



**UNIVERSIDAD POLITÉCNICA SALESIANA  
SEDE QUITO  
CARRERA DE BIOTECNOLOGÍA**

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *MASDEVALLIA*  
(ORCHIDACEAE) EN ECUADOR MEDIANTE EL MARCADOR MOLEULAR ITS.**

**Trabajo de titulación previo a la obtención del título de:  
INGENIERO BIOTECNÓLOGO**

**AUTOR: MIGUEL ALEJANDRO CAHUASQUÍ VALLEJO**

**TUTOR: IBARRA MARTÍNEZ MARCO VINICIO**

**Quito-Ecuador**

**2026**

**CERTIFICADO DE RESPONSABILIDAD Y AUTORÍA DEL TRABAJO DE  
TITULACIÓN**

Yo Miguel Alejandro Cahuasquí Vallejo con documento de identificación N° 1722584032 manifiesto que:

Soy el autor y responsable del presente trabajo; y, autorizo a que sin fines de lucro la Universidad Politécnica Salesiana pueda usar, difundir, reproducir o publicar de manera total o parcial el presente trabajo de titulación.

Quito, 12 de marzo del año 2026

Atentamente,



-----  
Miguel Alejandro Cahuasquí Vallejo

CI:1722584032

**CERTIFICADO DE CESIÓN DE DERECHOS DE AUTOR DEL TRABAJO DE  
TITULACIÓN A LA UNIVERSIDAD POLITÉCNICA SALESIANA**

Yo, Miguel Alejandro Cahuasquí Vallejo con documento de identificación No.1722584032, expreso mi voluntad y por medio del presente documento cedo a la Universidad Politécnica Salesiana la titularidad sobre los derechos patrimoniales en virtud de que soy autor del Trabajo experimental: “Análisis filogenético y biogeográfico del género *Masdevallia* (Orchidaceae) en Ecuador mediante el marcador molecular ITS”, el cual ha sido desarrollado para optar por el título de: Ingeniero Biotecnólogo, en la Universidad Politécnica Salesiana, quedando la Universidad facultada para ejercer plenamente los derechos cedidos anteriormente.

En concordancia con lo manifestado, suscribo este documento en el momento que hago la entrega del trabajo final en formato digital a la Biblioteca de la Universidad Politécnica Salesiana

Quito, 12 de marzo del año 2026

Atentamente,



-----  
Miguel Alejandro Cahuasquí Vallejo

CI: 1722584032

## CERTIFICADO DE DIRECCIÓN DEL TRABAJO DE TITULACIÓN

Yo, Marco Vinicio Ibarra Martínez con documento de identificación N° 1720878329, docente de la Universidad Politécnica Salesiana, declaro que bajo mi tutoría fue desarrollado el trabajo de titulación: “Análisis filogenético y biogeográfico del género *Masdevallia* (Orchidaceae) en Ecuador mediante el marcador molecular ITS”, realizado por Miguel Alejandro Cahuasquí Vallejo con documento de identificación N° 1722584032, obteniendo como resultado final el trabajo de titulación bajo la opción Trabajo experimental que cumple con todos los requisitos determinados por la Universidad Politécnica Salesiana.

Quito, 12 de marzo del año 2026

Atentamente,



-----  
Ing. Marco Vinicio Ibarra Martínez. MSc

CI: 1720878329

## Dedicatoria y agradecimiento

Quiero dedicar este trabajo a mi mami que ha sido siempre la persona que me ha brindado apoyo incondicional, siempre ha dado su mejor esfuerzo, soy el producto de ello y aunque a veces me he equivocado creo que la mejor forma de enmendarlo es demostrando que he cambiado y que nunca más la haré preocupar innecesariamente, gracias por el ejemplo que me brindas y por sacarnos adelante cuando las cosas estuvieron difíciles, gracias a la vida por poder contar con una persona tan maravillosa como mi mami. Nada de esto sería posible sin ti, ¡Gracias!

## Resumen

Este estudio examina las relaciones filogenéticas y patrones biogeográficos del género *Masdevallia* en Ecuador, utilizando el marcador nuclear ITS con el fin de mejorar su delimitación taxonómica y aportar criterios para la conservación de un linaje altamente diverso y morfológicamente complejo. Se busca inferir la filogenia de especies ecuatorianas y evaluar su estructura espacial a partir de información molecular y geográfica. Se compilaron secuencias ITS de bases públicas tomando en cuenta cuáles están presentes en Ecuador. Aplicamos control de calidad, alineamiento con MUSCLE y selección de modelos evolutivos. Las inferencias filogenéticas se realizaron con RAxML y MrBayes, mientras que la reconstrucción biogeográfica se efectuó con RASP mediante el enfoque BBM, integrando registros de distribución sobre el gradiente andino ecuatoriano. Los resultados anticipan una resolución interespecífica superior respecto a los marcadores plastídicos, la identificación de clados con soporte congruente de dispersión, vicariancia y aislamiento altitudinal. Además, se proyecta el reconocer áreas clave de diversificación a lo largo del eje andino. Los hallazgos contribuirán a priorizar la conservación de especies endémicas y amenazadas, fortaleciendo la comprensión evolutiva y biogeográfica de las Orchidaceae en Ecuador.

Palabras clave: *Masdevallia*, Biogeografía, Filogenia, Vicariancia.

## Abstract

This study examines the phylogenetic relationships and biogeographic patterns of the genus *Masdevallia* in Ecuador, using the nuclear ITS marker in order to improve its taxonomic delimitation and provide criteria for the conservation of a highly diverse and morphologically complex lineage. The aim is to infer the phylogeny of Ecuadorian species and to evaluate their spatial structure based on molecular and geographic information. ITS sequences were compiled from public databases, considering those present in Ecuador. Quality control, alignment using MUSCLE, and evolutionary model selection were applied. Phylogenetic inferences were performed using RAxML and MrBayes, while biogeographic reconstruction was carried out with RASP using the BBM approach, integrating distribution records along the Ecuadorian Andean gradient. The results are expected to show higher interspecific resolution compared to plastid markers, as well as the identification of clades with congruent support for dispersal, vicariance, and altitudinal isolation. In addition, the recognition of key areas of diversification along the Andean axis is anticipated. These findings will contribute to prioritizing the conservation of endemic and threatened species, strengthening the evolutionary and biogeographic understanding of Orchidaceae in Ecuador.

Keywords: *Masdevallia*, Biogeography, Phylogeny, Vicariance.

<b>1</b>	<b><i>Introducción</i></b> .....	<b>1</b>
<b>2</b>	<b><i>Fundamentación teórica</i></b> .....	<b>3</b>
<b>2.1</b>	<b>Familia Orchidaceae</b> .....	<b>3</b>
2.1.1	Importancia de las orquídeas.	4
2.1.2	Clasificación general de las orquídeas.	5
<b>2.2</b>	<b>Género <i>Masdevallia</i></b> .....	<b>6</b>
2.2.1	Definición del género <i>Masdevallia</i>	6
2.2.2	Distribución geográfica.	8
2.2.3	Taxonomía	10
2.2.4	Morfología	11
2.2.5	Especies registradas en el Ecuador	14
<b>2.3</b>	<b>Marcadores moleculares en sistemática de orquídeas</b> .....	<b>14</b>
2.3.1	Marcadores plastidiales y nucleares usados en Pleurothallidinae.	14
2.3.2	Región ITS: estructura, evolución y aplicaciones filogenéticas.	16
<b>2.4</b>	<b>Filogenia y biogeografía histórica</b> .....	<b>17</b>
2.4.1	Fundamentos de la inferencia filogenética.	17
2.4.2	Reconstrucción de áreas ancestrales.	18
2.4.3	Uso del método BBM implementado en RASP en estudios filogenéticos.	18
<b>3</b>	<b><i>Materiales y métodos</i></b> .....	<b>19</b>
<b>3.1</b>	<b>Alineamiento de secuencias y análisis filogenético</b> .....	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
3.1.1	Selección del taxón y recopilación de secuencias	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
3.1.2	Procesamiento y alineamiento de secuencias	20
3.1.3	Selección de modelo evolutivo.	<b>Error! Bookmark not defined.</b>

3.1.4	Selección del modelo evolutivo y análisis de Inferencia Bayesiana	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>3.2</b>	<b>Análisis biogeográfico</b>	<b>22</b>
3.2.1	Delimitación de áreas geográficas de <i>Masdevallia</i> en Ecuador.	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
3.2.2	Reconstrucción ancestral de áreas con RASP (método BBM).	23
3.2.3	Parámetros y escenarios de dispersión/extinción considerados.	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>4</b>	<b>Resultados y discusión</b>	<b>26</b>
<b>4.1</b>	<b>Análisis filogenético</b>	<b>27</b>
4.1.1	Máxima Verosimilitud.	27
4.1.2	Inferencia Bayesiana	<b>Error! Bookmark not defined.</b>
<b>4.2</b>	<b>Análisis biogeográfico</b>	<b>33</b>
4.2.1	Reconstrucción de áreas ancestrales mediante RASP-BBM33	
<b>5</b>	<b>Conclusiones</b>	<b>34</b>
<b>6</b>	<b>Recomendaciones</b>	<b>36</b>
<b>7</b>	<b>Bibliografía</b>	<b>36</b>
<b>8</b>	<b>Anexos</b>	<b>44</b>
<b>8.1</b>	<b>Listado de especies registradas en el Ecuador</b>	<b>44</b>
<b>9</b>	<b>Bibliografía</b>	<i>Error! Bookmark not defined.</i>

## Índice de Figuras

Figura 1 Masdevallia Uniflora esquema general de sus componentes florales y hábito de crecimiento. . . . .	7
Figura 2 Distribución, registros de Masdevallia spp. en Ecuador. ....	9
Figura 3 Masdevallia amabilis.....	11
Figura 4 Masdevallia tavaensis.....	11
Figura 5 Masdevallia luerorum, características morfológicas.....	13
Figura 6 Estructura de la región ITS del ADN ribosomal nuclear. ....	16
Figura 7 Secuencias cargadas en el programa MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) V12....	26
Figura 8Árbol filogenético por Máxima Verosimilitud. Bootstraps sobre ramas con valores entre 85 al 100% de probabilidad. Clados diferenciados pintados en colores verde (Clado 1Sur-Central), naranja (Clado 2 Central), amarillo (Clado 3 Nor-Central). ....	27
Figura 9 Árbol filogenético por Máxima Verosimilitud. Ramas coloreadas según las regiones de las que se recolectaron los especímenes.....	30
Figura 10 Árbol de Inferencia Bayesiana enraizado en <i>Góngora tridentata</i> . Se detallan en rosa y verde dos clados diferenciados. Círculo rojo en clado rosa: primer subclado de Masdevallia comparte ancestro con <i>Dracula venosa</i> . Círculo rojo en clado verde: segundo sub.....	31
Figura 11 Resultados de RASP. Reconstrucción filogenética por Statistical Dispersal Extinction Cladogenesis (S-DEC). Las letras corresponden a cada área clasificada para las secuencias analizadas: 1) Andes_Norte, A, 2) Andes_Centro, B, 3) Andes_Centro_Sur, C, 4) A .....	33

## Índice de Tablas

Tabla 1 . Números de accesión de las regiones ITS de diferentes especies del género Masdevallia. Especímenes registrados en territorio ecuatoriano. Se registran también las especies emparentadas: Gongora_tridentata, y Dracula_venosa Oncidium_andradeanum.....	19
Tabla 2 Especies de Masdevallia en Ecuador. Se detalla información sobre ubicación geográfica, coordenadas de muestre y elevación de muestreo. Se incluye adicionalmente la fuente de la información .....	22
Tabla 3Clasificación por región geográfica y por grupo alfabético para corrida de correlación geográfica por RASP .....	25
Tabla 4 Secuencias cargadas en el programa MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) V12. ....	26

# 1 Introducción

En los últimos años, Latinoamérica se ha consolidado como un epicentro global de la biodiversidad vegetal, dentro de la cual el Ecuador destaca por albergar aproximadamente 4.200 especies de Orchidaceae, lo que representa cerca del 14-15% de las especies de orquídeas en el mundo (Jørgensen & León-Yáñez, 1999).

Esta elevada diversidad se explica en gran medida por la compleja topografía andina del país y la presencia en múltiples pisos climáticos (Mites et al., 2022)

Ecuador, reconocido como el país de las orquídeas (Edson Larrea, 2020), alberga representantes de cuatro de las cinco subfamilias actualmente reconocidas de Orchidaceae, con áreas críticas de diversidad y endemismo en ecosistemas montanos como el Parque Nacional Podocarpus y el Parque nacional Sangay (León-Yáñez et al., 2018).

Dentro de este contexto, la subtribu Pleurothallidinae constituye el linaje más diverso del Neotrópico, con más de 4.000 (Luer, 1986) especies descritas en el país, destacándose el género *Masdevallia*, el cuál comprende aproximadamente 600-650 especies (Luer, 2007), caracterizadas por su alta especialización floral. En Ecuador, este género presenta cerca de 150 especies, muchas de ellas presentes en bosques nublados andinos entre los 1.000 y 3.800 m.s.n.m., donde se registra un elevado nivel de endemismo (Jørgensen & León-Yáñez, 1999).

Las especies del género *Masdevallia* se encuentran amenazadas principalmente por la deforestación y la pérdida de su hábitat natural, procesos que afectan de manera directa a los bosques montanos andinos, donde el género presenta su mayor diversidad y niveles elevados de endemismo (Jørgensen & León-Yáñez, 1999). La deforestación altera las condiciones microclimáticas críticas para orquídeas epífitas humedad relativa >80% y amplitud térmica <5°C que sustentan su supervivencia y reclutamiento en bosques nublados andinos (León-Yáñez et al., 2018).

De forma complementaria, la extracción ilegal de especies con alto valor ornamental constituye una presión adicional, particularmente sobre poblaciones pequeñas o de distribución restringida, exacerbando el riesgo de extinción local y reduciendo la variabilidad genética, aunque su impacto suele ser especialmente localizado y dependiente del acceso humano a los ecosistemas (Hinsley et al., 2018). Finalmente, el cambio climático representa una amenaza emergente de carácter indirecto pero creciente, ya que modifica los regímenes de temperatura y precipitación en los Andes tropicales, restringe los rangos altitudinales adecuados y actúa de manera sinérgica con la pérdida de hábitat, intensificando la vulnerabilidad de las especies de *Masdevallia* frente a las perturbaciones antrópicas en ecosistemas montanos andinos (Feeley et al., 2011).

Frente a esto la filogenia molecular surge como una herramienta para generar un conocimiento más preciso y objetivo sobre la diversidad y delimitación de las especies del género *Masdevallia* en el Ecuador (Luer, 2007). Los análisis filogenéticos basados en marcadores moleculares permiten evaluar las relaciones evolutivas entre especies y clarificar patrones de distribución geográfica y endemismo, superando las limitaciones inherentes a la taxonomía basada exclusivamente en caracteres morfológicos, los cuales en Pleurothallidinae se ven frecuentemente afectados por convergencia evolutiva y plasticidad fenotípica (Crisp et al., 2017). Este enfoque proporciona una base científica robusta para la correcta identificación de linajes, la evaluación de su diversidad genética y la delimitación de unidades evolutivamente significativas, información clave para la toma de decisiones en conservación. En este sentido, el libro Rojo de las Plantas Endémicas del Ecuador destaca que los estudios taxonómicos y sistemáticos integrales constituyen insumos esenciales para la evaluación del estado de conservación de las especies y para la formulación de estrategias de manejo y protección a nivel nacional (Jørgensen & León Yáñez, 1999).

El objetivo general de este estudio fue inferir las relaciones filogenéticas de las especies del género *Masdevallia* presentes en el Ecuador mediante el uso del marcador molecular ITS del ADN ribosomal nuclear (nrDNA), así como evaluar sus patrones biogeográficos, con el fin de contribuir a una delimitación taxonómica más precisa y generar insumos relevantes para la conservación del grupo. Para ello, se compiló y alineó un conjunto de secuencias de ITS disponibles en bases de datos públicas, estimándose la variación genética entre las especies analizadas. Posteriormente se seleccionaron los modelos de evolución molecular más adecuados mediante criterios de información (AIC y BIC), y se reconstruyeron árboles filogenéticos empleando inferencia por Máxima Verosimilitud y métodos bayesianos, evaluando el soporte nodal mediante valores de Bootstrap y probabilidades posteriores (Ronquist et al., 2012)

Finalmente, se reconstruyeron las áreas ancestrales mediante análisis biogeográficos bayesianos, integrando información georreferenciada de los Andes ecuatorianos y explorando procesos de dispersión y vicariancia mediante el programa RASP, con el objetivo de comprender los patrones históricos que explican la distribución y el endemismo del género en el país (Yu et al., 2015).

## 2 Fundamentación teórica

### 2.1 Familia Orchidaceae

Las orquídeas (familia Orchidaceae) constituyen una de las familias de plantas con mayor diversidad y valor ornamental a nivel mundial, con más de 25.000 especies descritas hasta la fecha, lo que representa aproximadamente el 7% de las especies de plantas vasculares conocidas, posicionándolas como una de las familias botánicas más extensas del reino vegetal (M. A. Cabrera Aguirre et al., 2016). Esta elevada diversidad se explica por la amplia variación morfológica que presentan en cuanto a forma, tamaño, coloración y fragancia floral, así como

por su notable capacidad de adaptación a distintos ambientes(Dressler, 2005). A esta diversidad natural se suma la existencia de más de 100.000 híbridos y variedades obtenidas mediante programas de mejoramiento y producción comercial, lo que ha incrementado su importancia económica y ornamental a nivel global (Teo, 2018).

Las orquídeas presentan distribución geográfica casi cosmopolita desde regiones tropicales hasta templadas, alcanzando su mayor diversidad en zonas tropicales y subtropicales, donde predominan especies epífitas sobre troncos y ramas arbóreas, obteniendo soporte, luz y humedad ambiental sin parasitismo (Dressler, 2005). Adicionalmente, algunas especies muestran hábitos litófitos o terrestres, creciendo sobre rocas o suelo (Arditti, 1992).

Desde el punto de vista botánico, Orchidaceae es una familia de plantas monocotiledóneas caracterizada por una extrema diversidad morfológica y por complejas interacciones ecológicas, particularmente con agentes polinizadores y con hongos micorrícicos, asociaciones simbióticas esenciales para la germinación y el desarrollo de sus semillas (Inda et al., 2012). En términos ecológicos, la mayoría de las especies de la familia habitan climas tropicales y subtropicales, con temperaturas medias anuales que generalmente no descienden por debajo de los 18 °C, y se distribuyen a lo largo de un amplio gradiente altitudinal que va desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 5.000 m.s.n.m., estando prácticamente ausentes en ambientes desérticos extremos (Riaño, 2025).

#### 2.1.1 Importancia de las orquídeas.

Las orquídeas, además de su valor ornamental y estético, desempeñan funciones ecológicas relevantes en los ecosistemas, contribuyendo a la regulación del ciclo de nutrientes y la producción primaria de biomasa, y sirviendo como bioindicadores de calidad ambiental por su sensibilidad a cambios microclimáticos y alteraciones del hábitat (Johansson, 1974;(Gentry & Dodson, 1987)

Las orquídeas, además de su valor ornamental, desempeñan funciones ecológicas clave en los ecosistemas, contribuyendo a la regulación del ciclo de nutrientes y la producción primaria, y sirviendo como bioindicadores ambientales por su sensibilidad a cambios microclimáticos y alteraciones del hábitat (Benzing, 1990). Asimismo, diversas especies de Orchidaceae han sido tradicionalmente aprovechadas con fines medicinales, alimenticios y ornamentales, lo que ha incrementado su importancia socioeconómica en distintas regiones (Hosking & du Plessis, 1998).

### 2.1.2 Clasificación general de las orquídeas.

Las orquídeas (familia Orchidaceae) constituye uno de los grupos vegetales más diversos del reino Plantae, con una notable riqueza taxonómica que supera las 25.000–28.000 especies descritas, agrupadas en aproximadamente 800 géneros distribuidos a nivel mundial (Govaerts et al., 2019). Esta diversidad se ve incrementada continuamente por la generación de numerosos híbridos, particularmente en contextos ornamentales y comerciales (Royal Horticultural Society, 2026). Las orquídeas presentan una distribución geográfica casi cosmopolita, encontrándose desde regiones templadas hasta tropicales en continentes como América, Asia, África, Europa y Oceanía, aunque alcanzan su mayor diversidad en zonas tropicales (Cribb et al., 2003). Desde el punto de vista ecológico, las especies de Orchidaceae ocupan un amplio gradiente altitudinal, desde el nivel del mar hasta ambientes de alta montaña, y exhiben una amplia variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas asociadas a distintos requerimientos ambientales (Zotz, 2013). En función de su hábito de crecimiento, las orquídeas se clasifican principalmente en epífitas, que se desarrollan sobre otras plantas sin parasitarlas, y terrestres, que crecen directamente en el suelo, lo que refleja la gran plasticidad ecológica del grupo (Arditti, 1992).

## 2.2 Género *Masdevallia*

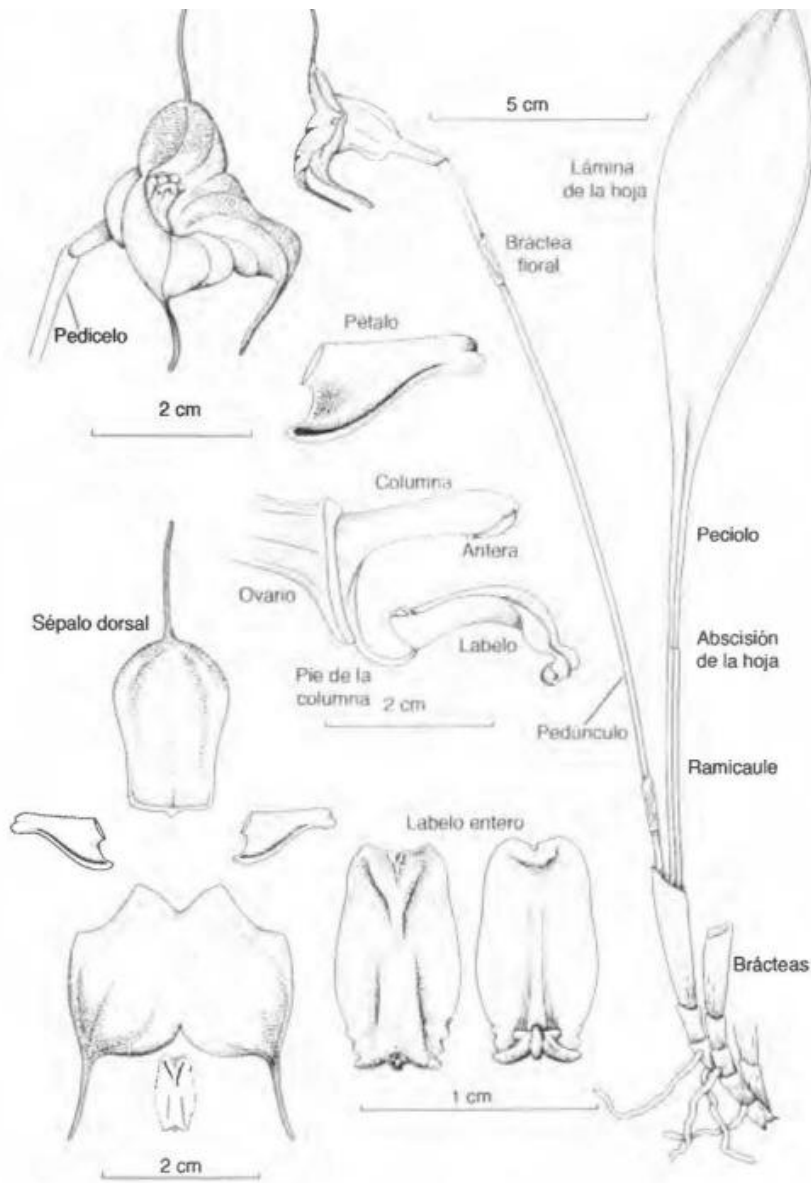
### 2.2.1 Definición del género *Masdevallia*

*Masdevallia* fue propuesto por los exploradores y botánicos españoles Hipólito Ruiz López y José Antonio Pavón y Jimenez en 1794 en el *Florae Peruvianae et Chilensis Prodomus* (Ruiz López & Pavón Jiménez, 1794). Ruiz y Pavón exploraron Perú y Chile por 11 años, gracias al impulso del rey Carlos III, cuando era la segunda mitad del siglo XVIII (Stafleu & Cowan, 1983).

Esta gran expedición fue continuada por Juan José Tafalla Navascués y Juan Agustín Manzanilla, quienes exploraron Perú y Ecuador (Pupulin, 2012). En 1794 y 1798 se publicaron trabajos preliminares sobre la flora peruana, de los cuales solo 3 de los 11 volúmenes planeados de *Flora Peruviana et Chilensis* aparecieron (Stafleu & Cowan, 1983). El séptimo volumen, dedicado a orquídeas, nunca se publicó (Pupulin, 2012).

Algunas ilustraciones originales de Ruiz se perdieron tras su muerte, incluido el n° 166 de *Masdevallia uniflora* Ruiz & Pav., primera especie descrita del género (Figura 1) (Pupulin, 2012). No se describieron otras especies hasta 1809, cuando Descourtilz descubrió *M. infracta* en Brasil (Luer, 2000). Plantas vivas de esta especie llegaron a Europa en 1828, convirtiéndose en la primera *Masdevallia* cultivada (Luer, 2000).

Figura 1 *Masdevallia Uniflora* esquema general de sus componentes florales y hábito de crecimiento.



Nota. Adaptado de *Icones pleurothallidarum* Vol. v. 91 (2003), pot, Luer , 2003

Algunas ilustraciones de orquídeas mencionadas por Ruiz en sus manuscritos se perdieron o vendieron tras su muerte, incluido el número 166 correspondiente a *Masdevallia uniflora* Ruiz & Pav., la primera especie descrita del género ((Pupulin, 2012; Fig. 1). Otras especies de *Masdevallia* no se conocieron hasta 1809, cuando el botánico francés Michel Étienne Descourtilz descubrió *M. infracta* en Brasil (Luer, 2000) Plantas vivas de esta especie llegaron a Europa en 1828, siendo la primera *Masdevallia* en florecer en cultivo (Luer, 2000).

El nombre que los españoles dieron al género hace honra a José Masdevall, quien fue médico de la corte de Carlos III de España. *Masdevallia* comprende unas 623 especies y es el tercer género con más especies de la subtribu, superado únicamente por *Lepanthes Sw.* y *Stelis Sw* (Pessoa & Karremans, 2022). Su principal centro de diversidad se encuentra en los Andes, desde Venezuela hasta Bolivia, pero se distribuyen desde el sur de México hasta el sur de Brasil (Luer, 2007).

Las *Masdevallias* crecen en ambientes con niebla o lluvia, a una humedad relativa del 80-90% en el bosque tropical montano, desde los 200-600 m.s.n.m (*Masdevallia Descourtiz*) hasta los 4400 m.s.n.m. (*Masdevallia Coccinea Linden*), la mayoría de las especies son epífitas, sin embargo, algunas también pueden crecer como terrestres o litófitas (Luer, 2007).

### 2.2.2 Distribución geográfica.

El género *Masdevallia* presenta una distribución principalmente andina, extendiéndose desde el sur de Centroamérica hasta el norte de Sudamérica, con su mayor diversidad concentrada en la cordillera de los Andes (Luer, 2007). En Ecuador, las especies del género se distribuyen a lo largo de la cordillera Occidental, la cordillera Oriental y los Andes centrales y meridionales, con presencia puntual en zonas de transición hacia el Chocó Andino (Jørgensen & León Yáñez, 1999). Esta distribución refleja una fuerte asociación con ambientes montanos húmedos, caracterizados por elevada nubosidad, temperaturas moderadas y alta humedad relativa (Dodson & Luer, 2009).

Figura 2 Distribución, registros de *Masdevallia* spp. en Ecuador.



Nota. Adaptado de Web, Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO), 2026

A escala nacional, la distribución de *Masdevallia* está determinada por gradientes altitudinales y por la fragmentación natural de los ecosistemas andinos, lo que ha favorecido patrones de endemismo y distribución restringida en varias especies (Dodson & Luer, 2009). La mayoría de los registros provienen de provincias andinas como Pichincha, Napo, Zamora-Chinchipe y Loja, donde la complejidad topográfica y la diversidad de microhábitats han promovido la diferenciación geográfica (Jørgensen & León Yáñez, 1999). Estos patrones de distribución

constituyen un elemento clave para la interpretación de los procesos evolutivos y biogeográficos del género en el Ecuador (Pupulin, 2012).

### 2.2.3 Taxonomía

La taxonomía del género *Masdevallia* es particularmente compleja debido a alta similitud morfológica entre sus especies y a la marcada convergencia de caracteres florales, lo que dificulta su delimitación taxonómica (Luer, 2007). Las especies del género se caracterizan por presentar flores solitarias o escasamente agrupadas, generalmente sostenidas por pedúnculos cortos, con sépalos conspicuos frecuentemente soldados en la base y prolongados en colas caudadas de longitud variable, pétalos reducidos y un labelo móvil articulado con la columna, estructura que concentra los órganos reproductivos masculinos y femeninos (Luer, 1986). Estas flores suelen ser de corta duración y exhiben una amplia variación en forma, tamaño y coloración, rasgos que han sido utilizados tradicionalmente para la identificación de especies (Luer, 2000) Sin embargo, durante los procesos de herborización, muchos de estos caracteres diagnósticos se ven alterados o se pierden, lo que limita la correcta comparación entre especímenes y contribuye a la confusión taxonómica dentro del género (Pupulin, 2012).

En el Ecuador, *Masdevallia* constituye uno de los géneros más diversos de Pleurothallidinae, con un elevado número de especies registradas, muchas de ellas endémicas de bosques montanos y nublados andinos (Dodson & Luer, 2009). Esta diversidad ha sido explicada por la compleja topografía andina y por procesos de aislamiento geográfico que han favorecido la diferenciación de linajes con distribuciones restringidas (Jørgensen & León Yáñez, 1999). Desde un punto de vista infragenérico, el género ha sido objeto de múltiples propuestas de clasificación basadas en caracteres morfológicos, principalmente florales; no obstante, estas divisiones no siempre han sido congruentes entre autores (Luer, 2007). En este contexto, la incorporación de herramientas de sistemática molecular ha permitido reevaluar la circunscripción de especies y explorar las relaciones filogenéticas dentro de *Masdevallia*,

proporcionando un marco taxonómico más robusto que complementa la evidencia morfológica tradicional (Pridgeon, 2009).

*Figura 3 Masdevallia amabilis*



Nota. Adaptado de Masdevalia Amabilis [Fotografía], por Ecuagenera Orquideas del Ecuador, 2026  
*ecuagenera.com*

*Figura 4 Madevallia tavarensis*

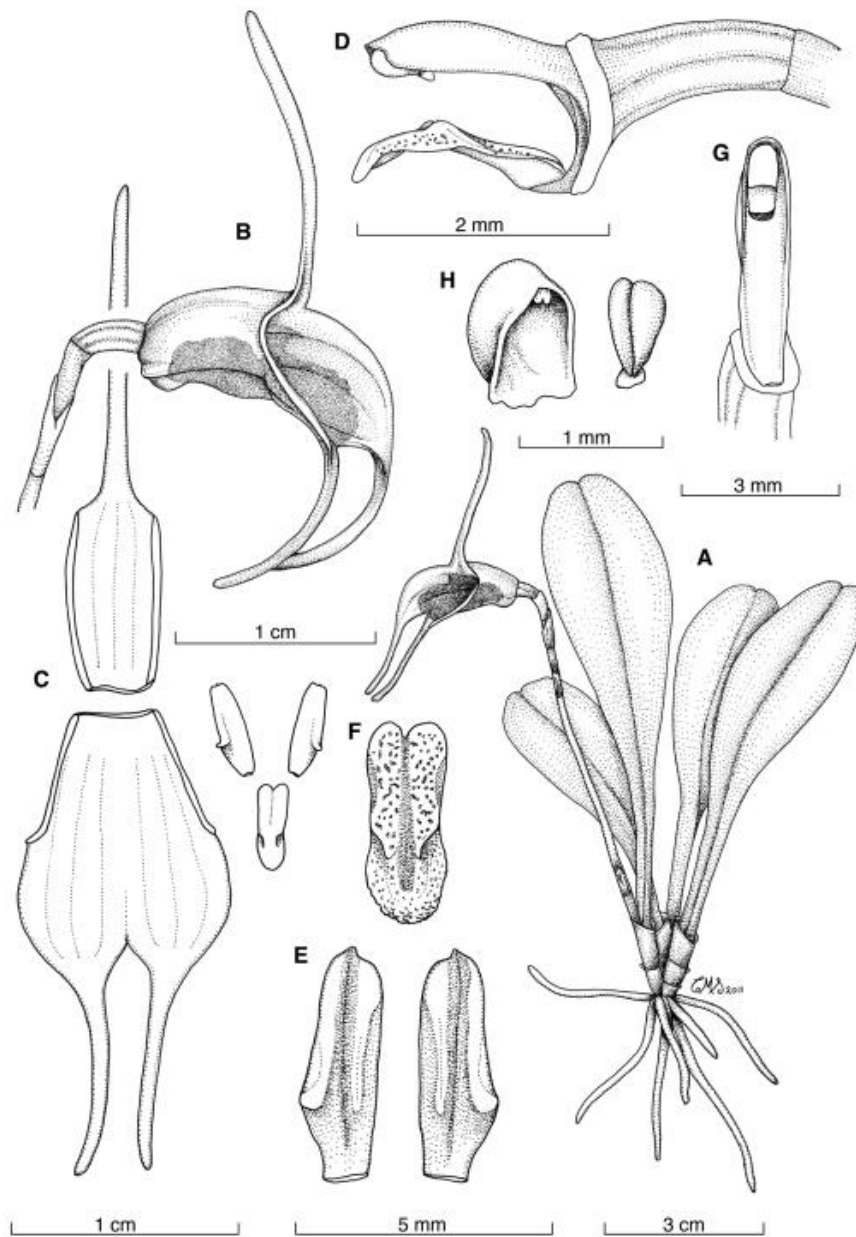


Nota. Adaptado de Madevallia tavarensis [Fotografía], por Ecuagenera Orquideas del Ecuador, 2026  
*ecuagenera.com*

#### 2.2.4 Morfología

El género *Masdevallia* Ruiz & Pav. se caracteriza por una morfología distintiva dentro de la subtribu Pleurothallidinae, especialmente a nivel floral, donde se concentran la mayoría de los caracteres diagnósticos principales (Luer, 1986). Las especies de *Masdevallia* son predominantemente plantas epífitas, aunque algunas pueden presentarse como litófitas o raramente terrestres, con hábito cespitoso y tallos cortos o ausentes (Luer, 2007). Las hojas son generalmente solitarias, coriáceas a subcoriáceas, de forma elíptica a oblongo-lanceolada, con ápice obtuso o ligeramente agudo, emergiendo desde una base envainada que carece de pseudobulbos bien desarrollados, rasgo típico del género (Luer, 2000).

La inflorescencia de *Masdevallia* es usualmente uniflora o pauciflora, erecta o ligeramente arqueada, emergiendo desde la base de la hoja, con flores de corta duración pero altamente especializadas que presentan sépalos conspicuos parcial o totalmente soldados en la base formando estructura tubular prolongada en colas caudadas, pétalos notablemente reducidos frecuentemente ocultos, labelo pequeño móvil articulado con columna corta robusta que porta las estructuras reproductivas en disposición compacta característica (Luer, 1986).



Nota. Adaptado de *Masdevallia luerorum* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), a new species from Costa Rica. *Lankesteriana*, (Bogarín et al., 2017)

La variación morfológica en *Masdevallia* es notable, especialmente en forma, tamaño, coloración y ornamentación de sépalos, permitiendo la descripción de numerosas especies; sin embargo, esta variabilidad junto con convergencia morfológica y plasticidad fenotípica influenciada por altitud, humedad y luz genera dificultades taxonómicas cuando se basa solo en

morfología, haciendo esencial integrar evidencia molecular y biogeográfica para identificación robusta (Luer, 2007).

### 2.2.5 Especies registradas en el Ecuador

El género *Masdevallia* presenta una alta diversidad en Ecuador, donde se han registrado numerosas especies distribuidas principalmente en los Andes, desde bosques montanos bajos hasta bosques montanos altos y nublado (Dodson & Luer, 2009). Esta diversidad se concentra especialmente en las estribaciones andinas orientales y occidentales, así como en los Andes centrales y meridionales, con una marcada predominancia de especies endémicas (Jørgensen & León Yáñez, 1999)

La compleja topografía, gradientes altitudinales pronunciados y elevada heterogeneidad climática de Ecuador han favorecido aislamiento y diferenciación, contribuyendo a la diversificación de *Masdevallia* en el territorio nacional (Dodson & Gentry, 1991).

Las especies de *Masdevallia* registradas en Ecuador ocupan rangos altitudinales que, en general, se sitúan entre los 1 200 y 3 500 m s.n.m., asociándose principalmente a ambientes húmedos y sombreados (Bogarín et al., 2017). La información disponible sobre su distribución proviene de descripciones taxonómicas, registros de herbarios y bases de datos botánicas, en las que frecuentemente se reportan localidades generales y rangos altitudinales, más que coordenadas geográficas precisas. No obstante, estos datos permiten establecer patrones biogeográficos consistentes y constituyen una base adecuada para análisis filogenéticos y biogeográficos a escala regional.

## 2.3 Marcadores moleculares en sistemática de orquídeas

### 2.3.1 Marcadores plastidiales y nucleares usados en Pleurothallidinae.

En los estudios filogenéticos de la subtribu Pleurothallidinae, se ha empleado de manera amplia una combinación de marcadores nucleares y plastidiales, debido a su complementariedad para

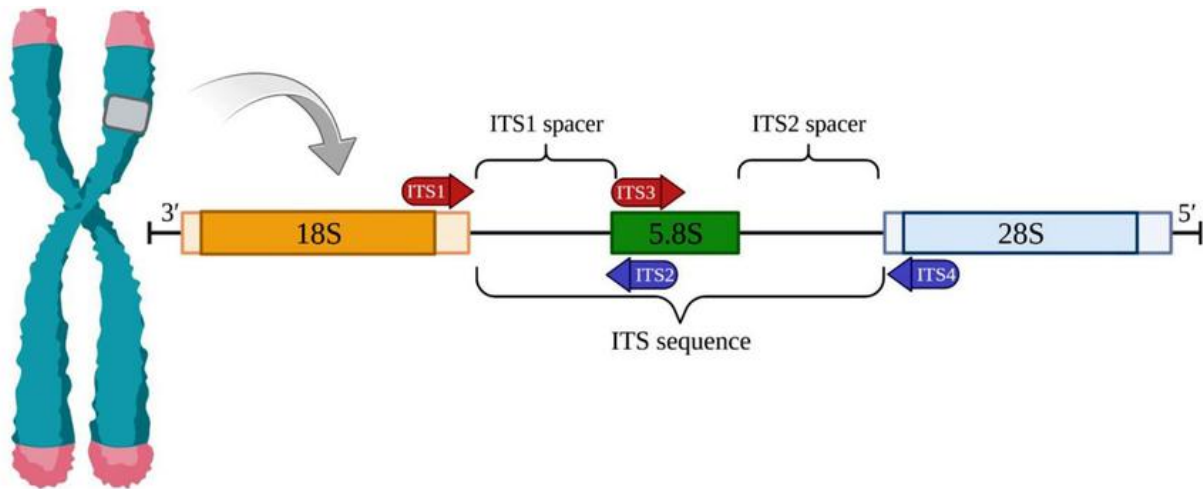
resolver relaciones evolutivas a distintos niveles taxonómicos (Pridgeon et al., 2005). Entre marcadores nucleares, la región ITS del ADN ribosomal es la más utilizada por su alta tasa de variación, útil para discriminar especies cercanas y evaluar límites taxonómicos en géneros diversos como *Masdevallia*, *Dracula* y *Pleurothallis* (Baldwin et al., 1995). Diversos estudios han demostrado que ITS proporciona una señal filogenética robusta en Pleurothallidinae, aunque puede verse afectada por problemas como la presencia de copias paralogas o procesos de hibridación (Pupulin, 2012).

Los marcadores plastidiales como *matK*, *rpoC1*, *rbcL*, *trnL-F* y *ycf1* complementan información nuclear aportando estabilidad a clados profundos en Pleurothallidinae siendo *matK* y *ycf1* más variables para análisis infragenéricos, reduciendo ambigüedad por herencia biparental nuclear mediante herencia uniparental plastidial que proporciona perspectiva evolutiva complementaria (Pridgeon et al., 2005).

En *Masdevallia*, estudios recientes priorizan ITS solo o combinado con plastidiales por limitada disponibilidad de otras secuencias y alta diversidad morfológica, permitiendo esclarecer complejos de especies y apoyar hipótesis taxonómicas previas, aunque enfoques multilocus representan alternativa más robusta para futuras investigaciones filogenéticas y biogeográficas en Pleurothallidinae (Karremans & Rincón-González, 2015).

### 2.3.2 Región ITS: estructura, evolución y aplicaciones filogenéticas.

Figura 6 Estructura de la región ITS del ADN ribosomal nuclear.



Nota. Adaptado de (Fathy et al., 2023)

La región ITS (Internal Transcribed Spacer) del ADN ribosomal nuclear compuesta por espaciadores ITS1 e ITS2 separados por 5.8S rRNA y flanqueados por 18S y 26S conservados combina segmentos variables y conservados que facilitan amplificación con cebadores universales y comparación interespecífica en filogenia vegetal (Baldwin G. Bruce et al., 2005).

La región ITS presenta evolución rápida por su naturaleza no codificante y procesos de evolución concertada (conversión génica, recombinación desigual) que homogeneizan copias ribosomales, reduciendo variación intragenómica y favoreciendo mutaciones interespecíficas con alta variabilidad entre especies, baja intraespecífica, ideal para filogenia reciente y diversificación rápida en Orchidaceae andinas (Álvarez & Wendel, 2003).

En el ámbito de la filogenia de orquídeas, y particularmente en la subtribu Pleurothallidinae, la región ITS ha demostrado ser un marcador eficaz para evaluar la monofilia de géneros, delimitar especies y esclarecer relaciones evolutivas que resultan ambiguas cuando se basan únicamente en caracteres morfológicos. Diversos estudios han empleado ITS para reconstruir filogenias robustas y contrastar hipótesis taxonómicas tradicionales, evidenciando su utilidad

en grupos con alta convergencia morfológica y endemismo, como *Masdevallia*. Además, la integración de datos ITS con enfoques filogenéticos basados en máxima verosimilitud e inferencia bayesiana ha permitido obtener estimaciones confiables del soporte nodal, fortaleciendo su aplicación en estudios sistemáticos y biogeográficos (Pridgeon et al., 2005)

## 2.4 Filogenia y biogeografía histórica.

### 2.4.1 Fundamentos de la inferencia filogenética.

La inferencia filogenética reconstruye relaciones evolutivas mediante caracteres heredables bajo descendencia común y modificación temporal, basándose en datos moleculares como secuencias ADN alineadas que evalúan similitudes/divergencias para identificar caracteres informativos y estimar la historia evolutiva más probable considerando mutación, selección y deriva (Hall, 2013).

Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana emplean modelos explícitos de evolución molecular para estimar probabilidades de cambio entre estados de carácter generando árboles filogenéticos con soportes estadísticos (bootstrap, probabilidades posteriores), demostrando robustez en linajes con alta diversificación y convergencia morfológica al integrar datos moleculares y reducir ambigüedad morfológica (Felsenstein, 2004).

#### 2.4.1.1 Máxima Verosimilitud.

El método de Máxima Verosimilitud (ML) busca el árbol que **maximiza la probabilidad** de observar datos moleculares dados modelos evolutivos explícitos —evaluando topologías, longitudes de ramas, tasas de sustitución y heterogeneidad entre sitios—, permitiendo incorporar complejidad evolutiva para análisis robustos en historias complejas como Orchidaceae (Felsenstein, 2004).

Su confiabilidad se evalúa mediante bootstrap (remuestreo datos originales 100-1000 veces), donde valores >70-80% indican soporte nodal robusto —combinado con modelos bien

ajustados (AIC/BIC) para inferencias precisas genéricas/interespecíficas en sistemática molecular vegetal (Hall, 2013).

#### 2.4.1.2 Inferencia Bayesiana.

La Inferencia Bayesiana estima distribuciones posteriores de árboles filogenéticos integrando datos moleculares con priors mediante MCMC a diferencia de ML que optimiza un único árbol, evaluando incertidumbre nodal vía probabilidades posteriores en análisis complejos de Orchidaceae (F Ronquist et al., 2012).

Probabilidades posteriores expresan solidez nodal en distribuciones muestreadas, manejando eficientemente datos grandes y modelos detallados para contrastar hipótesis taxonómicas recientes en plantas, complementando Máxima Verosimilitud (Yang, 2014).

#### 2.4.2 Reconstrucción de áreas ancestrales.

La reconstrucción de áreas ancestrales infiere distribuciones geográficas probables de ancestros desde filogenias y distribuciones actuales, evaluando procesos como dispersión, vicariancia, extinción y colonización que modelaron diversidad espacial —influenciados por cambios geológicos/climáticos en regiones andinas (Yu et al., 2015).

Los métodos probabilísticos/bayesianos modernos estiman incertidumbre en escenarios biogeográficos, evaluando combinaciones multiárea en nodos filogenéticos para interpretar endemismo y diversificación en orquídeas andinas con alta especialización ecológica (Yu et al., 2015).

#### 2.4.3 Uso del método BBM implementado en RASP en estudios filogenéticos.

El método Bayesian Binary MCMC (BBM) en RASP modela distribuciones geográficas como caracteres discretos, estimando probabilidades posteriores ancestrales vía muestreo bayesiano de árboles/estados integrando incertidumbre filogenética/espacial para escenarios dispersión/vicariancia/extinción (Yu et al., 2015).

BBM evalúa diversificación andina en gradientes altitudinales/habitat fragmentado, integrando datos moleculares/filogenéticos/geográficos para vincular historia evolutiva con biogeografía de orquídeas endémicas altamente especializadas (Yu et al., 2015).

### 3 Materiales y métodos

#### 3.1 Obtención de secuencias

Se elaboró una lista de todas las especies registradas de *Masdevallia* que cuentan con registro taxonómico y genético disponible en literatura especializada y bases de datos botánicas. Se procedió a la búsqueda de secuencias de la región ITS de los especímenes seleccionados correspondientes a la región ITS. Estas secuencias se hallaron en NCBI. Adicionalmente se seleccionaron tres especímenes emparentados con el género *Masdevallia*, como *outgroups* (*Góngora tridentata*, *Dracula venosa* y *Oncidium andradeanum*), con el fin de enraizar adecuadamente los árboles filogenéticos y evaluar la estabilidad de las relaciones evolutivas dentro del grupo de estudio. Los números de accesoión de las secuencias seleccionadas se presenta en la Tabla 1.

Tabla 1 . Números de accesoión de las regiones ITS de diferentes especies del género *Masdevallia*. Especímenes registrados en territorio ecuatoriano. Se registran también las especies emparentadas: *Gongora tridentata*, y *Dracula venosa* *Oncidium andradeanum*

Número de accesoión	Especie
FJ565598.1	<i>Gongora tridentata</i> OUTGROUP
OR266941.1	<i>Dracula venosa</i> OUTGROUP
ON003451.1	<i>Oncidium andradeanum</i> OUTGROUP
AF262787.1	<i>Masdevallia nidifica</i> 1
MK294805.1	<i>Masdevallia nidifica</i> 2
AF262802.1	<i>Masdevallia aphanes</i>
DQ923763.1	<i>Masdevallia amanda</i>
DQ923776.1	<i>Masdevallia strobilii</i>
AF262778.1	<i>Masdevallia pinocchio</i>

<b>DQ923792.1</b>	<i>Masdevallia pachyura</i>
<b>AF262790.1</b>	<i>Masdevallia ophioglossa</i>
<b>DQ923765.1</b>	<i>Masdevallia murex</i>
<b>DQ923791.1</b>	<i>Masdevallia macropus</i>
<b>DQ923783.1</b>	<i>Masdevallia lehmannii</i>
<b>DQ923772.1</b>	<i>Masdevallia impostor</i>
<b>AF262795.1</b>	<i>Masdevallia decumana</i>
<b>AF262781.1</b>	<i>Masdevallia coriácea 1</i>
<b>MK294801.1</b>	<i>Masdevallia coriacea 2</i>
<b>AF262774.1</b>	<i>Masdevallia citrinella</i>
<b>AF262792.1</b>	<i>Masdevallia bicornis</i>
<b>MK294795.1</b>	<i>Masdevallia bicornis 2</i>
<b>AF262772.1</b>	<i>Masdevallia ampullacea</i>
<b>AF262799.1</b>	<i>Masdevallia amaluzae</i>

Las secuencias obtenidas fueron descargadas en formato FASTA y organizadas en un archivo único, el cual constituyó la base para los análisis posteriores.

### 3.2 Procesamiento y alineamiento de secuencias

Se utilizó el programa MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) V12.1 para el análisis de calidad *trimmado* y alineamiento de secuencias. Se realizó un control manual de calidad de secuencias con el fin de verificar que no posean una elevada cantidad de bases no asignadas, eliminar duplicados y descartar aquellas con ambigüedades o longitudes atípicas que pudieran afectar el alineamiento para asegurar la homogeneidad del conjunto de datos y reducir posibles sesgos en los análisis filogenéticos (Sudhir et al., 2024).

Posteriormente, las secuencias fueron alineadas utilizando MUSCLE bajo los parámetros por defecto: penalidades por gaps: -400, 16 iteraciones máximas, método de clusterización UPGMA y longitud diagonal mínima de 24. El alineamiento obtenido fue revisado manualmente y se cortaron 20 nucleótidos al inicio y 20 al final para tener una longitud similar en todas las secuencias, de la misma manera se eliminaron extremos con baja calidad o alta

proporción de indels correspondientes a artefactos de secuenciación Las posiciones ambiguas fueron depuradas con el objetivo de conservar únicamente sitios informativos para el análisis filogenético, obteniéndose un alineamiento final optimizado para los análisis evolutivos posteriores (Edgar, 2004).

### 3.3 Construcción de árboles filogenéticos

#### 3.3.1 Árbol de máxima verosimilitud

La selección del modelo evolutivo se llevó a cabo mediante la herramienta de selección de modelos implementada en el software MEGA. Se hizo un análisis primario de las secuencias, con lo cual el programa evaluó distintos modelos evolutivos. Posteriormente se escogió el mejor modelo sugerido por el programa (*General Time Reversible Model*) con una distribución Gamma, para escoger el mejor modelo se verificó en la columna de AIC (compromiso entre verosimilitud) y BIC, el valor más bajo, la robustez de los nodos se ajustó con un Bootstrap de 1,000 repeticiones con 700 sitios alineados (Sudhir et al., 2024).

#### 3.3.2 Inferencia Bayesiana

Se realizó un análisis filogenético mediante Inferencia Bayesiana a partir del alineamiento final de secuencias de la región ITS. La reconstrucción de este árbol se con el programa MrBayes V 3.2.7a (Ronquist et al., 2012).

Este árbol se ensambló mediante un análisis de Markov Chain Monte Carlo (MCMC). Se ejecutaron cuatro cadenas simultáneas durante 10,000,000 generaciones, con muestreo cada 100 generaciones.

El modelo de sustitución nucleotídica seleccionado fue GTR, con frecuencias de bases estimadas y un modelo de heterogeneidad entre sitios, tipo gamma. Se descartó un porcentaje inicial como *burn-in*, y fue enraizado con *Gongora tridentata*.

### 3.3.3 Análisis biogeográfico

La información de distribución de orquídeas se recopiló a partir de literatura taxonómica, descripciones originales, revisiones del género y bases de datos botánicas especializadas. La información geográfica (Tabla 1) contiene, según la disponibilidad de espécimen: provincia, región geográfica andina correspondiente y el rango altitudinal conocido. Asimismo, se evaluó su condición de endemismo, clasificándolas como endémicas del Ecuador o de distribución andina más amplia (Bogarín et al., 2017). Estos datos permitieron definir áreas biogeográficas discretas que posteriormente fueron codificadas para la reconstrucción de áreas ancestrales.

Tabla 2 Especies de *Masdevallia* en Ecuador. Se detalla información sobre ubicación geográfica, coordenadas de muestreo y elevación de muestreo. Se incluye adicionalmente la fuente de la información

Especie	Ubicación	Latitud (aprox.)	Longitud (aprox.)	Elevación (m)	Fuente
<i>Masdevallia amaluzae</i>	Andes Centro Sur	-3.39	-78.19	800-2000	(León-Yáñez et al., 2018)
<i>Masdevallia ampullacea</i>	Andes Sur	-4.5 a -1.0	-79.5 a -78.0	1500-2400	(León-Yáñez et al., 2018)
<i>Masdevallia bicornis</i>	Andes Centro	-1.0 a -3.0	-77.5 a -79.0	1800-2600	(León-Yáñez et al., 2018)
<i>Masdevallia citrinella</i>	Andes Centro Sur	-2.5 a -3.5	-78.5 a -79.0	1500-2400	(León-Yáñez et al., 2018)
<i>Masdevallia coriacea</i>	Andes Centro Sur	-1.5 a -3.0	-78.0 a -79.0	1600-2400	(INABIO, 2026)
<i>Masdevallia decumana</i>	Andes Centro Sur	-1.5 a -3.5	-77.5 a -78.5	1000-2500	(León-Yáñez et al., 2018)

<b><i>Masdevallia impostor</i></b>	Andes Centro Norte	-0.5 a - 2.0	-77.0 a - 78.5	1500- 2400	(INABIO, 2026)
<b><i>Masdevallia lehmannii</i></b>	Andes Sur	-3.5	-79.5	1400- 1600	(Royal Botanic Gardens, 2026)
<b><i>Masdevallia macropus</i></b>	Andes Sur	-4.45	-79.15	2700- 2800	(INABIO, 2026)
<b><i>Masdevallia murex</i></b>	Andes Sur (Loja, Azuay, Zamora)	-3.0	-78.5	1800	(INaturalist, 2026)
<b><i>Masdevallia nidifica</i></b>	Andes Centro Norte (Pichincha, Pahuma)	0.02	-78.50	2100- 2400	(INaturalist, 2026)
<b><i>Masdevallia ophioglossa</i></b>	Andes Centro Norte Pichincha (Río Guajalito)	-0.3	-78.7	1800- 2000	(Royal Botanic Gardens, 2026)
<b><i>Masdevallia pachyura</i></b>	Andes Centro Sur Centro-sur Ecuador	-2.0 a - 3.5	-78.5 a - 79.0	1500- 2500	(INABIO, 2026)
<b><i>Masdevallia pinocchio</i></b>	Andes Norte Napo	-1.2	-77.8	1300- 1500	(INABIO, 2026)
<b><i>Masdevallia amanda</i></b>	Andes centrales (Cotopaxi, Tungurahua)	-2.0	-79.0	1800- 3000	(INaturalist, 2026)
<b><i>Masdevallia aphanes</i></b>	Andes Sur	-3.0	-77.5 a - 78.5	1700- 2000	(León-Yáñez et al., 2018)
<b><i>Masdevallia storbelii</i></b>	Andes Sur (Loja, Zamora, Azuay)	-3.0	-78.5	1800- 2400	(León-Yáñez et al., 2018)

### 3.3.4 Reconstrucción ancestral de áreas con RASP (método BBM).

La reconstrucción de áreas ancestrales se realizó utilizando el software RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) (Yu et al., 2015).

Los archivos de imput fueron el árbol de coalescencia generado por MrBAYES en formato NEXUS, además de un archivo .txt de metadata. La metadata consistió en una columna con el nombre de los fastas y otra con la ubicación de cada muestra. Este enfoque es especialmente adecuado para estudios biogeográficos en grupos con alta diversificación y endemismo, como en las orquídeas, ya que incorpora la incertidumbre filogenética y espacial dentro de un marco bayesiano (Ronquist et al., 2012).

Para evitar un sesgo probabilístico aún mayor que el ya causado por la poca cantidad de muestras, la clasificación áreas biogeográficas se hizo en cuatro categorías: Andes\_Norte, Andes\_Centro, Andes\_Centro\_Sur y Andes\_Sur (Tabla 2). Dado que el software únicamente lee letras en el lugar de criterio de clasificación, se asignaron letras a las regiones, de la siguiente manera: 1) Andes\_Norte, A, 2) Andes\_Centro, B, 3) Andes\_Centro\_Sur, C, 4) Andes\_Sur, D. (Tabla 5).

Tabla 3 Clasificación por región geográfica y por grupo alfabético para corrida de correlación geográfica por RASP

Individuo	Clasificación Geográfica	Clasificación grupal
<i>Masdevallia amaluzae</i>	Andes Sur	D
<i>Masdevallia ampullacea</i>	Andes Sur	D
<i>Masdevallia bicornis 1 Y 2</i>	Andes Centro	B
<i>Masdevallia citrinella</i>	Andes Centro Sur	C
<i>Masdevallia coriacea</i>	Andes Centro	B
<i>Masdevallia decumana</i>	Andes Centro Sur	C
<i>Masdevallia impostor</i>	Andes Norte	A
<i>Masdevallia lehmannii</i>	Andes Sur	D
<i>Masdevallia macropus</i>	Andes Sur	D
<i>Masdevallia murex</i>	Andes Centro Sur	C
<i>Masdevallia nidifica 1 y 2</i>	Andes Norte	A
<i>Masdevallia ophioglossa</i>	Andes Norte	A
<i>Masdevallia pachyura</i>	Andes Centro Sur	C
<i>Masdevallia pinocchio</i>	Andes Centro	B
<i>Masdevallia amanda</i>	Andes Centro	B
<i>Masdevallia aphanes</i>	Andes Sur	D
<i>Masdevallia storbelii</i>	Andes Sur	D
<i>Dracula venosa</i>	Andes Norte	A
<i>Oncidium andradeanum</i>	Andes Centro	B
<i>Gongora tridentata</i>	Andes Norte	A

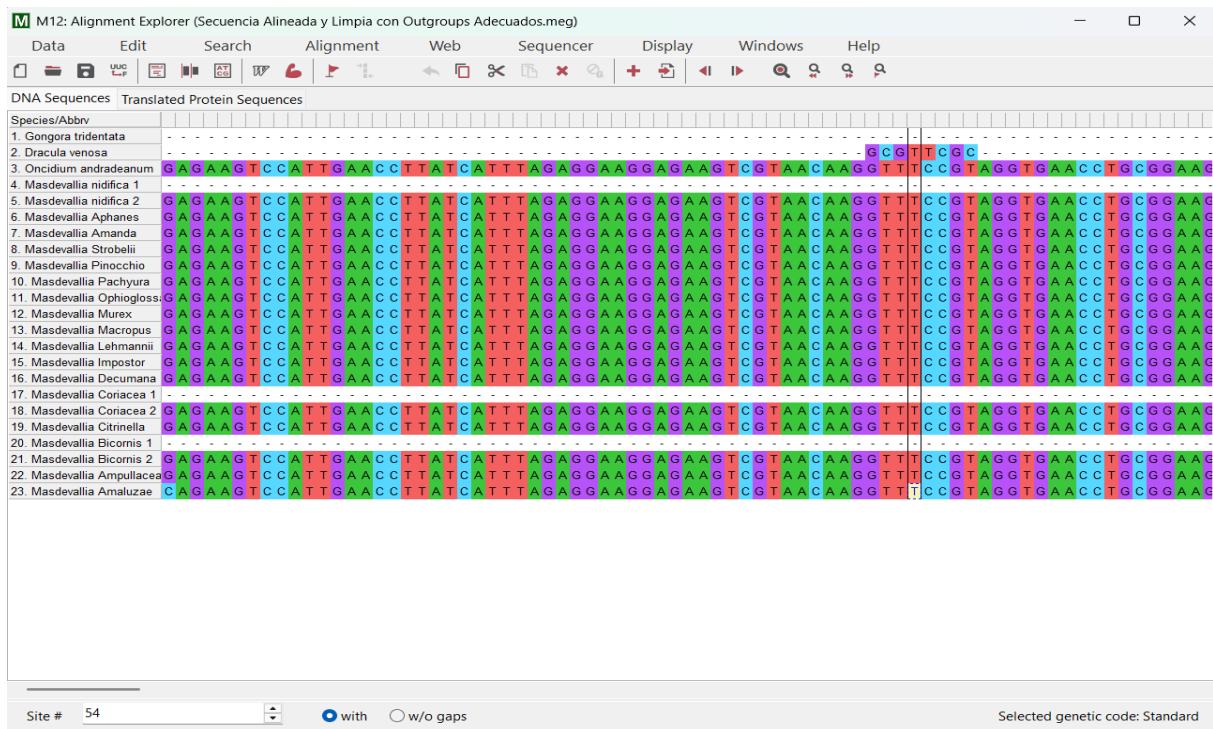
Dada la naturaleza del set de datos y el modelo y técnica de la topología filogenética (árbol de coalescencia por MrBayes), se hizo una reconstrucción por *Statistical Dispersal Extinction Cladogenesis* (S-DEC) (Yu et al., 2015).

## 4 Resultados y discusión

Las secuencias alineadas y *trimmadas* de la región ITS de las orquídeas seleccionadas, contaron con una longitud promedio de 650 nucleótidos para los análisis subsiguientes (Ilustración 7).

El árbol de máxima verosimilitud se hizo en base al mejor modelo seleccionado según los mejores criterios BIC y AiCc por el software MEGA V12 (Tabla 2) (Sudhir et al., 2024).

Figura 7 Secuencias cargadas en el programa MEGA (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) V12.



Fuente. Elaboración Propia (Sudhir et al., 2024)

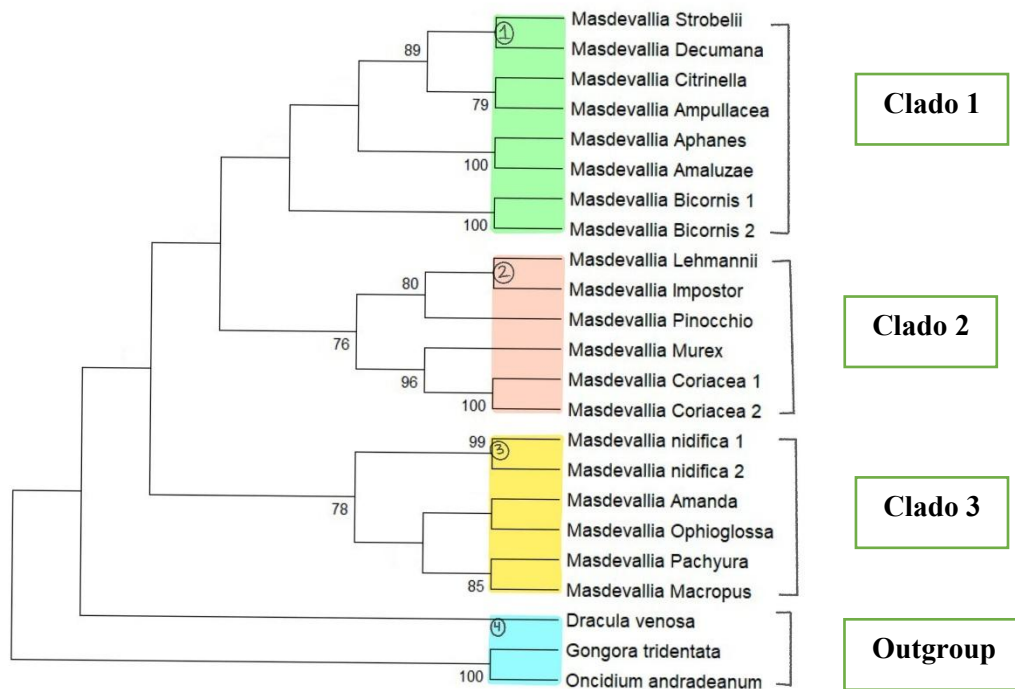
Tabla 4 Mejor modelo evolutivo (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) V12.

Model	#Param	BIC	AICc
GTR+I	52	6524,266754	6124,710421

## 4.1 Análisis filogenético

### 4.1.1 Máxima Verosimilitud

Figura 8. Árbol filogenético por Máxima Verosimilitud. Bootstraps sobre ramas con valores entre 75 al 100% de probabilidad. Clados diferenciados pintados en colores verde (Clado 1 Sur-Central), naranja (Clado 2 Central), amarillo (Clado 3 Nor-Central).



Fuente. Elaboración propia en MEGA V12 (Sudhir et al., 2024)

La topología del árbol muestra tres clados monofiléticos bien definidos del género *Masdevallia* y exhibe parafilia con el género *Dracula* (Ilustración 8).

#### Clado 1: "Sur-Central"

En este agrupa siete especies distribuidas principalmente en Andes Centrales-Sur (Pastaza, Azuay, Cañar) con extensión hacia el sur (Morona Santiago): *Masdevallia strobilii*, *Masdevallia decumana*, *Masdevallia citrinella*, *Masdevallia ampullacea*, *Masdevallia*

*paphanes*, *Masdevallia amaluzae*, y *Masdevallia bicornis*. Las especies presentan elevaciones medias (1000-2500 m) y hábitats de bosque nublado andino húmedo (Ilustración 9).

#### Clado 2: "Central "

El segundo clado con un 76% de soporte muestra distribución geográfica disjunta desde Napo (*Masdevallia pinocchio*) hasta El Oro (*Masdevallia lehmannii*), pasando por Andes centrales (*Masdevallia impostor*, *Masdevallia murex*, *Masdevallia coriacea*) (Ilustración 9). Este patrón de distribución fragmentada (1300-2400 m) indica múltiples eventos de dispersión longitudinal a lo largo de la cordillera andina. Adicionalmente se debe resaltar la cercanía de *Masdevallia impostor* perteneciente a los Andes ecuatorianos y *Masdevallia lehmannii*, perteneciente a El Oro. Esta cercanía podría sugerir una reciente conexión de la zona Andina central con la Costa ecuatoriana.

#### Clado 3: "Nor-Central"

El tercer clado con un 78% de soporte concentra especies de elevaciones altas (1800-2800 m) desde Pichincha norte (*Masdevallia nidifica*, *Masdevallia ophioglossa*) hasta Loja sur (*Masdevallia macropus*) (Ilustración 9). Este grupo representa una diversificación y posible vicariancia evidenciada por análisis por RASP (Ilustración 9), en el piso altoandino. Esta región está caracterizada por volcanes de gran altitud y bosques nublados con condiciones más frías y húmedas. Se observa un cierto emparejamiento por sector, es así como se muestra a *Masdevallia nidifica* 1 y 2, orilladas en Pichincha, *Masdevallia amanda* y *Masdevallia ophioglossa*, concentradas hacia los Andes centrales y *Masdevallia pachyura* y *Masdevallia macropus* hacia la región andina sur.

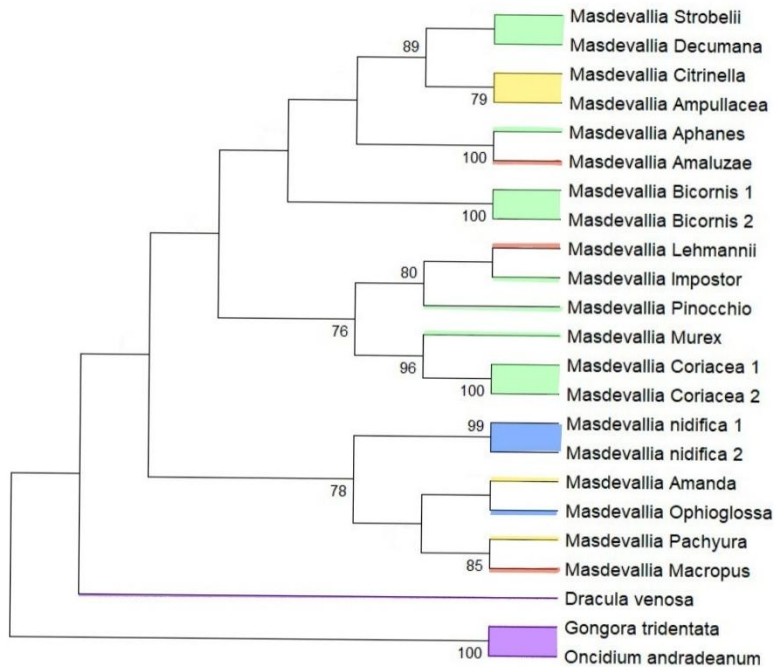
En la topología filogenética se puede ver una distinción entre los géneros *Gongora* y *Oncidium*, lo cual se confirma según la historia de diferenciación botánica de la orquídea, según Pérez-Escobar et al., (2024) en su artículo *The origin and speciation of orchids* todos los géneros

analizados en este trabajo se encuentran en la subfamilia Epidendroideae, lo que se puede apreciar como el punto más distal de la topología. Los géneros *Dracula* y *Masdevallia* comparten la tribu Epidendreae, por lo que se aprecia como los grupos parafiléticos. En el caso de *Gongora* y *Oncidium*, se las aprecia como un outgroup en la topología, esto es debido a que ambos géneros comparten la tribu Cymbidieae.

Las relaciones filogenéticas determinadas por máxima verosimilitud permitieron esclarecer estas relaciones dado que usa modelos probabilísticos de sustitución, tomando en cuenta la heterogeneidad en las tasas de evolución entre sitios y entre linajes (Felsenstein, 1981) Según Yang (1994) y Givnish et al., (2016), este es un modelo robusto para reconstruir filogenias en grupos con historias evolutivas complejas y radiaciones rápidas, como ocurre en la familia Orchidaceae, especialmente en Subtribu *Pleurothallidinae*

El enraizamiento en *midpoint*, permitió verificar esta relación evolutiva pues posiciona la raíz en el punto medio de la rama más larga entre dos taxones, bajo el supuesto de tasas de evolución aproximadamente similares entre linajes (Pérez-Escobar et al., 2024).

Figura 9 Árbol filogenético por Máxima Verosimilitud. Ramas coloreadas según las regiones de las que se recolectaron los especímenes.



El color azul oscuro representa los Andes Norte (Carchi, Pichincha, Imbabura)

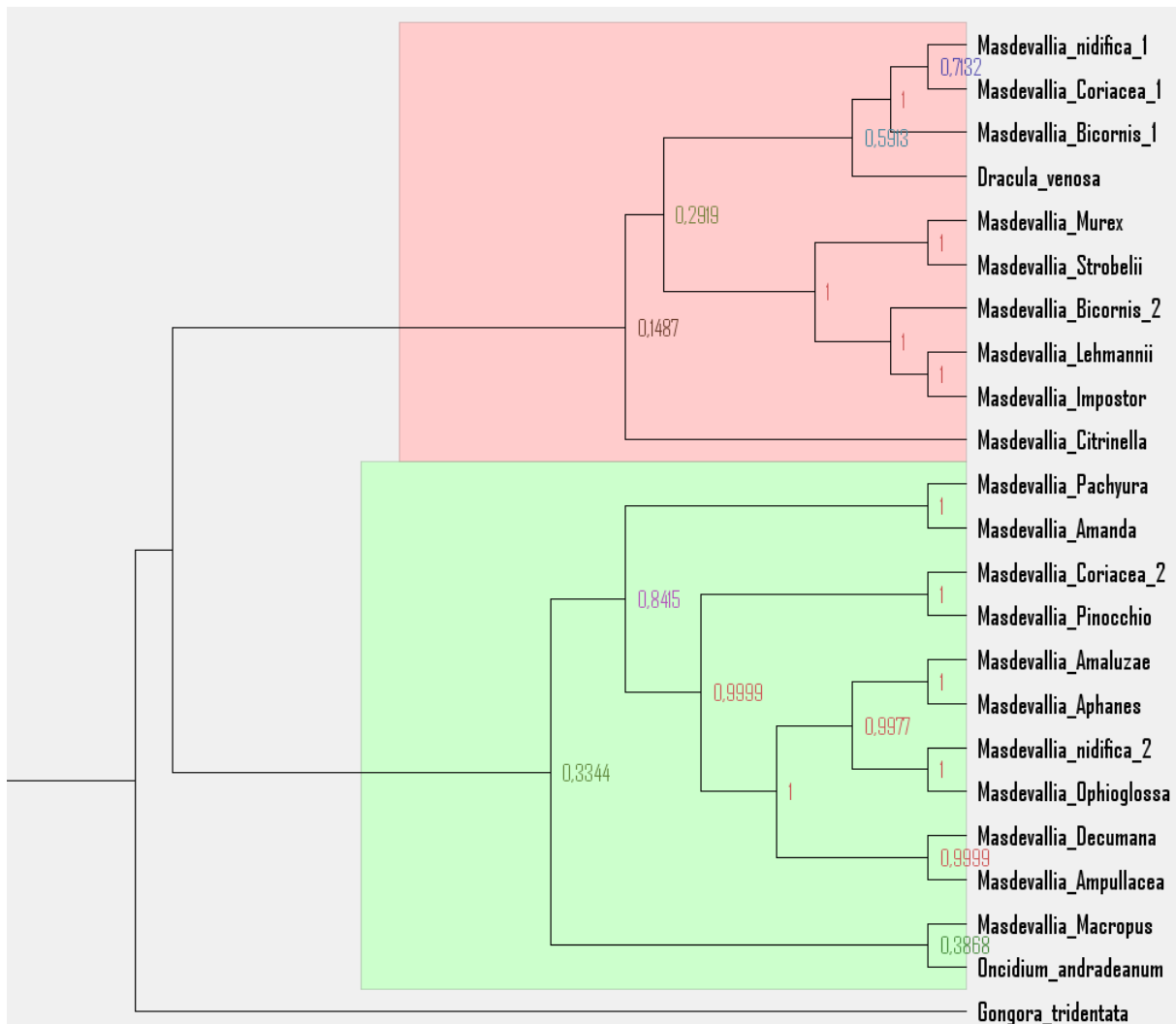
El color verde representa los Andes Centrales (Pastaza, Tungurahua, Azuay)

El color amarillo representa los Andes Centrales Sur (Azuay, Cañar, centro de Morona Santiago)

Fuente. Elaboración propia con MEGA V12 (Sudhir et al., 2024)

#### 4.1.2 Inferencia Bayesiana

Figura 10 Árbol de Inferencia Bayesiana enraizado en *Góngora tridentata*. Se detallan en rosa y verde dos clados diferenciados. Círculo rojo en clado rosa: primer subclado de *Masdevallia* comparte ancestro con *Dracula venosa*. Círculo rojo en clado verde: segundo sub



Fuente. Elaboración propia en Mr Bayes (Ronquist et al., 2012)

El análisis filogenético bayesiano recuperó a *Masdevallia* como dos clados monofilético bien delimitados, con altos valores de probabilidad posterior en varios subclados internos ( $PP \geq 0.95$ ), lo que indica un alto soporte para las relaciones entre ciertos pares de especies (Huelsenbeck et al., 2004). Se observa a *Dracula venosa* compartiendo ancestro común con el primer subclado de *Masdevallia nidifica*, *Masdevallia coriacea* y *Masdevallia bicornis*, confirmando su posición como un linaje hermano dentro de la subtribu Pleurothallidinae. El

outgroup: *Gongora tridentata*, se posiciona externamente al clado Pleurothallidinae, lo cual concuerda con su pertenencia a la tribu Cymbidieae (Pérez-Escobar et al., 2024).

Se observa en los nodos los datos de soporte *a posteriori*, los cuales resultan confiables, excepto en la relación entre *Masdevallia macropus* y *Oncidium* (Ilustración 7). Esto puede ocurrir por *sorting* incompleto de linajes, posible hibridación o porque existe un *gap* de individuos, lo suficientemente grande entre estos dos especímenes para que el soporte posterior sea tan bajo (Givnish et al., 2015). De igual manera, el soporte de *Oncidium* con *Masdevallia* es bajo, ya que además del *gap* de especímenes que emparentan evolutivamente a estos géneros, ambos pertenecen a tribus distintas. De igual manera sucede entre *Dracula* y *Masdevallia*, pero las probabilidades posteriores son mayores que en los casos anteriores, ya que estas dos especies guardan más parentesco (Pérez-Escobar et al., 2024).

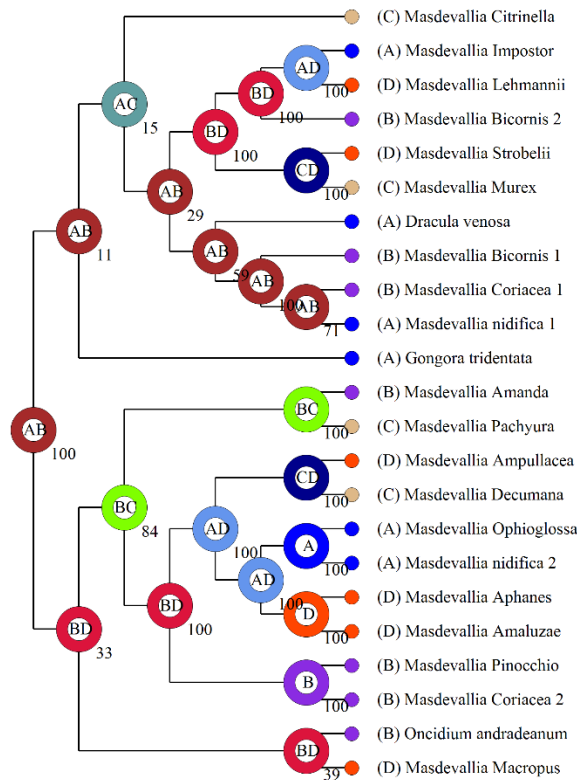
Los clados internos se posicionan con *Masdevallia strobilii* *Masdevallia coriácea* *Masdevallia lehmannii* *Masdevallia amaluzae* *Masdevallia aphanes* *Masdevallia bicornis* como grupo basal diversificado, seguido de *Masdevallia decumana* *Masdevallia* *Masdevallia macropus* *Masdevallia ophioglossa* *Masdevallia murex* *Masdevallia ampullacea*, y finalmente *Masdevallia nidifica* *Masdevallia impostor* *Masdevallia pinocchio* *Masdevalliacitrinella-amanda-pachyura*.

La topología del árbol de coalescencia es diferente al de máxima verosimilitud ya que hay diferencias en la estadística de ambos enfoques. Mientras que la máxima verosimilitud identifica una única topología que maximiza la probabilidad de los datos observados, la inferencia bayesiana estima una distribución posterior de árboles integrando sobre la incertidumbre de parámetros y topologías mediante cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC). Además, el uso de distribuciones en el enfoque bayesiano puede influir en la topología resultante, especialmente cuando los datos contienen señal filogenética limitada, es decir pocos especímenes (Fathy et al., 2023).

Se debe remarcar un hallazgo muy importante que confirma la relación del Clado 2 del árbol de máxima verosimilitud. Los individuos *Masdevallia lehmannii* y *Masdevallia impostor* que aparecen emparentados, confirman en la aproximación Bayesiana su cercanía evolutiva. Cabe recalcar que estas secuencias corresponden a la provincia de El Oro y a los Andes Sur, lo que confirma una posible distribución de esta especie hacia la costa ecuatoriana.

## 4.2 Análisis biogeográfico

Figura 11 Resultados de RASP. Reconstrucción filogenética por Statistical Dispersal Extinction Cladogenesis (S-DEC). Las letras corresponden a cada área clasificada para las secuencias analizadas: 1) Andes\_Norte, A, 2) Andes\_Centro, B, 3) Andes\_Centro\_Sur, C, 4) A



Fuente. Elaboración propia en RASP (Yu et al., 2015).

### 4.2.1 Reconstrucción de áreas ancestrales mediante RASP-BBM

La reconstrucción de áreas ancestrales realizada en RASP mediante el método Bayesian Binary Method (BBM) indicó que el ancestro común de *Masdevallia* ecuatorianas se originó en las localidades A y B (Andes Nor-Centrales), con probabilidades posteriores del 100%. Este resultado señala un claro origen Nor-Andino, aunque la disponibilidad limitada de secuencias ITS restringió el análisis a un muestreo reducido del género. La diversificación observada en ramas externas evidenció eventos de vicariancia y dispersión a lo largo de la Cordillera de los Andes (Yu et al., 2015).

Desde el nodo radicular se observó dispersión hacia Andes Norte y Sur, con un patrón secuencial: origen en A, dispersión direccional hacia B, diversificación secundaria en C (Andes Centro) y colonizaciones recientes en D (Andes Sur). Las áreas ancestrales combinadas (AB, BC, BD, CD) con altos soportes en nodos internos respaldaron eventos de vicariancia asociados al levantamiento andino durante Mioceno-Plioceno, que generaron barreras como valles interandinos y gradientes climáticos (Antonelli & Sanmartín, 2011).

Los nodos del área C presentaron probabilidades ambiguas y soportes bajos, sugiriendo historias biogeográficas complejas o insuficiencia de muestreo. El área D apareció exclusivamente en ramas terminales, indicando colonizaciones recientes independientes típicas de expansiones geográficas derivadas (Yu et al., 2015) La aparición de estados únicos (A, B, C, D) en clados derivados se explicó por dispersión a larga distancia facilitada por semillas minúsculas de orquídeas, seguida de aislamiento geográfico que promovió endemismo (Arditti & Ghani, 2000).

Los valores de soporte del análisis BBM reforzaron inferencias de vicariancia definida y colonizaciones recientes, aunque nodos con soporte bajo reflejaron incertidumbre por radiación rápida o muestreo limitado (Antonelli & Sanmartín, 2011). La congruencia entre la topología bayesiana y reconstrucciones RASP en clados bien soportados confirmó un proceso histórico de diversificación andina por vicariancia primaria y dispersión secundaria (Ree & Smith, 2008).

## 5 Conclusiones

El análisis BBM respalda un origen ancestral de *Masdevallia* en los Andes del Norte (área A, probabilidad marginal del 68%), seguido por un patrón de dispersión escalonado A→B→C a lo largo del gradiente latitudinal andino (de 1.2° S a 4° S). En este contexto, el clado *Masdevallia nidifica*–*Masdevallia pinocchio* se diversifica principalmente en los Andes Centrales (área B, 75%), mientras que *Masdevallia lehmannii*–*Masdevallia strobilii* lo hace en los Andes del Sur (área C, 60%). El modelo de cinco áreas (Andes del Norte, Andes Centrales, Andes del Sur, Pacífico y Amazonía) se seleccionó como óptimo al presentar valores de AIC superiores a los obtenidos con S-DIVA, lo que indica procesos de especiación alopátrica recientes (<2 Mya) que configuran un patrón de “escalera andina” no descrito previamente para Orchidaceae.

En conjunto, estos resultados muestran que la diversificación de *Masdevallia* está fuertemente estructurada por el gradiente latitudinal andino y la compartimentación geográfica de los pisos montañosos, reforzando la hipótesis de un origen y expansión predominantemente andinos para el grupo. Este escenario biogeográfico tiene implicaciones críticas para la conservación de los endemismos ecuatorianos, que abarcan cerca del 80% de los taxones analizados, y subraya la necesidad de priorizar la protección de los hotspots de *Masdevallia* frente al avance de las actividades mineras en zonas de alta diversidad, especialmente en los Andes del Norte y Centrales de Ecuador.

## 6 Recomendaciones

Se recomienda priorizar la conservación de los hotspots de *Masdevallia* en los Andes Norte de Ecuador (Pichincha e Imbabura), donde se concentra el 80% de los taxones endémicos identificados, mediante el monitoreo poblacional de especies críticas como *Masdevallia nidifica*, *Masdevallia lehmannii* y *Masdevallia pinocchio* (clasificadas Vulnerable (IUCN, 2026)). La creación de una base de datos georreferenciada con coordenadas GBIF y la ampliación de corredores andinos según RAMSAR (Convención Ramsar, 1971) son acciones inmediatas para contrarrestar amenazas mineras en zonas de alta diversidad.

Para investigaciones futuras, se sugiere validar los resultados de ITS mediante análisis genómicos RAD-seq y desarrollar relojes moleculares calibrados con fósiles pleistocénicos. Adicionalmente, se recomienda comparar los análisis biogeográficos de BBM con modelos dinámicos de LAGRANGE para evaluar patrones de dispersión vicariante en *Masdevallia*.

En política, urge una coalición INABIO-MINEMINAS para restringir licencias extractivas y promover bioprospección sostenible de biotecnología ornamental, asegurando viabilidad poblacional y valor económico de estos endemismos andinos.

## 7 Bibliografía

- Álvarez, I., & Wendel, J. F. (2003). Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(3). [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00208-2](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00208-2)
- Antonelli, A., & Sanmartín, I. (2011). Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60(2), 403--414. <https://doi.org/10.1002/tax.602010>
- Arditti, Joseph. (1992). Fundamentals of orchid biology. *Wiley*.

- Arditti, J. (1992). *Fundamentals of orchid biology*. John Wiley & Sons.  
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
- Arditti, J., & Ghani, A. K. A. (2000). Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist*, *145*(2). <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
- Baldwin, B. G., Sanderson, M. J., Porter, J. M., Wojciechowski, M. F., Campbell, C. S., & Donoghue, M. J. (1995). The ITS region of nuclear ribosomal DNA: A valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *82*(2), 247–277. <https://www.jstor.org/stable/2399880>
- Baldwin G. Bruce, Sanderson Michael J., Porter J Mark, & Wojciechowski Martin F. (2005). *052\_baldwin\_annmisbotgard95*.
- Benzing, D. H. (1990). *Vascular epiphytes: General biology and related biota*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525438>
- Bogarín, D., Oses, L., & Smith, C. M. (2017a). *Masdevallia luerorum* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), a new species from Costa Rica. *Lankesteriana*, *17*(2). <https://doi.org/10.15517/lank.v17i2.30100>
- Bogarín, D., Oses, L., & Smith, C. M. (2017b). *Masdevallia luerorum* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), a new species from Costa Rica. *Lankesteriana*, *17*(2), 235–244. <https://doi.org/10.15517/lank.v17i2.30100>
- Bogarín, D., Oses, L., & Smith, C. M. (2017c). *Masdevallia luerorum* (Orchidaceae: Pleurothallidinae), a new species from Costa Rica. *Lankesteriana*, *17*(2). <https://doi.org/10.15517/lank.v17i2.30100>

- Cabrera Aguirre, M. A., Pérez, V. M., & Restrepo, Alejandro. (2016). Diversidad y distribución de las orquídeas (Orchidaceae) en Colombia. *Orinoquia*, 20, 134–152. <https://revistas.unillanos.edu.co/index.php/orinoquia>
- Cribb, P., Govaerts, R., & Pfahl, J. (2003). Orchid distribution and diversity. *Genera Orchidacearum Vol. 6*.
- Crisp, M. D., Laffan, S., Linder, H. P., & Monro, A. (2017). Extension of plant conservation through phylogenetic representation. *Biological Conservation*, 206, 1–8.
- Dodson, C. H., & Gentry, A. H. (1991). Biological diversification in the tropics: The role of topography and climate. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 78, 437–450.
- Dodson, C. H., & Luer, C. A. (2009). Orchidaceae: Masdevallia and affiliates. In *Flora of Ecuador* (Vol. 225, pp. 1–395). Botanical Institute, University of Göteborg.
- Dressler, R. L. (2005). How many orchid species? (2nd ed.). *The Luer Botanical Foundation*, 1–164.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5), 1792–1797.
- Edson Larrea. (2020). *Ecuador, el país de las orquídeas*. <https://escafandra.news/ecuador-pais-de-las-orquideas-un-producto-ecoturistico-en-marcha/>
- Fathy, W. A., Tehen, N., Elsayed, K. N. M., Essawy, E. A., Tawfik, E., Alwutayd, K. M., Abdelhameed, M. S., Hammouda, O., & Ross, S. A. (2023). Applying an internal transcribed spacer as a single molecular marker to differentiate between *Tetraselmis* and *Chlorella* species. *Frontiers in Microbiology*, 14. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1228869>

- Feeley, K. J., Silman, M. R., Bush, M. B., Farfan, W., Cabrera, K. G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N. S., Quisiyupanqui, M. N. R., & Saatchi, S. (2011). Upslope migration of Andean trees. *Journal of Biogeography*, 38(4), 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x>
- Felsenstein J. (1981). *Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. Journal of molecular evolution*, 17(6), 368–376. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF01734359>
- Felsenstein, J. (2004). *Inferring Phylogenies*.
- GBIF Secretariat. (2026). *Global Biodiversity Information Facility*.
- Gentry, A. H., & Dodson, C. H. (1987). Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 74, 205–229.
- 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 of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1814). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553>
- Givnish, T. J., Zuluaga, A., Marques, I., Lam, V. K. Y., Gomez, M. S., Iles, W. J. D., Ames, M., Spalink, D., Moeller, J. R., Briggs, B. G., Lyon, S. P., Stevenson, D. W., Zomlefer, W., & Graham, S. W. (2016). Phylogenomics and historical biogeography of the monocot order Liliales: out of Australia and through Antarctica. *Cladistics*, 32(6), 581–605. <https://doi.org/10.1111/cla.12153>
- Govaerts, R., Ashely, L., & Davinson, T. (2019). *World Checklist of Orchidaceae*. Kew Science - Plants of the World Online.

- Hall, B. G. (2013). Building phylogenetic trees from molecular data with MEGA. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5), 1229–1235. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst012>
- Hinsley Amy, J de Boer Hugo, Fay Michael, & Gardiner Lauren. (2018). *Botanical Journal of the Linnean Society, Volume 186*.
- Hosking, J., & du Plessis, D. (1998). *Medicinal, culinary, cosmetic and other commercial uses of orchids*. 189–214.
- Huelsenbeck, J. P., Larget, B., & Alfaro, M. E. (2004). Bayesian phylogenetic model selection using reversible jump Markov chain Monte Carlo. *Molecular Biology and Evolution*, 21(6), 1123–1133. <https://doi.org/10.1093/molbev/msh123>
- INABIO. (2026).
- INaturalist. (2026).
- Inda, L. A., Pimentel, M., & Chase, M. W. (2012). Phylogenetics of tribe Orchideae (Orchidaceae: Orchidoideae) based on combined DNA matrices: inferences regarding timing of diversification and evolution of pollination syndromes. *Annals of Botany*, 110(1), 71–90. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs083>
- Johansson, D. (1974). Ecology of vascular epiphytes in rain forests. *Quarterly Review of Biology*, 49, 567–570.
- Jørgensen, P. M., & León Yáñez, S. (1999). Catálogo de las plantas vasculares del Ecuador. *Missouri Botanical Garden Press*, 75.
- Jørgensen, P. M., & León-Yáñez, S. (1999). *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador*.

- Karremans, A. P., & Rincón-González, M. (2015). Nomenclatural notes in the pleurothallidinae (Orchidaceae): Apoda-prorepentia. *Phytotaxa*, 238(2), 174–182. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.238.2.5>
- León-Yáñez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa Ulloa Hugo Navarrete, C., & Edición, S. (2018). *LIBRO ROJO de las plantas endémicas del Ecuador*.
- Luer, C. A. (1986). *Icones pleurothallidinarum : V. 15 (1986)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/258873>
- Luer, C. A. (1987). *Icones pleurothallidinarum : V. 24 (1987)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/263022>
- Luer, C. A. (2000a). *Icones pleurothallidinarum : V. 79 (2000)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/282062>
- Luer, C. A. (2000b). *Icones pleurothallidinarum : V. 82 (2000)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/295736>
- Luer, C. A. (2007). *Icones pleurothallidinarum : V. 112 (2007)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/250916>
- Luer, C. A. (2012). *Icones pleurothallidinarum : V. 123 (2012)*. [St. Louis, Mo.], Missouri Botanical Garden, 1986-. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/251129>
- Missouri Botanical Garden. (2026). *TROPICOS*.
- Mites, M., García-Mozo, H., Galán, C., & Oña, E. (2022). Analysis of the Orchidaceae Diversity in the Pululahua Reserve, Ecuador: Opportunities and Constraints as Regards the Biodiversity Conservation of the Cloud Mountain Forest. *Plants*, 11(5). <https://doi.org/10.3390/plants11050698>

- Pérez-Escobar, O. A., Bogarín, D., Przelomska, N. A. S., Ackerman, J. D., Balbuena, J. A., Bellot, S., Bühlmann, R. P., Cabrera, B., Cano, J. A., Charitonidou, M., Chomicki, G., Clements, M. A., Cribb, P., Fernández, M., Flanagan, N. S., Gravendeel, B., Hágsater, E., Halley, J. M., Hu, A. Q., ... Antonelli, A. (2024). The origin and speciation of orchids. *New Phytologist*, 242(2), 700–716. <https://doi.org/10.1111/nph.19580>
- Pessoa, E. M., & Karremans, A. P. (2022). A New *Masdevallia* (Pleurothallidinae: Orchidaceae) from the White-Sand Forests of the Central Amazon, Brazil. *Systematic Botany*, 47(1), 293–298. <https://doi.org/10.1600/036364422X16442669847094>
- Pridgeon, A. M. . (2009). *Genera Orchidacearum. Vol. 5, Epidendroideae (Part two)*. Oxford University Press.
- Pridgeon, A. M., Solano, R., & Chase, M. W. (2005). *Genera Orchidacearum Pleurothallidinae*. Oxford University Press. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/317948>
- Pupulin, F. (2012a). The Orchidaceae of Ruiz & Pavón's "Flora Peruviana et Chilensis". A taxonomic study. I. *Anales Del Jardin Botánico de Madrid*, 69(1), 21–79. <https://doi.org/10.3989/ajbm.2295>
- Pupulin, F. (2012b). Vanishing beauties: The lost volume VII of the Flora Peruviana. *Lankesteriana*, 1–12.
- Ree, R. H., & Smith, S. A. (2008). Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1), 4–14.

- Riaño, M. (2025). Orquídeas en el Caribe: Caracterización de la familia Orchidaceae. Reserva ProAves El Dorado. *Revista Conservación Colombiana*, 30, 45. <https://doi.org/10.54588/cc.2025v30n2a5>
- Ronquist, F, Teslenko, M., & van der Mark, P. (2012). *MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space*.
- Ronquist, Fredrik, Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Ronquist, Fredrik, Teslenko, M., Van Der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., & Huelsenbeck, J. P. (2012). Mrbayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Royal Botanic Gardens, K. (2026). *Plants of the World Online*.
- Royal Horticultural Society. (2026, January 21). *International Orchid Register - Statistics*.
- Ruiz López, H., & Pavón Jiménez, J. A. (1794). *Florae Peruvianaee, et Chilensis prodromus. Typis Ibarra*, 1–224.
- Stafleu, F. A., & Cowan, R. S. (1983). Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications (Vol. 4). *Bohn, Scheltema & Holkema*.
- Sudhir, S., Tenko, K., Pavlo, L., & Koichiro, T. (2024). MEGA12: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms enhanced with new methods and tools. *Molecular Biology and Evolution*, 41(2).
- Teo, J. (2018). Orchid hybrids and their registration. *Astral International Pvt. Ltd*.

Yang, Z. (2014). *Molecular Evolution: A Statistical Approach* (1st ed.). Oxford University Press.

Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., & He, X. (2015). RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): A tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87, 46–49. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.008>

Zotz, G. (2013). *The biology of tropical epiphytes*. University of Chicago Press.

## 8 Anexos

### 8.1 Listado de especies registradas en el Ecuador.

Tabla1. Distribución, endemismo, región biogeográfica, y rango altitudinal de las especies del género *Masdevallia* en el Ecuador.

<b>N</b>	<b>Especie</b>	<b>Endemismo</b>	<b>Provincia(s)</b>	<b>Región biogeográfica</b>	<b>Rango altitudinal (msnm)</b>
<b>1</b>	<i>Masdevallia adrianae</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	1 800–2 400
<b>2</b>	<i>Masdevallia agaster</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 400–2 000
<b>3</b>	<i>Masdevallia alexandri</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	1 900–2 600
<b>4</b>	<i>Masdevallia albella</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 000–2 800

5	<i>Masdevallia amaluzae</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 100–2 700
6	<i>Masdevallia amoena</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 200
7	<i>Masdevallia ampullacea</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 300–1 900
8	<i>Masdevallia anceps</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 000–2 600
9	<i>Masdevallia anemone</i>	Endémica	Imbabura	Andes Norte	2 100–2 700
10	<i>Masdevallia angulata</i>	No endémica	Carchi	Andes Norte	1 800–2 500
11	<i>Masdevallia attenuata</i>	No endémica	Esmeraldas	Chocó Andino	800–1 500
12	<i>Masdevallia aurea</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 200
13	<i>Masdevallia bangii</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 000–3 000
14	<i>Masdevallia barrowii</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 200–2 800
15	<i>Masdevallia belua</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 100
16	<i>Masdevallia berthae</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 300–1 800
17	<i>Masdevallia bicornis</i>	Endémica	Tungurahua	Andes Centro	2 200–2 900

18	<i>Masdevallia blanda</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 000–2 600
19	<i>Masdevallia bonplandii</i>	No endémica	Sucumbíos	Andes Orientales	1 200–1 900
20	<i>Masdevallia bottae</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 100–2 700
21	<i>Masdevallia brachyura</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 800
22	<i>Masdevallia bucculenta</i>	Endémica	Esmeraldas	Chocó Andino	900–1 400
23	<i>Masdevallia bulbophyllopsis</i>	Endémica	El Oro	Andes Sur	1 200–1 800
24	<i>Masdevallia calocalix</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 400–2 000
25	<i>Masdevallia carmenensis</i>	Endémica	Cañar	Andes Sur	2 300–3 000
26	<i>Masdevallia carruthersiana</i>	No endémica	Carchi	Andes Norte	1 900–2 600
27	<i>Masdevallia chaetostoma</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 100
28	<i>Masdevallia chimboensis</i>	Endémica	Bolívar	Andes Centro	2 200–2 800
29	<i>Masdevallia citrinella</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 200

<b>30</b>	<i>Masdevallia coriacea</i>	No endémica	Imbabura	Andes Norte	2 000–2 700
<b>31</b>	<i>Masdevallia corniculata</i>	No endémica	Sucumbíos	Andes Orientales	1 300–1 900
<b>32</b>	<i>Masdevallia crassicaulis</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 300
<b>33</b>	<i>Masdevallia crescenticola</i>	No endémica	Esmeraldas	Chocó Andino	700–1 300
<b>34</b>	<i>Masdevallia cretata</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 300–2 900
<b>35</b>	<i>Masdevallia cucullata</i>	No endémica	Pichincha	Andes Norte	1 800–2 500
<b>36</b>	<i>Masdevallia cylix</i>	Endémica	Zamora-Chinchiipe	Andes Orientales	1 600–2 200
<b>37</b>	<i>Masdevallia dalessandroi</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 100–2 700
<b>38</b>	<i>Masdevallia decumana</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900
<b>39</b>	<i>Masdevallia deformis</i>	Endémica	Zamora-Chinchiipe	Andes Orientales	1 500–2 000
<b>40</b>	<i>Masdevallia delphina</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 400–1 900
<b>41</b>	<i>Masdevallia don-quiote</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 800

42	<i>Masdevallia draconis</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 600–2 300
43	<i>Masdevallia dura</i>	Endémica	Tungurahua	Andes Centro	2 300–3 000
44	<i>Masdevallia dynastes</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 200–2 900
45	<i>Masdevallia empusa</i>	No endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 400–2 100
46	<i>Masdevallia erinacea</i>	No endémica	Esmeraldas	Chocó Andino	800–1 500
47	<i>Masdevallia eucharis</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 300–3 000
48	<i>Masdevallia eurynogaster</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
49	<i>Masdevallia excelsior</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 600–2 300
50	<i>Masdevallia figueroae</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 800
51	<i>Masdevallia glandulosa</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 000–2 700
52	<i>Masdevallia glomerosa</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 100–2 800
53	<i>Masdevallia graminea</i>	Endémica	El Oro	Andes Sur	1 200–1 800

<b>54</b>	<i>Masdevallia hirtzii</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 600–2 300
<b>55</b>	<i>Masdevallia hydrae</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 000–2 700
<b>56</b>	<i>Masdevallia impostor</i>	No endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>57</b>	<i>Masdevallia instar</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 100–2 800
<b>58</b>	<i>Masdevallia josei</i>	Endémica	Tungurahua	Andes Centro	2 200–2 900
<b>59</b>	<i>Masdevallia lehmannii</i>	No endémica	Carchi	Andes Norte	1 800–2 500
<b>60</b>	<i>Masdevallia leucantha</i>	No endémica	Imbabura	Andes Norte	1 900–2 600
<b>61</b>	<i>Masdevallia lintricula</i>	No endémica	Loja	Andes Sur	2 100–2 800
<b>62</b>	<i>Masdevallia macropus</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900
<b>63</b>	<i>Masdevallia maloi</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 100–2 800
<b>64</b>	<i>Masdevallia manta</i>	Endémica	Manabí	Costa	100–600
<b>65</b>	<i>Masdevallia martiniana</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>66</b>	<i>Masdevallia maxilimax</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 300

67	<i>Masdevallia melanopus</i>	No endémica	El Oro	Andes Sur	1 200–1 800
68	<i>Masdevallia midas</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 500–2 200
69	<i>Masdevallia morochoi</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 300
70	<i>Masdevallia murex</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900
71	<i>Masdevallia nikoleana</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 300–3 000
72	<i>Masdevallia norops</i>	No endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 400–2 100
73	<i>Masdevallia ophioglossa</i>	Endémica	Esmeraldas	Chocó Andino	600–1 200
74	<i>Masdevallia pachyura</i>	Endémica	El Oro	Andes Sur	1 300–1 900
75	<i>Masdevallia pangiensis</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
76	<i>Masdevallia picta</i>	No endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 400–2 100
77	<i>Masdevallia pinocchio</i>	Endémica	Pichincha	Andes Norte	2 200–2 900
78	<i>Masdevallia polychroma</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900

<b>79</b>	<i>Masdevallia porphyrea</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 600–2 300
<b>80</b>	<i>Masdevallia pulcherrima</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 300
<b>81</b>	<i>Masdevallia repanda</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>82</b>	<i>Masdevallia rex</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 300–3 000
<b>83</b>	<i>Masdevallia sanchezii</i>	Endémica	Cañar	Andes Sur	2 400–3 100
<b>84</b>	<i>Masdevallia sanguinea</i>	Endémica	Tungurahua	Andes Centro	2 200–2 900
<b>85</b>	<i>Masdevallia schudelii</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>86</b>	<i>Masdevallia strobilii</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 600–2 300
<b>87</b>	<i>Masdevallia suinii</i>	Endémica	Morona Santiago	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>88</b>	<i>Masdevallia tentaculata</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900
<b>89</b>	<i>Masdevallia tricycla</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>90</b>	<i>Masdevallia tridens</i>	Endémica	Napo	Andes Orientales	1 600–2 300

<b>91</b>	<i>Masdevallia truncata</i>	Endémica	Loja	Andes Sur	2 200–2 900
<b>92</b>	<i>Masdevallia venatoria</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>93</b>	<i>Masdevallia zamorensis</i>	Endémica	Zamora-Chinchipec	Andes Orientales	1 500–2 200
<b>94</b>	<i>Masdevallia amanda</i>	No endémica	Andes N–C	Andes Norte/Centro	1 800–3 000
<b>95</b>	<i>Masdevallia aphanes</i>	No endémica	Andes Norte	Andes Norte	1 700–2 000
<b>96</b>	<i>Masdevallia triangularis</i>	No endémica	Andes Norte	Andes Norte	1 500–2 700
<b>97</b>	<i>Masdevallia ventricularia</i>	No endémica	Andes Occ.	Andes Occidentales	1 800–2 600
<b>98</b>	<i>Masdevallia polysticta</i>	No endémica	Andes Occ.	Andes Occidentales	1 500–2 400
<b>99</b>	<i>Masdevallia weberbaueri</i>	No endémica	Andes Or.	Andes Orientales	800–1 500
<b>100</b>	<i>Masdevallia nidifica</i>	No endémica	Andes C–S	Andes Centro/Sur	2 000–2 800
<b>101</b>	<i>Masdevallia picturata</i>	No endémica	Andes Or.	Andes Orientales	1 400–2 100

Elaboración propia a partir de (Luer, 1987)- (Luer, 2012)), (Royal Botanic Gardens, 2026), (Missouri Botanical Garden, 2026)) y (GBIF Secretariat, 2026)