Universiteit Leiden
The Netherlands

Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama

Bogarin Chaves, D.G.

Citation

Bogarin Chaves, D. G. (2019, July 2). *Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama*. Retrieved from https://hdl.handle.net/1887/74526

Version:	Not Applicable (or Unknown)
License:	Leiden University Non-exclusive license
Downloaded from:	https://hdl.handle.net/1887/74526

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).

Cover Page

Universiteit Leiden

Leiden University Repository

The handle http://hdl.handle.net/1887/74526 holds various files of this Leiden University dissertation.

Author: Bogarin Chaves, D.G.
Title: Evolutionary diversification and historical biogeography of orchidaceae in Central America with emphasis on Costa Rica and Panama
Issue Date: 2019-07-02

Resumen

Históricamente, el istmo de Costa Rica y Panamá ha sido una fuente de fascinación por su posición estratégica que une América del Norte con América del Sur. El istmo es una de las regiones con mayor biodiversidad del mundo donde Orchidaceae es el grupo de plantas más rico en especies. El área alberga más de 2,010 especies de orquídeas; representando aproximadamente el 8% de todas las especies de la familia en aproximadamente el 1% de la superficie de la Tierra. Tres géneros de orquídeas se encuentran entre los seis grupos de angiospermas más diversos que superan las 1.000 especies: *Epidendrum* L. (1,459 especies), *Lepanthes* Sw. (1,125) y *Stelis* Sw. (1,128). El origen de esta extraordinaria diversidad de orquídeas se ha atribuido al hábitat epífito, la fotosíntesis de CAM, los mecanismos de polinización, los procesos orogénicos, las fluctuaciones climáticas pasadas o las innovaciones clave, como las colonizaciones (extrínsecas) o la evolución de rasgos (intrínsecas). Sin embargo, la influencia de estos factores en la diversificación de los linajes de orquídeas neotropicales más especiosos no se ha evaluado debido al conocimiento insuficiente sobre estos desafiantes y complejos grupos. En esta tesis, me enfoqué en el género de orquídeas hiperdiversas *Lepanthes*, como modelo de estudio para investigar los procesos evolutivos que promovieron la diversificación de especies. Para probar las hipótesis sobre los principales impulsores de la evolución de estas orquídeas miniatura, mejoramos la taxonomía de *Lepanthes* y aliados mediante la combinación de caracteres morfológicos con filogenias sólidas, densamente muestreadas en conjunto con métodos comparativos filogenéticos, describimos un nuevo sistema de polinización en el grupo e identificamos caracteres morfológicos asociados con mecanismos de polinización similares combinando observaciones de campo, microscopía e histoquímica y discutimos el impacto de los procesos orogénicos (formación de los Andes y América Central) en la riqueza real de especies de *Lepanthes*. Esta tesis proporciona nuevos conocimientos en taxonomía y sistemática, sistemas de polinización, biogeografía e historia evolutiva de *Lepanthes* y aliados para entender la compleja evolución de uno de los linajes de angiospermas más ricos en especies en el Neotrópico. *Lepanthes* contiene más de 1,128 especies y constantemente están descubriendo nuevas especies. Describí dos nuevas especies de Panamá basadas en observaciones morfológicas, llamadas *Lepanthes aures-ursinae* y *Lepanthes vertebrata*. Algunas especies son fácilmente diagnosticables en función de los caracteres morfológicos, sin embargo, otras que pertenecen a complejos de especies que son difíciles de separar debido a la similitud morfológica, especialmente en los rasgos florales. Además, los linajes derivados de las diversificaciones rápidas a menudo son difíciles de resolver utilizando la morfología o unos pocos marcadores estándar de códigos de barras de ADN. Por lo tanto, utilicé el enfoque de enriquecimiento híbrido anclado (AHE por sus siglas en inglés) para obtener 446 marcadores de los tres genomas de las plantas con el fin de revelar las relaciones de las especies en el grupo de *Lepanthes horrida*, endémico de Costa Rica y Panamá. Obtuve una filogenia completamente resuelta inferida con estimaciones de árboles de especies basadas en métodos de coalescencia y revelé dos especies no descritas, llamadas *L. amicitiae* y *L. genetoapophantica*. Además, encontré una alta discordancia topológica entre los árboles de genes individuales, lo que sugiere que la hibridación o poliploidía puede haber promovido la especiación en el linaje a través de la formación de nuevos taxones híbridos. Al igual que la poca comprensión de las relaciones inter-específicas, las relaciones inter-genéricas en el clado de *Lepanthes* no han sido claras

debido al insuficiente muestreo filogenético y a la naturaleza convergente y variable de sus rasgos fenotípicos. Para aclarar estas relaciones, utilicé métodos comparativos filogenéticos para probar la idoneidad de rasgos seleccionados para delimitaciones genéricas en el clado de *Lepanthes*, evaluando cada nombre genérico propuesto en el grupo. Basándome en estos hallazgos, propuse una nueva clasificación que reconocía catorce géneros, incluidos cuatro conceptos genéricos novedosos, y discutí los cambios necesarios para reorganizar el clado de *Lepanthes*. De los 18 rasgos morfológicos evaluados, identifiqué 16 plesiomorfías, 12 caracteres homoplásticos y 7 sinapomorfías, las últimas de las cuales son características reproductivas, en su mayoría relacionadas con la polinización por pseudocopulación y posiblemente correlacionadas con diversificaciones rápidas dentro de *Lepanthes*. Además, los estados ancestrales de algunos caracteres reproductivos sugieren que estos rasgos están asociados con mecanismos de polinización similares que promueven la homoplasia. El papel de los polinizadores como impulsores de la diversidad de especies en el clado de *Lepanthes* es en gran parte desconocido porque el conocimiento de los sistemas de polinización es escaso. El único sistema de polinización conocido en el grupo es la estrategia pseudocopulatoria de *Lepanthes* que involucra mosquitos machos de hongos (Diptera, Sciaridae). Por lo tanto, divulgé el mecanismo de polinización del *Trichosalpinx* estrechamente relacionado de *Lepanthes* a través del estudio del comportamiento de los polinizadores y la anatomía floral. Encontré que dos especies de *Trichosalpinx* son polinizadas exclusivamente por mosquitos ceratopogónidos hembra del género *Forcipomyia* (Diptera, Ceratopogonidae). Detecté la secreción de carbohidratos y proteínas en el labelo de la flor técnicas de microscopía e histoquímica. Estas secreciones pueden estimular el instinto de recolección de proteínas de las moscas de la hembra. Estos mosquitos muestran mandíbulas bien desarrolladas y lacinias poco desarrolladas, lo que indica que se alimentan principalmente dela hemolinfa de invertebrados hospederos. Las flores de *Trichosalpinx* ofrecen pequeñas cantidades de proteínas y carbohidratos que pueden actuar como saborizantes dentro de un complejo sistema engañoso. Algunas otras angiospermas como *Bulbophyllum* (Orchidaceae), *Ceropegia* spp. (Asclepiadaceae) y *Theobroma cacao* (Malvaceae) que también son polinizadas por mosquitos ceratopogónidos, poseen flores similares a *Trichosalpinx* de color púrpura oscuro, ciliadas y emplean miofilia, sapromiofilia o cleptomiofilia como estrategias para explotar a diferentes familias de Dipteros como polinizadores. Una *Forcipomyia* sp. (Euprojoannisia) es cleptoparásita lo que sugiere que la cleptomiofilia pudo haber evolucionado en *Trichosalpinx*. La morfología floral similar entre los miembros de *Trichosalpinx* y algunas especies de los géneros estrechamente relacionados *Anathallis* y *Lankesteriana* sugiere que todos están polinizados por mosquitos ceratopogónidos. Para probar más a fondo esta hipótesis, estudié la micromorfología e histoquímica de las flores de *Trichosalpinx*, *Anathallis* y *Lankesteriana* y encontré secreciones florales similares como carbohidratos y proteínas en el labelo y pétalos que apoyan una hipótesis de paralelismo floral impulsado por polinizadores similares. Por otro lado, para entender el papel de los factores abióticos en la diversificación de *Lepanthes*, como el impacto de la orogenia de los Andes y la influencia de regiones vecinas como la Amazonía, América Central y las Antillas en la composición de especies existentes, inferimos la historia biogeográfica y la dinámica de la especiación, extinción y migración de los dos grupos de orquídeas neotropicales más grandes, Cymbidieae y Pleurothallidinae, utilizando dos filogenias de orquídeas densamente muestreadas. Encontramos que la mayoría de estos linajes de orquídeas solo se originaron en los últimos 20-15 Ma. Los linajes

andinos se derivan de los ancestros amazónicos de las tierras bajas, con contribuciones adicionales de América Central y las Antillas. La diversificación de especies se correlaciona con la orogenia andina, y las migraciones y recolonizaciones múltiples a través de los Andes indican que las montañas no restringen la dispersión de las orquídeas en escalas de tiempo largas. Esto sugiere que la elevación de las montañas promovió la diversificación de las especies en todas las zonas elevadas. Derivado de este estudio, también encontramos tres cambios de tasas de diversificación en Pleurothallidinae y a su vez con las tasas de diversificación más altas en *Lepanthes*. Para investigar más a fondo estas tasas de diversificación y también la historia biogeográfica de *Lepanthes*, aumenté el muestreo de especies al 25%. Encontré que *Lepanthes* probablemente se originó en los Andes Centrales (CA) y se diversificó entre 7-8 Ma durante el Mioceno. El género llegó al sur de América Central (SCA) desde la región andina dos veces y los linajes existentes del norte de América Central (NCA) y las Antillas (WI) probablemente se derivan de ancestros de SCA, lo que sugiere que el istmo de Panamá sirvió como un puente terrestre para linajes derivados de ancestros andinos. Como se descubrió anteriormente para Pleurothallidinae, la cladogénesis por especiación dentro del área fue el modelo biogeográfico más común para *Lepanthes*. Las rutas de dispersión más frecuentes fueron SCA con NCA y NA y NA con CA. Dos de los clados más recientes de *Lepanthes* que contienen especies de SCA experimentaron cambios en la diversificación de especies con una aceleración de alrededor de 2.5 Ma. Esta aceleración no se correlacionó estrictamente con la orogenia. La evidencia paleoclimática indica que los períodos de enfriamiento comenzaron antes de 2.7 Ma y esto se correlaciona parcialmente con las diversificaciones de especies de *Lepanthes* en SCA. Las exploraciones botánicas, la documentación morfológica básica y el trabajo alfa-taxonómico son los puntos de partida para inferir filogenias sólidas, densamente muestreadas útiles para probar hipótesis evolutivas sobre diversificaciones de especies en linajes de orquídeas hiperdiversas. Además, las nuevas técnicas, como la secuenciación de nueva generación junto con los métodos basados en la coalescencia, son una herramienta poderosa para resolver relaciones filogenéticas complicadas en linajes derivados de diversificaciones rápidas y recientes. La selección de los marcadores moleculares más informativos detectados en los conjuntos de datos filogenómicos sería una estrategia adecuada para aumentar aún más el muestreo debido a que el análisis de grandes conjuntos de datos de cientos de especies y marcadores puede ser computacionalmente arduo. Además, los conjuntos de datos filogenómicos proporcionan información adicional sobre fenómenos biológicos, como la clasificación de linajes incompletos, la hibridación o la poliploidía que podrían causar discordancia entre los árboles de genes individuales. Las delimitaciones intergénicas problemáticas pueden mejorarse mediante la evaluación de rasgos morfológicos adecuados con métodos comparativos filogenéticos para detectar sinapomorfías y caracteres homoplásticos. Estoy seguro de que esta estrategia mejorará aún más la sistemática de la Pleurothallidinae en su conjunto. Esta subtribu desafió a los botánicos sistemáticos y taxónomos durante siglos debido a la homoplasia floral que aquí evaluamos y que posiblemente es el resultado de sistemas de polinización similares. Sin embargo, a pesar de los nuevos descubrimientos realizados sobre la polinización de *Lepanthes* y *Trichosalpinx* durante mi proyecto de doctorado, se necesitan muchas más observaciones sobre otras especies y géneros para comprender completamente la influencia de los polinizadores en la diversificación y evolución de los rasgos florales. Estos sistemas deben ser divulgados no solo describiendo el sistema de polinización sino también relacionando el comportamiento y la histo-

ria natural de los polinizadores con la estrategia de atracción floral. Basados en dos filogenias de orquídeas ampliamente muestreadas, combinadas con modelos de diversificación estadísticamente robustos, nuestros resultados revelan que la diversificación de orquídeas andinas ha seguido de cerca la orogenia andino-centroamericana. Además, el aumento de algunas montañas neotropicales tuvo poco efecto en la restricción de la dispersión biótica de las orquídeas, lo que sugiere que son barreras semipermeables para los organismos de las tierras bajas, cuya capacidad de dispersión está más probablemente relacionada con rasgos intrínsecos (por ejemplo, tamaño de la semilla, mecanismo de dispersión o mutualismos). Finalmente, *Lepanthes* mostró las tasas más altas de especiación en las Pleurothallidinae. Se estima que el género se ha diversificado recientemente, entre 5-10 Ma. Las investigaciones futuras deberían centrarse en aumentar el muestreo de especies y agregar nuevos marcadores múltiples para resolver los nodos recalcitrantes en las filogenias. Del mismo modo, el papel de los biomas existentes e importantes en la diversificación de los grupos de orquídeas más diversos dentro de Pleurothallidinae (es decir, los bosques montanos) debe estudiarse más a fondo para garantizar que no solo las especies de orquídeas sino también los polinizadores y hospederos asociados sobrevivan el calentamiento global en curso en las zonas frías y elevadas donde éstos grupos son más diversos.