Central y Talamanca en Costa Rica y el área del Parque Nacional Chagres en el este de Panamá y las tierras bajas de Gatún. Esta zona ha sido identificada como una brecha entre las tierras altas de la Cordillera de la Costa colombiana y los Andes Colombianos (Kirby, 2011).

Esta disyunción entre especies, incluye también el Mar Caribe debido a la distribución de *C. micranthum* en las islas de Cuba, la isla La Española, Puerto Rico y las Antillas menores. Las especies *Camaridium stenophyllum* (*Maxillaria concavilabia*) que se encuentra distribuida en la Cordillera Volcánica Central de Costa Rica y *Camaridium grisebachianum* (*Maxillaria grisebachiana*) en las Islas del Caribe (Figura 1, nodo 2), presentaron una disyunción espacial ancestral correspondiente al Mar Caribe (Anexo 5__ Fig.2).

Por otra lado el evento de especiación que involucra a *Camaridium carinatum* y *Camaridium hoehnei* (*Maxillaria imbricata*), (Fig. 1, nodo 3) presenta una disyunción ancestral, está asociado a una disyunción espacial (Anexo 5_ Figura 3) ubicada en la zona de la Cordillera de los Andes al sur de Colombia y la serranía Ecuatoriana y Valle del Cauca; incluyendo el Bosque de Protección Altomayo (Perú).

Una disyunción espacial entre especies fue identificada y asociada al evento de especiación de *Camaridium gomezianum* (*Maxillaria gomeziana*), y el clado A (Fig. 1, nodo 4; Anexo 5_ Fig. 4). Esta barrera potencial se encuentra a en la Cordillera Occidental en Panamá, separando la distribución de *C. gomezianum* del eje montañoso de Costa Rica y las especies del clado A distribuidas en la Cordillera de los Andes desde el norte de Colombia al sur de Ecuador (Material suplementario 5_ Figura 4). Esta disyunción puede reflejar barreras de las tierras bajas de Gatún y las montañas y para las especies de las tierras altas, incluyendo en Tapón del Darién (Kirby, 2011).

La disyunción espacial correspondiente a *Camaridium densum* (*Maxillaria densa*), *Camaridium microphyton* (*Maxillaria microphyton*) y el nodo 4 (Fig. 1, nodo 5) en su disyunción ancestral muestra a las especies asociadas a una barrera vicariante ubicada al norte del Lago

Cocibolca (Nicaragua). Esta comprende toda la zona montañosa de Centroamérica (al norte en Guatemala y el sur de México) y la cordillera volcánica central de Costa Rica con el extremo occidental de Panamá al sur. (Anexo 5_ Fig. 5).

En la región correspondiente al Parque Internacional La Amistad (área compartida entre Costa Rica y Panamá, comprende la Cordillera de Talamanca, que contiene a Fila de Matama, Fila de Durika, y la Cordillera de Chiriquí) se identificaron disyunciones espaciales entre especies para varios eventos de especiación: *Camaridium cuculatum*, *Camaridium hematoglossum* (*Maxillaria punctostriata*) y *Camaridium scalariforme* (Fig.1, nodo 6; Anexo 5_ Fig. 6). *Camaridium allenii* (*Maxillaria allenii*) y *Camaridium costaricense* (*Maxillaria tonduzii*) (Fig. 1 nodo 7; Anexo 5_ Fig. 7) presentan una disyunción ancestral y *Camaridium ochroleucum*, *Camaridium anceps*, *Mormolyca gracilipes* y nodo 11 presentan una disyunción entre especies (Figura 1 nodo 13; Anexo 5_ Fig. 8).

Finalmente, en la región del Pacífico Central de Costa Rica (que comprende desde el Parque Nacional Carara hasta el Parque Nacional Manuel Antonio), Valle Central y Caribe (Reserva Natural Pacuare) se identificaron varias instancias de disyunción espacial ancestral correspondientes a barreras de especiación para las siguientes especies; *Camaridium vittariifolium* (*Maxillaria vittariifolia*) y el ancestro del clado que incluye a los nodos 6 -7, (Fig. 1, nodo 8; Anexo 5_ Fig. 9), el evento de especiación entre *Camaridium bradeorum* y *Camaridium campanulatum* (*Maxillaria campanulata*), presentando disyunción ancestral (Fig.1, nodo 9; Anexo 5_ Figura 10), el evento de especiación entre *Maxillaria lutheri* (*Camaridium lutheri*) y *Maxillaria sigmoidea* (*Camaridium sigmoideum*) (Fig. 1, nodo 10; Anexo 5_ Fig. 11) presenta una disyunción ancestral, y el evento de especiación entre *Camaridium ctenostachys* y *Camaridium haberi* (*Maxillaria haberi*) (Fig.1, nodo 11, Anexo 5_ Fig. 12).

El evento de especiación que involucra *Maxillaria magliana* (*Mormolyca gracilipes*) (Figura 1, nodo 12) y el ancestro del clado comprendido por el nodo 11 (Anexo 5_ Figura 13), está asociado a una disyunción espacial ancestral ubicada en toda la zona montañosa del Volcán Miravalles en la zona norte de Costa Rica, en Panamá en el área del Parque Nacional Chagres y en en norte de Colombia en el Parque Nacional Paramillo y Parque Nacional de la Sierra Nevada Santa Marta.

5. Discusión

Al ser *Camaridium* el género más abundante de Maxillariinae en América Central, y con el conocimiento de que las relaciones filogenéticas del género han sido previamente estudiadas (Blanco et al., 2007), su biogeografía histórica, sin embargo, era desconocida hasta los resultados de este estudio: ¿qué tan importante ha sido el modelo de especiación alopátrica por eventos vicariantes en su historia evolutiva?, ¿Cuáles son las principales disyunciones espaciales asociadas a eventos vicariantes de especiación?. Estas son las preguntas que se abordaron con el análisis de vicarianza empleando datos geográficos y sus relaciones filogenéticas. Cuatro patrones generales de disyunción espacial fueron identificados: en los sistemas montañosos de Costa Rica, en el istmo de Panamá, en la región del Caribe y en la Cordillera de los Andes.

5.1 Patrón de disyunción en Costa Rica y sus sistemas montañosos:

La mayoría de las especies de *Camaridium* se encuentran restringidas a las tierras altas de Costa Rica y Panamá (Kirby, 2011). Las montañas de la Región Centroamericana son de tres tipos principales: tectónicas, volcano-tectónicas y volcánicas. Los relieves volcano-tectónicos están presentes en el sudeste de Guatemala, en el sur de Honduras y el norte de El Salvador. Extendidos por el centro de Nicaragua. Son importantes en el oeste y el sur de Costa Rica y corresponden a casi todas las montañas de Panamá (McKay, 2008).

En el norte de Costa Rica a lo largo de la frontera con Nicaragua, las tierras de la llanura aluvial separan la Cordillera Volcánica de Guanacaste, estas cadenas están formadas por volcanes activos como el Rincón de la Vieja (1916 msnm) y el Volcán Arenal (1670 msnm). La Cordillera Volcánica Central en Costa Rica tiene elevaciones más altas con volcanes activos: Poás (2708 msnm), Irazú (3432 msnm) y Turrialba (3340 msnm). Al sureste se encuentra la Cordillera de Talamanca con las elevaciones más altas del istmo, por encima de los 3000 msnm (Bogarín et al., 2013). Justamente en este complejo de cordilleras se identificaron disyunciones espaciales para las especies de *Camaridium*. Estas regiones se encuentran entre los accidentes geográficos más jóvenes del Neotrópico (Kirby, 2011). Investigaciones previas (Kirby, 2011) han sugerido que esta región es su lugar de origen y que sus límites para su dispersión son las tierras bajas y más secas.

La vegetación presenta una alta complejidad en el trópico, sobre todo en el caso de las altas montañas en la Cordillera de Talamanca donde los factores geográficos forman una barrera, que también se extiende a otras especies, sin embargo, esta riqueza de especies no se limita exclusivamente a *Camaridium*; aproximadamente el 40% de orquídeas son endémicas del istmo (Bogarín et al., 2016). Los géneros endémicos pertenecientes a la familia Orchidaceae más representativas del istmo son: *Epidendrum*, *Pleurothallis*, *Stelis*, *Lepanthes*, *Telipogon*, *Sobralia*, *Masdevallia*, *Camaridium*, *Specklinia*, *Oncidium*, *Microchilus*, *Scaphyglottis*, *Brachionidium*, *Tricopilia*, *Habenaria*, *Trichosalpinx*, *Kafersteinia*, *Dichaea*, *Maxillaria*, *Playstele* (Bogarín et al., 2014). La tasa más alta de endemismo registrada podría estar relacionada con eventos geológicos de arco volcánico central y fenómenos de vicarianza producidos por el levantamiento de la cordillera de Talamanca (Bogarín et al., 2016).

Costa Rica y Panamá actúan como una unidad geológica. Ambos países se encuentran principalmente en la microplaca Costa Rica-Panamá, esta es un área compleja de interacción de tres placas tectónicas: Nazca, Cocos y Caribe. Tres eventos importantes lideraron la evolución tectónica del área central y sur del istmo: primero está la actividad volcánica favorecida por la tectónica convergente de la zona este de subducción del Pacífico, una de las fuerzas primarias que produjo el arco volcánico que se extiende desde América del Norte hacia el sur. Otro efecto tectónico es la subducción de la cresta de Cocos en el Pacífico, este rango submarino llevó al surgimiento del istmo desde el Volcán Arenal en Costa Rica hasta el cercano Cerro Campana y Gaital en El Valle, Panamá. De esta región, surgió la Cordillera de Talamanca. Finalmente, la región sur del istmo se vio afectada por la colisión del arco volcánico con el noroeste de América del Sur y lideró el levantamiento del este de Panamá (San Blas y Cordilleras del Darién) y los Andes del norte de Colombia y Venezuela en el Neógeno tardío. En términos generales, el cierre del istmo de Panamá comenzó hace unos 15 millones de años en el Mioceno medio y finalmente se cerró hace 3.5 millones de años en el Plioceno (Bogarín et al., 2013). Precisamente, dentro de las disyunciones espaciales identificadas para las especies de estudio más del 50% se encuentran en las cordilleras de Costa Rica y Panamá. Existen disyunciones espaciales entre las cordilleras del norte de Costa Rica (Guanacaste y Tilarán) y la Cordillera Volcánica Central. Otro de los puntos de disyunción espacial también se encuentran en la cordillera de Talamanca-Chiriquí.

Diversos factores se han sugerido para explicar estos patrones de riqueza de especies. Empleando datos de distribución para el núcleo Maxillariinae en América Central y en el sur de México, Kirby (2011) propuso que la presencia de zonas bajas más calientes y secas entre las cordilleras reduce las tasas de dispersión hacia el norte de las especies de orquídeas adaptadas a las condiciones de tierras altas, así como el flujo genético hacia el sudeste de especies endémicas del norte de América Central. En donde las altas tasas de variaciones ambientales relacionadas con la formación de las cadenas montañosas a finales del período Cenozoico sería un factor asociado a la especiación de las orquídeas de forma más acelerada en Costa Rica y en Panamá (Kirby, 2011). Justamente, el surgimiento del arco volcánico provocó el cierre del istmo de Panamá; de esta forma se generaron las condiciones adecuadas para que las especies de orquídeas colonizaran algunas de estas islas oceánicas, dispersando sus semillas en los vientos y evolucionando en estas tierras (Bogarín et al., 2016).

Estudios sobre la especiación alopátrica en *Lycaste bruncana* y *L. tricolor*, *Brassia*, *Epidendrum*, *Kefersteinia*, *Oncidium*, *Pleurothallis* y *Stelis* indican un papel importante de la división altitudinal producida por la Cordillera de Talamanca y su efecto de barrera climática bloqueando los vientos alisios del Caribe (Pupulin, 2001; Bogarín, 2007; Pupulin & Bogarín, 2012). En este sentido, la especiación de *Camaridium* podría estar relacionada con la presencia de las cordilleras y cadenas montañosas que se encuentran en el Neotrópico. La identificación de múltiples disyunciones en estas cadenas montañosas sería evidencia a favor de este escenario.

Estos patrones espaciales podrían estar asociados al surgimiento de estos cordones montañosos. Las disyunciones espaciales mencionadas también han sido identificadas en otros grupos taxonómicos, por ejemplo el estudio de biodiversidad de salamandras del género *Bolitoglossa* (Plethodontidae), donde García-París (1998) indica que la presencia de la Cordillera de Talamanca está asociada a una fuerte estructura filogeográfica, y se concluye que la diversificación se produce por áreas geográficas e implican una marcada diferencia geográfica y diferenciación y zonificación (García-París et al., 2000). En el género de anfibios *Craugastor* (Craugastoridae) existe evidencia que la tasa de divergencia encontrada se relaciona con eventos geológicos que se presentaron en las cadenas montañosas de Costa Rica y el oeste de Panamá (Streicher et al., 2009).

Particularmente en la especie *Craugastor podiciferus*, restringida a altas elevaciones en donde la Cordillera de Talamanca ha tenido un papel importante en el proceso de especiación (Arias et al., 2018).

5.2 Patrón de disyunción espacial en el istmo de Panamá:

La formación del Istmo de Panamá es uno de los mayores eventos naturales del Cenozoico, impulsando profundas transformaciones bióticas en la Tierra y en los océanos. Algunos estudios recientes sugieren que el istmo se formó hace aproximadamente 3 millones de años (Ma) (O’Dea et al., 2016). Sin embargo, las plantas tienen estimaciones de tiempo de divergencia significativamente más tempranas que los animales para eventos migratorios históricos en la región del Istmo de Panamá. Esta diferencia en el tiempo indica que las plantas tenían una mayor propensión a dispersarse sobre el istmo antes de su cierre en comparación con los animales. (Cody et al., 2010).

En general, la flora de orquídeas de Costa Rica y Panamá es un reflejo de su historia geológica. Los factores que determinan su composición florística son: su ubicación entre las grandes floras continentales del norte y sur; el clima y proximidad a la Cordillera de los Andes. Durante la formación del istmo que comenzó hace unos 15 millones de años con la aparición de un archipiélago, las orquídeas podrían haber colonizado las islas mucho antes de su cierre. Algunas de las especies endémicas también podrían explicarse por especiación alopátrica producida en aquellas islas antiguas. Con el cierre del istmo alrededor de hace 3.5 millones de años y la unión de las penínsulas de Nicoya, Osa, Burica y Azuero, otras especies lograron colonizar la mayoría de las regiones del istmo (Bogarín et al., 2013).

Esta historia particular de formación del istmo de Panamá podría explicar el nivel de endemismo observado para las orquídeas. De acuerdo a los últimos inventarios florísticos, Costa Rica y Panamá comparten 934 especies, de las cuales el 40% son especies endémicas (Bogarín et al., 2016). Tanto en Costa Rica como en Panamá, estudios de los géneros presentes muestran que *Epidendrum* (el cual es el género más diverso), *Lepanthes* y *Stelis* contienen la mayoría de las especies de orquídeas y las tasas más altas de endemismo (Bogarín et al., 2016). Así, el 90% de las especies de *Lepanthes* y aproximadamente el 50% de las especies de *Stelis* y *Epidendrum* son

endémicas (Bogarín et al., 2016). En este sentido, la disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium gomezianum* y el nodo 3 (Material suplementario 5_ Figura 5) y la disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium ctenostachys* (azul) especie endémica y *Camaridium haberi* (rojo) (Material suplementario 5_ Figura 13), podría ser resultado de una huella histórica de la formación del istmo.

Este patrón de disyunción espacial y vicarianza en el istmo de Panamá se ha encontrado también en otros grupos taxonómicos. Un estudio de bagres de *Rhamdia guatemalensis* encontró que poblaciones occidentales de Costa Rica, se divergieron hasta el cierre final del istmo (Perdices et al., 2002). Estudios filogeográficos del mtDNA a lo largo del Istmo de Panamá muestran que varios linajes de peces cuchillo eléctrico pertenecientes a la familia Hypopomidae, bagres de siete espinas - *Bagre pinnimaculatus* (Heptapteridae) y tetras - *Paracheirodon axelrodi* (Characidae) también muestran divergencias del Pleistoceno tardío (Reeves & Bermingham, 2006). Estos estudios que apuntan a múltiples respuestas evolutivas entre taxones, proponen que estos patrones corresponden a múltiples dispersiones históricas y eventos de vicarianza, posiblemente resultado de ondas de dispersión por la zona (Bagley & Johnson, 2014).

Las especies residentes por lo tanto, componen un conjunto complejo de múltiples historias que pueden ser el resultado de los procesos geológicos que explican la formación del área, las glaciaciones del Pleistoceno y el intercambio de fauna desde el cierre del istmo de Panamá. Estudios con ardillas arborícolas de la tribu Sciurini (Villalobos, 2013) empleando un enfoque de biogeografía en múltiples taxones para estimar la relación entre las tierras altas y bajas de mesoamérica, mostró que las biotas mesoamericanas fueron sometidas a varios eventos vicariantes pero que la dispersión es también uno de los factores para la diversificación de la biota mesoamericana.

5.3 Patrón de disyunción del Caribe:

El Mar Caribe fue identificado como una disyunción espacial en dos eventos independientes en la diversificación del género *Camaridium*. En cada uno de estos casos, existen especies con distribución en las cordilleras de Costa Rica y Panamá mientras que sus especies hermanas presentan distribución en las islas del Caribe. Varias hipótesis y escenarios han sido planteados

para poder comprender los procesos biogeográficos en la región del Caribe. La reconstrucción biogeográfica del Caribe ha sido un tema de debate con amplio desacuerdo sobre la importancia relativa de la dispersión y vicarianza (Weaver et al., 2016). Así, por ejemplo el modelo de vicarianza utilizado para comprender la biogeografía histórica de los vertebrados terrestres sugiere que estos surgieron en el Cretácico Superior (hace 80-70 millones de años) por la fragmentación de una masa terrestre continua (proto-Antillas) y su biota ubicada entre América del Norte y del Sur (Rosen, 1975). Esto ocurría conforme la placa tectónica del Caribe se movía hacia el este, llevando consigo la fauna de las Indias occidentales y aislando la fauna de América Central de sus contrapartes sudamericanas (Heinicke et al., 2007).

El estudio de taxones del Caribe con altos niveles de endemidad ha permitido rastrear la correspondencia entre taxones y áreas geográficas, y por lo tanto, la aplicación de estimaciones filogenéticas para evaluar el parentesco geográfico tanto bajo dispersión como vicarianza (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004). Los principales patrones biogeográficos generales para el Caribe indican que hay evidencia filogenética que confirma que algunos grupos de plantas tienen origen norteamericano y sudamericano. Especies como *Lyonia*, *Poitea*, *Hebestigma*, *Pictetia* y *Sabal* indican una relación más estrecha con las poblaciones de América del Norte, principalmente linajes mexicanos. Esto contrasta con *Bactris* y *Goetzeoideae*, que se derivan de América del Sur. Por otro lado, *Styrax* y *Cuphea* tienen uno o más linajes en las Antillas derivados de cada subcontinente (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004).

Un estudio realizado con *Croton* (Euphorbiaceae) propone también el papel de las islas del Caribe como puente. A través de una conexión de alta latitud se explicó cómo el grupo llegó a América del Norte y Central desde América del Sur, lo cual fue por dispersión desde América del Sur (van Ee et al., 2008). Existe evidencia también de especies con eventos de recolonización, un ejemplo claro de esto es *Exostema*, con tres colonizaciones de centro y sudamérica. En las islas de Cuba y La Española (Haití y República Dominicana), se comprobó que las especies no forman grupos monofiléticos: las especies de una isla por lo general tienen sus parientes más cercanos en otra isla, esto indica una colonización interinsular. Se considera aquí un proceso de dispersión (Santiago-Valentin & Olmstead, 2004). Sin embargo también se han propuesto eventos vicariantes en relación a la presencia de especies de áreas terrestres entre Cuba, La Española, y Puerto Rico. En este contexto, los patrones de disyunción espacial identificados en *Camaridium* para la región

del Caribe podrían reflejar eventos de dispersión y subsecuente especiación a partir de ancestros del continente. Sin embargo esto requiere un estudio sistemático más detallado de las especies presentes en las islas del caribe así como el uso de datos moleculares para poder estimar su divergencia genética.

5.4 Patrón de disyunción en Suramérica.

Las disyunciones espaciales encontradas en Suramérica y en particular en la Cordillera de los Andes corresponden a límites entre áreas de endemismo identificadas. Se interpreta que las áreas de endemismo son producto de la historia compartida de las especies que las componen. Por lo general, esta congruencia espacial se correlaciona con una barrera fisiográfica o climática (Cracraft, 1985).

La disyunción espacial entre *Camaridium carinatum* y *Camaridium hoehnei* (Material suplementario 5_ Figura 3) en la Cordillera de los Andes se corresponde con el límite entre áreas de endemismo **Centro del bosque lluvioso del Chocó**, que se extiende desde las tierras bajas del este del sur de Panamá incluyendo la costa oeste de Colombia, hasta el extremo este del Golfo de Guayaquil, y **Centro del bosque lluvioso Nechi** situada al norte de los Andes. El surgimiento de estas áreas de endemismo se ha asociado con un evento de vicarianza, que marcó la avifauna de esta región de la Cordillera de los Andes (Cracraft, 1985).

Los resultados obtenidos sobre los patrones biogeográficos están circunscritos a las 48 especies empleadas que presentaron tanto la información molecular como geográfica. A pesar de esto, el presente estudio contó con 2007 registros geográficos, que provienen de herbarios ubicados en la región neotropical. En estudios similares (Perez-Escobar et al., 2017; Blanco et al., 2007; Bogarín et al., 2016; Givnish et al., 2015); las especies no superan las 100, pues el análisis se hizo con 48 especies, por lo tanto esto puede ser un factor que afecte la precisión y estimación de las disyunciones espaciales. Sin embargo, los eventos de especiación y su posible asociación a disyunciones espaciales pueden ser corroboradas al incrementarse la información geográfica de las especies.

En el análisis de vicarianza realizado, el número de localidades por especie fue variable. Así, *Camaridium cucullatum* contabilizó 216 registros geográficos (Anexo 1; Anexo 5_ Figura 14) mientras que *Camaridium ampliflorum* cuenta con tan solo 4 registros geográficos. Esto es claramente un indicativo de una necesidad de hacer más investigaciones sobre la distribución de las especies poco conocidas y con menos datos geográficos. Evidentemente en este ejemplo existe un factor de accesibilidad a las regiones en donde potencialmente podrían distribuirse las especies. Se encuentran más datos de lugares más accesibles, pero esto no necesariamente indica que la presencia de la especie sea menor, si no que no ha sido investigada más a fondo por factores físicos.

Las limitaciones en el conocimiento sobre la distribución de las especies es muy relevante porque permite establecer prioridades de muestreo y de esta forma enriquecer las colecciones en los herbarios de toda la región neotropical. La información espacial de las especies (Matteucci & Colma, 1982) permitiría: 1. la detección de patrones espaciales, horizontales o verticales, de los individuos o de las especies, 2. el estudio de los procesos poblacionales que influyen en los patrones espaciales o temporales, 3. la detección de tendencias o clases de variación de las relaciones de similitud o disimilitud de las comunidades o de los grupos de especies, y 4. El establecimiento de correlaciones o de asociaciones entre los patrones espaciales de las comunidades o de los grupos de especies y patrones de una o más variables ambientales y las respuestas de la vegetación (Ferro-Díaz, 2015).

Adicionalmente, el estatus taxonómico de las especies así como el conocimiento de las relaciones evolutivas entre ellas es también un factor relevante en la detección de las disyunciones espaciales. En este sentido, el género *Camaridium*, que actualmente cuenta con 173 especies reconocidas, al momento de realizar el presente estudio un 73,4% no se tenía información molecular que permitiera evaluar su relaciones filogenética y validez taxonómica. Por esta razón es que las disyunciones espaciales identificadas corresponden a un grupo de las especies del género. Por otra parte, los cambios en la delimitación de las especies consideradas en este estudio evidentemente podría afectar las inferencias realizadas.

El caso de *Camaridium micranthum* podría ilustrar este efecto. *C. micranthum* es una especie continental, que presenta 205 datos geográficos, en zonas bajas, y presenta a *Maxillaria conferta*

como sinónimo, pero en ambos casos se presenta como sinónimo a *Maxillaria parviflora* que es la que se encuentra en la región del caribe. Es posible que las poblaciones de las islas del caribe sean una especie distinta.

Todos los patrones biogeográficos encontrados por lo tanto están sujetos a corroboración conforme aumente el conocimiento sistemático del género y su distribución geográfica. Los eventos vicariantes estimados en este estudio deben de ser interpretados como propuestas que deben de ser complementados con nueva información, en particular para las especies con distribuciones restringidas o poco conocidas. Tal es el caso de *Camaridium ampliflorum*, *Camaridium ctenostachys*, *Camaridium cedralense*, *Camaridium hematoglossum*. *Camaridium haberi*, que en este estudio presentan datos de distribución escasos.

6. Conclusiones y Recomendaciones

Las disyunciones espaciales identificadas en el análisis permitieron reconocer cuatro patrones generales de disyunción presentes en la historia evolutiva del género *Camaridium*: la disyunción espacial del istmo de Panamá separando las especies mesoamericanas de las suramericanas; la disyunción espacial del Mar Caribe que separa las especies mesoamericanas de las especies presentes en las islas del Caribe; la disyunción espacial del norte de los Andes que separa especies en dos regiones de la cordillera de los Andes y la Amazonía, y finalmente la disyunciones espaciales asociadas a los sistemas de cordilleras de Costa Rica.

El modelo de especiación produjo 2 reconstrucciones, y un máximo de 13 pares de especies disyuntas lo cual corresponde a un 26% de las especies consideradas en la reconstrucción filogenética, un total de 26 eventos de especiación estuvieron asociados a las disyunciones espaciales, lo que corresponde a un 54% de las especies analizada.

Todos los patrones biogeográficos encontrados están sujetos a corroboración conforme aumente el conocimiento sistemático del género *Camaridium* y su distribución geográfica. Los eventos vicariantes estimados en este estudio deben de ser interpretados como propuestas que deben de ser complementados con nueva información, en particular para las especies con distribuciones

restringidas o poco conocidas que en este estudio presentan datos de distribución escasos.

7. Referencias

- Aagesen, L., Szumik, C.A., Zuloaga, F.O., & Morrone, O. (2009). Quantitative biogeography in the South America highlands - recognizing the Altoandina, Puna and Prepuna through the study of Poaceae. *Cladistics*, 25, 295–310.
- Arias, J., (2010). VIP: Vicariance Inference Program. Program, code, and documentation. Available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/vip>.
- Arias, J. S., Szumik, C. A., & Goloboff, P. A. (2011). Spatial analysis of vicariance: a method for using direct geographical information in historical biogeography. In *Cladistics* (Vol. 27, Issue 6, pp. 617–628).
<https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00353>
- Arias, E., Chaves, G., & Parra-Olea, G. (2018). A new species of Craugastor (Anura: Craugastoridae) from the montane rainforest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. In *Phyllomedusa: Journal of Herpetology* (Vol. 17, Issue 2, pp. 211–232).
<https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v17i2p211-232>
- Bagley, J. C., & Johnson, J. B. (2014). Testing for shared biogeographic history in the lower Central American freshwater fish assemblage using comparative phylogeography: concerted, independent, or multiple evolutionary responses? In *Ecology and Evolution* (Vol. 4, Issue 9, pp. 1686–1705). <https://doi.org/10.1002/ece3.1058>
- Ball, I. (1976) Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Systematic Zoology*, 24, 407-430.
- Barracough, T., & Nee S. (2001). Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 391-399.
- Blanco, M., & Barboza G. (2005). Pseudocopulatory Pollination in *Lepanthes* (Orchidaceae: Pleurothallidinae) by Fungus Gnats. *Annals of Botany*, 95, 763-722.
- Blanco, M. A., Carnevali, G., Mark Witten, W., Singer, R. B., Koehler, S., Williams, N. H., Ojeda, I., Neubig, K. M., & Endara, L. (2007). Generic realignments in Maxillariinae (Orchidaceae). In *Lankesteriana*. <https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.7935>
- Bogarín, D. & Pupulin, F. 2007. Las orquídeas del Parque Nacional Barra Honda, Guanacaste, Costa Rica. *Lankesteriana* 7: 446-449

- Bogarín, D., Pupulin, F., Arrocha, C., & Warner, J. (2013). Orchids without borders: studying the hotspot of Costa Rica and Panama. In *Lankesteriana*.
<https://doi.org/10.15517/lank.v0i0.11529>
- Bogarín, D., Pupulin, F., Smets, E., & Gravendeel, B. (2016). Evolutionary diversification and historical biogeography of the Orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama. In *Lankesteriana* (Vol. 16, Issue 2).
<https://doi.org/10.15517/lank.v16i2.26005>
- Caccone, A., & Sbordoni, V. (2001). Molecular biogeography of cave life: a study using mitochondrial DNA from bathysciine beetles. *Evolution*, 55, 122-130.
- Christenhusz, M. J. M., & Chase, M. W. (2013). Biogeographical patterns of plants in the Neotropics - dispersal rather than plate tectonics is most explanatory. In *Botanical Journal of the Linnean Society* (Vol. 171, Issue 1, pp. 277–286).
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01301.x>
- Cody, S., Richardson, J. E., Rull, V., Ellis, C., & Toby Pennington, R. (2010). The Great American Biotic Interchange revisited. In *Ecography* (p. no – no).
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06327.x>
- Cracraft, J. (1985). Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. In *Ornithological Monographs* (Issue 36, pp. 49–84). <https://doi.org/10.2307/40168278>
- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. In *Journal of Biogeography* (Vol. 28, Issue 2, pp. 157–168). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00523.x>
- Croizat, L. (1982). Vicariance/vicariism, panbiogeography, “vicariance biogeography”, etc.: a clarification. *Systematic Zoology*, 31, 291-304.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- Dathe S, Dietrich H. 2006. Comparative molecular and morphological studies in selected Maxillariinae orchids. *Willdenowia* 36: 89–102.
- de Berg, M., van Kreveld, M., Overmars, M., & Schwarzkopf, O. (2013). *Computational Geometry: Algorithms and Applications*. Springer Science & Business Media.

- Espinosa-Organista, D., Morrone, J., Llorente-Bousquets, J., & Villela-Flores, O. (2002). Introducción al análisis de patrones en Biogeografía Histórica. México D.F.: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Garcia-Paris, M., Good, D. A., Parra-Olea, G., & Wake, D. B. (2000). Biodiversity of Costa Rican salamanders: implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97(4), 1640–1647.
- Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin. (2003). *Bayesian Data Analysis*. second ed. Chapman and Hall.
- Gerlach G, Schill R. (1991). Composition of Orchid Scents Attracting Euglossine Bees. *Botanica Acta*, 104, 379–384.
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Iles, W. J. D., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Leebens-Mack, J., Endara, L., Kriebel, R., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., & Cameron, K. M. (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 282(1814). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>
- Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Doucette, A., Caro, G. G., McDaniel, J., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Endara, L., Kriebel, R., Williams, N. H., & Cameron, K. M. (2016). Orchid historical biogeography, diversification, Antarctica and the paradox of orchid dispersal. In *Journal of Biogeography* (Vol. 43, Issue 10, pp. 1905–1916). <https://doi.org/10.1111/jbi.12854>
- Goyenechea I., Flores O., & Morrone J. (2001). Introducción a los Fundamentos y Métodos de la Biogeografía Cladística. In Llorente Bousquets, J., & Morrone, J.J. (Editores). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones* (pp. 225 - 232). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guo, Y.-Y., Luo, Y.-B., Liu, Z.-J., & Wang, X.-Q. (2012). Evolution and biogeography of the slipper orchids: Eocene vicariance of the conduplicate genera in the Old and New World Tropics. *PloS One*, 7(6), e38788.
- Heinicke, M. P., Duellman, W. E., & Hedges, S. B. (2007). Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(24), 10092–10097.

- Hennig, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.
- Hoorn C., Wesselingh F., Steege H., Bermudez M., Mora A., Sevink J., Sanmartín I., Anderson C., Figueiredo J., Jaramillo C., et al. (2010). Amazonia Through Time : Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330, 927–931.
- Hovenkamp, P. (1997). Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, 13, 67–79.
- Hovenkamp P. (2001). A Direct Method for the Analysis of Vicariance Patterns. *Cladistics*, 17, 260-265.
- Howard, P., Viskanic, P., Davenport, T., Kigenyi, R., Baltzer, M., Dickinson J., Lwanga, R., Matthews R., Balmford, A. (1998). Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature*, 394, 472-475.
- Huelsenbeck, J. P., & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17(8), 754–755.
- Humpries, C., Williams P., Vane-Wright, R. (1995). Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 26, 93-111.
- Karremans A., (2016). Genera Pleurothallidinarum: an updated phylogenetic overview of Pleurothallidinae. *Lankesteriana*, 16(2), 219–241.
- Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., & Drummond, A. (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647–1649.
- Kirby, S. (2011). Active mountain building and the distribution of “core” Maxillariinae species in tropical Mexico and Central America. In *Lankesteriana* (Vol. 11, Issue 3). <https://doi.org/10.15517/lank.v11i3.18283>
- Kirby, S. (2007). Geological processes and orchid biogeography with applications to southeast Central America. *Lankesteriana*, 7(1-2), 53-55.
- Kolanowska M. 2014. The orchid flora of the Colombian Department of Valle del Cauca. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 445–462.
- Llorente, B., Papavero, N., & Bueno, A. (2000). Síntesis histórica de la biogeografía. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24(91), 255-278.

- McKay, A.A. (2008). Geografía de la región centroamericana. Coordinación Educativa y Cultural Centroamericana, CECC/SICA, San José - Costa Rica.
- Moraes, A. P., Leitch, I. J., & Leitch, A. R. (2012). Chromosome studies in Orchidaceae: karyotype divergence in Neotropical genera in subtribe Maxillariinae. In *Botanical Journal of the Linnean Society* (Vol. 170, Issue 1, pp. 29–39).
- Myers, N. (1990). The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis. *Environmentalist*, 10, 243-256.
- Myers, N., Mittermeyer, R., Mittermeyer, C., Da Fonseca, G., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.
- Nelson, G., & Platnick, N. (1984). *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. New York, USA: Columbia University Press.
- O’Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., Collins, L. S., de Queiroz, A., Farris, D. W., Norris, R. D., Stallard, R. F., Woodburne, M. O., Aguilera, O., Aubry, M.-P., Berggren, W. A., Budd, A. F., Cozzuol, M. A., Coppard, S. E., Duque-Caro, H., ... Jackson, J. B. C. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8), e1600883.
- Pérez-Escobar, O. A., Chomicki, G., Condamine, F. L., Karremans, A. P., Bogarín, D., Matzke, N. J., Silvestro, D. and Antonelli, A. (2017). Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world 's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytologist*, 215, 891–905.
- Poinar JR, G., Rasmussen F.N., (2017). Orchids from the past, with a new species in Baltic amber. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183:327-333.
- Pridgeon, A.M., Cribb, J.P., Chase, W.M., & Rasmussen, F. (1999–2014). *Genera Orchidacearum*, Volumes 1–6. Oxford University Press, Oxford.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01266>.
- Pupulin, F. 2001. Contributions to a reassessment of Costa Rican Zygotetralinae (Orchidaceae). The genus *Kefersteinia*. *Rchb.f. Ann. Naturhist. Mus. Wien. Serie B* 3: 525-555.
- Ramirez S., Eltz T., Fujiwara M., Gerlach G, Goldman-Huertas B, Tsutsui N., Pierce N. (2011). Asynchronous Diversification in a Specialized Plant-Pollinator Mutualism. *Science*, 333, 1742–1746.

- Reeves, R. G., and E. Bermingham. (2006). Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiform fish. *Biol. J. Linn. Soc.* 88:235–255.
- Reid, W. (1998). Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology and Evolution*, 13(7), 275-280.
- Ronquist, F., Huelsenbeck J., (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574.
- Rosen, D. E. (1975). A Vicariance Model of Caribbean Biogeography. In *Systematic Zoology* (Vol. 24, Issue 4, p. 431). <https://doi.org/10.2307/2412905>
- Salazar G., & Cabrera L. (2013). Megadiversidad críptica: sistemática, evolución y biogeografía de linajes de orquídeas terrestres neotropicales. In XIX Congreso Mexicano de Botánica. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Santiago-Valentin, E., & Olmstead, R. G. (2004). Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. In *TAXON* (Vol. 53, Issue 2, pp. 299–319). <https://doi.org/10.2307/4135610>
- Sayers, E. W., Agarwala, R., Bolton, E. E., Brister, J. R., Canese, K., Clark, K., Connor, R., Fiorini, N., Funk, K., Hefferon, T., Holmes, J. B., Kim, S., Kimchi, A., Kitts, P. A., Lathrop, S., Lu, Z., Madden, T. L., Marchler-Bauer, A., Phan, L., ... Ostell, J. (2019). Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Research*, 47(D1), D23–D28.
- Streicher, J. W., Crawford, A. J., & Edwards, C. W. (2009). Multilocus molecular phylogenetic analysis of the montane Craugastor podiciferus species complex (Anura: Craugastoridae) in Isthmian Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 620–630.
- Swarts, N., Clements, M., Bower, C., & Miller, J. (2014). Defining conservation units in a complex of morphologically similar, sexually deceptive, highly endangered orchid. *Biological Conservation*, 174, 55-64.
- Ulloa Ulloa, C., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M. J., Bernal, R., Berry, P. E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., Forzza, R. C., Gradstein, S. R., Hokche, O., León, B., León-Yáñez, S., Magill, R. E., Neill, D. A., Nee, M., Raven, P. H., Stimmel, H., ... Jørgensen, P. M. (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, 358(6370), 1614–1617.

- van Ee, B. W., Berry, P. E., Riina, R., & Gutiérrez Amaro, J. E. (2008). Molecular Phylogenetics and Biogeography of the Caribbean-Centered Croton Subgenus Moacroton (Euphorbiaceae s.s.). In *The Botanical Review* (Vol. 74, Issue 1, pp. 132–165). <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9003-y>
- Villalobos, F. (2013). Tree squirrels: A key to understand the historic biogeography of Mesoamerica? In *Mammalian Biology* (Vol. 78, Issue 4, pp. 258–266). <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2013.02.003>
- Vogt-Schilb, H., Munoz, F., Richard F., & Schatz, B. (2015). Recent declines and range changes of orchids in Western Europe (France, Belgium and Luxembourg). *Biological Conservation*, 190, 133-141.
- Weaver, P. F., Cruz, A., Johnson, S., Dupin, J., & Weaver, K. F. (2016). Colonizing the Caribbean: biogeography and evolution of livebearing fishes of the genus *Limia* (Poeciliidae). In *Journal of Biogeography* (Vol. 43, Issue 9, pp. 1808–1819). <https://doi.org/10.1111/jbi.12798>
- Whitten, W. M., Blanco, M. A., Williams, N. H., Koehler, S., Carnevali, G., Singer, R. B., Endara, L., & Neubig, K. M. (2007). Molecular phylogenetics of *Maxillaria* and related genera (Orchidaceae: Cymbidieae) based on combined molecular data sets. *American Journal of Botany*, 94(11), 1860–1889
- Zambrano-Cuadro, N., Armas-Cedeño, G., Núñez-Muñoz, J., Pio-Salazar, J. Conservación de Orquídeas: “Sacha-Wiwa”, Parroquia de Guasaganda – Cantón La Maná_Provincia de Cotopaxi-Ecuador. *UTCiencia y Tecnología al servicio del pueblo* 6(3)_160-171.2019.
- Zhang, Z., Yan, Y., Tian, Y., Li, J., He, J., & Tang, Z. (2015). Distribution and conservation of orchid species richness in China. *Biological Conservation*, 181, 64-72.
- Zunino, M. (1994). La biogeografía histórica y la interpretación de la biodiversidad: algunas reflexiones metodológicas. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 62, 15-23.

8. Anexos

Anexo 1: Número de especies por registro de localidad

Especies	Registros de localidades
<i>adolphii</i>	49
<i>allenii</i>	33
<i>ampliflorum</i>	4
<i>anceps</i>	80
<i>biolleyi</i>	38
<i>bracteatum</i>	77
<i>bradeorum</i>	47
<i>brenesi</i>	15
<i>brevilabium</i>	23
<i>campanulatum</i>	14
<i>carinatum</i>	55
<i>carinulatum</i>	32
<i>cedralense</i>	7
<i>costaricense</i>	11
<i>ctenostachys</i>	6
<i>cucullatum</i>	216
<i>dendrobioides</i>	126
<i>densum</i>	79
<i>dichotomum</i>	18
<i>falcatum</i>	11
<i>gomezianum</i>	31
<i>grisebachianum</i>	32
<i>haberi</i>	9
<i>hematoglossum</i>	7
<i>hoehnei</i>	22
<i>horichii</i>	22
<i>imbricatum</i>	49
<i>inauditum</i>	52
<i>lankesteri</i>	10
<i>longicolumna</i>	12
<i>lutheri</i>	10
<i>meleagris</i>	26
<i>micranthum</i>	205
<i>microphyton</i>	81
<i>minus</i>	39
<i>nutantiflorum</i>	56
<i>ochroleucum</i>	176

<i>paleatum</i>	99
<i>pygmaeum</i>	20
<i>scalariforme</i>	10
<i>sigmoideum</i>	34
<i>stenophyllum</i>	16
<i>tigrinum</i>	12
<i>vaginale</i>	20
<i>vittariifolium</i>	16
TOTAL	2007

sl	max fill	Overlap	NODE DISTRIBUTION ELIMINTATIO N	USE FRACTIONAL COST	Scenario	Hits	Disjunt sister pairs	Supported disjunctions	Best Score	Nodes with removal	Reconst Cost	N. of reconst
0.5	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	0	1
0.5	1	0	2	0	2	1	3	0	0	1	0	1
0.5	1	0	0	1	3	1	11	5	1	22	24	2
0.5	1	0	0	0	4	4	8	2	1	27	24	16
0.5	1	10	2	1	5	1	3	0	0	1	0	1
0.5	1	10	2	0	6	1	3	0	0	1	0	1
0.5	1	10	0	1	7	2	8	3	1	21	24	8
0.5	1	10	0	0	8	2	10	6	1	24	24	3
0.5	0	0	2	1	9	1	3	0	0	1	0	1
0.5	0	0	2	0	10	1	3	0	0	1	0	1
0.5	0	0	0	1	11	1	12	6	1	21	22	3
0.5	0	0	0	0	12	2	12	6	1	28	22	5
0.5	0	10	2	1	13	1	3	0	0	1	0	1
0.5	0	10	2	0	14	1	3	0	0	1	0	1
0.5	0	10	0	1	15	2	11	3	1	27	22	4
0.5	0	10	0	0	16	1	13	6	1	26	22	2
1	1	0	2	1	17	1	3	0	0	1	0	1
1	1	0	2	0	18	1	3	0	0	1	0	1
1	1	0	0	1	19	1	11	6	1	25	24	1
1	1	0	0	0	20	1	11	7	1	27	24	4
1	1	10	2	1	21	688	5	0	0	1	31	4
1	1	10	2	0	22	1	3	0	0	1	0	1
1	1	10	0	1	23	2	9	2	1	21	24	6
1	1	10	0	0	24	1	11	6	1	24	24	1
1	0	0	2	1	25	1	3	0	0	1	0	1
1	0	0	2	0	26	1	1	1	0	1	1	1
1	0	0	0	1	27	4	9	2	1	23	24	9
1	0	0	0	0	28	4	8	2	1	23	24	9
1	0	10	2	1	29	672	5	0	0	1	31	4
1	0	10	2	0	30	1	3	0	0	3	0	1
1	0	10	0	1	31	7	6	0	1	21	24	33
1	0	10	0	0	32	4	8	0	1	20	24	10

Anexo 4: Códigos de GenBank para las especies estudiadas

Nombre científico	Codigo GenBank
<i>Camaridium bradeorum</i>	DQ210928
<i>Camaridium carinatum</i>	KP278260
<i>Camaridium carinulatum</i>	DQ210774
<i>Camaridium ctenostachys</i>	DQ210899
<i>Camaridium cucullatum</i>	DQ210708
<i>Camaridium dendrobioides</i>	DQ210592
<i>Camaridium horichii</i>	DQ210937

<i>Camaridium ochroleucum</i>	DQ210636
<i>Camaridium paleatum</i>	DQ210907
<i>Camaridium scalariforme</i>	DQ210595
<i>Maxillaria adolphii</i>	DQ210609
<i>Maxillaria allenii</i>	DQ210611
<i>Maxillaria ampliflora</i>	DQ210612
<i>Maxillaria anceps</i>	DQ209971
<i>Maxillaria biolleyi</i>	DQ210591
<i>Maxillaria bracteata</i>	DQ210710
<i>Maxillaria brevilabia</i>	DQ210940
<i>Maxillaria campanulata</i>	DQ209891
<i>Maxillaria cedralensis</i>	DQ209916
<i>Maxillaria concavilabia</i>	DQ210930
<i>Maxillaria conferta</i>	DQ211016
<i>Maxillaria densa</i>	DQ210629
<i>Maxillaria dichotoma</i>	DQ210926
<i>Maxillaria falcata</i>	DQ210622
<i>Maxillaria gomeziana</i>	DQ210796
<i>Maxillaria grisebachiana</i>	DQ211017
<i>Maxillaria haberi</i>	DQ209881
<i>Maxillaria imbricata</i>	DQ210828
<i>Maxillaria inaudita</i>	DQ211004
<i>Maxillaria lankesteri</i>	DQ210759
<i>Maxillaria longicolumna</i>	DQ210978
<i>Maxillaria lutheri</i>	DQ210909
<i>Maxillaria meleagris</i>	DQ211014
<i>Maxillaria microphyton</i>	DQ210815
<i>Maxillaria minor</i>	DQ210933
<i>Maxillaria parviflora</i>	DQ210643
<i>Maxillaria pseudoneglecta</i>	DQ209874
<i>Maxillaria punctostriata</i>	DQ210896
<i>Maxillaria schlechteriana</i>	DQ210803
<i>Maxillaria sigmoidea</i>	DQ210590
<i>Maxillaria tigrina</i>	DQ210625
<i>Maxillaria tonduzii</i>	DQ210600
<i>Maxillaria trilobata</i>	DQ210602
<i>Maxillaria umbratilis</i>	DQ210935
<i>Maxillaria vaginalis</i>	DQ210805
<i>Maxillaria vittariifolia</i>	DQ209921

<i>Maxillaria wercklei</i>	DQ210959
<i>Mormolyca gracilipes</i>	KP278328

Anexo 5: Mapas de distribución resultantes.



Figura 1. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium horichii* (azul) y *Camaridium micranthum* (rojo).



Figura 2. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium stenophyllum* (azul) y *Camaridium grisebachianum* (rojo).



Figura 3. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium carinatum* (rojo) y *Camaridium hoehnei* (azul).



Figura 4. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium gomezianum* y el clado A.



Figura 5. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium densum* (azul) y *Camaridium microphyton* (rojo).



Figura 6. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium cuculatum*, (rojo) *Camaridium hematoglossum* y *Camaridium scalariforme* (azul).

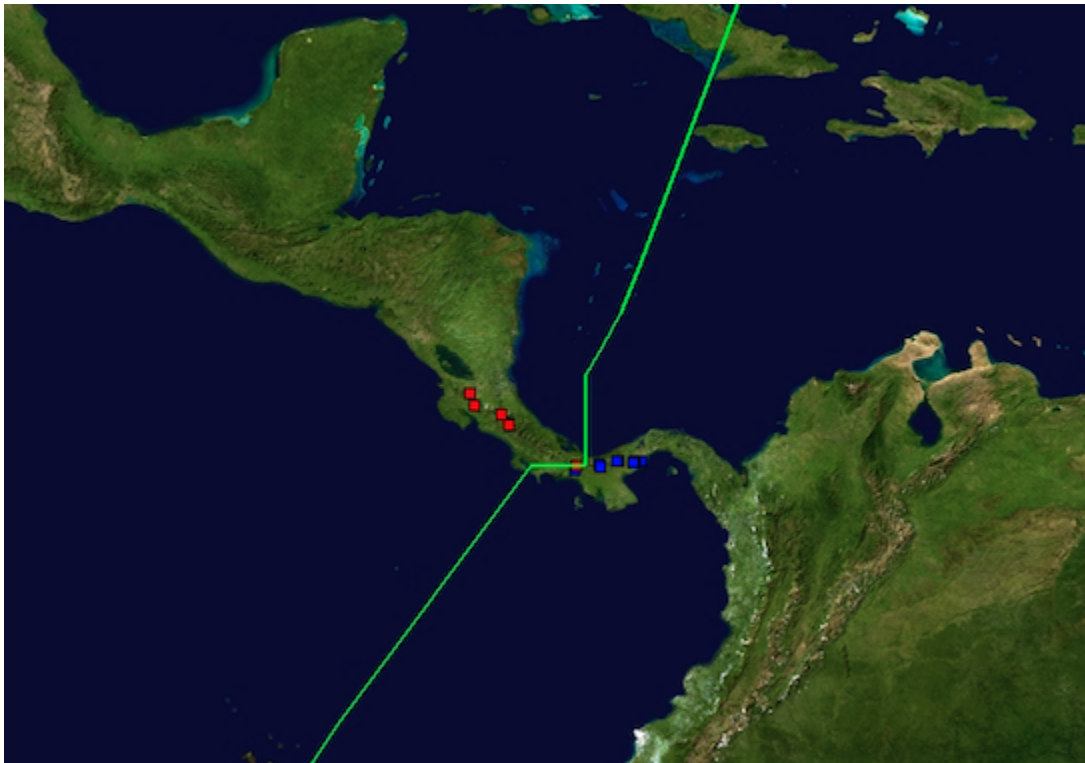


Figura 7. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium allenii* (azul) y *Camaridium costaricense* (rojo).

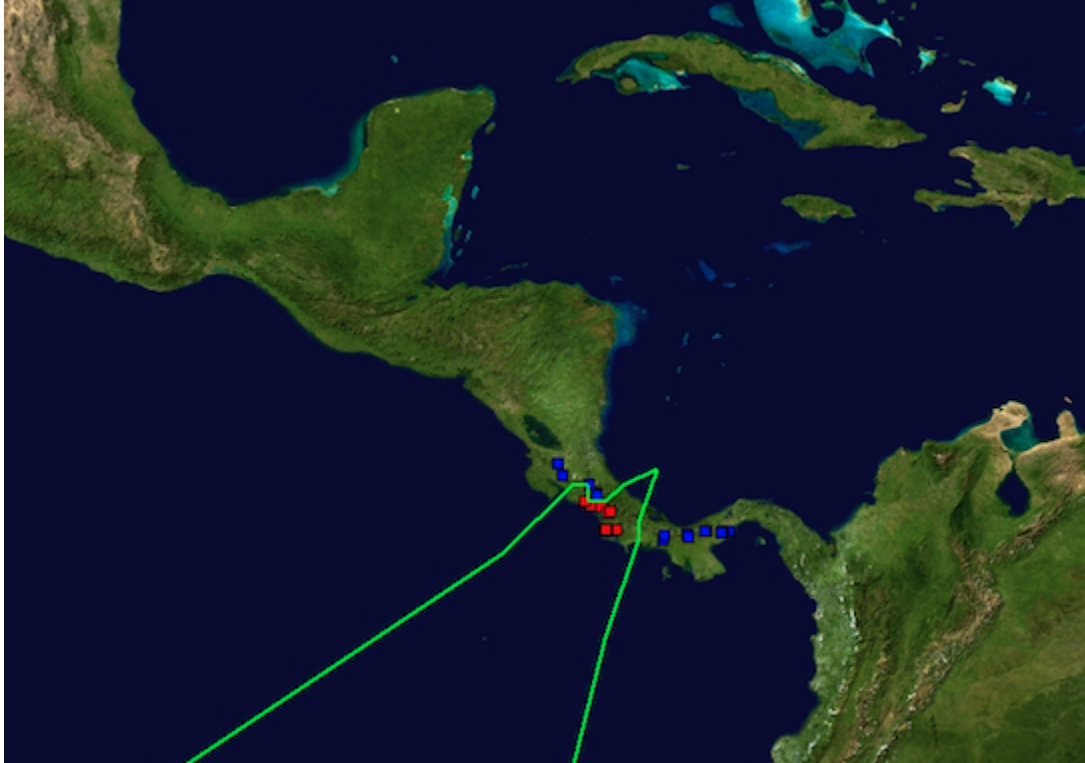


Figura 8. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium ochroleucum*.

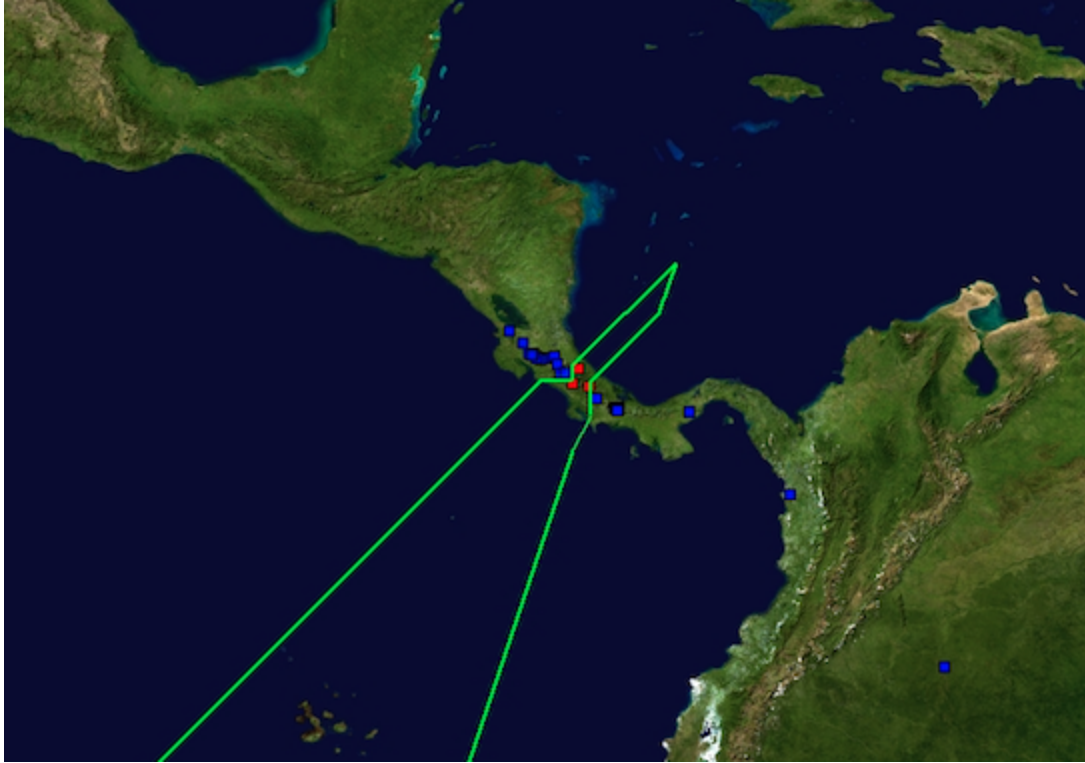


Figura 9. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium vittariifolium* (rojo), nodo 6 y 7 (azul).

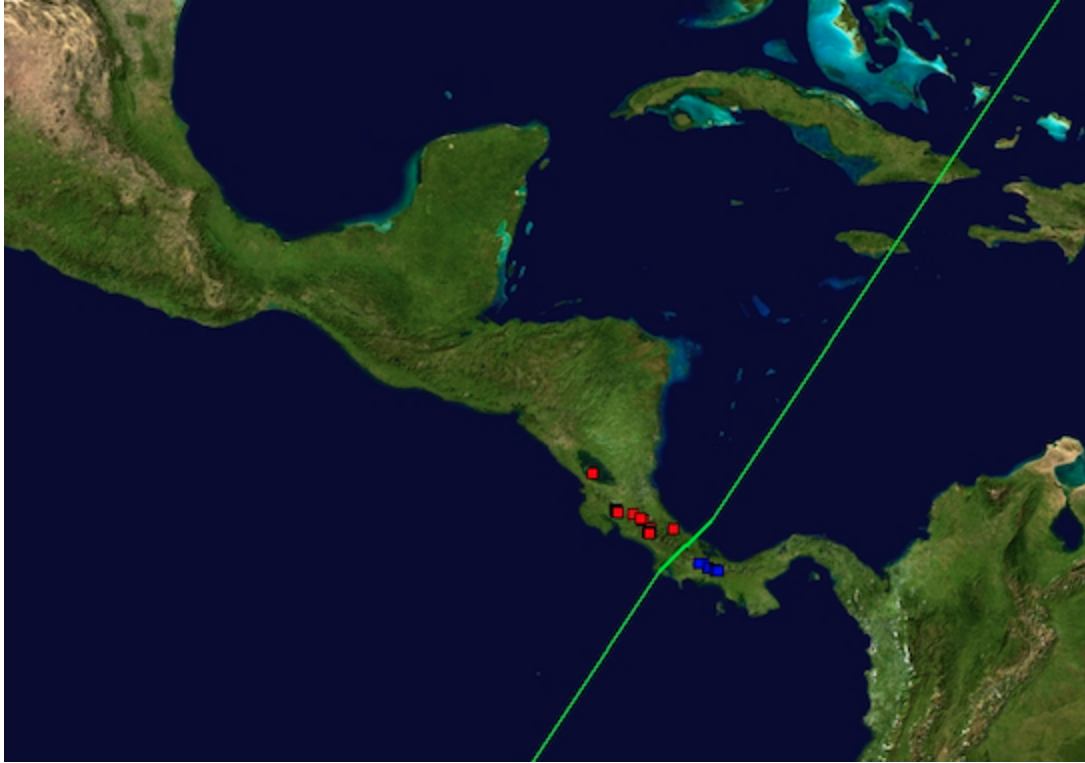


Figura 10. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium bradeorum* (rojo) y *Camaridium campanulatum* (azul).

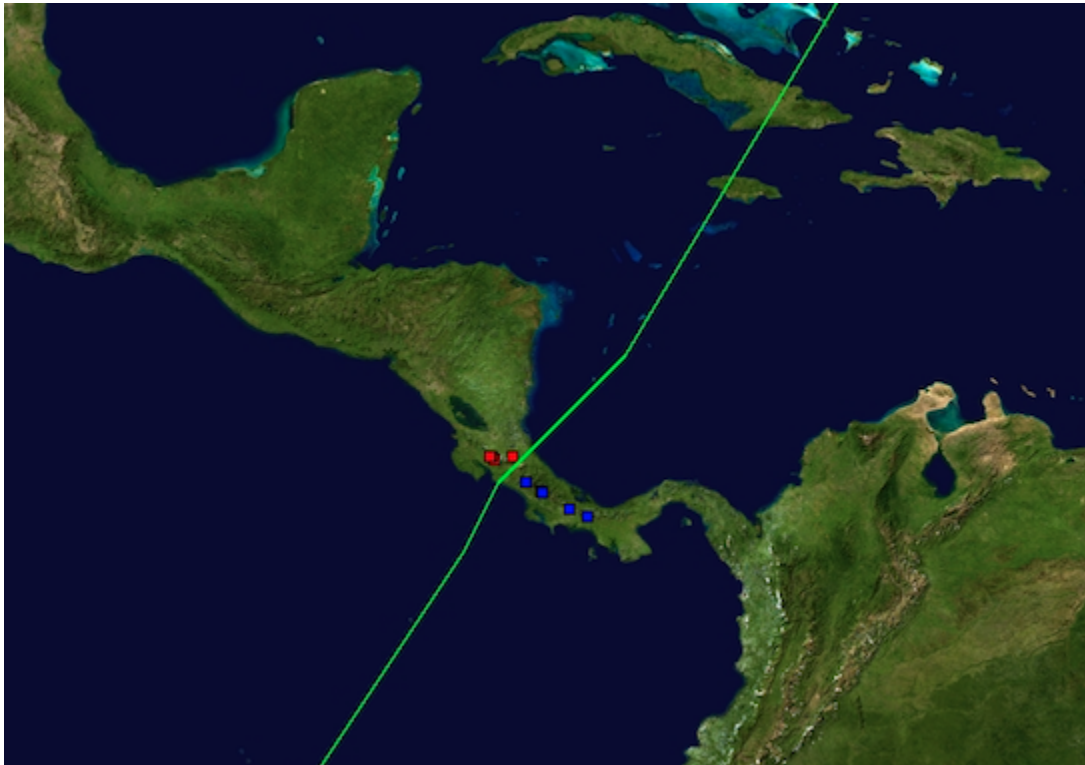


Figura 11. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium lutheri* (rojo) y *Camaridium sigmoideum* (azul).



Figura 12. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Camaridium ctenostachys* (azul) y *Camaridium haberi* (rojo).

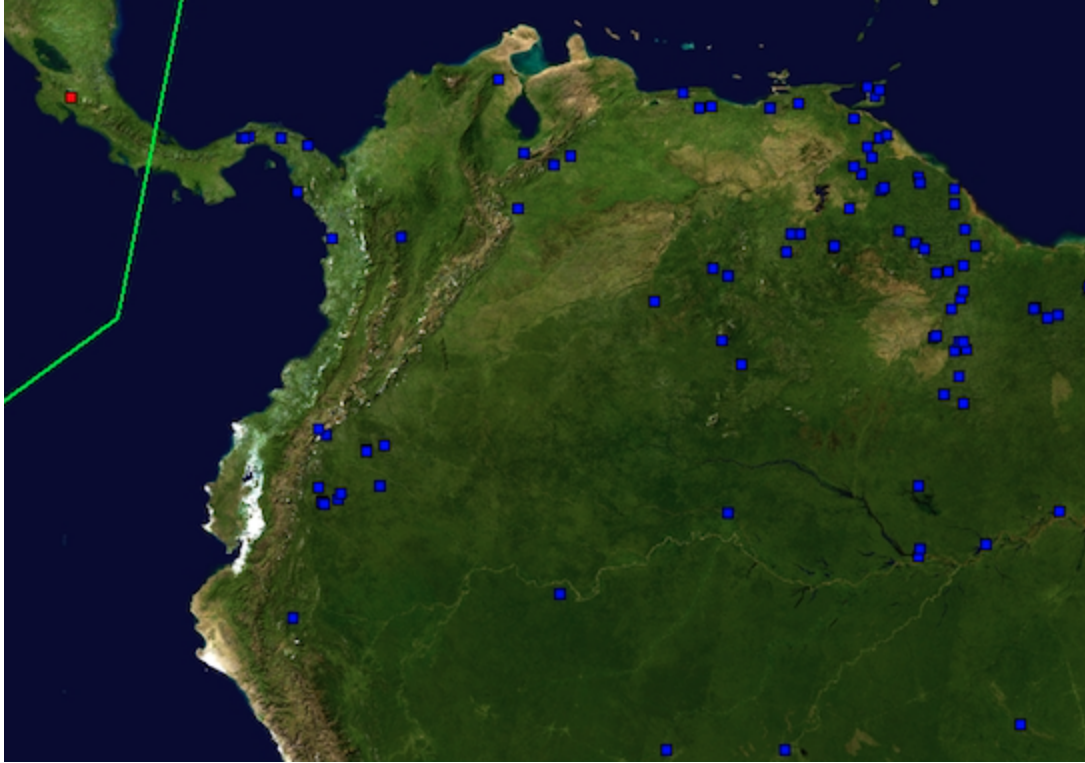


Figura 13. Disyunción espacial identificada en la distribución de *Mormolyca gracilipes* (rojo) y el ancestro en el nodo 11.

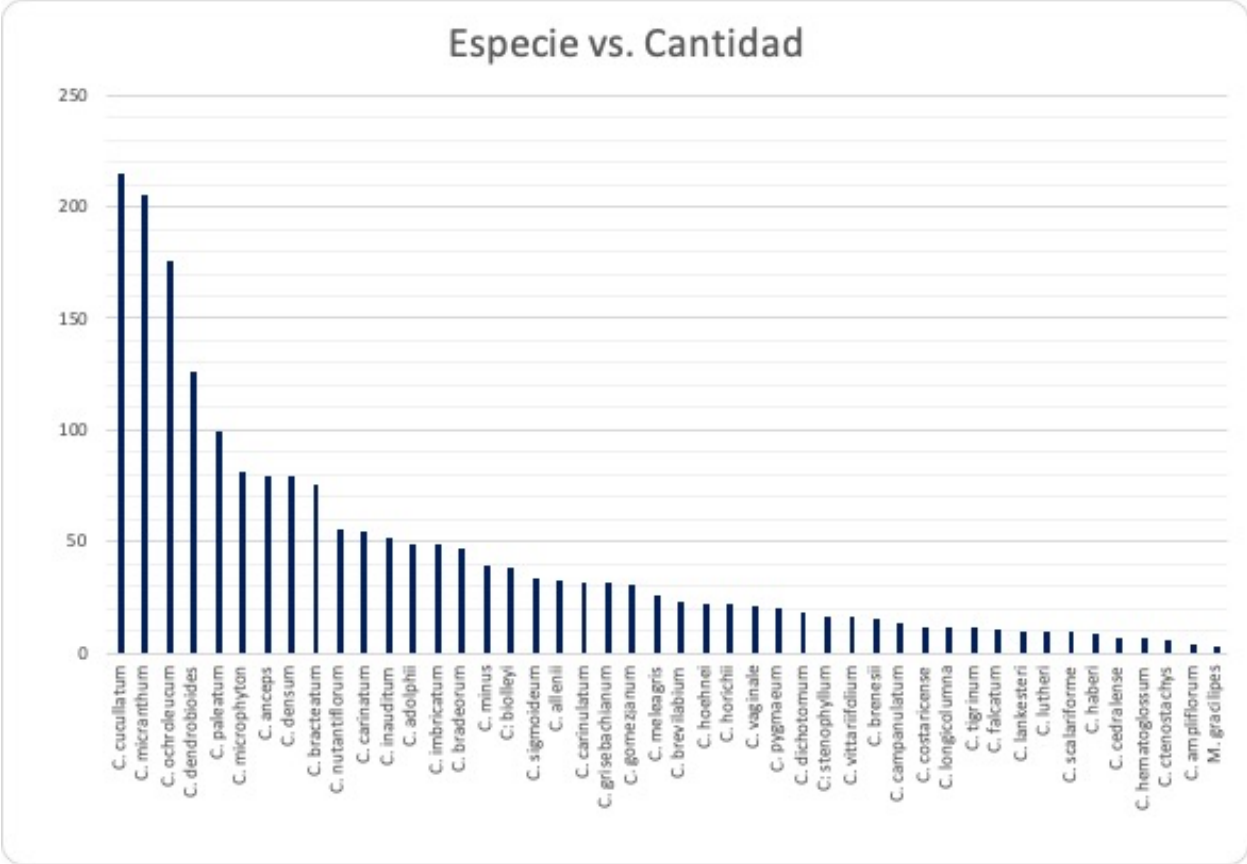


Figure 14. Gráfico comparativo de las especies de *Camaridium* en relación con la cantidad de datos analizados.