

¿EXISTE SODIROA?

por

Julio Betancur¹, Daniel Rafael Miranda-Esquivel²

Resumen

Betancur, J. & D. R. Miranda-Esquivel: ¿Existe Sodirola? Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23 (87): 189-194, 1999 ISSN 0370-3908.

Sodirola s.l es un grupo de especies considerado actualmente dentro de *Guzmania* (Bromeliaceae). Está formado por los complejos *Massangea* y *Sodirola* s.s., los cuales fueron considerados como géneros independientes en el pasado. Se somete a prueba la monofilia de los grupos y la relación de parentesco entre ellos. Para el análisis se construyó una matriz con 25 caracteres morfológicos y 16 taxones: 12 como grupo interno (7 *Sodirola* s.s. y 5 *Massangea*) y 4 como grupo externo. Los caracteres fueron analizados con pesos iguales, sucesivos e implícados. En todos los análisis *Sodirola* s.s. y s.l. aparecen como grupos monofiléticos, mientras que *Massangea* no es un grupo natural. Se propone que *Sodirola* s.l. podría reestablecerse como género.

Palabras clave: Bromeliaceae, Filogenia, *Guzmania*, Neotrópico, *Massangea*, *Sodirola*, Tillandsioideae.

Abstract

Sodirola s.l is a group of species included into *Guzmania* (Bromeliaceae), and is built of two species complexes, *Massangea* and *Sodirola* s.s. Both were considered as genera at the end of past century. In this paper we tested the monophyly of these groups and examined their phylogenetic relationships. For the analysis we used a matrix of 25 informative morphological characters and 16 taxa: 12 as ingroup (7 of *Sodirola* s.s. and 5 of *Massangea*) and 4 as outgroup. Characters were analyzed under equal, successive and implicit weights. In all analyses *Sodirola* s.s. and s.l. are monophyletic groups, and *Massangea* is not natural. Given these results *Sodirola* s.l. should be restored as the genus.

Key words: Bromeliaceae, *Guzmania*, *Masangea*, Neotropics, Phylogeny, *Sodirola*, Tillandsioideae.

“The most parsimonious cladogram, the one least refuted, is only the focus of the next round of testing, and so it goes” (Kluge, 1997:93).

1 Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Santafé de Bogotá, Colombia. E-mail: jbetanc@ciencias.ciencias.unal.edu.co

2 Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, Apartado 678, Bucaramanga, Colombia. E-mail: dmiranda@uis.edu.co

Introducción

Diferentes estudios filogenéticos han mostrado que la subfamilia Tillandsioideae (Bromeliaceae) es un grupo monofilético (Gilmartin & Brown, 1987; Terry & Brown, 1996, 1997; Terry et al., 1997). Sin embargo, la delimitación de los géneros dentro de la subfamilia es más o menos artificial (Smith & Downs, 1977), y los creados recientemente no han estado sustentados por análisis filogenéticos (Spencer & Smith, 1993; Grant, 1995). Los estudios moleculares han mostrado que sólo los géneros *Catopsis* y *Glomeropitcairnia* son monofiléticos, mientras que los más numerosos, como *Guzmania*, *Tillandsia* y *Vriesea*, son polifiléticos (Terry & Brown, 1997). Así, muchas de las jerarquías taxonómicas establecidas, a nivel de género o por debajo de él, deben ser revaluadas en búsqueda de los grupos naturales (Grant & Zijlstra, 1998; Terry & Brown, 1997).

Sodiroa comprende un pequeño grupo de especies que se considera actualmente dentro del género *Guzmania* (Smith & Downs, 1977; Grant & Zijlstra, 1998). En sentido amplio (s.l.), el grupo está compuesto por dos complejos de especies, *Massangea* y *Sodiroa* en sentido estricto (s.s.), los cuales fueron considerados como géneros independientes a finales del siglo pasado. Aún existe la opinión entre los estudiosos de bromeliáceas que *Sodiroa*, en sentido estricto o amplio, es un grupo natural con la posibilidad de ser reestablecido como género. El objetivo de esta investigación es esclarecer la monofilia y las relaciones de parentesco del grupo *Sodiroa*.

La principal característica diagnóstica de *Sodiroa* es la fusión de los sépalos por más de la mitad de su longitud. Por otra parte, *Sodiroa* s.s. y *Massangea* se diferencian por: 1) ser plantas caulescentes vs acaules; 2) tener hojas no arrosetadas vs arrosetadas; 3) tener hojas gramini-formes vs generalmente más anchas y liguladas; 4) presentar inflorescencia simple y densa vs simple o compuesta, densa o laxa; 5) el ápice de los sépalos reflexos vs rectos.

Los dos complejos de especies se distribuyen desde el sur de Centroamérica hasta el norte del Perú, con mayor riqueza hacia la región pacífica, especialmente en Colombia, en las zonas de vida tropical y subandina. *Sodiroa* s.s. tiene 7 especies (*G. caricifolia*, *G. graminifolia*, *G. kalbreyeri*, *G. obtusiloba*, *G. oliganta*, *G. pearcei* y *G. sneidernii*) y *Massangea* tiene 11 especies (*G. dissitiflora*, *G. globosa*, *G. harlingii*, *G. herrerae*, *G. macropoda*, *G. musaica*, *G. rosea*, *G. scandens*, *G. sprucei* y *G. testudinis*).

Materiales y métodos

Para el análisis filogenético se construyó una matriz (Tabla 1) con 16 taxones y 25 caracteres morfológicos informativos (eliminando las autoapomorfias). Los datos que sirvieron de base para el estudio se obtuvieron de la observación de algunas poblaciones naturales en el occidente de Colombia (departamentos de Antioquia, Chocó, Nariño, Putumayo y Risaralda) y del estudio de todos los especímenes depositados en los herbarios COL.

Tabla 1. Matriz con los taxones y los caracteres con sus estados. * indica estado polimórfico para la especie; - indica carácter no aplicable; ? indica información no conocida.

Especies	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>P lindae</i>	0	0	1	1	-	-	2	2	2	2	0	0	0	0	1	1	2	2	1	0	1	0	-	2	1
<i>M capituligera</i>	1	0	1	1	2	1	1	2	1	1	0	0	1	3	0	2	1	2	0	0	0	0	-	0	1
<i>G wittmackii</i>	1	0	1	1	2	1	1	2	1	0	1	0	1	3	0	2	1	2	1	1	1	0	-	0	2
<i>G coriostachya</i>	*	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	2	1	1	2	2	0	0	0	1	0	0	1
<i>G globosa</i>	1	0	?	1	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0
<i>G musaica</i>	*	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>G herrerae</i>	1	0	0	1	1	1	1	1	0	2	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0
<i>G scandens</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0
<i>G sprucei</i>	*	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0
<i>G graminifolia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>G kalbreyeri</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>G obtusiloba</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>G oliganta</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>G pearcei</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>G sneidernii</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>G caricifolia</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0

HUA, JAUM, PSO y US, correspondientes a Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá y Perú.

Taxones. Se consideró como grupo interno 12 especies, las siete especies conocidas para *Sodiroa* s.s. y cinco de *Massangea* (*G. globosa*, *G. musaica*, *G. herrerae*, *G. scandens* y *G. sprucei*), y como grupo externo 4 especies, *Guzmania coriostachya*, *G. wittmackii*, *Mezobromelia capituligera* y *Pitcairnia lindae*.

Caracteres. Se codificaron 10 caracteres correspondientes a estructuras vegetativas y 15 a reproductivas, 13 de los cuales son binarios y 12 multiestado. Los caracteres, sus estados y la codificación es la siguiente:

0. Forma de vida: (0) Terrestre; (1) Epifito.
1. Hábito de crecimiento: (0) no escandente; (1) escandente.
2. Estolones: (0) presentes; (1) ausentes.
3. Disposición de las hojas: (0) caulescentes; (1) arrossetadas.
4. Longitud de la vaina: (0) menos de 4 cm; (1) entre 5 y 9 cm; (2) mayor de 10 cm.
5. Color de la vaina: (0) pálida; (1) café oscuro.
6. Longitud de la lámina foliar: (0) menor de 30 cm; (1) entre 31 y 105 cm; (2) mayor de 106 cm.
7. Ancho de la lámina: (0) menor de 0.7 cm; (1) entre 0.8-2 cm; (2) mayor de 2.4 cm.
8. Forma de la lámina: (0) lineal; (1) ligulada; (2) lanceolada.
9. Ápice de la lámina: (0) agudo; (1) acuminado; (2) atenuado.
10. Color de la bráctea del escapo: (0) verde; (1) rojo.
11. Posición de la inflorescencia: (0) erecta; (1) tendida.
12. División de la inflorescencia: (0) simple; (1) compuesta.
13. Tipo de inflorescencia: (0) involucrada; (1) racemosa; (2) estrobiliforme; (3) paniculada.
14. Forma de la inflorescencia: (0) laxa; (1) densa.
15. Longitud de la inflorescencia: (0) 3-8 cm; (1) 10-25 cm; (2) más de 30 cm.
16. Número de flores: (0) menos de 7; (1) 8-30; (2) más de 30.
17. Longitud de la bráctea floral vs sépalos: (0) la mitad de los sépalos; (1) 2/3-1 respecto a los sépalos; (2) más larga que los sépalos.
18. Apice de la bráctea floral: (0) obtusa-apiculada; (1) aguda-acuminada.

19. Posición de la bráctea floral: (0) no envuelve la flor; (1) envuelve la flor.
20. Presencia de pedicelo: (0) ausente; (1) presente.
21. Unión de los sépalos: (0) libres; (1) connados.
22. Longitud de unión de los sépalos: (0) 1/3; (1) 1/2; (2) más de 2/3 de su longitud.
23. Ápice del sépalo: (0) redondeado-obtuso; (1) agudo; (2) atenuado.
24. Color de los pétalos: (0) verde-amarillo; (1) blanco; (2) naranja.

Análisis filogenético. Considerando los caracteres como no aditivos se hicieron tres análisis, así: 1) pesos iguales, utilizando los programas Nona 2.0 (Goloboff, 1998) y Paup* 4.0 (Swofford, 1999); 2) pesos sucesivos, usando Paup* 4.0 y el índice de consistencia reescalado como función de peso (Farris, 1989); y 3) pesos implicados (Goloboff, 1993), utilizando Peewee 3.0 (Goloboff, 1998) y Paup* 4.0, con valores de concavidad de 1, 3 y 6. Para todos los análisis se colapsaron las ramas no soportadas (regla 1, Swofford & Begle, 1993; Coddington & Scharff, 1994) y se evaluó el efecto de filtrar los clados politómicos producidos. Con Paup* se usó la opción de búsqueda exacta "branch and bound", mientras que con Peewee y Nona se utilizó su equivalente ":empezar; ms+". Para los árboles obtenidos con pesos iguales e implicados con concavidad 6, se realizó el análisis de Soporte de Bremer (Bremer, 1988), usando los programas Nona y Peewee con la opción bs*. La distribución de los caracteres se exploró usando el programa Clados (Nixon, 1996).

Resultados y análisis

1. **Pesos iguales.** Con Paup* y Nona se obtuvieron cuatro árboles (Figura 1, A-D), de 64 pasos. CI= 0.59 y RI= 0.76. Dos de los árboles no fueron considerados para el análisis pues son permutaciones de los otros dos, en donde variaba sólo la posición basal de *G. coriostachya*, taxón que hace parte del grupo externo. La diferencia entre los dos árboles considerados radica en que *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* conforman un grupo monofilético o uno no resuelto, en la base de *Sodiroa* s.s.

2. **Pesos sucesivos.** Se obtuvo un solo árbol (29.61 pasos, CI=0.76 y RI=0.89), igual a uno de los obtenidos con pesos iguales y que muestra a *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* como grupo no definido en la base de *Sodiroa* s.s. (Figura 1B).

3. **Pesos implicados.** Aplicando concavidad 1 o 3 con Paup* y Peewee, se obtuvieron dos árboles (fit₁ 163.5, 57%; fit₃ 198.4, 64%). Uno de los árboles sugiere la misma

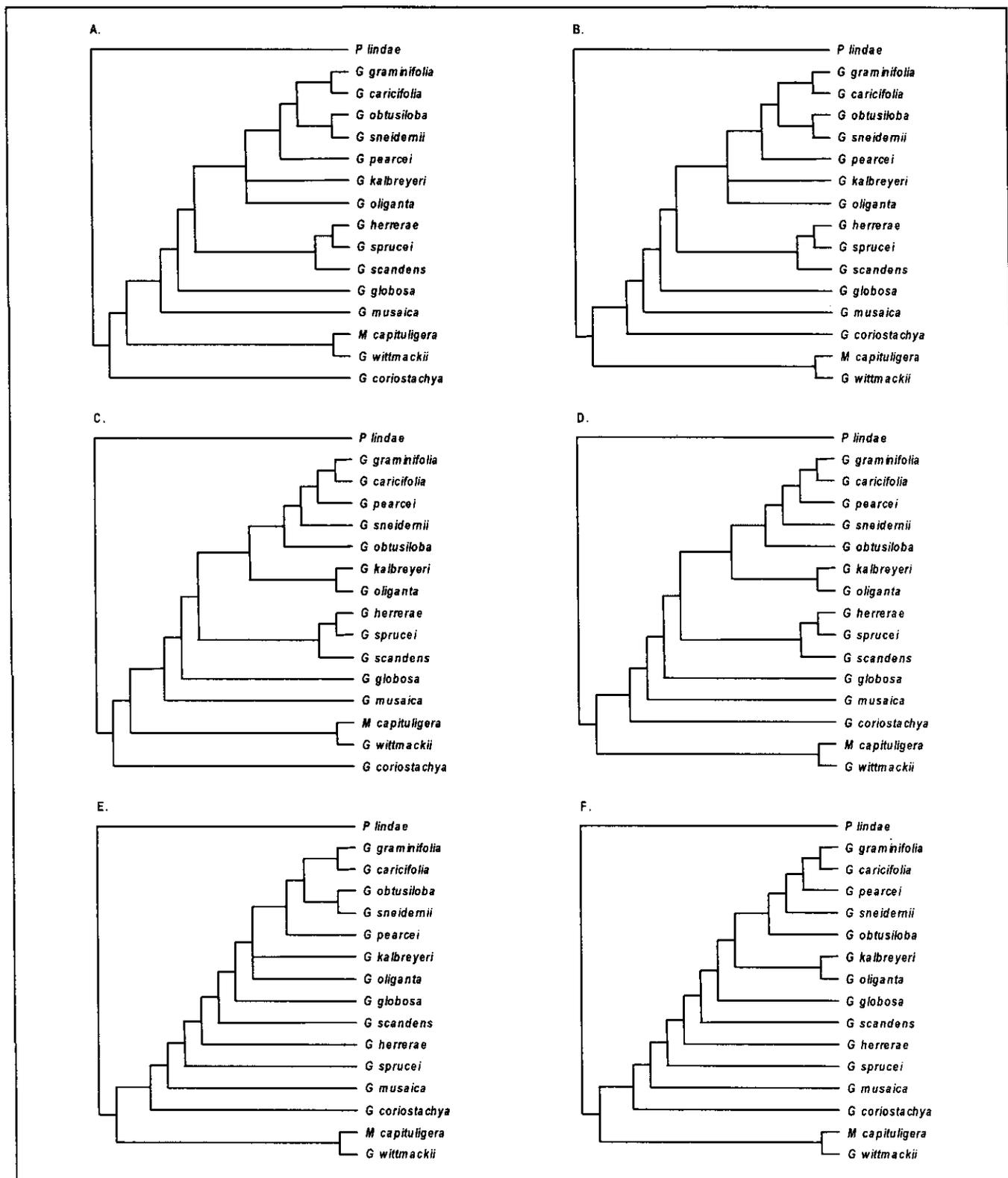


Figura 1. Arboles obtenidos a través de los diferentes análisis. A-D: Pesos iguales. E-F: Pesos implicados, con concavidades 1 o 3. B, D: Pesos implicados, con concavidad 6. B: Pesos sucesivos.

topología para *Sodirola* s.s. que el obtenido por pesos sucesivos e iguales, pero varía al mostrar parafilético al grupo formado por *G. scandens*/*G. herrerae*/*G. sprucei* (Figura 1E). El otro árbol se diferencia porque *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* se presentan como un grupo natural y *G. obtusiloba*/*G. sneiderni* como un grupo parafilético (Figura 1F). Aplicando concavidad 6 con Paup* y Peewee se obtuvieron dos árboles (fit₆ 217.0, 68%), uno de los cuales presenta la misma topología del obtenido por pesos sucesivos y de uno de los obtenidos por pesos iguales (Figura 1B). El otro muestra a *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* como grupo natural y a *G. obtusiloba*/*G. sneiderni* como parafilético, e igual a uno de los obtenidos por pesos iguales (Figura 1D).

Se seleccionó el árbol común obtenido en todos los análisis (Figura 2), por ser el que resiste a más falseadores. Las diferencias entre este árbol y los otros están dadas básicamente por: 1) la posición de *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* como politomía o como grupo resuelto en la base de *Sodirola* s.s.; y 2) la posición de *G. obtusiloba*/*G. sneiderni* y de *G. scandens*/*G. herrerae*/*G. sprucei* como grupos monofiléticos o parafiléticos.

En todos los análisis *Sodirola* s.s. y s.l. aparecen como grupos monofiléticos, mientras que *Massangea* no es un grupo natural. *Sodirola* en sentido amplio ya había sido establecido como una entidad independiente por **Smith** y **Downs** (1977), sin referirse a ella como un grupo natural. En cuanto a *Massangea*, ya **Luther** y **Kress** (1996) habían manifestado la necesidad de encontrar más evidencia para definir la monofilia de este "complejo de especies".

Sodirola s.l. está definido por la presencia de estolones (2:0). Así mismo, la unión de los sépalos por más de la mitad de su longitud (22:2,1) y el color verde/amarillo de los pétalos (24:0) son sinapomorfías para este mismo grupo, exceptuando a *G. musaica*, la especie más basal.

Sodirola s.s. está definido por el hábito escandente (1:1), las hojas caulescentes (3:0) y con menos de 30 cm de longitud (6:0). La inflorescencia tendida (11:1) es una sinapomorfía, con paralelismo en *G. scandens* o reversión en *G. herrerae*/*G. sprucei*. La inflorescencia con menos de 7 flores (16:0) es una sinapomorfía con reversión en

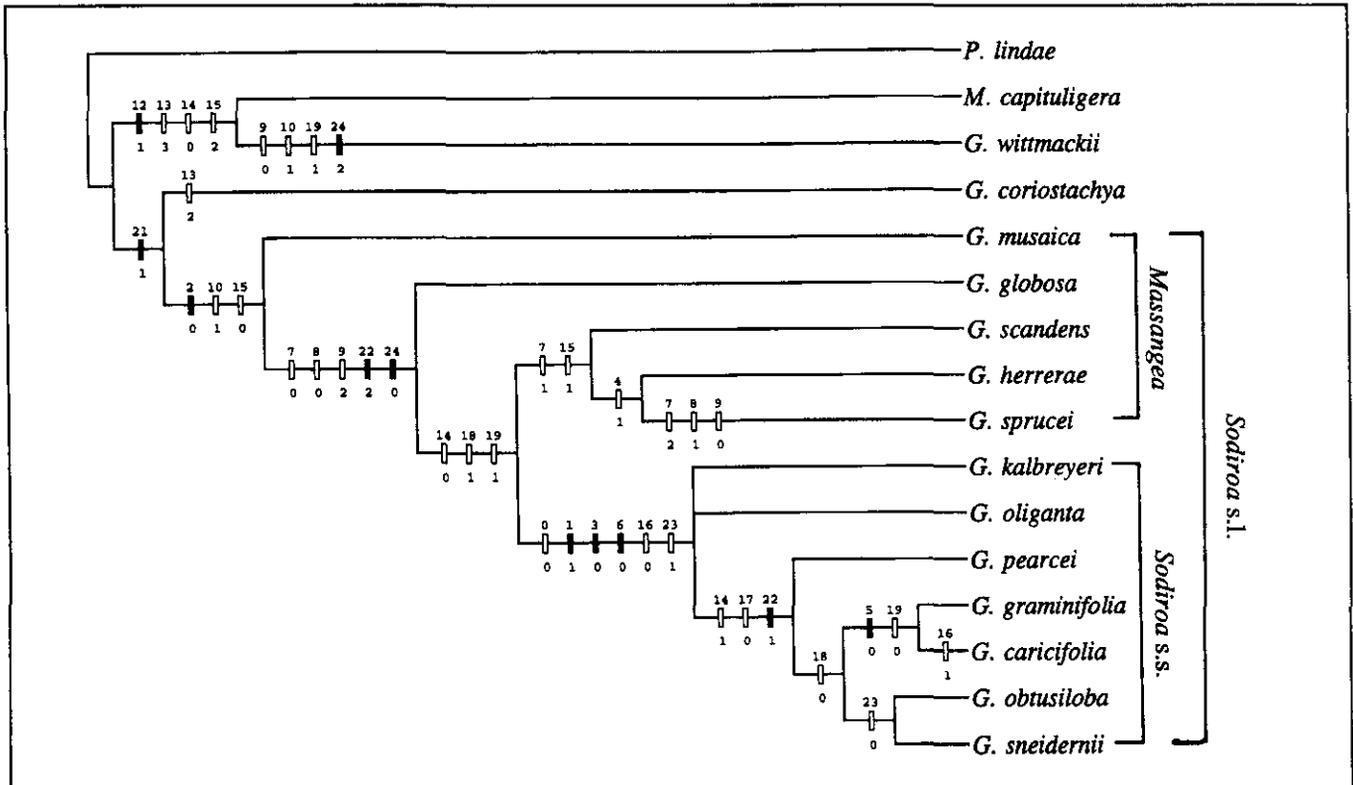


Figura 2. Cladograma seleccionado, obtenido por pesos iguales (64 pasos, CI=0.59 y RI=0.76), sucesivos (29.61 pasos, CI=0.76 y RI=0.89) e implicados con concavidad 6 (Fit₆ 217.0, 68%).

G. caricifolia. Los sépalos agudos (23:1) son una sinapomorfía, con reversión en *G. obtusiloba*/*G. sneidernii*.

Considerando sólo el grupo interno, los dos análisis de soporte de Bremer dieron la misma topología, la cual es muy similar a la del árbol seleccionado, excepto por la politomía terminal de *G. obtusiloba*/*G. sneidernii*/*G. pearcei*. Los análisis muestran que existe un alto soporte para *Sodirola* s.s. (45% para pesos implicados y 37% para pesos iguales) y s.l. (29%/28 %).

Las diferentes topologías obtenidas en los análisis se deben principalmente a la forma como pueda ser interpretado el carácter 23 (ápice del sépalo), ya sea como una aparición en el nivel de *Sodirola* s.s. con reversión en *G. obtusiloba*/*G. sneidernii*, o como dos apariciones independientes en *G. kalbreyeri*/*G. oliganta* y en *G. pearcei*/*G. graminifolia*/*G. caricifolia*. El comportamiento de este carácter sugiere que se necesita más evidencia para falsear estas topologías alternativas.

Otro grupo monofilético que siempre permaneció en todos los análisis fue el conformado por *G. graminifolia* y *G. caricifolia*, definido por el color pálido de la vaina foliar (5:0).

Aunque los sépalos connados (24:1) son un carácter que agrupa a *Sodirola* s.l. y *G. coriostachya*, no hay suficiente evidencia para considerar a este último taxón como el grupo hermano de *Sodirola* s.l., sino que por el contrario muestra la necesidad de explorar las relaciones por fuera del grupo interno, ya que el carácter por sí mismo es homoplásico y es de común ocurrencia en la mayor parte de los linajes de la familia Bromeliaceae (Smith & Downs, 1974, 1977, 1979).

Conclusiones

Sodirola s.s. y s.l. son grupos monofiléticos claramente definidos, mientras que *Massangea* es un grupo parafilético. *Sodirola* s.l. podría reestablecerse como género. El análisis muestra que es necesario incluir más taxones que representen a otros grupos de *Guzmania* y a otros géneros de la subfamilia Tillandsioideae, para determinar el grupo hermano de *Sodirola* s.l. y sus relaciones dentro de la subfamilia.

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales y Posgrado de Biología de la Universidad Nacional de Colombia, y a la Escuela de Biología de la Universidad Industrial de Santander, por facilitar la realización del presente trabajo. A Pilar Franco y dos revisores anónimos, por leer críticamente el manuscrito.

A COLCIENCIAS por el soporte económico concedido al segundo autor. A los Curadores de los herbarios COL, HUA, JAUM, PSO y US, por facilitar la consulta de los especímenes que sustentan esta investigación.

Literatura Citada

- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* **42**:795-803.
- Coddington, J. & N. Scharff. 1994. Problems with zero length branches. *Cladistics* **10**:415-423.
- Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* **5**:417-419.
- Gilmartin, A.J. & G.K. Brown. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of the relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Syst. Bot.* **12**: 493-500.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* **9**:83-92.
- _____. 1998. *Pewee-Nona Reference Manuals*. Versions Peewee 3.0 Nona 2.0. Publicado por el autor [Demo disponible en <http://vims.edu/~mes/hennig>].
- Grant, J.R. 1995. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. *Bromeliastudien. Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* **91**: 5-57.
- _____. & G. Zijlstra. 1998. An annotated catalogue of the generic names of the Bromeliaceae. *Selbyana* **19** (1): 91-121.
- Kluge, A.G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics* **13**: 81-96.
- Luther, H. & W. J. Kress. 1996. Two overlooked species of *Guzmania* (Bromeliaceae) of the species-complex *Massangea* from Central America. *Brittonia* **48** (1): 91-95.
- Nixon, K.C. 1996. *Clados*, version 1.6. Program and Documentation. Published by the author. Ithaca, New York.
- Smith, L.B. & R.J. Downs. 1974. Pitcairnioideae, Bromeliaceae. *Flora Neotropica* **14** (1): 1-660.
- _____. & _____. 1977. Tillandsioideae, Bromeliaceae. *Flora Neotropica* **14** (2): 661-1492.
- _____. & _____. 1979. Bromelioideae, Bromeliaceae. *Flora Neotropica* **14** (3): 1493-2142.
- Spencer, M.A. & L.B. Smith. 1993. *Racinaea*, a new genus of Bromeliaceae (Tillandsioideae). *Phytologia* **74**: 151-160.
- Swofford D.L. 1999. *PAUP**. Phylogenetic analysis using parsimony and other methods. Implementación de Software.
- _____. & D.P. Begle. 1993. *User's Manual for PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1. Illinois Natural History Survey, Chicago.
- Terry, R.G. & G.K. Brown. 1996. A study of evolutionary relationships in Bromeliaceae based on comparison of DNA sequences from the chloroplast gene *ndhF*. *Journal of Bromeliad Society* **46** (3): 107-112, 123.
- _____. & _____. 1997. Phylogenetic relationships in Subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* **22** (2): 333-345.
- _____. & R.G. Olmstead. 1997. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *Amer. Journal of Bot.* **84** (5): 664-670.