

La delimitación de especies crípticas: el caso de la planta epífita *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae)

Juan José Ancona, Juan Pablo Pinzón*, Juan Javier Ortiz-Díaz, Juan Tun Garrido

Introducción

Las epífitas son plantas que pasan al menos una parte de su vida sobre otras plantas sin tener contacto metabólico con su hospedero. Son un componente característico y particular de los bosques lluviosos y bosques de neblina, encontrándose en menor diversidad y abundancia en otros tipos de vegetación, como las selvas secas, manglares y desiertos (Gravendeel et al. 2004). Las epífitas representan cerca de 10% de la diversidad vegetal del mundo y se estima que existen entre 23,466 y 29,505 especies de plantas vasculares con esta forma de vida (Dickinson et al. 1993). Entre las familias de epífitas están las Orchidaceae, Araceae, Piperaceae y Bromeliaceae.

En la familia Bromeliaceae, la gran mayoría de sus especies son epífitas y, junto con las orquídeas, son uno de los componentes más atractivos e interesantes desde el punto de vista comercial. Un ejemplo que ilustra este aspecto es *Tillandsia ionantha* Planch., la cual tiene un mayor impacto comercial. Es tanto su valor que se encuentra ampliamente representada en las colecciones particulares y jardines botánicos del mundo y se puede encontrar una gran diversidad de formas y colores que se han obtenido a través de la hibridación con otras especies, tanto en cultivo como en vida silvestre. Debido a su variación morfológica, los límites entre las especies en el complejo *T. ionantha* permanecen sin esclarecerse. El objetivo de este trabajo es describir los avances en la delimitación de especies en el complejo *T. ionantha* a través del uso de marcadores moleculares y modelos coalescentes.

¿Qué son las especies crípticas?

Las especies crípticas carecen de variación morfológica evidente (Bickford et al. 2017), pero pueden reconocerse con datos diferentes a los morfológicos, como pueden ser los genéticos, geográficos, etológicos y ecológicos (Bickford et al. 2007, Struck et al. 2018). Las especies crípticas son importantes debido a que son un puente entre la taxonomía y evolución con el funcionamiento del ecosistema, incluyendo la especiación, divergencia, convergencia y estasis (avance) de las poblaciones (Struck et al. 2018). Sin embargo, también las especies crípticas son tema de discusión entre taxónomos tradicionales y taxónomos evolutivos.

En la taxonomía tradicional, o taxonomía aplicada, surge la necesidad de buscar y cuantificar exhaustivamente la variación fenotípica (expresiones morfológicas externas) de los organismos para reconocer, clasificar, describir y nombrar las especies. Para los taxónomos evolutivos, basta con reconocer que las poblaciones son linajes evolutivos independientes y que la ausencia de caracteres morfológicos no es un impedimento para reconocerlas como especies válidas (Kadereit et al. 2012).

Debido a las fuerzas genéticas que subyacen en la especiación, sería inapropiado utilizar la diagnosis morfológica como único criterio para el reconocimiento de especies (Egge y Simons 2006). Por lo tanto, describir especies crípticas es un paso importante para reconocer que la diversidad biológica no se limita a la morfología solamente sino que se manifiesta en una variedad de otras formas, como son la genética, ecología, biogeografía y etología (Egge y Simons 2006, Bickford et al. 2017).

Las variedades o linajes de *Tillandsia ionantha*

Tillandsia L. es el género más diverso y neotropical de plantas epífitas (familia Bromeliaceae) y que contiene 767 especies (Gouda et al. 2021). Aunque el género *Tillandsia* ha sido aceptado como válido (Barfuss et al. 2016), varios complejos de especies permanecen aún sin clasificar. *Tillandsia ionantha* fue descrita en 1855 por el naturalista francés Jules Émile Planchon a partir de una ilustración botánica. Estas plantas epífitas (que viven sobre otras plantas) y/o rupícolas (que viven en rocas) tienen rosetas, relativamente pequeñas, de 10

hasta 20 cm de altura, con o sin tallo, y sus hojas son verdes o grisáceas, pero se tiñen de rojo al momento de la floración. Sus flores son tubulares, con pétalos violeta y con los estambres y estigmas sobresaliendo de la corola (Fig. 1, Ehlers 2000). Se distribuye en las selvas secas, sabanas, y bosques de encino en transición con selvas secas de México y Centroamérica (Fig. 2).

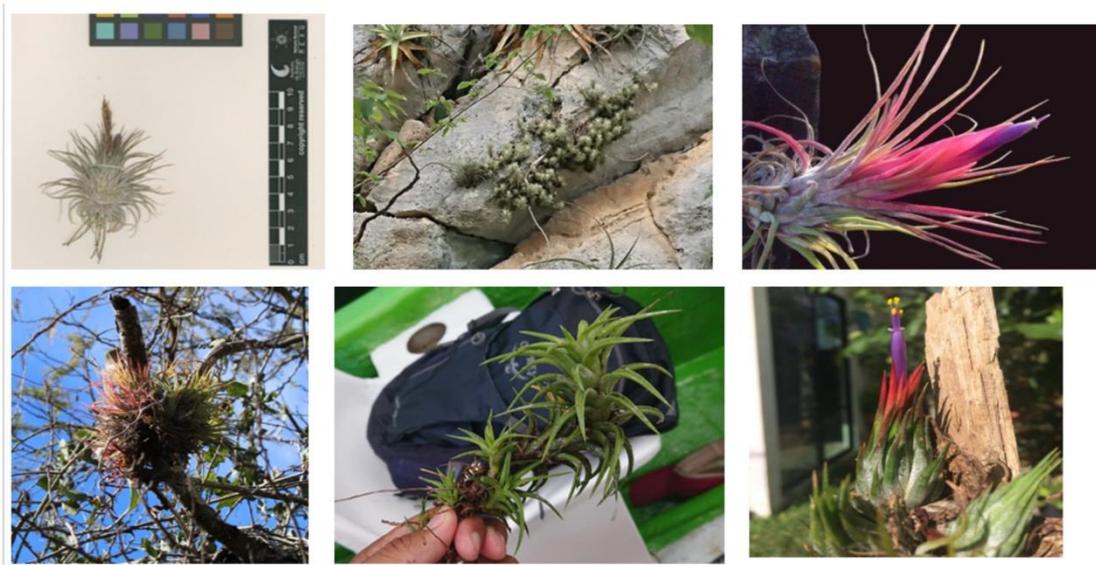


Figura 1. Características morfológicas de plantas epífitas/riparias del complejo *T. ionantha*.

Se han descrito cinco variedades y dos formas de *T. ionantha* que, de manera general, son morfológicamente similares, aunque varían en ciertas características de las hojas y las rosetas (Fig. 2). Estos taxones subespecíficos (variedades y formas) fueron descritos con base únicamente en estos caracteres morfológicos, de uno o algunos ejemplares, pero sin considerar información filogenética (relaciones evolutivas) o filogeográfica (variación de la información genética en el espacio geográfico). Por lo tanto, no se ha aclarado si esas diferencias morfológicas definen linajes, o bien existen algunos linajes previamente no reconocidos morfológicamente. El conjunto de variedades y formas de *T. ionantha* se denomina el complejo *T. ionantha* (Ancona et al. 2021).

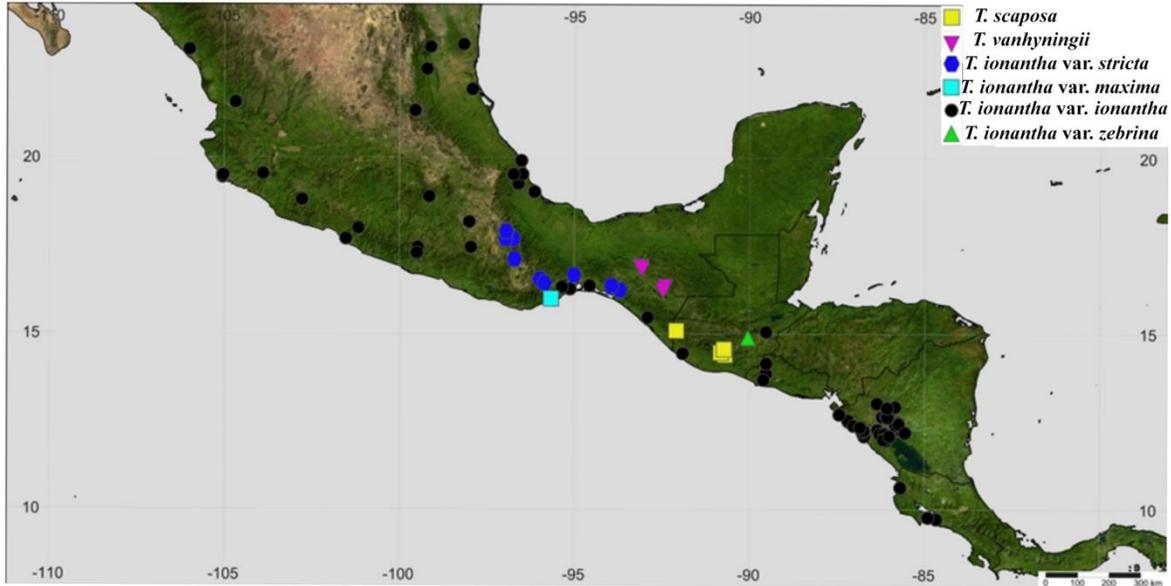


Figura 2. Distribución geográfica de los taxones del complejo *T. ionantha*.

Delimitación de especies en el complejo *T. ionantha*

Para delimitar las especies dentro del complejo, Ancona et al. (2022) usaron el DNA del cloroplasto para identificar ocho linajes con altos valores de apoyo. Tres de estos ocho linajes evolutivos (*T. ionantha var. stricta*, *T. scaposa* y *T. vanhyningii*) mantienen su identidad morfológica, genética y biogeográfica. Los demás linajes mantienen su identidad genética y biogeográfica, pero son morfológicamente crípticos. Estos resultados corresponden al modelo de especiación alopátrica propuesto por Harrison (1998). Este modelo plantea que el proceso de aislamiento genético comienza con la interrupción del cruzamiento reproductivo entre miembros de las poblaciones. Luego, se fijan diferentes rasgos genéticos en cada una de las poblaciones y pueden o no adquirir diferentes caracteres morfológicos. Por lo tanto, estos linajes deben ser considerados como linajes evolutivamente independientes, es decir, especies válidas (de Queiroz 2005).

En sistemática, una herramienta novedosa para delimitar especies es conocida como los métodos coalescentes de especies múltiples. En síntesis, se trata de un modelo

matemático que evalúa los procesos evolutivos y describe las relaciones genealógicas de secuencias de DNA de varias especies para encontrar los límites entre ellas (Rannala y Yang 2017). Actualmente, dichos métodos coalescentes han destacado por ser los más objetivos, robustos y repetibles, en comparación con la taxonomía morfológica tradicional (Yang et al. 2009).

El método coalescente aplicado al complejo *T. ionantha* es consistente con los análisis filogenéticos para delimitar ocho linajes (Anconta et al. 2022) (Fig. 3). Tres de estos ocho linajes tienen caracteres morfológicos que, en términos prácticos, son fáciles de reconocer en vida silvestre (Fig. 4), mientras que hasta el momento no existe una diferenciación morfológica para los cinco linajes restantes (Fig. 5). La especiación críptica ha sido registrada cada vez más frecuentemente en grupos neotropicales de plantas angiospermas (Yang et al. 2009, Carstens y Satler 2013, Zhong et al. 2019), lo que sugiere que la biodiversidad de plantas podría estar subestimada en esta región. Estudios futuros pueden explorar caracteres micromorfológicos y anatómicos para corroborar estas hipótesis de especies crípticas en *T. ionantha*.

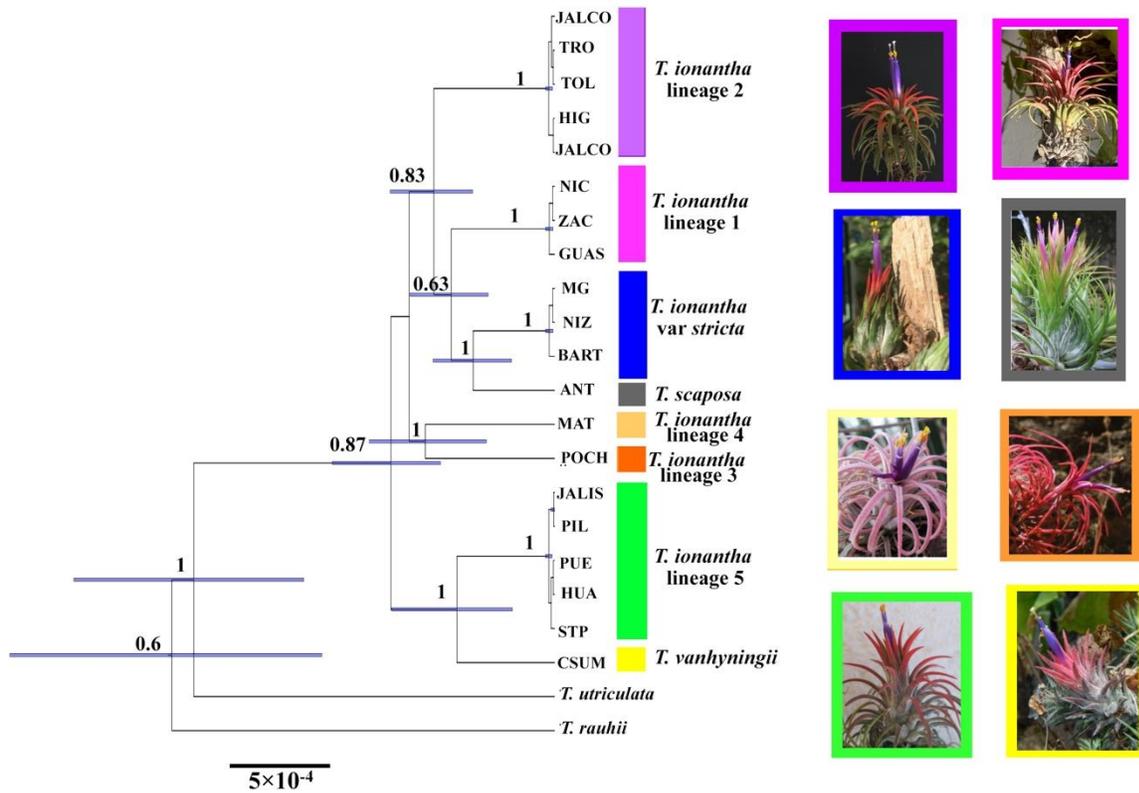


Figura 3. Árbol de máxima credibilidad del clado del agregado de especies de *Tillandsia ionantha*, junto con taxones externos, obtenido por análisis coalescentes multilocus en STACEY (Beast2). Los valores por encima de las ramas son probabilidades posteriores de soporte de clado. Los colores del perímetro de las fotografías corresponden a cada uno de los linajes evolutivos del árbol de clusters mínimos (Tomado de Ancona et al. 2022).

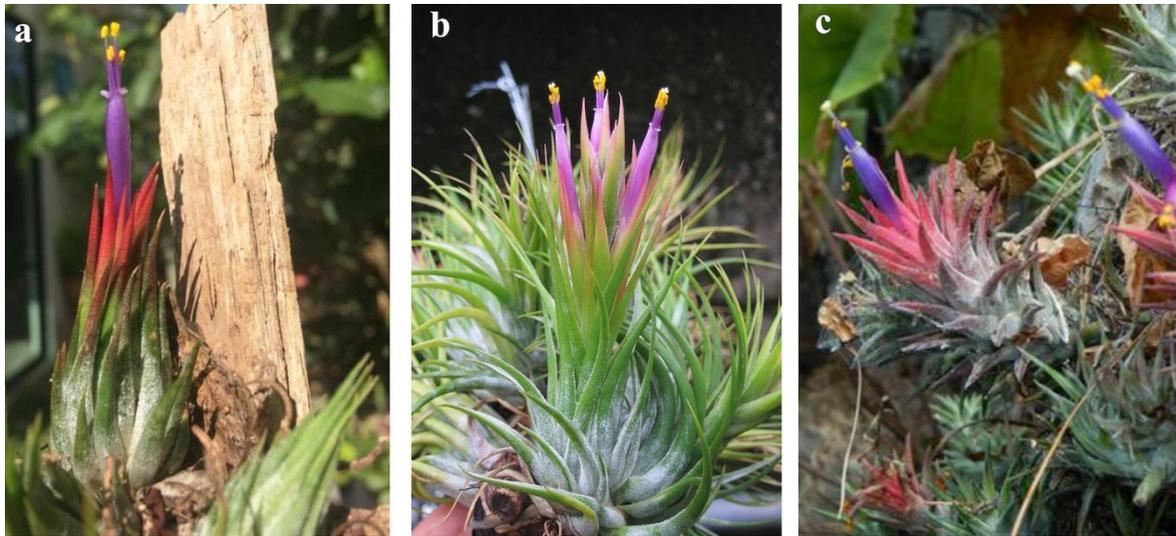


Figura 4. Tres especies delimitadas, morfológica y genéticamente, del complejo *T. ionantha*: a) *T. ramireziana*, b) *T. scaposa*, c) *T. vanhynningii*.

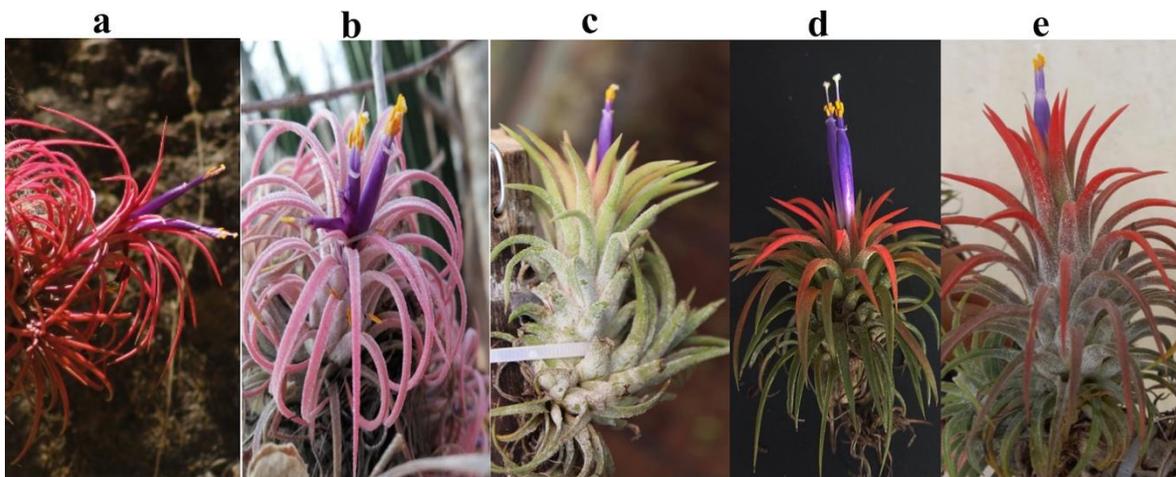


Figura 5. Cinco especies crípticas del complejo *T. ionantha*: a) *T. ionantha* linaje 3, b) *T. ionantha* linaje 4, c) *T. ionantha* linaje 2, d) *T. ionantha* linaje 5, e) *T. ionantha* linaje 1.

Conclusión

Los marcadores moleculares del cloroplasto y los diferentes métodos de análisis respaldan la delimitación de especies crípticas en el complejo *T. ionantha*. La evidencia morfológica y genética corrobora la hipótesis de especies válidas para *T. scaposa*, *T. vanhynningii* y *T.*

ramireziana (= *T. ionantha* var. *stricta*). Los cinco linajes restantes están respaldados por evidencia genética, pero no por la morfología. Aunque estas cinco especies crípticas carecen de caracteres macromorfológicos evidentes, la hipótesis de que hayan especiado está respaldada por la ocurrencia de una estructura filogenética clara y de diferencias geográficas y ecológicas.

Herbario UADY, Departamento de Botánica, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Autónoma de Yucatán. Carretera Mérida-Xmatkuil, km 15.5, Mérida, Yucatán. *Autor para correspondencia: juan.pinzone@correo.uady.mx

Ancona JJ, Pinzón JP, Ortiz-Díaz JJ, Tun Garrido J. 2022. La delimitación de especies crípticas: el caso de la planta epífita *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *Bioagrobiencias* 15(2): 113-121.

Referencias

- Ancona JJ, Pinzón-Esquivel JP, Ortiz-Díaz JJ, Ramírez-Morillo I, Tun-Garrido J, Palma-Silva C, y Till W. 2021. Botanical history and typification in the *Tillandsia ionantha* complex. *Taxon* 70: 1317-1326.
- Ancona JJ, Pinzón-Esquivel JP, Ruiz-Sánchez E, Palma-Silva C, Ortiz-Díaz JJ, Tun-Garrido J, Carnevali G y Raigoza NE. 2022. Multilocus Data Analysis Reveal the Diversity of Cryptic Species in the *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) Complex Plants 11: 1706.
- Barfuss MHJ, Till W, Leme EMC, Pinzón JP, Manzanares JM, Halbritter H, Samuel R y Brown GK. 2016. Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* 279: 1-97.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Meier R, Winker K, Ingram KK y Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 148-155.
- Carstens BC y Satler JD. 2013. The carnivorous plant described as *Sarracenia alata* contains two cryptic species. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 737-746.
- de Queiroz KA. 2005. Unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 196-215.
- Dickinson KJM, Mark AF y Dawkins B. 1993. Ecology of lianoid/epiphytic communities in coastal podocarp rain forest, Haast Ecological District, New Zealand. *Journal of Biogeography* 20: 687-705.
- Egge JJ y Simons AM. 2006. The challenge of truly cryptic diversity: diagnosis and description of a new madtom catfish (Ictaluridae: Noturus). *Zoologica Scripta* 35: 581-595.
- Ehlers R. 2000. *Tillandsia ionantha* und ihre Verwandten. *Die Bromelie* 1: 6-9.

- Gouda EJ, Butcher D y Gouda CS. 2021. (cont.updated) Encyclopaedia of Bromeliads, Version 4. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> University Botanic Gardens, Utrecht (accessed: August-2021).
- Gravendeel BA, Smithson FJ, Slik W y Schuiteman A. 2004. Epiphytism and pollinator specialization: drivers for orchid diversity? *The Royal Society* 359: 1523-1535
- Harper JT, Gile GH, James ER, Kevin J, Carpenter J y Keeling PJ. 2009. The inadequacy of morphology for species and genus delineation in microbial eukaryotes: an example from the parabasalium termite symbiont *Coronympha*. *PLoS ONE* 4: e6577
- Harrison RG. 1998. Linking evolutionary pattern and process: The relevance of species concepts for the study of speciation. In: Howard DJ y Berlocher SH (Eds.). *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press. New York. Pp. 19-31.
- Kadereit G, Piirainen M, Lambinon J, y Vanderpoorten A. 2012. Cryptic taxa should have names: Reflections in the glasswort genus *Salicornia* (Amaranthaceae). *Taxon* 61: 1227-1239.
- Rannala B y Yang Z. 2017. Efficient Bayesian Species Tree Inference under the Multispecies Coalescent. *Systematic Biology* 66: 823-842.
- Struck TH, Feder JL, Bendiksy M, Birkeland S, Cerca J, Gusarov VI, Kistenich S, Larsson KH, Liow LH, Nowak MD, Stedje B, Bachmann L y Dimitrov D. 2018. Finding evolutionary processes hidden in cryptic species. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 153-163.
- Yang L, Kong H, Huang JP y Kang M. 2019. Different species or genetically divergent populations? Integrative species delimitation of the *Primulina hochiensis* complex from isolated karst habitats. *Molecular and Phylogenetic Evolution* 132: 219-231.
- Zhong L, Liu H, Ru D, Hu H y Hu Q. 2019. Population genomic evidence for radiative divergence of four *Orychophragmus* (Brassicaceae) species in eastern Asia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 191: 18-29.
- Villaseñor JL y Ortiz E. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 134-142.