



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**Filogenia del género *Viridantha* Espejo (Bromeliaceae) con base en
caracteres morfológicos y moleculares**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

PRESENTA

Biól. Rodrigo Alejandro Hernández Cárdenas

COMITÉ TUTORAL

Dr. Mario Adolfo Espejo Serna (Codirector)

Dra. Rosa Cerros Tlatilpa (Codirector)

Dr. Gilberto Alejandro Ocampo Acosta (Asesor)

Iztapalapa, Ciudad de México, febrero 2021

El presente trabajo fue realizado en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular y en el Herbario Metropolitano Ramón Riba y Nava Esparza, ambos del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa bajo la dirección del Dr. Adolfo Espejo Serna y de la Dra. Rosa Cerros Tlatilpa. El asesoramiento del presente trabajo estuvo a cargo del Dr. Gilberto Ocampo Acosta.

El autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 402421, que comprendió del periodo de enero de 2015 a diciembre de 2018. El doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además, cuenta con apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Nombre del alumno: **Biól. Rodrigo Alejandro Hernández Cárdenas**

Fecha de aprobación de la tesis:

JURADO:

Dr. Mario Adolfo Espejo Serna
Presidente

Dra. Rosa Cerros Tlatilpa
Secretario

Dr. Gilberto Alejandro Ocampo Acosta
Vocal

Dr. Víctor Werner Steinmann
Vocal

Dr. Arturo Castro Castro
Vocal

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento

Al Dr. Adolfo Espejo Serna, por aceptarme como estudiante y sobre todo por haber depositado su confianza en mí

A la Dra. Rosa Cerros Tlatilpa, por ser mi mentora, por haber despertado mi interés en la botánica y por nunca dejarme caer

Al Dr. Gilberto Ocampo Acosta, por sus sabios consejos y observaciones y por aceptar ser asesor de este trabajo

A los Dres. Víctor Werner Steinman y Arturo Castro Castro, por aceptar formar parte del comité revisor

A los Dres. Víctor Werner Steinman, Arturo Castro Castro, Elena Eréchega y Jorge Castañeda por la cuidadosa revisión al manuscrito de tesis y por sus valiosos comentarios

A la M. en C. Ana Rosa López Ferrari, por sus consejos, por compartir conmigo parte de su conocimiento y principalmente por su inmenso apoyo

A mi maravilloso papá Aurelio Nicolás Hernández Rábago, a mi hermosa madre Rosa Magdalia Cárdenas Hernández y a mi querida hermana Yancy Carolina Hernández Cárdenas

A toda mi familia, que siempre ha creído en mí, principalmente mis primos Sebastián, Othon, Tiffany, Rosita, Kristian, Juan Alberto y Eder

A todos los integrantes del Herbario Metropolitano Ramón Riba y Nava Esparza, por las risas y las experiencias compartidas y por los momentos inolvidables que pasamos juntos durante estos años

A la Dra. Alejandra Serrato Díaz, por el inmenso apoyo que me brindó para cubrir la parte molecular de este trabajo y por su amable disposición y ser una hermosa persona

A mis amigos del alma March, Bisby, Pelir, Zombi, Cretsy, Rojo, Sebi, Sexy, Hiena, China, La Huera, Belén y Pita, así como a mi querida Sofía

A todas las personas que tuve oportunidad de conocer en la UAM-I, con quienes viví muchas experiencias tanto académicas como personales, principalmente a Anyeles, Arturito, Nayeli, Ever, Bruno, Yanin y Quique.

A todos aquellos que participaron directa o indirectamente en éste trabajo

A la Universidad Autónoma Metropolitana por brindarme la oportunidad de realizar un posgrado y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo financiero

A la madre naturaleza, al cosmos y al azar por permitirme vivir en este tiempo y espacio

ÍNDICE GENERAL

| | |
|---|----|
| ABREVIATURAS | 12 |
| RESUMEN | 13 |
| ABSTRACT | 14 |
| 1. INTRODUCCIÓN | 15 |
| 2. MARCO TEÓRICO..... | 18 |
| PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN | 23 |
| HIPÓTESIS | 23 |
| OBJETIVO GENERAL | 23 |
| OBJETIVOS ESPECÍFICOS | 23 |
| 3. MATERIALES Y MÉTODOS | 25 |
| 3.1. Análisis con base en caracteres moleculares | 25 |
| 3.1.1. Muestreo taxonómico | 25 |
| 3.1.2. Obtención de muestras | 25 |
| 3.1.3. Selección de marcadores de ADN | 25 |
| 3.1.4. Extracción, amplificación, purificación y secuenciación de ADN | 26 |
| 3.1.5. Procesamiento de datos | 27 |
| 3.1.6. Análisis filogenético | 28 |
| 3.2. Análisis con base en caracteres morfológicos | 29 |
| 3.2.1. Muestreo taxonómico | 29 |
| 3.2.2. Selección y obtención de caracteres | 29 |
| 3.2.3. Procesamiento de datos | 30 |
| 3.2.4. Análisis filogenético | 30 |
| 3.3. Evidencia total | 31 |
| 3.3.1. Muestreo taxonómico y procesamiento de datos | 31 |
| 3.3.2. Análisis filogenético | 31 |
| 4. RESULTADOS | 34 |
| 4.1. Filogenia con base en caracteres moleculares | 34 |
| 4.1.1. <i>ycf1-b</i> | 34 |
| 4.1.2 <i>Phyc</i> | 35 |
| 4.1.3. Análisis usando datos combinados (<i>ycf1-b</i> + <i>Phyc</i>) | 48 |

| | |
|---|-----|
| 4.2. Filogenia con base en caracteres morfológicos | 53 |
| 4.3. Evidencia total | 57 |
| 4.4. ACCTTRAN y DELTRAN | 62 |
| 5. DISCUSIÓN | 65 |
| 5.1. Filogenia con base en caracteres moleculares | 65 |
| 5.2. Filogenia con base en caracteres morfológicos | 65 |
| 5.3. Evidencia total | 66 |
| 5.4. Relación filogenética entre <i>Viridantha</i> y el complejo <i>Tillandsia tectorum</i> | 66 |
| 5.5. Relaciones filogenéticas en el complejo <i>Tillandsia tectorum</i> | 70 |
| 5.6. Relaciones filogenéticas en <i>Viridantha</i> | 72 |
| 5.7. Ecología y distribución geográfica de <i>Viridantha</i> | 75 |
| 5.8. Paralelismo en <i>Viridantha</i> , el complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y el género <i>Tillandsia</i> | 79 |
| 6. CONCLUSIONES | 82 |
| 7. PERSPECTIVAS | 82 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 83 |
| ANEXOS | 100 |
| Anexo 1. Lista de ejemplares examinados | 100 |
| Anexo 2. Lista de caracteres morfológicos y sus estados de carácter | 105 |
| Anexo 3. Discusión y definiciones de los caracteres morfológicos | 107 |
| Anexo 4. Matriz con la codificación de los caracteres morfológicos | 113 |
| Anexo 5. Ilustración de especies | 116 |
| Anexo 6. Otros productos del proyecto | 121 |

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Especies utilizadas para los análisis: se indica país y estado, voucher y números de acceso al GenBank de los marcadores usados; N.D. (no determinado); +grupo interno; #grupo externo; *secuencias obtenidas en este trabajo | 36 |
| Tabla 2. Atributos de los caracteres moleculares y morfológicos | 41 |
| Figura 1. Algunas diferencias y similitudes entre <i>Viridantha</i> y el complejo <i>Tillandsia tectorum</i> . Diferencias en el color de los pétalos: A. Espiga de <i>V. atroviridipetala</i> B. Espiga de <i>V. mauryana</i> C. Espiga de <i>T. tectorum</i> D. Espiga de <i>T. oblivata</i> . Diferencias en la tipo de crecimiento: E. <i>V. grandispica</i> F. <i>T. tectorum</i> . Similitudes en el androceo y gineceo: G. Verticilos florales de <i>V. atroviridipetala</i> H. Verticilos florales de <i>T. tectorum</i> | 21 |
| Figura 2. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia (MP) con el marcador <i>ycf1-b</i> . Cladograma más parsimonioso. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 42 |
| Figura 3. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud (MV) con el marcador <i>ycf1-b</i> . Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 43 |
| Figura 4. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con el marcador <i>ycf1-b</i> . Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 44 |
| Figura 5. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con el marcador <i>Phyc</i> . Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de 15 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 45 |
| Figura 6. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con el marcador <i>Phyc</i> . Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los | |

valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.....46

Figura 7. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con el marcador *Phyc*. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*47

Figura 8. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Cladograma de consenso obtenido a partir dos árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestra los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*49

Figura 9. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.....50

Figura 10. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*51

Figura 11. Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de 313 árboles igualmente parsimoniosos con los marcadores *ycf1-b* y *Phyc*, los números abajo de las ramas indican los valores del Bootstrap de MP y MV (BSMP/BSMV), los números arriba de las ramas indican la probabilidad posterior de la IB (PPIB); (–) menos de 50. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*52

Figura 12. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con caracteres morfológicos. Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de 24 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*54

| | |
|--|----|
| Figura 13. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con caracteres morfológicos. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 55 |
| Figura 14. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con caracteres morfológicos. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 56 |
| Figura 15. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total y Máxima Parsimonia. Cladograma de consenso estricto de 9 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 58 |
| Figura 16. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total y Máxima Verosimilitud. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 59 |
| Figura 17. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total e Inferencia Bayesiana. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 60 |
| Figura 18. Cladograma obtenido con evidencia total y Máxima Parsimonia; sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior (PPIB) y debajo los valores del bootstrap (BSMP/BSMV) (– = menor de 50). Círculos negros: sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 61 |
| Figura 19. Árbol obtenido con evidencia total y Máxima Parsimonia. Cladograma con los caracteres optimizados con ACCTRAN. Los círculos negros son sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 63 |

| | |
|--|-----|
| Figura 20. Árbol obtenido con evidencia total y Máxima Parsimon. Cladograma con los caracteres optimizados con DELTRAN. Los círculos negros son sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y en verde las de <i>Viridantha</i> | 64 |
| Figura 21. Distribución geográfica del complejo <i>Tillandsia tectorum</i> y del género <i>Viridantha</i> | 69 |
| Figura 22. Distribución geográfica de los clados C, D, E y F del género <i>Viridantha</i> . Provincias de acuerdo con Morrone et al. (2017) | 78 |
| Figura 23. Especies del clado A. A. <i>Tillandsia stellifera</i> B. <i>T. tomekii</i> C. <i>T. heteromorpha</i> y D. <i>T. malyi</i> | 116 |
| Figura 24. Algunas especies del clado B. A. <i>Tillandsia balsasensis</i> B. <i>T. chusgonensis</i> C. <i>T. tectorum</i> D. <i>T. oblivata</i> | 117 |
| Figura 25. Algunas especies de los clados C y D. A. <i>Viridantha yagulensis</i> B. <i>V. atroviridipetala</i> C. <i>V. grandispica</i> D. <i>V. plumosa</i> E. <i>V. penascoensis</i> F. <i>V. boqueronensis</i> | 118 |
| Figura 26. Especies del clado E. A. <i>Viridantha caballosensis</i> B. Espigas de <i>V. caballosensis</i> C. <i>V. ignesia</i> D. Espiga de <i>V. ignesia</i> | 119 |
| Figura 27. Especies del clado F. A. <i>Viridantha curvifolia</i> B. <i>V. tortilis</i> C. <i>V. mauryana</i> D. <i>V. rzedowskiana</i> E. <i>V. secundifolia</i> F. <i>V. lepidosepala</i> | 120 |

ABREVIATURAS

| | |
|---------------|--|
| ACCTAN | Accelerated Transformation |
| ADN | Ácido Desoxirribonucleico |
| BS | Bootstrap |
| BSMP | Bootstrap de Máxima Parsimonia |
| BSMV | Bootstrap de Máxima Verosimilitud |
| DELTRAN | Delayed Transformation |
| IB | Inferencia Bayesiana |
| IC | Índice de Consistencia |
| IR | Índice de Retención |
| MP | Máxima Parsimonia |
| MV | Máxima Verosimilitud |
| PCR | Reacción en Cadena de la Polimerasa |
| <i>Phyc</i> | Phytochromo C |
| PPIB | Probabilidad Posterior de Inferencia Bayesiana |
| <i>ycf1-b</i> | Hypothetical Chloroplast Open Reading Frames |

RESUMEN

El género *Viridantha* (Tillandsioideae; Bromeliaceae) es endémico de México e incluye 16 especies. En el último trabajo filogenético para la subfamilia Tillandsioideae, *Viridantha* junto con el complejo *Tillandsia tectorum* de Sudamérica, fue nombrado como *Tillandsia* subgénero *Viridantha*. Sin embargo, ambos grupos se distinguen entre sí por su distribución geográfica, tipo de crecimiento, tipo de rosetas, forma de la vaina foliar y color de los pétalos. El objetivo principal del presente estudio fue generar una hipótesis de las relaciones filogenéticas de *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum*, con base en el análisis independiente de las secuencias de genes de cloroplasto (*ycf1-b*) y núcleo (*Phyc*), de datos morfológicos y de la combinación de estos dos tipos caracteres (evidencia total). Para estimar las relaciones evolutivas entre los taxa, se implementaron los métodos de Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Con los datos morfológicos y moleculares el género *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* comparten un ancestro común con altos valores de soporte y ambos son monofiléticos, pero con *Phyc* y el concatenado *ycf1-b + Phyc*, el complejo *T. tectorum* resultó polifilético. La evidencia total ayudó a resolver la filogenia del género *Viridantha*. Sin embargo, resolvió parcialmente las del complejo *T. tectorum*. Los clados obtenidos en *Viridantha* como en el complejo *T. tectorum* tienen concordancia morfológica y geográfica. Este trabajo demuestra que aún hacen falta trabajos sistemáticos en *Tillandsia* para aceptar a *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* como géneros independientes o bien, ambos como un género aparte de *Tillandsia sensu lato*.

Palabras Clave: Bromeliaceae, Monocotiledóneas, Poales, Tillandsioideae

ABSTRACT

The genus *Viridantha* (Tillandsioideae; Bromeliaceae) is endemic to Mexico and includes 16 species. In the last phylogenetic work of the subfamily Tillandsioideae, *Viridantha* together with the *Tillandsia tectorum* complex from South America, were named as *Tillandsia* subgenus *Viridantha*. However, both groups are clearly distinct from each other either by their geographical distribution, growth form, rosette type, foliar sheath shape, and color of their petals. The principal goal of this study was to generate a hypothesis of the relationships in *Viridantha* and the *T. tectorum* complex, based on independent sequence analysis of chloroplast (*ycf1-b*) and nuclear (*Phyc*) genes, as well as morphological data and the combination of both characters (total evidence). To estimate the relationships among the taxa, Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian Inference methods were implemented. The morphological and molecular data support that the genus *Viridantha* and the *T. tectorum* complex share a common ancestor with high support values and both are monophyletic, but with *Phyc* and the concatenate *ycf1-b* + *Phyc* the *T. tectorum* complex come out as polyphyletic. The total evidence helps to resolve the relationships in the genus *Viridantha*. However, it only partially resolves the *T. tectorum* complex. The clades obtained in *Viridantha* and the *T. tectorum* complex have morphological and geographical coherence. This work demonstrates that systematic work is still needed in *Tillandsia* to accept *Viridantha* and the *T. tectorum* complex as independent genera or both as a single separate genus from *Tillandsia sensu lato*.

Keywords: Bromeliaceae, Monocots, Poales, Tillandsioideae

1. INTRODUCCIÓN

Bromeliaceae Juss. es una familia mayormente americana, con excepción de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbraed (Porembski y Barthlott 1999) y consta de aproximadamente 3,590 especies incluidas en 75 géneros, siendo *Tillandsia* L. (741 spp.) el género más diverso (Gouda et al. continuamente actualizado). Bromeliaceae se ubica en el orden Poales (APG 2016) y se distingue por los tricomas en forma de escamas, el tipo de ramas estilares (espiral conduplicado), la abundante presencia de paquetes de rafidios de oxalato de calcio en todas partes, además de cuerpos esféricos de sílica en las células epidermales de las hojas y tallos (Benzing et al. 1976; Brown y Gilmartin 1984, 1989; Dahlgren et al. 1985).

La monofilia de la familia se ha corroborado en los estudios de Gilmartin y Brown (1987), Givnish et al. (1990), Ranker et al. (1990), Clark et al. (1990), Terry et al. (1997a), Horres et al. (2000), Crayn et al. (2004), Givnish et al. (2004, 2007, 2011) y Escobedo-Sarti et al. (2013), siendo Mayacaceae, Rapataceae y Typhaceae las familias hermanas de Bromeliaceae (Gaut et al. 1992 ; Chase et al. 1993; Clark et al. 1993; Duvall et al. 1993; Davis et al. 2004).

Tradicionalmente Bromeliaceae se había dividido en tres subfamilias: Bromelioideae, Pitcairnioideae y Tillandsioideae, reconocidas a partir de caracteres morfológicos tales como el tipo de margen en las hojas, el tipo de escamas, la posición del ovario, el tipo de fruto y algunas características de la semilla (Smith y Downs 1974, 1977, 1979). Sin embargo y de acuerdo con los resultados de diversos trabajos, la subfamilia Pitcairnioideae es parafilética, en tanto que Bromelioideae y Tillandsioideae son monofiléticas (Ranker et al. 1990;

Terry et al. 1997a; Horres et al. 2000; Crayn et al. 2004). En esta tesis se sigue la clasificación propuesta por Givnish et al. (2007) quienes propusieron ocho subfamilias: Brocchinioideae, Bromelioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navoideae, Pitcairnioideae *sensu stricto*, Puyoideae y Tillandsioideae con base en características tanto morfológicas como moleculares.

Las filogenias basadas en caracteres moleculares son más comunes que las realizadas con caracteres morfológicos, además los estudios filogenéticos se concentran en tres de las ocho subfamilias siendo Bromelioideae y los géneros que la integran los que cuentan con más estudios (Faria et al. 2004; Schulte et al. 2005; Horres et al. 2007; Sousa et al. 2007; Schulte y Zizka 2008; Almeida et al. 2009; Schulte et al. 2009; Sass y Specht 2010; Krapp et al. 2014; Louzada et al. 2014; Aguirre-Santoro et al. 2015; Evans et al. 2015; Heller et al. 2015; Leme et al. 2017b; Matuszak-Renger et al. 2018) seguidos por Tillandsioideae (Gilmartin y Brown 1986; Gilmartin et al. 1989; Beaman y Judd 1996; Terry et al. 1997b; Barfuss et al. 2005; Chew et al. 2010; Gomes-da-Silva et al. 2012; Versieux et al. 2012; Donadío et al. 2015; Castello et al. 2016; Barfuss et al. 2016; Gomes-da-Silva y Souza-Chies 2017); y finalmente Pitcairnioideae *sensu stricto* (Varadarajan y Gilmartin 1988; Givnish et al. 1992; Reinert et al. 2003; Rex et al. 2007; Rex et al. 2009; Hornung-Leoni y Sosa 2008; Saraiva et al. 2015; Pinangé et al. 2017).

De las ocho subfamilias (Givnish 2007), Tillandsioideae es la que cuenta con mayor número de especies con aproximadamente 1,474 (Gouda et al. continuamente actualizado). Dicha subfamilia se caracteriza por presentar hojas con margen entero, tricomas radiados, ovario súpero a casi súpero, fruto cápsular tripartido y semillas con apéndices plumosos.

A pesar de que la subfamilia Tillandsioideae ha resultado monofilética (Ranker et al. 1990; Terry et al. 1997a; Horres et al. 2000; Crayn et al. 2004; Givnish et al. 2007), la delimitación de sus géneros ha ido cambiando durante los años. Por ejemplo, con los integrantes de *Tillandsia* subgénero *Pseudocatopsis* Baker y *Vriesea* subgénero *Alcantarea* E. Morren ex Mez se proponen los géneros *Racinaea* M.A. Spencer & L.B.Sm. y *Alcantarea* (E. Morren ex Mez) Harms respectivamente (Grant 1995b; Spencer y Smith 1993), tres especies de *Vriesea* Lindl. y cinco de *Racinaea* han sido transferidas a *Mezobromelia* L.B. Sm. (Grant 1993a), además, al menos 20 especies de *Vriesea* han sido trasladadas a *Tillandsia* L. y viceversa (Grant 1993b; Grant 1995a; Grant 2004). Finalmente otros 15 géneros han sido propuestos (Grant 1995b; Espejo-Serna 2002; Barfuss et al. 2016; Leme et al. 2017a).

Recientemente, Barfuss et al. (2016) propusieron clasificar a la subfamilia Tillandsioideae en cuatro tribus y 21 géneros: Catopsidae (*Catopsis* Griseb.), Glomeropitcairnieae (*Glomeropitcairnia* (Mez) Mez), Tillandsieae (*Barfussia* Manzan. & W. Till, *Gregbrownia* W. Till & Barfuss, *Guzmania* Ruiz & Pav., *Lemeltonia* Barfuss & W. Till, *Pseudalcantarea* (Mez) Pinzón & Barfuss, *Racinaea*, *Tillandsia* y *Wallisia* E. Morren) y Vrieseae (*Alcantarea*, *Cipuroopsis* Üle, *Goudaea* W. Till & Barfuss, *Jagrantia* Barfuss & W. Till, *Josemania* W. Till & Barfuss, *Lutheria* Barfuss & W. Till, *Mezobromelia*, *Stigmatodon* Leme, G.K. Br. & Barfuss, *Vriesea*, *Waltillia* Leme, Barfuss & Halbritt., *Werauhia* J.R. Grant y *Zizkaea* W. Till & Barfuss).

En esta clasificación, se propone que el género *Viridantha* Espejo y el complejo Sudamericano de *Tillandsia tectorum* E. Morren (Hromadnik 2005)

forman un grupo monofilético, al cual colocaron en *Tillandsia* subgénero *Viridantha* (Espejo) W. Till & Barfuss, porque *Viridantha* resultó filogenéticamente relacionado con el complejo *Tillandsia tectorum* y ambos grupos anidados en el resto de las especies de *Tillandsia*.

2. MARCO TEÓRICO

Tradicionalmente, las especies del género *Tillandsia* se incluyeron en siete subgéneros (Smith y Downs 1977): *Allardtia* (A. Dietrich) Baker, *Anoplophytum* (Beer) Baker, *Diaphoranthema* (Beer) Baker, *Phytarrhiza* (Vis.) Baker, *Pseudocatopsis* (André) Baker, *Pseudalcantarea* Mez y *Tillandsia*. Estos subgéneros se distinguen por características morfológicas tales como el desarrollo de estambres insertos o exsertos, filamentos plegados o rectos, la longitud del estilo, óvulos con o sin apéndice y la forma de los pétalos (Smith y Downs 1977; Till 2000).

En principio, Smith y Downs (1977) clasificaron a especies del género *Viridantha* Espejo en *Tillandsia* subgénero *Allardtia* [*V. atroviridipetala* (Matuda) Espejo, *V. ignesia* (Mez) Espejo, *V. mauryana* (L. B. Sm.) Espejo y *V. plumosa* (Baker) Espejo] y en *T.* subgénero *Tillandsia* [*V. lepidosepala* (L. B. Sm.) Espejo y *V. tortilis* (Klotzsch ex Baker) Espejo]. Posteriormente, Gardner (1986a) incluyó a especies de *Viridantha* en *T.* subgénero *Tillandsia*. Así mismo, Till (2000) las reconoce como un grupo diferente dentro del subgénero *Allardtia*. Finalmente, Espejo-Serna (2002) menciona que las características morfológicas como: flores proterandras, dísticas, descendentes, pétalos ligulados de color verde oscuro, no constreñidos para formar una garganta, estambres inclusos, todos iguales en

longitud, anteras subbasifijas con los filamentos aplanados y el estigma de tipo simple-erecto, son las que distinguen y delimitan a este grupo de especies de las demás especies de *Tillandsia*, proponiendo así al género *Viridantha*.

Viridantha es un género endémico de México que hasta ahora reúne 16 especies (Hernández-Cárdenas et al. 2018, 2019). Agrupa hierbas con rosetas compactas, hojas densamente lepidotas y con escamas en su mayoría asimétricas, flores proterandras, pétalos verdes oscuros hacia el ápice y blancos hacia la base, estambres insertos e iguales en longitud, filamentos filiformes, anteras subbasifijas y ramas estilares de tipo simple erecto (Espejo-Serna 2002). Anteriormente, el género contaba con seis especies y fueron clasificadas por Espejo-Serna (2002) en dos secciones: *Viridantha* y *Caulescens* Espejo. La sección *Viridantha* se caracteriza por agrupar especies con rosetas regulares, más o menos esféricas en contorno, con numerosas hojas, acaules o caulescentes, y tallo de más de 1 cm de diámetro (*V. atroviridipetala*, *V. ignesia*, *V. mauryana* y *V. plumosa*). La sección *Caulescens* incluye especies con rosetas irregulares, amorfas en contorno, con pocas hojas, cortamente caulescentes y con el tallo menor a 0.5 cm de diámetro (*V. lepidosepala* y *V. tortilis*).

Por otro lado, el complejo *Tillandsia tectorum* se distribuye en el norte del Perú y el sur del Ecuador y comprende 11 especies, tres variedades y una forma (Hromadnik 2005). *Tillandsia tectorum* se distingue por su crecimiento cespitoso, sus rosetas largamente caulescentes y sus pétalos blancos con una banda morada cerca del ápice. Inicialmente las especies del complejo *T. tectorum* se ubicaron en tres diferentes subgéneros (Smith y Downs 1977): *T.* subgénero *Allardtia* (*T. tectorum* E. Morren), *T.* subgénero *Anoplophytum* (*T. heteromorpha*

Mez) y *T.* subgénero *Phytarrhiza* (*T. rupicola* Baker). Sin embargo, Hromadnik (2005), considerando sus características morfológicas las incluyó en *T.* subgénero *Allardtia*.

A pesar de que *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* presentan hojas densamente lepidotas con escamas asimétricas, estambres insertos e iguales en longitud, filamentos filiformes, anteras subbasifijas y ramas estilares de tipo simple erecto; ambos grupos se distinguen entre sí por su distribución geográfica (México vs. Sudamérica), tipo de crecimiento (no cespitoso vs. cespitoso), tipo de rosetas (acaules a cortamente caulescentes vs. largamente caulescentes), forma de la vaina foliar (no triangulares vs. triangulares) y color de los pétalos (verde oscuro vs. blancos con banda morada) (Figura 1).

Cabe mencionar que, en todas las filogenias propuestas hasta ahora, el género *Tillandsia* ha resultado polifilético (Gardner 1982; Terry et al. 1997b; Horres et al. 2000; Barfuss et al. 2004, 2005; Barfuss 2012; Barfuss et al. 2016; Gomes-da-Silva and Souza-Chies 2017) o parafilético (Terry y Brown 1996; Benzing et al. 2000a; Givnish et al. 2007; Donadío et al. 2015). Consecuentemente, su naturaleza como entidad taxonómica (género) es dudosa e inaceptable.

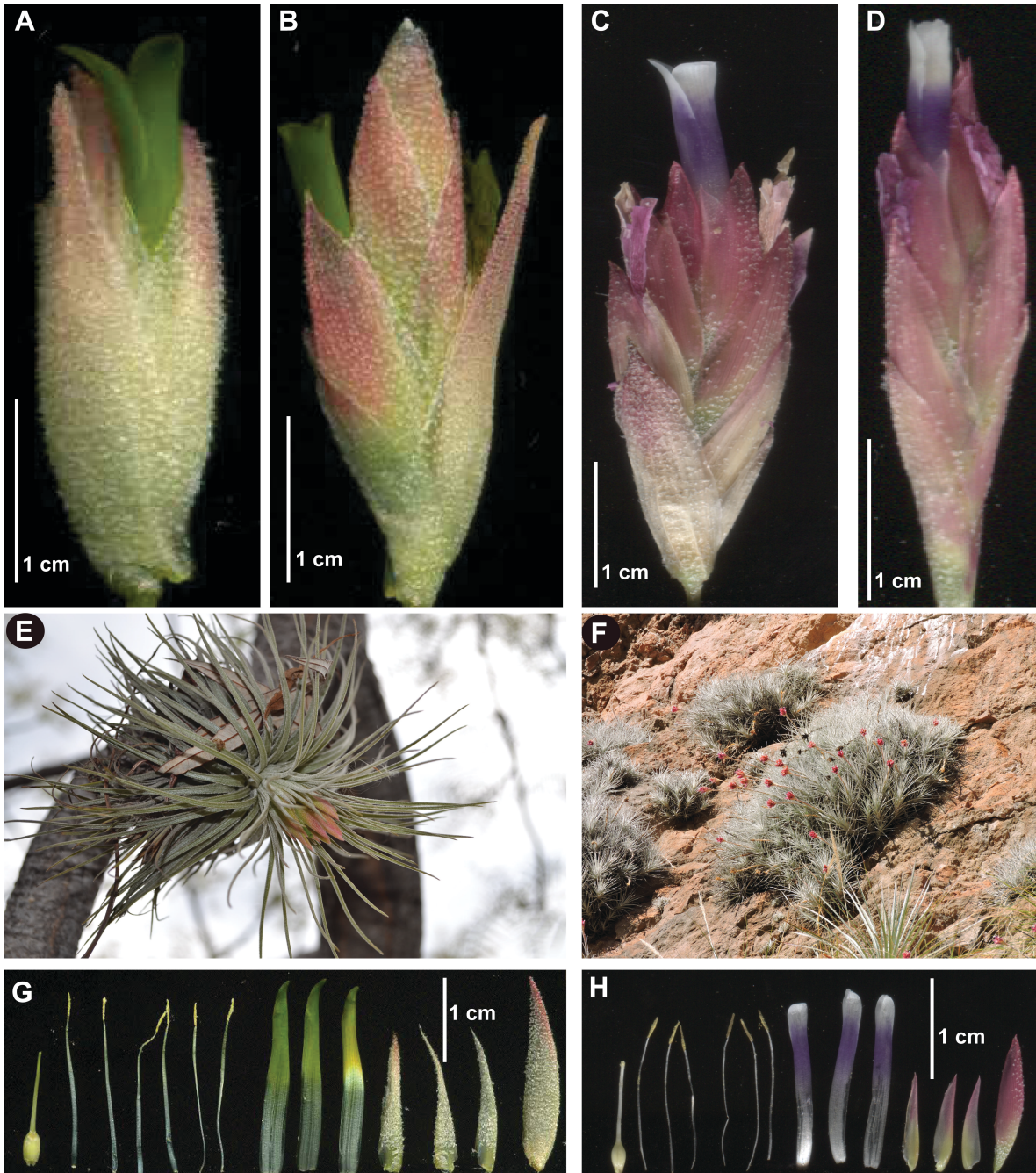


Figura 1. Algunas diferencias y similitudes entre *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum*. Diferencias en el color de los pétalos: **A.** Espiga de *V. atroviridipetala* **B.** Espiga de *V. mauryana* **C.** Espiga de *T. tectorum* **D.** Espiga de *T. oblivata*. Diferencias en la tipo de crecimiento: **E.** *V. grandispica* **F.** *T. tectorum*. Similitudes en el androceo y gineceo: **G.** Verticilos florales de *V. atroviridipetala* **H.** Verticilos florales de *T. tectorum*.

En los 14 clados que integran al género *Tillandsia* (*sensu* Barfuss et al. 2016) que en su mayoría se propusieron sin ser tratados taxonómicamente, se encuentran los integrantes de *T.* subgénero *Viridantha*. Por otro lado, las relaciones filogenéticas entre y dentro de los clados no están resueltas. Aunado a esto, muchos de los clados contaron con poca representación de especies. En el caso de *Viridantha* se muestrearon seis especies de las 16 descritas y sus relaciones filogenéticas no quedaron resueltas. Además, Gomes-da-Silva y Souza-Chies (2017) mencionaron que es necesario revisar la circunscripción de los nuevos géneros y subgéneros de Tillandsioideae, utilizando caracteres morfológicos tanto vegetativos como florales, debido a que algunos cambios sistematicos propuestos por Barfuss et al. (2016) no se respaldan con datos moleculares y morfológicos.

Los clados propuestos por Barfuss et al. (2016) para *Tillandsia sensu lato* se expusieron como objetos de estudio. Sin embargo, aceptar *Viridantha* implica la división del género *Tillandsia*, para ello es necesario llevar a cabo estudios sistemáticos en los diferentes clados propuestos en *Tillandsia* (Barfuss et al. 2016) tomando en cuenta que, se ha sugerido que un género debe ser monofilético, estable y predecible (Funk 1985; Humphreys y Linder 2009). Los objetivos principales del presente trabajo fueron: (1) reevaluar la monofilia del género *Viridantha* y del complejo *T. tectorum*, tomando el mayor número de especies posible; (2) generar una hipótesis filogenética de las especies del género *Viridantha* y del complejo *T. tectorum* con base en caracteres morfológicos, moleculares y la combinación de estos dos tipos de caracteres (evidencia total).

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Es posible que a partir de análisis cladísticos con base en la combinación de datos morfológicos y moleculares y un grupo más numeroso de especies del género *Viridantha* y del complejo *Tillandsia tectorum* se logren corroborar sus monofilias e inferir las relaciones filogenéticas entre sus especies?

HIPÓTESIS

a) *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* son grupos monofiléticos.

b) El análisis cladístico usando caracteres moleculares (*ycf1-b* y *Phyc*) y/o morfológicos permitirá dilucidar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Viridantha* y del complejo *Tillandsia tectorum*.

OBJETIVO GENERAL

Obtener una hipótesis de las relaciones filogenéticas de *Viridantha* y el complejo de *Tillandsia tectorum*, con base en el análisis de las secuencias de los genes de cloroplasto (*ycf1-b*), de núcleo (*Phyc*) y datos morfológicos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Corroborar la monofilia de *Viridantha* y proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas existentes entre sus especies.
- Probar la monofilia del complejo *Tillandsia tectorum* y proponer una hipótesis filogenética de sus especies.

- Corroborar la relación filogenética de *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum*.
- Contribuir al conocimiento sistemático del género *Viridantha*.
 - Determinar cuántas y cuáles especies de *Viridantha* están presentes en México.
 - Elaborar descripciones y claves de identificación para los taxa que se distribuyen en el país.
 - Elaborar mapas de distribución para las especies de *Viridantha*.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Análisis con base en caracteres moleculares

3.1.1. Muestreo taxonómico. El grupo interno está compuesto por 15 especies del género *Viridantha* y 10 del complejo *Tillandsia tectorum*, únicamente *V. atroviridipetala* esta representada por tres muestras y *V. ignesia* por dos muestras. Con base en la filogenia propuesta por Barfuss et al. (2016) el grupo externo comprende a *Pseudalcantarea viridiflora* (Beer) Pinzón & Barfuss, *Tillandsia fuchsii* W. Till, *T. ionantha* Planch., *T. limbata* Schltld. y *T. schiedeana* Steud.

3.1.2. Obtención de muestras. Para el grupo interno y grupo externo se tomaron hojas sanas de plantas vivas recolectadas en diferentes localidades de México y de Perú, las hojas frescas fueron utilizadas para su posterior extracción de ADN. Para la extracción de ADN se utilizaron de 900–1,000 mg de hoja. Los especímenes a partir de los cuales se tomaron muestras, fueron herborizadas y depositadas en los herbarios UAMIZ y USM (Tabla 1).

3.1.3. Selección de marcadores de ADN. El marcador de cloroplasto *ycf1-b*, forma parte del gen *ycf1* (por sus siglas en inglés: hypothetical chloroplast open reading frames), y ha sido probado para Bromeliaceae dando resultados satisfactorios (Barfuss et al. 2016; Castello et al. 2016). Dong et al. (2012, 2015) dividieron al gen *ycf1* en dos regiones: *ycf1-a* y *ycf1-b*, mencionando que *ycf1-b* es la más variable y consiste de 880 a 1,109 pares de bases (pb).

El marcador nuclear *Phyc* forma parte de los genes nucleares llamados low-copy (copias bajas). El gen completo en *Ananas comosus* (L.) Merr. tiene aproximadamente 4,469 pb y seis exones, codifica para una proteína de ~1,137

amino ácidos, presenta una copia y se halla en el cromosoma 7 (Barfuss 2012; NCBI 2019). Barfuss (2012) clonó este marcador para corroborar que no que existiera más de una copia. Además, *Phyc* ya fue utilizado en análisis filogenéticos y ha mostrado buenos resultados (Barfuss et al. 2016; Castello et al. 2016). Sin embargo, cabe mencionar que ha presentado variación alélica (Castello et al. 2016). Con base en el estudio de Barfuss (2012), para el presente análisis se tomó un fragmento que se encuentra en el exón uno y tiene entre 1,128 y 1,177 pb.

3.1.4. Extracción, amplificación, purificación y secuenciación de ADN.

El ADN total fue extraído con el kit Mini Kit DNeasy® Plant QIAGEN (Valencia, California, USA). La concentración por muestra (ng/μL) se verificó utilizando un espectrofotómetro (Nanodrop 2000 UV-VIS, Thermo Scientific).

Los marcadores se amplificaron utilizando el método de la PCR (Reacción en Cadena de la Polimerasa), obteniendo volúmenes finales de 12.5 μL con PCR Master Mix, Promega (Madison, Wisconsin, USA) y de 25 μL con puReTaq Ready-To-Go PCR Beads (GE Healthcare), los volúmenes finales fueron establecidos de acuerdo al protocolo del fabricante. Las reacciones de PCR de los marcadores seleccionados contenían 0.5 μL de los iniciadores forward (adelante): *Phyc* – AAGCCCTTYTACGCTATCCTGCACCG– (Barfuss 2012); *ycf1-b* – TCTCGACGAAAATCAGATTGTTGTGAAT– (Dong et al. 2015) y reverse (atrás): *Phyc* –ATWGCATCCATTTCAACATCTTCCCA– (Barfuss 2012); *ycf1-b* – ATACATGTCAAAGTGATGGAAAA– (Dong et al. 2015), respectivamente. La cantidad de μL de ADN dependió de la concentración (20–25 ng/μL) de la extracción, cuando se utilizó Master Mix se agregaron 6.25 μL de esta, cuando fue

necesario llegar al volumen final (Master Mix: 12.5 μ L; puReTaq Ready-To-Go PCR Beads: 25 μ L) se añadió agua inyectable o mili-Q. Las amplificaciones se llevaron a cabo en un termociclador SelectCycler (BioProducts) siguiendo las condiciones ya establecidas por Barfuss (2012) y Dong et al. (2015). Los productos de la PCR se visualizaron por electroforesis en geles de agarosa al 1 % teñidos con GelRed (BIOTUM) al 0.3 μ M durante 30 minutos a 90 voltios y se utilizó un marcador de peso molecular de 50 pb para estimar el tamaño de los fragmentos. Finalmente, los amplicones se observaron con luz ultravioleta y fueron purificados en columnas Centrisep (Invitrogen) con 750 μ L de Sephadex.

Las reacciones de secuenciación se llevaron a cabo añadiendo a cada muestra 1 μ L de BigDye Terminator (Applied Biosystems), 3 μ L de Buffer, 5 μ L del amplicón purificado y 1 μ L de iniciador. Las muestras se colocaron en el termociclador antes mencionado con las condiciones establecidas por el fabricante (BigDye Terminator, Applied Biosystems). Posteriormente se purificaron las muestras en columnas de 360 μ L de Sephadex, al producto se le agregó agua inyectable o mili-Q (10 μ L) y 9 μ L de formamida. Finalmente, las muestras fueron secuenciadas en sentido 3'–5' y 5'–3' en el equipo ABI PRISM 3130XL (Applied Biosystems Hitachi).

Lo anteriormente expuesto se llevo a cabo en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular de la Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa.

3.1.5. Procesamiento de datos. Las secuencias se ensamblaron y editaron, la cual consistió en verificar la lectura del cromatograma en el programa Sequencher 5.4. (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI USA). Las secuencias se alinearon con el programa de MUSCLE (Edgar 2004) y posteriormente fueron

revisadas. El concatenado de ambos marcadores moleculares se llevó a cabo con Mesquite 3.2. (Maddison y Maddison 2017).

3.1.6. Análisis filogenético. Para estimar las relaciones evolutivas entre los taxa, se utilizaron tres matrices con datos moleculares: 1) *Phyc*, 2) *ycf1-b* y 3) *Phyc* + *ycf1-b*. Se implementaron los métodos de Máxima Parsimonia (MP; Camin y Sokal 1965; Fitch 1971), Máxima Verosimilitud (MV; Fisher 1922; Felsenstein 1973) e Inferencia Bayesiana (IB; Yang y Rannala 1997; Huelsenbeck y Ronquist 2001). Los análisis de MP se realizaron con el programa TNT 1.5 (Goloboff et al. 2008) utilizando la opción New Technology Search con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente; los caracteres se trataron como independientes, sin orden, con el mismo peso y los gaps como datos perdidos. El soporte de las ramas se obtuvo con el método de remuestreo (Bootstrap) (BS; Efron 1979; Felsenstein 1985) realizando 1,000 repeticiones, con 10 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente, TBR (tree bisection and reconnection) como el método de intercambio de ramas y reteniendo 10 árboles por cada réplica. El análisis de MV se realizó con el programa RAxML 8.2.12 (Stamatakis 2014) con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística y 1,000 repeticiones de BS para evaluar el soporte de las ramas, el modelo de sustitución elegido fue GTRGAMMA. Para el análisis de IB se obtuvo el modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustó a cada una de las matrices; dicho análisis se llevó a cabo en el programa jModelTest2 (Darriba et al. 2012) utilizando el criterio de información de Akaike (Akaike 1974). El modelo seleccionado para el marcador *ycf1-b* fue el GTR+I+G y para el marcador *Phyc* fue el HKY+G. La IB se realizó con el programa MrBayes 3.2.6 (Huelsenbeck y

Ronquist 2001), con dos corridas independientes de 10,000,000 de generaciones, guardando los árboles cada 1,000 generaciones incluyendo la longitud de las ramas; cada corrida consistió de cuatro cadenas, una fría y tres calientes realizando un filtrado (burn-in) de 25 % para cada una de las corridas. La fase estacionaria fue verificada con el programa Tracer 1.7. (Rambaut et al. 2018b). Después del filtrado y verificación de los datos, en el programa Mesquite 3.2. los árboles restantes fueron utilizados para construir un árbol a partir de un consenso de mayoría de 50 %. Los valores de apoyo se obtuvieron por medio de las probabilidades posteriores Bayesianas (Rannala y Yang 1996).

3.2. Análisis con base en caracteres morfológicos

3.2.1. Muestreo taxonómico. El grupo interno está compuesto por 15 especies del género *Viridantha* y 10 del complejo *Tillandsia tectorum*. El grupo externo quedó conformado por cinco especies: *Pseudalcantarea viridiflora*, *Tillandsia fuchsii*, *T. ionantha*, *T. limbata* y *T. schiedeana*.

3.2.2. Selección y obtención de caracteres. Los caracteres morfológicos se obtuvieron de ejemplares recolectados en campo, de la literatura (Baker 1888; Brown y Gilmartin 1989; Ehlers 2004; Ehlers 2009; Ehlers y Rauh 1990; Espejo-Serna 2002; Espejo-Serna et al. 2010; Gardner 1986a; Hromadnik 2005; López-Ferrari y Espejo-Serna 2014; Matuda 1957; McVaugh 1989; Mez 1903; Smith 1935; Smith 1937; Smith y Downs 1977) y de ejemplares examinados en los herbarios IEB, MEXU, UAMIZ y USM (Anexo 1). Los términos morfológicos se basaron en Radford et al. (1974).

3.2.3. Procesamiento de datos. La matriz de datos se generó con el programa Mesquite 3.2. Se seleccionaron treinta caracteres morfológicos (Anexo 2), 30 discretos; 12 vegetativos y 28 reproductivos; 24 son binarios y cuatro multiestado. La definición de cada uno de los caracteres morfológicos se muestra en el Anexo 3 y la matriz codificada en el Anexo 4.

3.2.4. Análisis filogenético. Para estimar las relaciones evolutivas entre los taxa, se utilizó la matriz de datos morfológicos generada. Se implementaron los métodos de MP, MV e IB. En todos los casos, los datos faltantes se codificaron como: sin dato (?) y no fueron participes en los análisis. El análisis de MP se llevó a cabo con el programa TNT 1.5 utilizando la opción New Technology Search con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente, los caracteres se trataron como independientes, sin orden, con el mismo peso y los gaps como datos perdidos. El soporte de las ramas se obtuvo con el método Bootstrap realizando 1,000 repeticiones, con 10 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente, TBR como el método de intercambio de ramas y reteniendo 10 árboles por cada réplica. El análisis de MV se realizó con el programa RAxML 8.2.12 con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística y 1,000 repeticiones de BS para evaluar el soporte de las ramas, utilizando el modelo evolutivo Mk (Lewis 2001; Nylander et al. 2004). Para la IB se seleccionó el mismo modelo evolutivo que con MV (Mk). El método se llevó a cabo en el programa MrBayes 3.2.6 con dos corridas independientes de 10,000,000 de generaciones, guardando los árboles cada 1,000 generaciones incluyendo la longitud de las ramas, cada corrida consistió de cuatro cadenas una fría y tres calientes realizando un filtrado (burn-in) de 25 % para cada corrida. La fase

estacionaria fue verificada con el programa Tracer 1.7. (Rambaut et al. 2018b). Después del filtrado y verificación, en el programa Mesquite 3.2. los árboles restantes fueron utilizados para construir un árbol partiendo de un consenso de mayoría de 50 %. Los valores de apoyo se obtuvieron por medio de las probabilidades posteriores Bayesianas (Rannala y Yang 1996).

3.3. Evidencia total

3.3.1. Muestreo taxonómico y procesamiento de datos. El grupo interno y el grupo externo quedaron conformados por las mismas especies utilizadas en los análisis con datos morfológico y moleculares. La matriz de datos moleculares (*ycf1-b* + *Phyc*) y la matriz de datos morfológicos se concatenaron usando el programa Mesquite 3.2.

3.3.2. Análisis filogenético. Para estimar las relaciones evolutivas entre los taxa, se utilizó una matriz con datos moleculares (*Phyc* + *ycf1-b*) y morfológicos. Se implementaron los métodos de MP, MV e IB. En todos los casos, los datos faltantes se codificaron como: sin dato (?) y no fueron participes en los análisis. El análisis de MP se llevó a cabo en el programa TNT 1.5 utilizando la opción New Technology Search con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente, los caracteres se trataron como independientes, sin orden, con el mismo peso y los gaps como datos perdidos. El soporte de las ramas se obtuvo con el método de BS realizando 1,000 repeticiones, con 10 repeticiones de búsqueda heurística adicionando secuencias aleatoriamente, TBR como el método de intercambio de ramas y reteniendo 10 árboles por cada réplica. El análisis de MV se realizó con el programa RAxML

8.2.12 con 1,000 repeticiones de búsqueda heurística y 1,000 repeticiones de BS para evaluar el soporte de las ramas, el modelo elegido para los caracteres moleculares fue GTRGAMMA y para los caracteres morfológicos el Mk. La IB se realizó con el programa MrBayes 3.2.5, se eligieron los modelos evolutivos GTR+I+G para el marcador *ycf1-b*, HKY+G para el marcador *Phyc* y Mk para los caracteres morfológicos, se implementaron dos corridas independientes con 10,000,000 de generaciones, guardando los árboles cada 1,000 generaciones, incluyendo la longitud de las ramas. Cada corrida consistió de cuatro cadenas, una fría y tres calientes, se realizó un filtrado (burn-in) de 25 % para cada uno de las corridas. La fase estacionaria fue verificada con el programa Tracer 1.7. (Rambaut et al. 2018b). Después del filtrado y verificación, en el programa Mesquite 3.2. los árboles restantes fueron utilizados para construir un árbol a partir de un consenso de mayoría de 50 %. Los valores de apoyo se obtuvieron por medio de las probabilidades posteriores Bayesianas (Rannala y Yang 1996).

En este estudio, para los análisis con base en caracteres moleculares, morfológicos y de evidencia total, los nodos con valores de BS de MP (BSMP) y de MV (BSMV) menores a 50 % se consideran como no soportados, de 50 a 74 % como bajo soporte, de 75 a 89 % como medio soporte y de 90 a 100 % como alto soporte (Buerki et al. 2009; Calvente et al. 2011; Barfuss et al. 2016). Mientras que para la IB los nodos con valores de probabilidad posterior de inferencia bayesiana (PPIB) menores a 0.95 se consideraron sin soporte e igual o mayores a 0.95 con soporte alto (Rannala y Yang 1996; Huelsenbeck y Ronquist 2001).

El Software WINCLADA (Nixon 2002) se usó como herramienta complementaria para optimizar los caracteres morfológicos en el árbol de MP,

usando los criterios ACCTRAN y DELTRAN (Farris 1970; Swofford y Maddison 1987). La optimización de caracteres es un proceso mediante el cual se evalúan las diferentes reconstrucciones de los caracteres en un cladograma (Farris 1970). Con ACCTRAN los caracteres se asignan lo más cerca posible de la raíz y con DELTRAN lo más cerca posible de las terminales.

Todos los árboles filogenéticos obtenidos de los análisis con caracteres moleculares, morfológicos y evidencia total se observaron en el programa FigTree 1.4.2 (Rambaut 2018a) y se editaron en Adobe Illustrator CS5.

4. RESULTADOS

4.1. Filogenia con base en caracteres moleculares

Se descargaron cinco secuencias de los marcadores *ycf1-b* y *Phyc* del GenBank: dos de *Pseudalcantarea viridiflora* y tres de *Tillandsia heteromorpha* y *T. rupicola*. Se generaron 61 secuencias con sus respectivos números de acceso al GenBank: ocho de especies del género *Tillandsia*, 17 del complejo *T. tectorum* y 36 de *Viridantha* (Tabla 1).

Los atributos de la matriz alineada, junto con los detalles de los árboles más parsimoniosos encontrados en el análisis de parsimonia (incluyendo el número de árboles, número de pasos, número de caracteres informativos, índice de consistencia [IC] e índice de retención [IR]) con cada uno de los marcadores utilizados y su concatenado se pueden observar en la Tabla 2.

4.1.1. *ycf1-b*. Del marcador *ycf1-b* se descargaron en total dos secuencias del GenBank: una de *Pseudalcantarea viridiflora* y otra de *Tillandsia rupicola*. Se generaron 36 secuencias: cuatro del género *Tillandsia*, nueve del complejo *T. tectorum* y 18 de *Viridantha* (Tabla 1).

Con Máxima Parsimonia (MP; Figura 2) y Máxima Verosimilitud (MV; Figura 3) la relación entre *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* muestra bajo soporte estadístico, pero, con Inferencia Bayesiana (IB; Figura 4) es alto (PPIB 0.97). El género *Viridantha* resulta monofilético con valores de soporte altos y medios (BSMP 80; BSMV 84; PPIB 1), sus especies se observan en politomía con MP y MV en dos clados principales, con MP las relaciones están resueltas con bajo soporte estadístico en dos clados principales. La monofilia del complejo *T. tectorum* con los tres métodos filogenéticos no muestra soporte estadístico, con

MV e IB las relaciones entre sus especies no se muestran del todo resueltas, con MP se muestran resueltas pero con bajos valores, en general, con los tres métodos las especies se agrupan en dos clados principales (Figuras 2–4).

4.1.2. Phyc. Para el caso del marcador *Phyc* se descargaron en total tres secuencias del GenBank: una de *Pseudalcantarea viridiflora* y dos del complejo *Tillandsia tectorum*. Se generaron 30 secuencias: cuatro de *Tillandsia*, ocho del complejo *T. tectorum* y 18 de *Viridantha* (Tabla 1). Durante la edición de las secuencias del marcador *Phyc* se encontraron algunos picos dobles en el cromatograma, los cuales se consideraron como variación alélica y se codificaron como datos ambiguos.

En los análisis con MP (Figura 5), MV (Figura 6) e IB (Figura 7) el clado *Viridantha*-complejo *T. tectorum* muestra soporte estadístico bajo (BSMP menor a 50; BSMV menor a 50; PPIB 0.69). La monofilia y las relaciones entre las especies de *Viridantha* no se resuelven y el complejo *T. tectorum* resulta polifilético.

Tabla 1. Especies utilizadas para los análisis: se indica país y estado, voucher y números de acceso al GenBank de los marcadores usados; N.D. (no determinado); ⁺grupo interno; [#]grupo externo; *secuencias obtenidas en este trabajo.

| Taxa | País y estado | Ejemplar | <i>ycf1-b</i> | <i>Phyc</i> |
|---|-------------------|--|---------------|-------------|
| [#] <i>P. viridiflora</i> (Beer) Pinzón & Barfuss | N.D. | N.D. (WU) | KX753686 | KX753896 |
| ⁺ <i>T. balsasensis</i> Rauh | Perú, Amazonas | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2105 (UAMIZ, USM) | *MT701736 | *MT701762 |
| ⁺ <i>T. chusgonensis</i> L. Hrom. | Perú, La Libertad | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2107 (UAMIZ, USM) | *MT701737 | *MT701763 |
| [#] <i>T. fuchsii</i> W. Till | México, Oaxaca | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2132 (UAMIZ, USM) | *MT701738 | *MT701764 |
| ⁺ <i>T. heteromorpha</i> Mez | Perú, Áncash | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2100 (UAMIZ, USM); <i>H. & L.</i> <i>Hromadnik</i> 23151 (WU) | *MT701739 | KX753998 |
| [#] <i>T. ionantha</i> Planch. | México, Morelos | <i>González-Rocha et al.</i> 278 (UAMIZ) | *MT701740 | *MT701765 |

| | | | | |
|---------------------------------|------------------|--|-----------|-----------|
| # <i>T. limbata</i> Schltl. | México, Veracruz | <i>Trejo-Martínez et al. 8</i> (UAMIZ) | *MT701741 | *MT701766 |
| + <i>T. malyi</i> L. Hrom. | Perú, Áncash | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2098</i> (UAMIZ, USM) | *MT701742 | *MT701767 |
| + <i>T. oblivata</i> L. Hrom. | Perú, Cajamarca | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2106</i> (UAMIZ, USM) | *MT701743 | *MT701768 |
| + <i>T. reducta</i> L. B. Sm. | Perú, Cajamarca | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2104</i> (UAMIZ, USM) | *MT701744 | *MT701769 |
| + <i>T. rupicola</i> Baker | Ecuador, Azuay | <i>W. Till 13081</i> (WU) | KX753707 | KX753917 |
| # <i>T. schiedeana</i> Steud. | México, Guerrero | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2087</i> (UAMIZ) | *MT701745 | *MT701770 |
| + <i>T. stellifera</i> L. Hrom. | Perú, Áncash | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2099</i> (UAMIZ, USM) | *MT701746 | *MT701771 |
| + <i>T. tectorum</i> E. Morren | Perú, Áncash | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2102</i> (UAMIZ, USM) | *MT701747 | *MT701772 |
| + <i>T. tomekii</i> L. Hrom. | Perú, Áncash | <i>Hernández-Cárdenas et al. 2101</i> (UAMIZ, USM) | *MT701748 | *MT701773 |

| | | | | |
|--|---------------------------|--|------------|-------------------|
| <i>+Viridantha atroviridipetala</i> (Matuda) Espejo | México, Morelos | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2082 (UAMIZ) | *MT701749 | *MT701774 |
| <i>+V. atroviridipetala</i> (2) | México, Oaxaca | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2095 (UAMIZ) | * MT701750 | *MT701775 |
| <i>+V. atroviridipetala</i> (3) | México, Jalisco | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2111 (UAMIZ) | *MT701751 | *No registrada |
| <i>+V. boqueronensis</i> (Ehlers) Hern.- Cárdenas, Espejo & López-Ferr. | México, Oaxaca | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2094 (UAMIZ) | *MH636106 | *MH636105 |
| <i>+V. caballosensis</i> (Ehlers) Gonz.-Rocha, Espejo & López-Ferr. | México, Guerrero | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2109 (UAMIZ) | *MT701752 | *MT701776 |
| <i>+V. curvifolia</i> (Ehlers & Rauh) López-Ferr. & | México, Aguascalientes | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2077 (UAMIZ) | *MT701753 | *MT701777 |

Espejo

+*V. grandispica* (Ehlers)

Hern.-Cárdenas, Espejo
& López-Ferr.

México, Morelos

Hernández-Cárdenas et al.
2075 (UAMIZ)

*MT701754

*MT701778

+*V. ignesia* (Mez)

Espejo

México, Michoacán

Hernández-Cárdenas et al.
2096 (UAMIZ)

*MT701755

*MT701779

+*V. ignesia*(2)

México, Morelos

González-Rocha et al. 364
(UAMIZ)

* MT701756

*MT701780

+*V. lepidosepala* (L. B.
Sm.)

México,
Aguascalientes

Hernández-Cárdenas et al.
2079 (UAMIZ)

*MT701757

*MT701781

+*V. mauryana* (L. B.
Sm.) Espejo

México, Hidalgo

Ceja-Romero et al. 1967
(UAMIZ)

*MH636108

*MH636101

+*V. penascoensis*

(Ehlers & Lautner)
Espejo & López-Ferr.

México, Oaxaca

Hernández-Cárdenas et al.
2116 (UAMIZ)

*MH636109

*MH636103

+*V. plumosa* (Baker)

México, Oaxaca

Hernández-Cárdenas et al.

*MT701758

*MT701782

| | | | | |
|---|--------------------|--|-------------|-----------|
| Espejo | | 2074 (UAMIZ) | | |
| <i>+V. rzedowskiana</i> | | | | |
| Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. | México, Morelos | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2108 (UAMIZ) | *MT701759 | *MT701783 |
| <i>+V. secundifolia</i> (Ehlers) | | | | |
| Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. | México, Hidalgo | <i>Hernández-Cardenas et al.</i> 2136 (UAMIZ) | *MH636107 | *MH636102 |
| <i>+V. tortilis</i> (Klotzsch ex Baker) Espejo | México, Guanajuato | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2081 (UAMIZ) | *MT701760 | *MT701784 |
| <i>+V. uniflora</i> Hern.- Cárdenas, Espejo & López-Ferr. | México, Oaxaca | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2156 (UAMIZ) | *MH636110 | *MH636104 |
| <i>+V. yagulensis</i> (Ehlers) | | | | |
| Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. | México, Oaxaca | <i>Hernández-Cárdenas et al.</i> 2118 (UAMIZ) | * MT7017361 | *MT701785 |

Tabla 2. Atributos de los caracteres moleculares y morfológicos.

| | <i>ycf1-b</i> | <i>Phyc</i> | <i>ycf1-b + Phyc</i> | Morfológicos | Evidencia total |
|--|---------------|-------------|----------------------|--------------|-----------------|
| No. taxa | 33 | 33 | 33 | 30 | 30 |
| No. de caracteres | 871 | 1,026 | 1,897 | 30 | 1,927 |
| No. de caracteres constantes | 814 | 960 | 1,774 | 0 | 1,773 |
| No. de caracteres no informativos | 22 | 38 | 60 | 1 | 61 |
| No. de caracteres informativos | 35 | 28 | 63 | 29 | 83 |
| No. de árboles | 1 | 15 | 2 | 24 | 9 |
| No. de pasos | 72 | 74 | 151 | 54 | 213 |
| IC | 0.84 | 0.89 | 0.84 | 0.74 | 0.76 |
| IR | 0.91 | 0.90 | 0.89 | 0.91 | 0.85 |

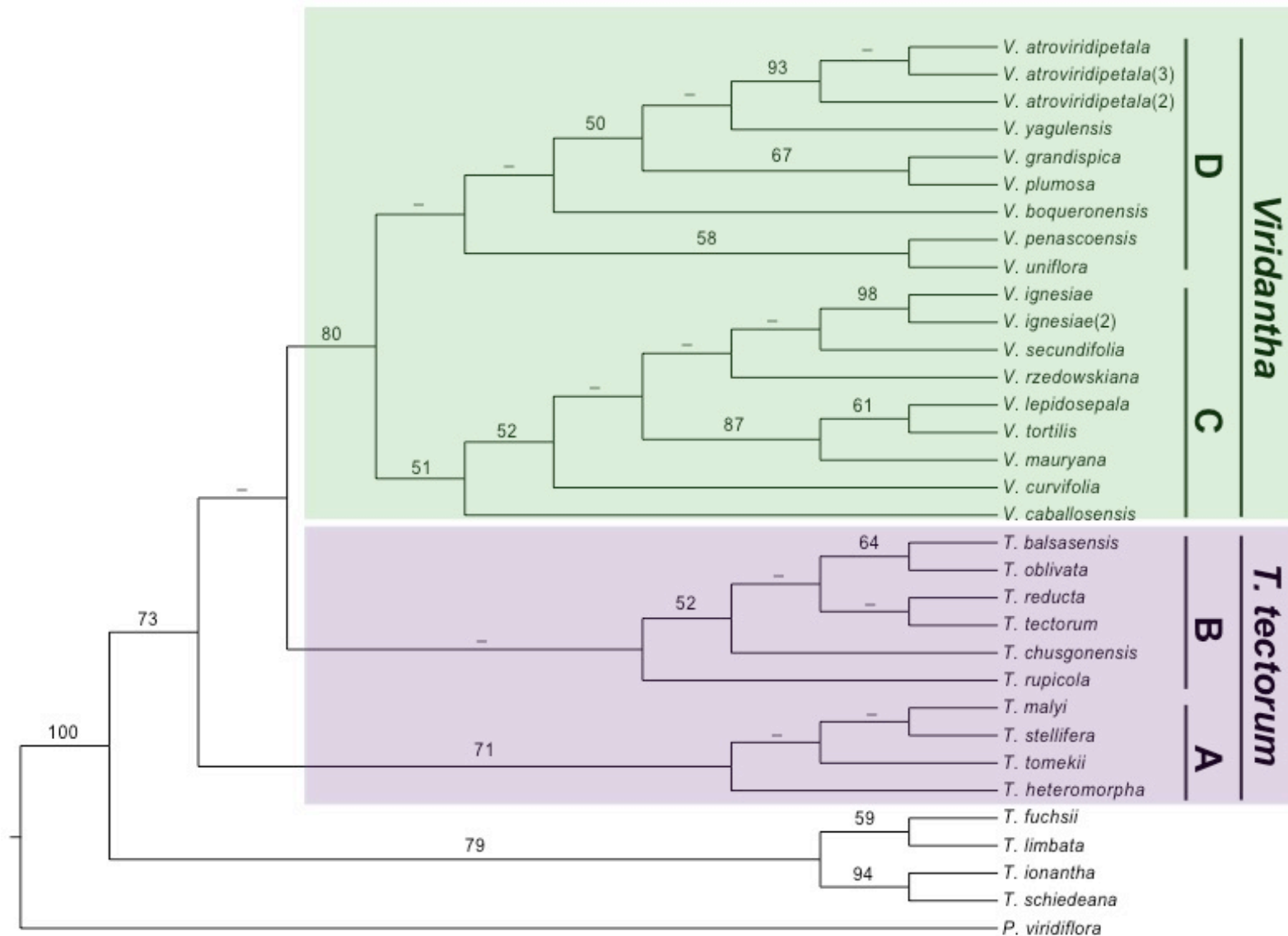


Figura 2. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia (MP) con el marcador *ycf1-b*. Cladograma más parsimonioso. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

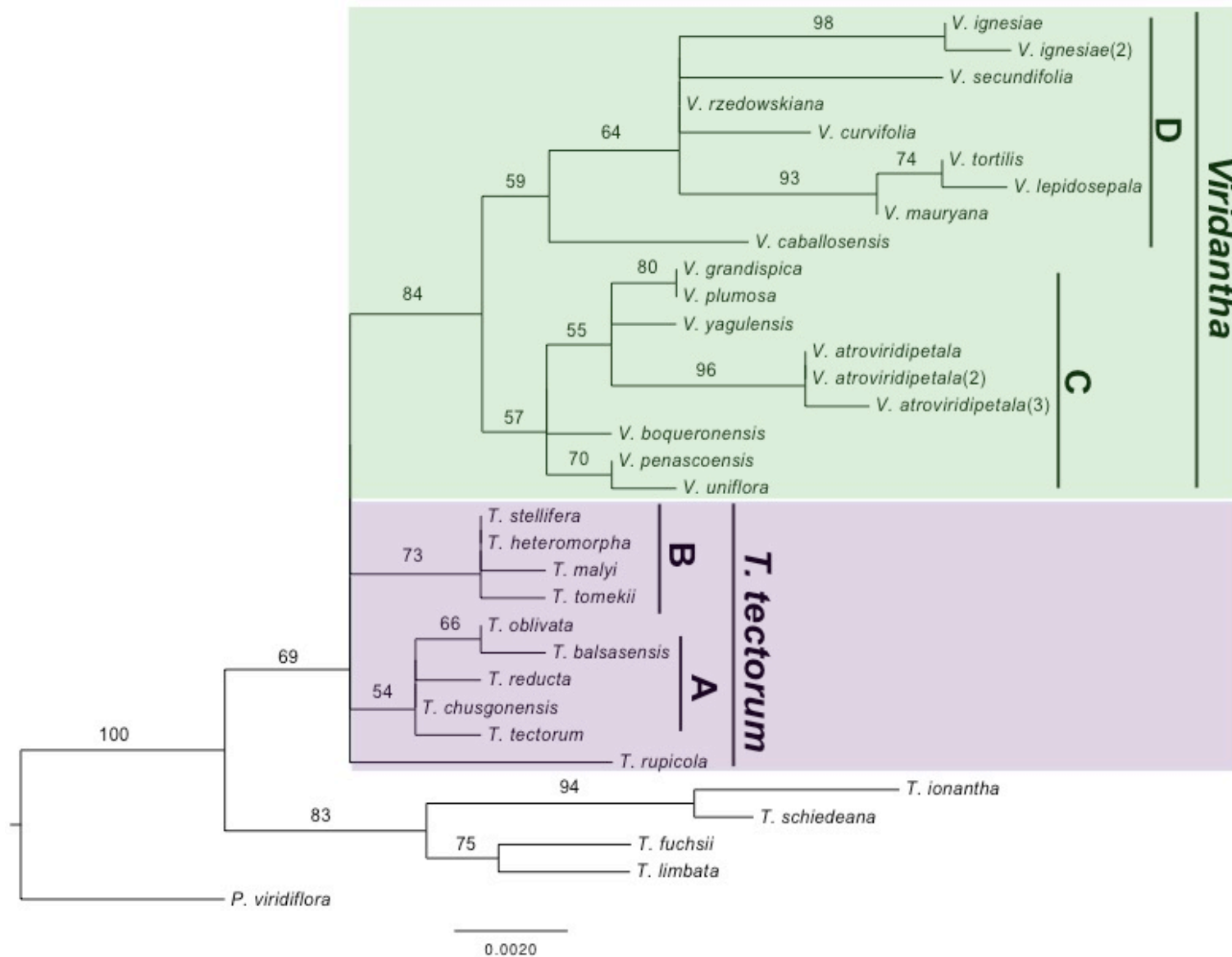


Figura 3. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud (MV) con el marcador *ycf1-b*. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

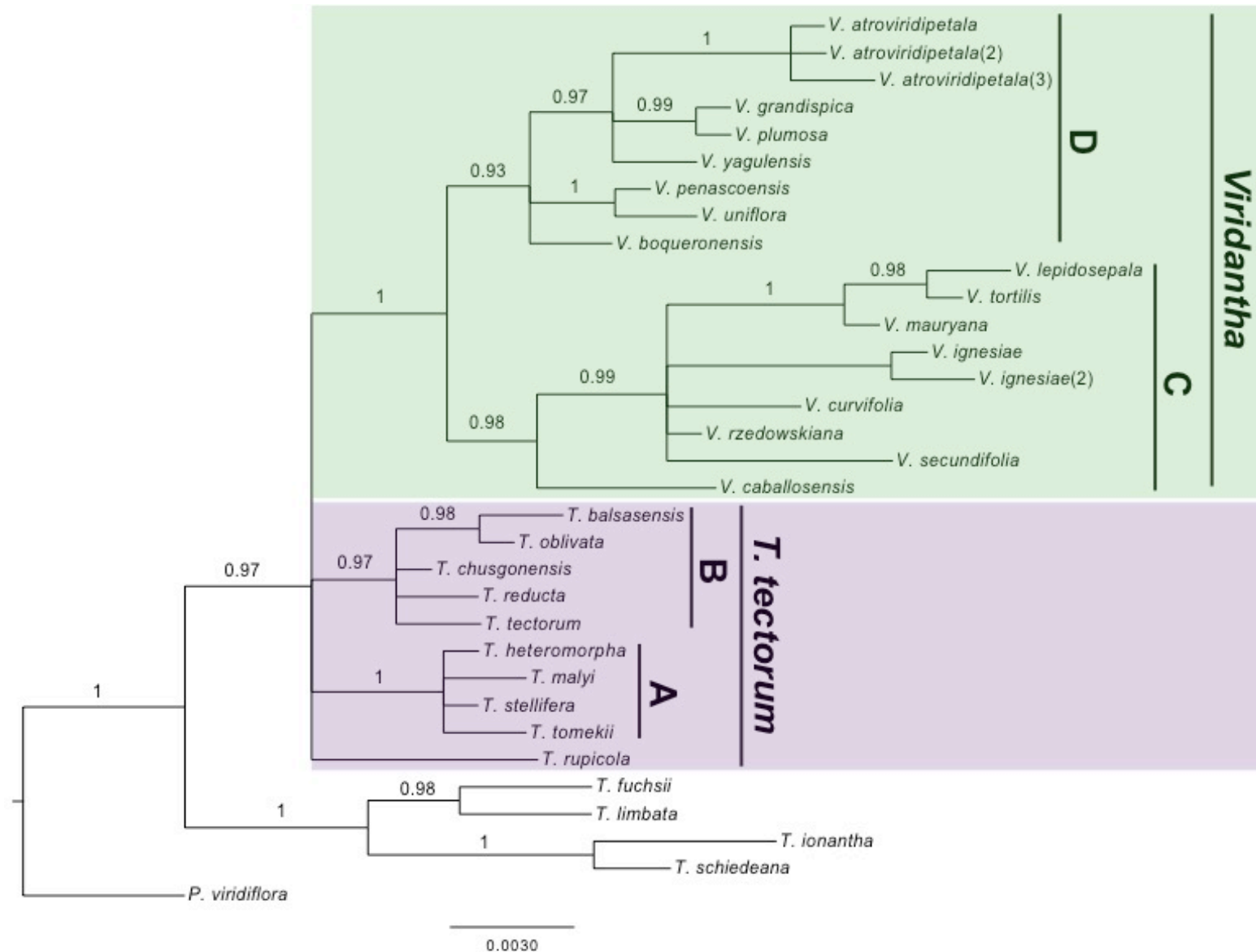


Figura 4. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con el marcador *ycf1-b*. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

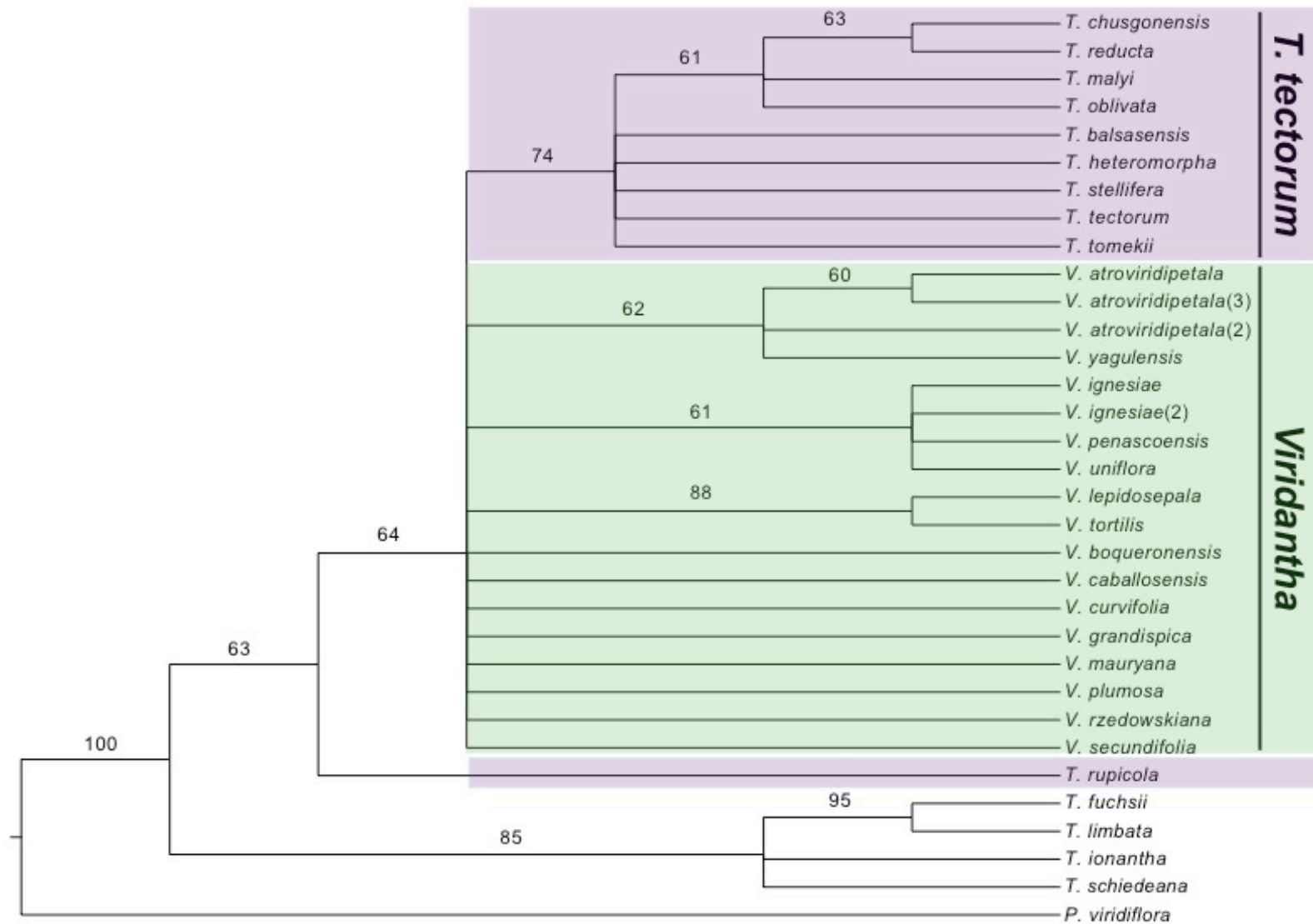


Figura 5. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con el marcador *Phyc*. Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de 15 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

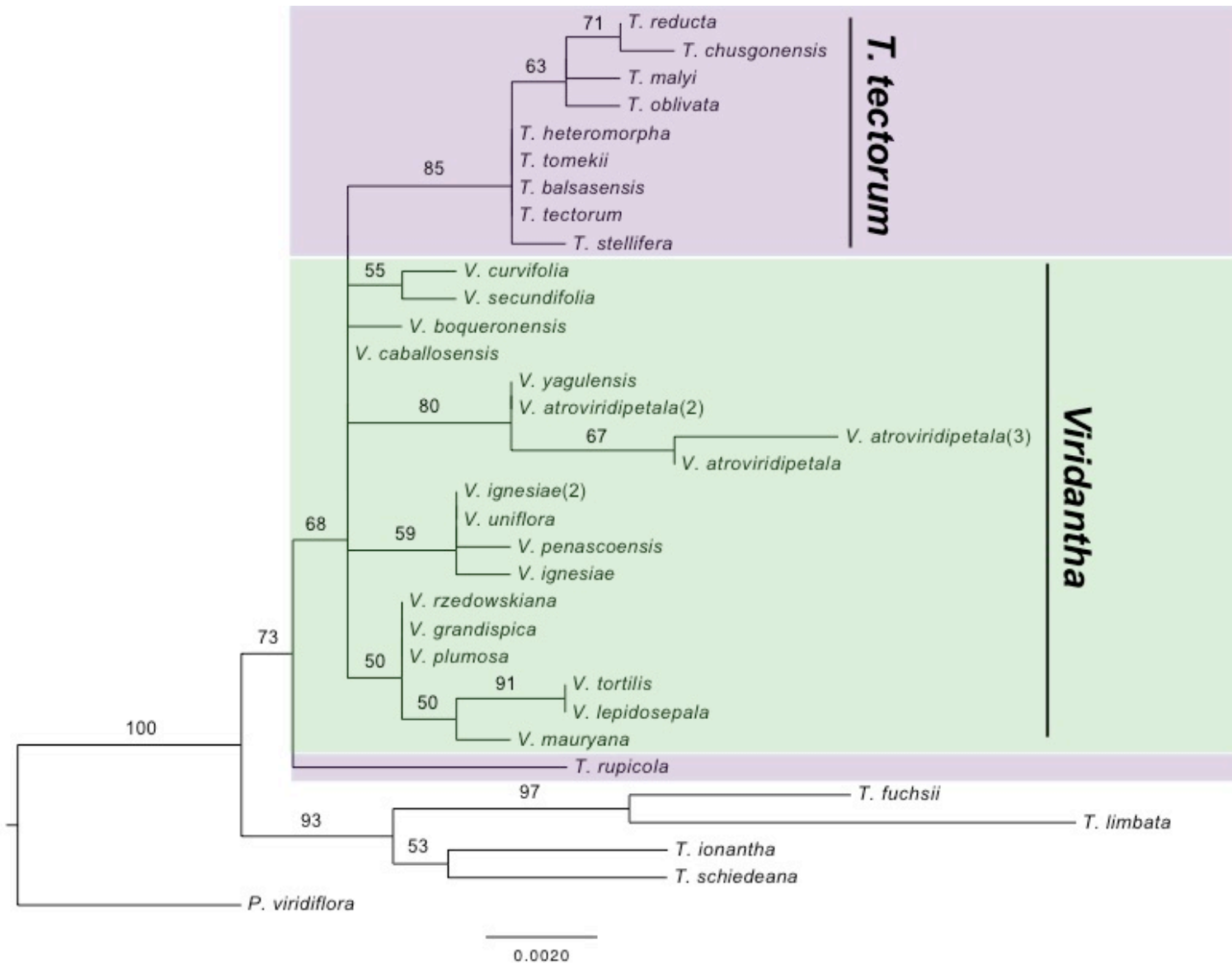


Figura 6. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con el marcador *Phyc*. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

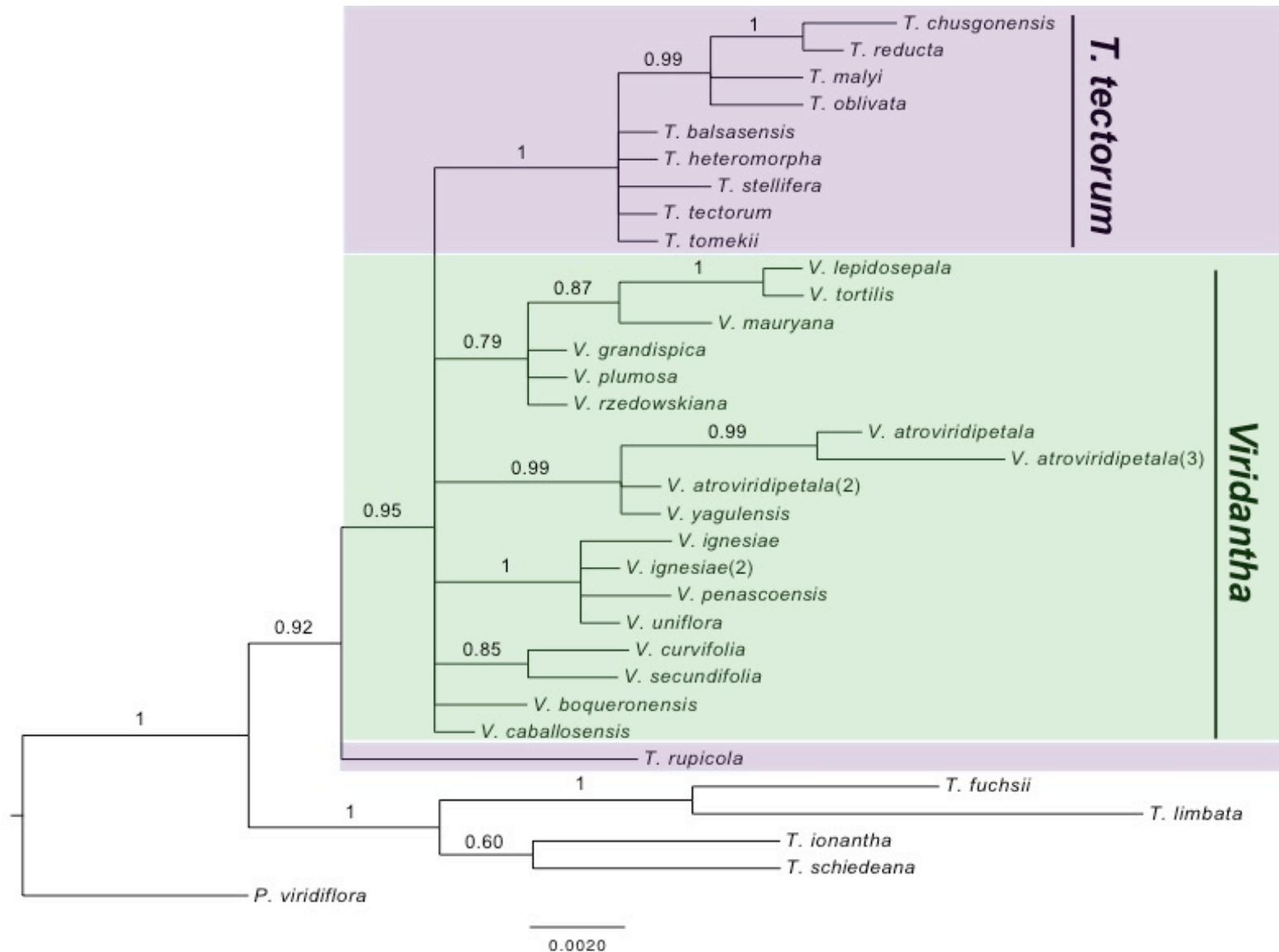


Figura 7. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con el marcador *Phyc*. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

4.1.3. Análisis usando datos combinados (*ycf1-b* + *Phyc*). El árbol de consenso estricto obtenido a partir de los dos árboles igualmente parsimoniosos generados con el análisis de MP (Figura 8), y los obtenidos con el análisis de MV (Figura 9) y con el consenso de mayoría de 50 % del análisis de IB (Figura 10), usando la matriz de datos concatenados (*ycf1-b* + *Phyc*), fueron topológicamente idénticos, por lo que para la discusión se utiliza el árbol de MP (Figura 11) con los valores del bootstrap de MP (MPBS), de MV (MVBS) y la probabilidad posterior de la IB (PPIB).

La relación entre *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* se apoya en valores de soporte medios y altos (Figura 11). *Tillandsia rupicola* resultó ser la especie que primero derivó del grupo de estudio. La monofilia del complejo *T. tectorum*, excluida *T. rupicola*, se ve confirmada por valores de soporte altos; en el clado formado por las especies de dicho complejo es posible observar dos subclados: A y B, los cuales presentan valores de apoyo en algunos casos bajos y en otros altos, pero sus especies conforman una politomía (Figura 11).

El género *Viridantha* se constituye como un clado monofilético con valores de soporte medios y altos, en el cual se pueden apreciar dos subclados principales: C y D (Figura 11). Ambos subclados se muestran parcialmente resueltos con bajos y altos valores (Figura 11).

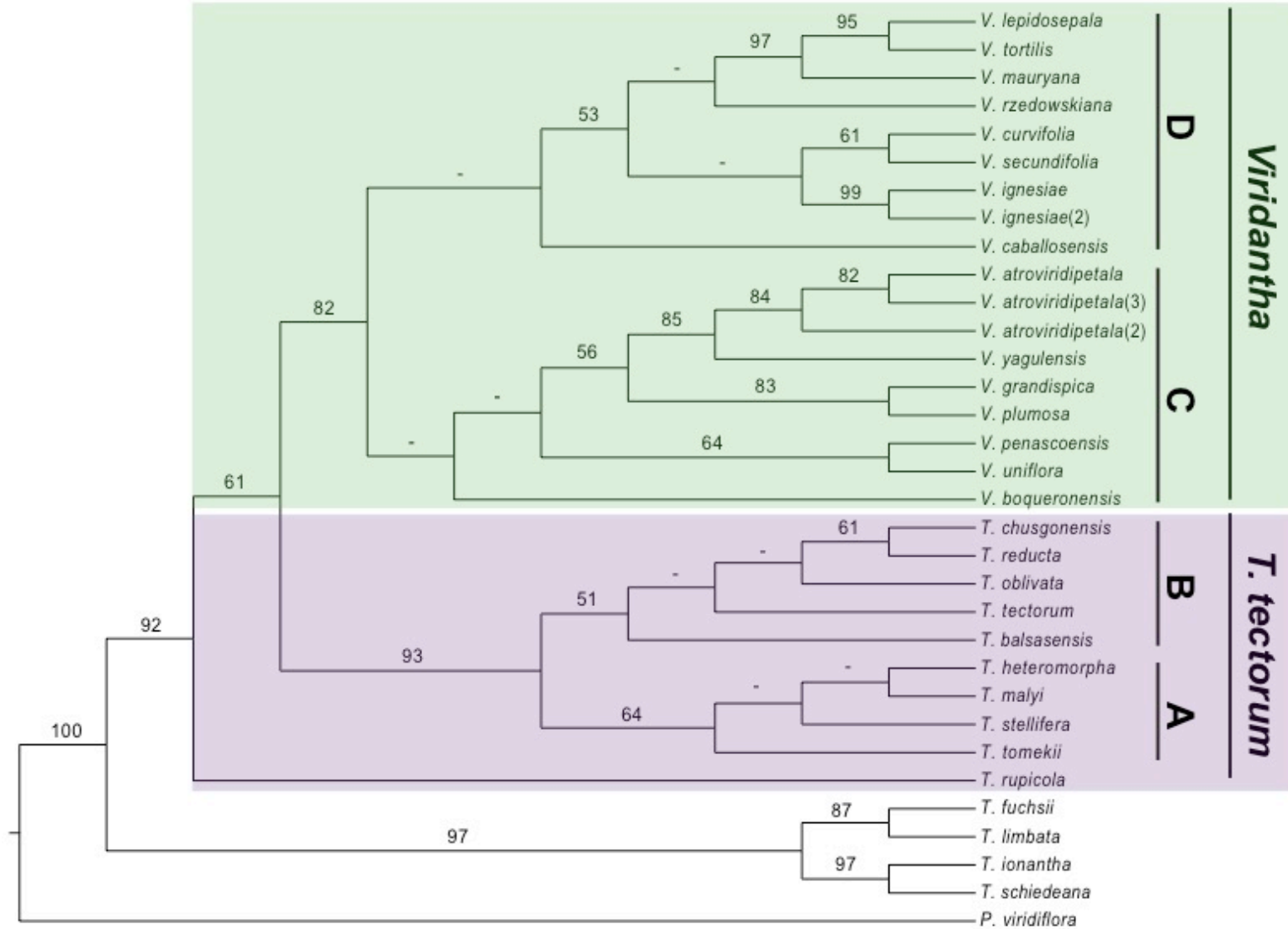


Figura 8. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Cladograma de consenso obtenido a partir dos árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestra los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

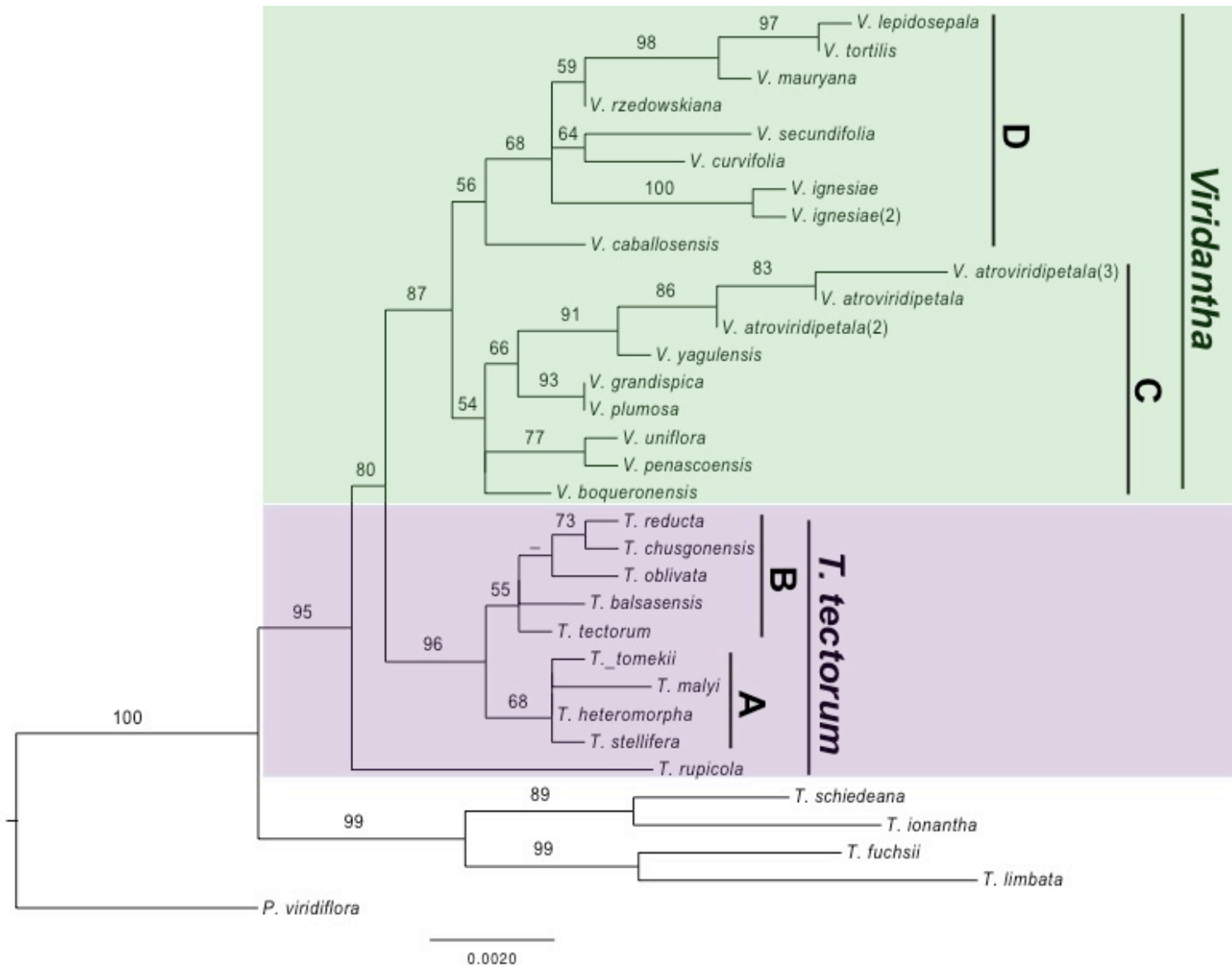


Figura 9. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

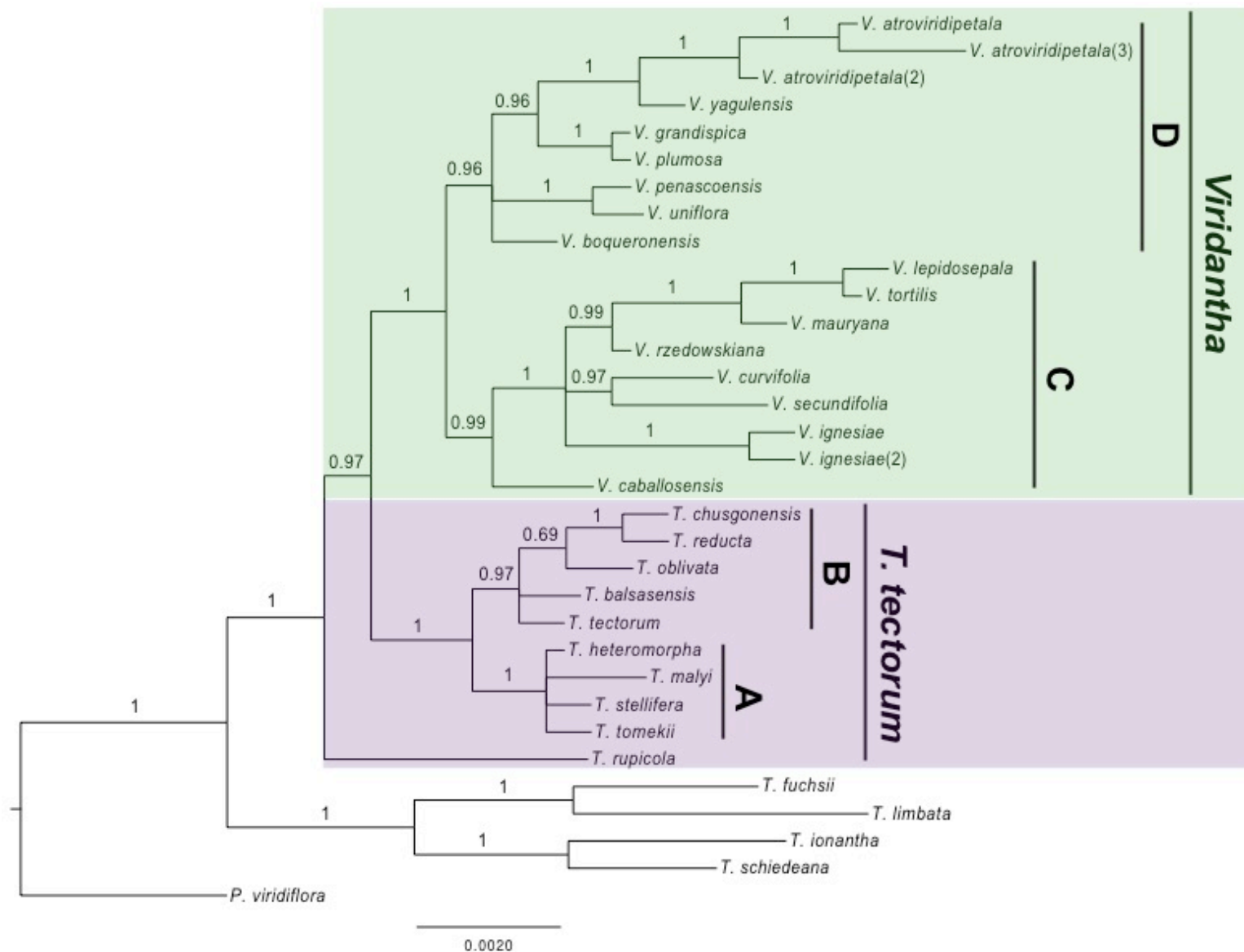


Figura 10. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con los marcadores *Phyc* + *ycf1-b*. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

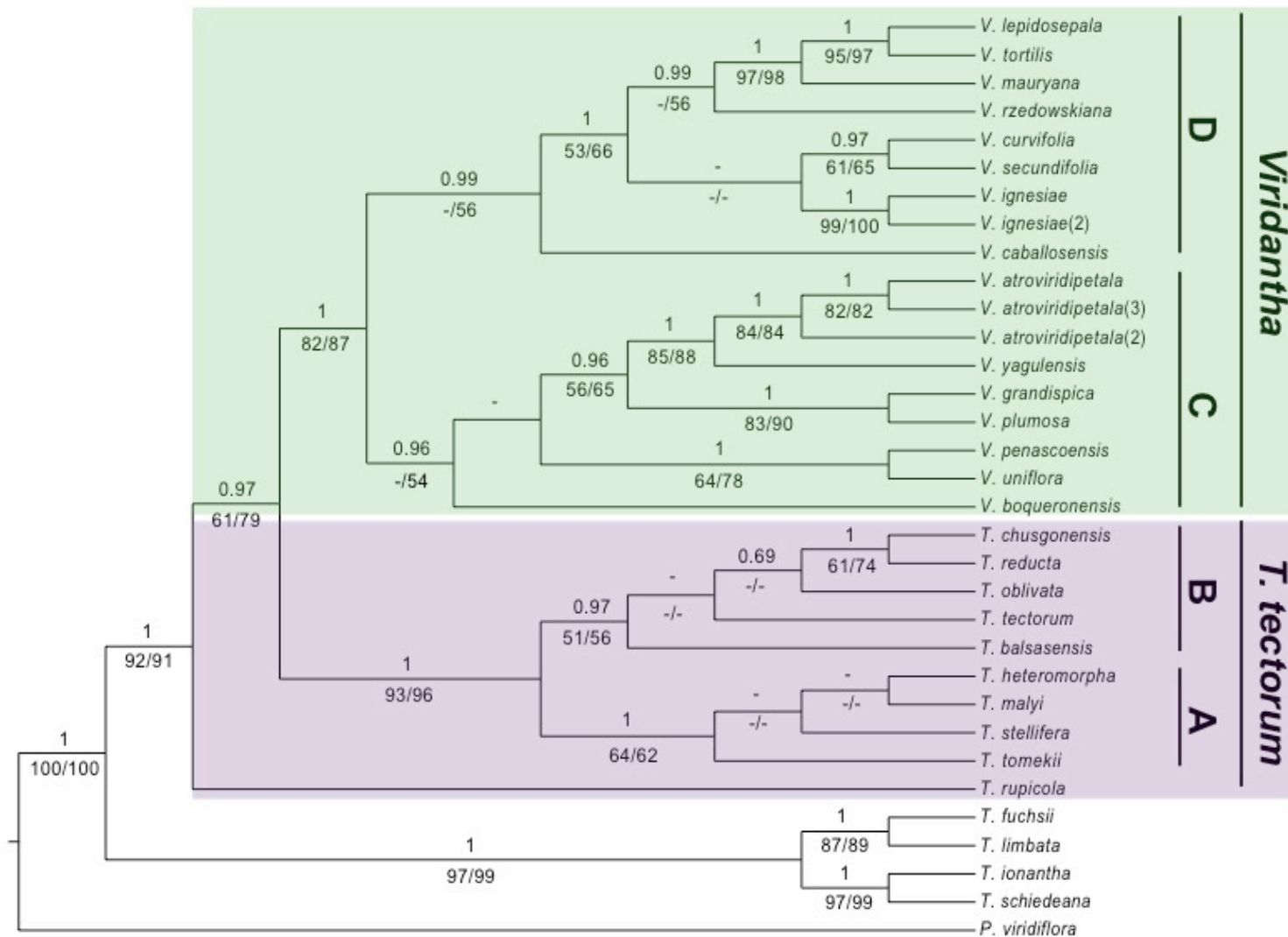


Figura 11. Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de dos árboles igualmente parsimoniosos con los marcadores *ycf1-b* y *Phyc*, los números abajo de las ramas indican los valores del Bootstrap de MP y MV (BSMP/BSMV), los números arriba de las ramas indican la probabilidad posterior de la IB (PPIB); (-) menos de 50. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

4.2. Filogenia con base en caracteres morfológicos

En el árbol obtenido con el análisis con caracteres morfológicos, las relaciones en el grupo interno se muestran parcialmente resueltas. El árbol obtenido realizando un consenso estricto de 24 árboles igualmente parsimoniosos con MP (Figura 12), el árbol de MV (Figura 13) y el de IB (Figura 14) presentaron diferentes grados de resolución, tanto en su topología, como en el largo de sus ramas y en los valores de soporte de las mismas. En estos árboles, la relación entre *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* resultó con altos valores de soporte. En el árbol de consenso de MP y en los filogramas de MV e IB, la monofilia del complejo *T. tectorum* se confirmó con altos valores de soporte, pero las relaciones entre sus especies tuvieron una resolución muy baja.

El género *Viridantha* resultó monofilético tanto con el análisis de MP (Figura 12) como con el de MV (Figura 13). Sin embargo, con el análisis de IB sus especies se agrupan en politomía con baja resolución (Figura 14).

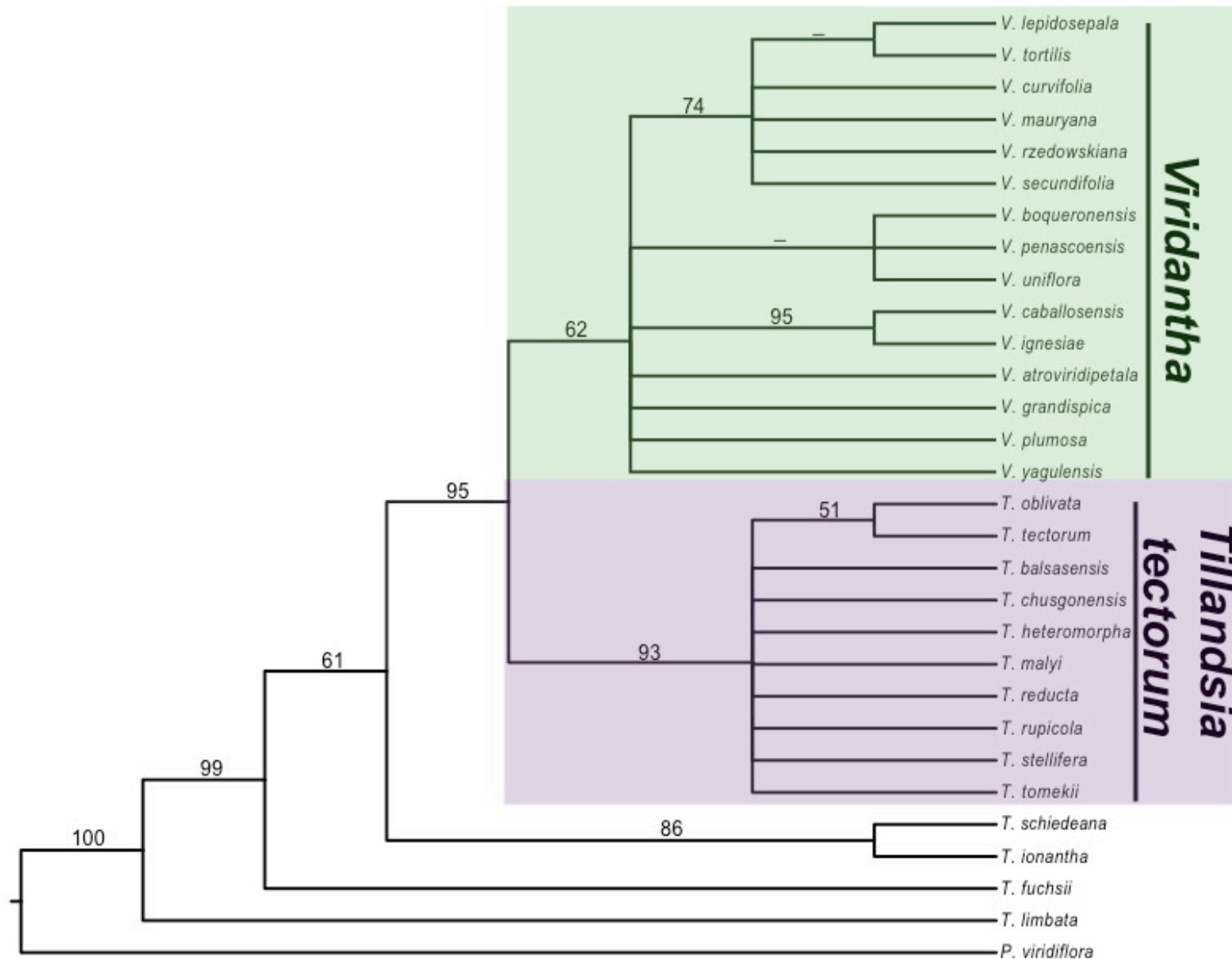


Figura 12. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Parsimonia con caracteres morfológicos. Cladograma obtenido a partir del consenso estricto de 24 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

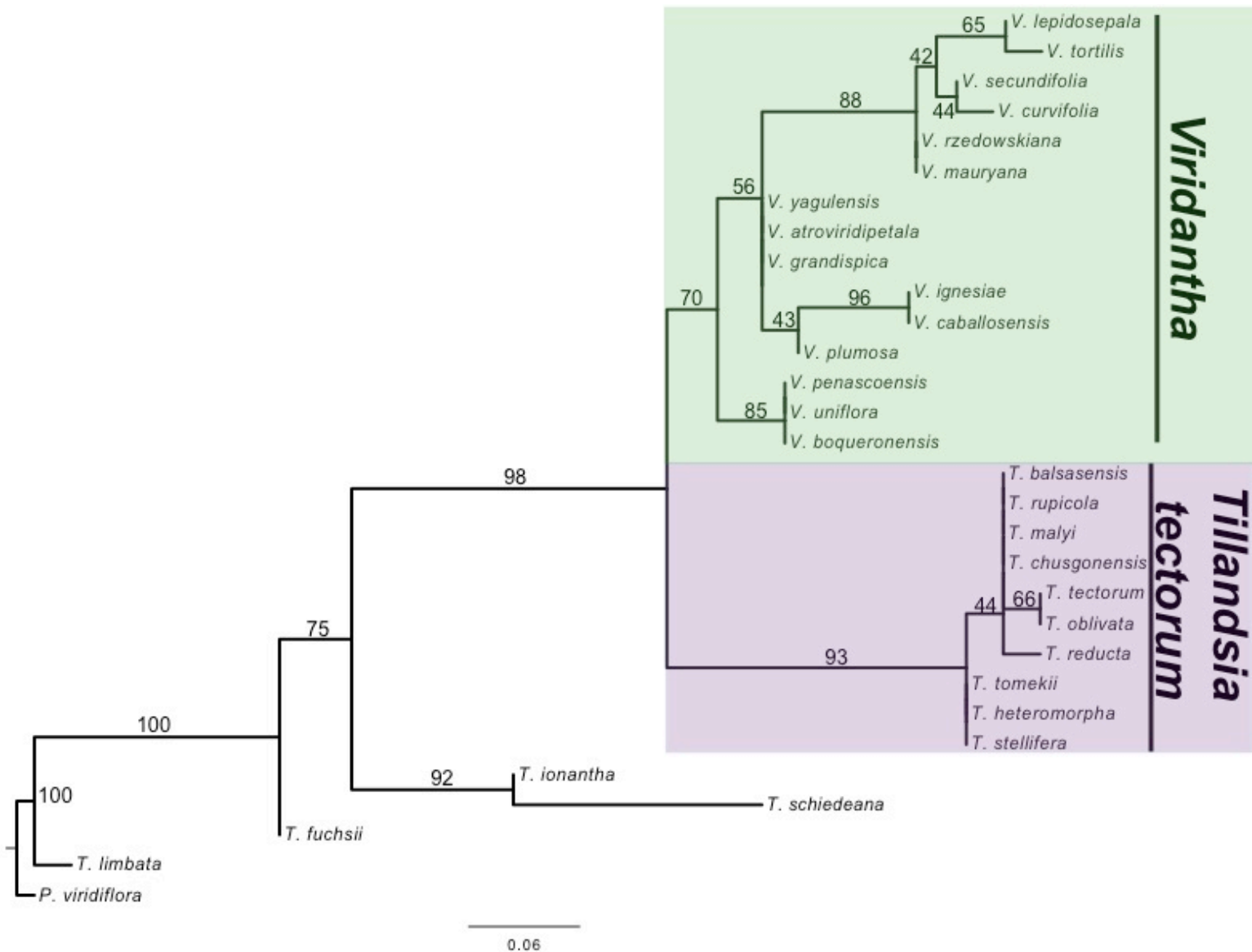


Figura 13. Árbol obtenido con el análisis de Máxima Verosimilitud con caracteres morfológicos. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

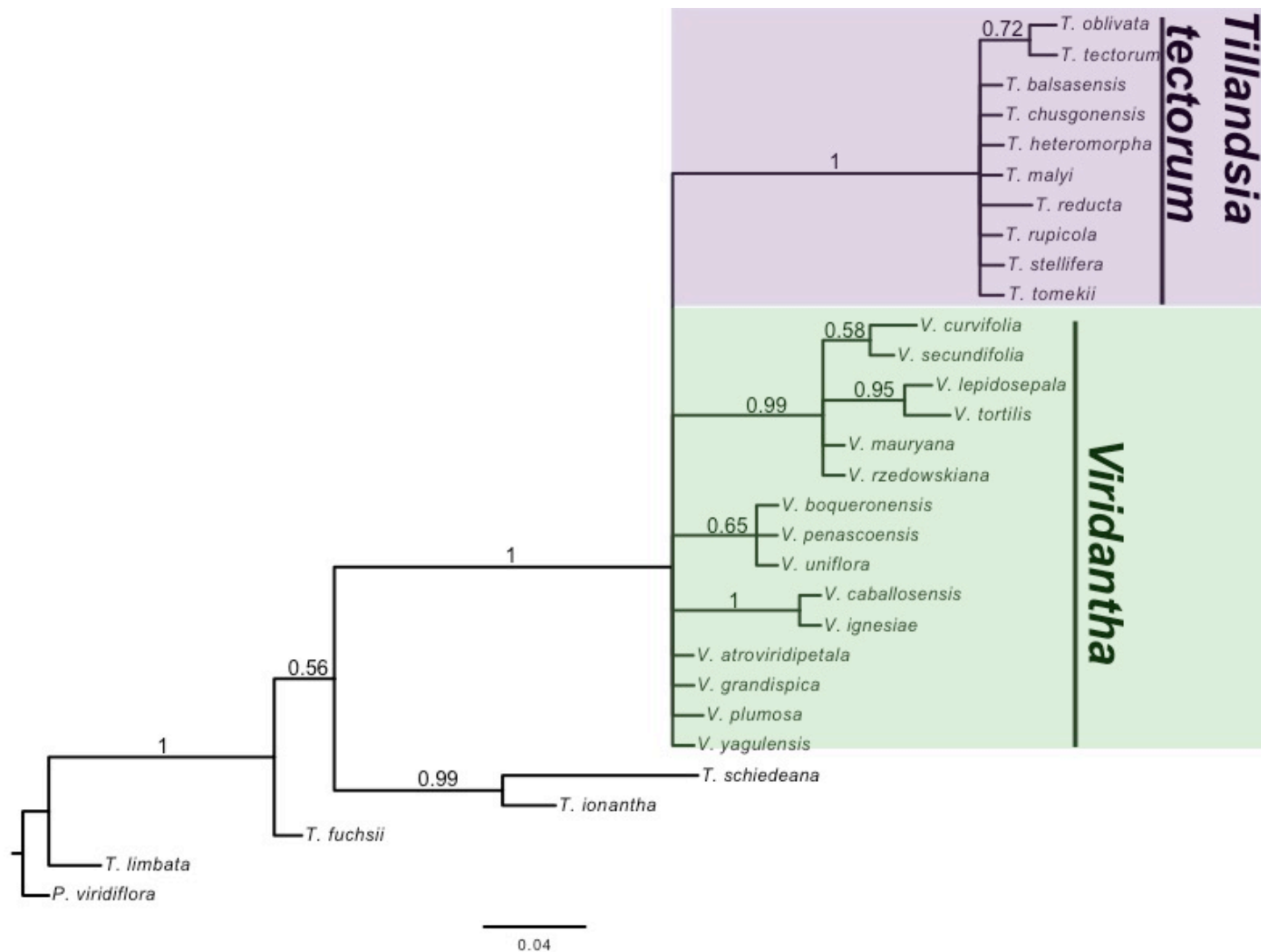


Figura 14. Árbol obtenido con el análisis de Inferencia Bayesiana con caracteres morfológicos. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

4.3. Evidencia total

Los árboles obtenidos con los análisis de MP (Figura 15), de MV (Figura 16) y de IB (Figura 17) resultaron topológicamente idénticos, por ello aquí se analiza el cladograma obtenido con la MP usando los valores de BSMP, BSMV y PPIB (Figura 18). El complejo *Tillandsia tectorum* y *Viridantha* comparten un ancestro común con altos valores de soporte (BSMP 99; BSMV 100; PPIB 1) y comparten cinco sinapomorfias.

El complejo *Tillandsia tectorum* es monofilético (BSMP 94; BSMV 97; PPIB 1) y presenta cuatro sinapomorfias. *Tillandsia rupicola* aparece como la especie que primero deriva en el grupo. Además, es posible observar dos subclados principales: A y B (Figura 18).

El género *Viridantha* también es monofilético con altos valores de soporte (BSMP 95; BSMV 98; PPIB 1) y presenta dos sinapomorfias. Se observan cuatro subclados principales con diferentes valores de soporte: C, D, E y F (Figura 18).

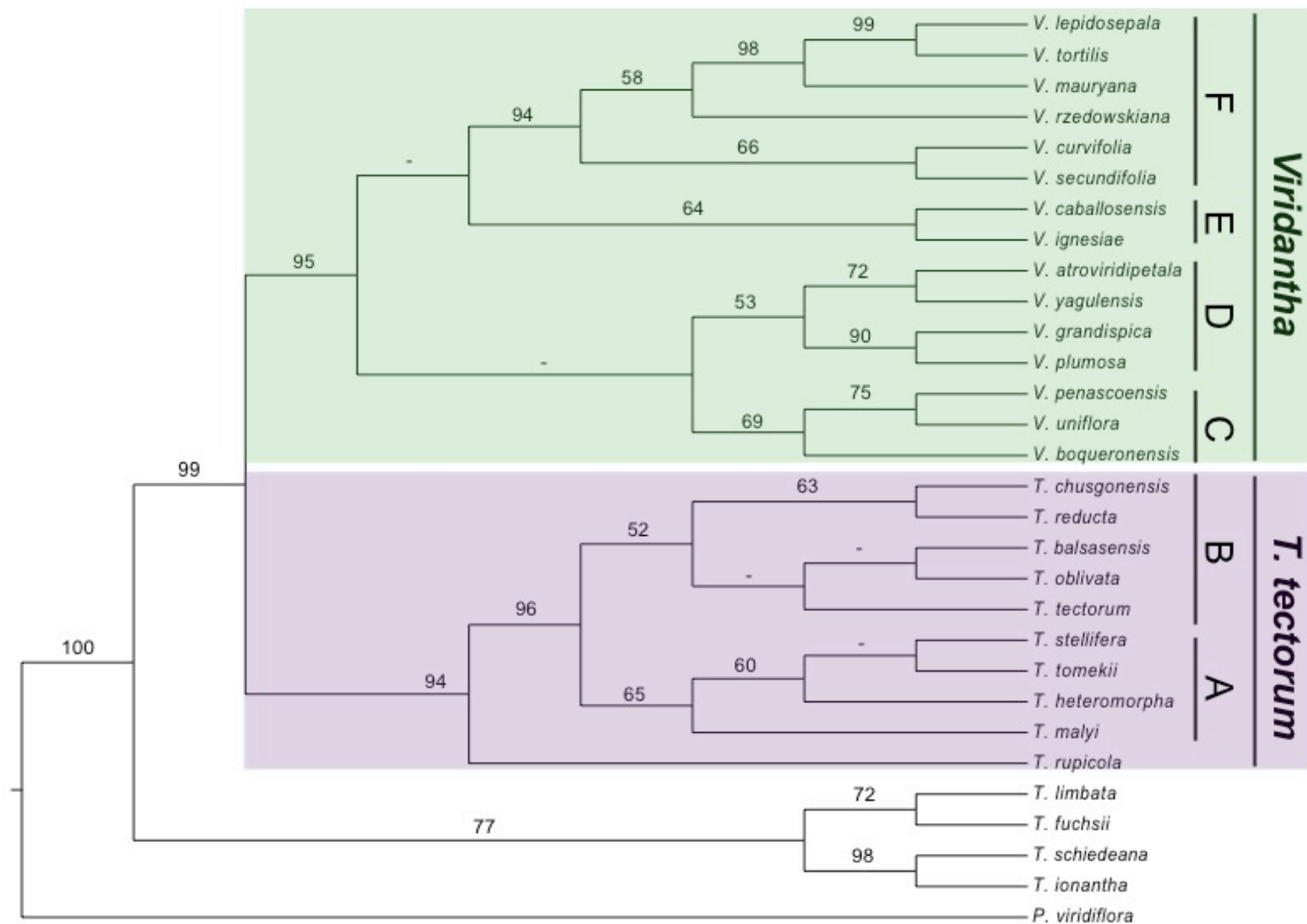


Figura 15. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total y Máxima Parsimonia. Cladograma de consenso estricto de 9 árboles igualmente parsimoniosos. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

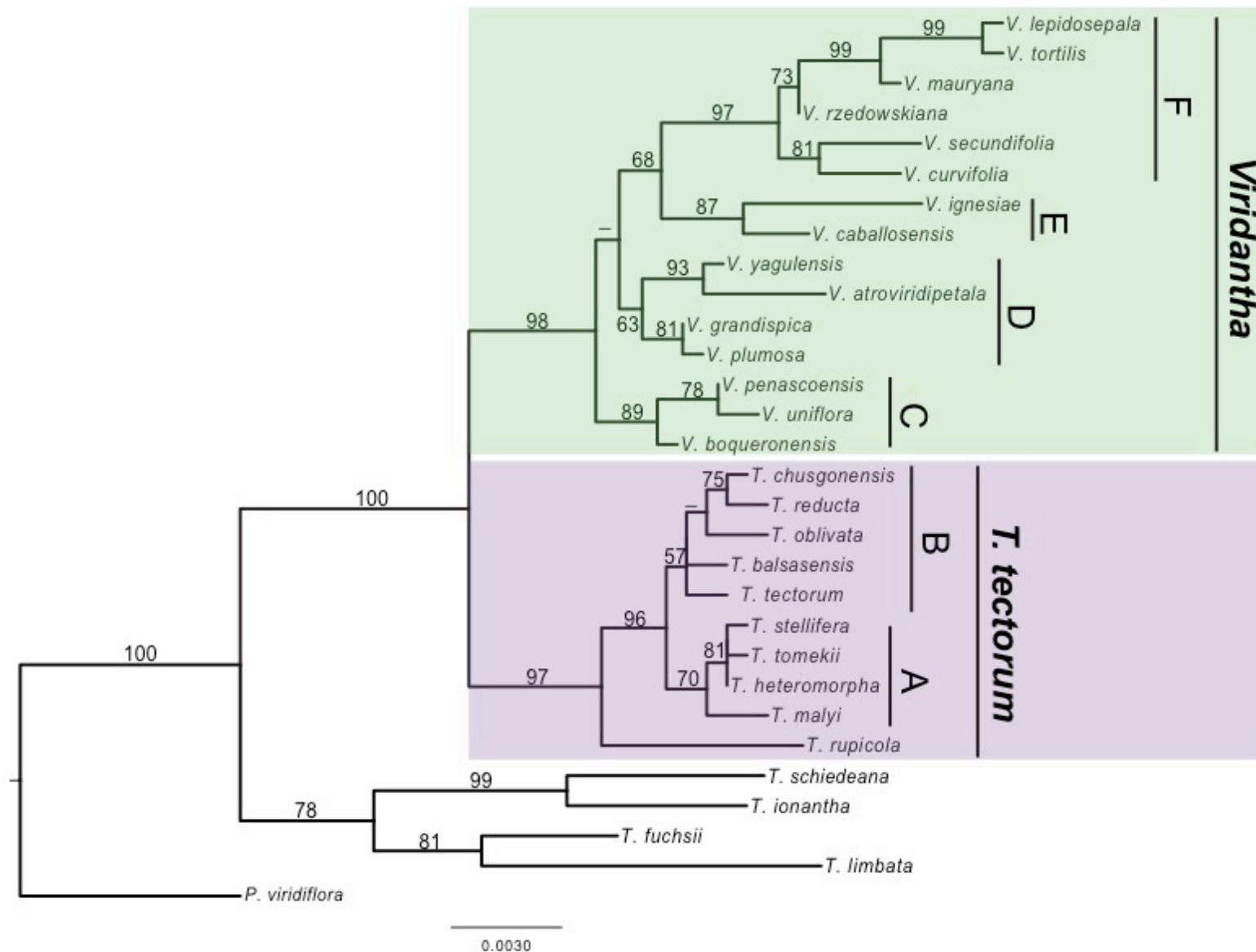


Figura 16. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total y Máxima Verosimilitud. Filograma de Máxima Verosimilitud. Sobre las ramas se muestran los valores del Bootstrap (– = menor de 50). En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

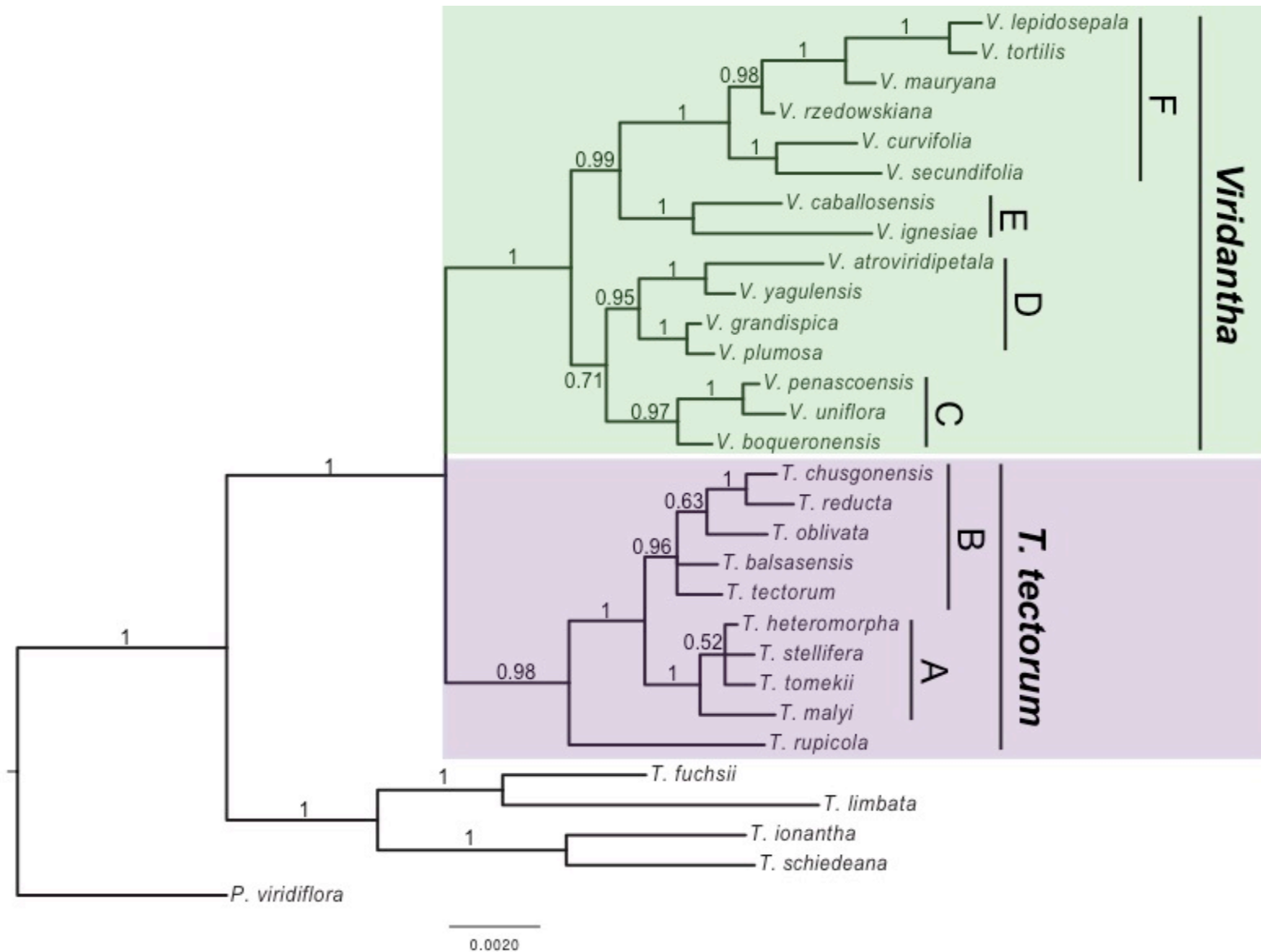


Figura 17. Árbol obtenido con el análisis de evidencia total e Inferencia Bayesiana. Filograma generado de un consenso de mayoría de 50 %. Sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

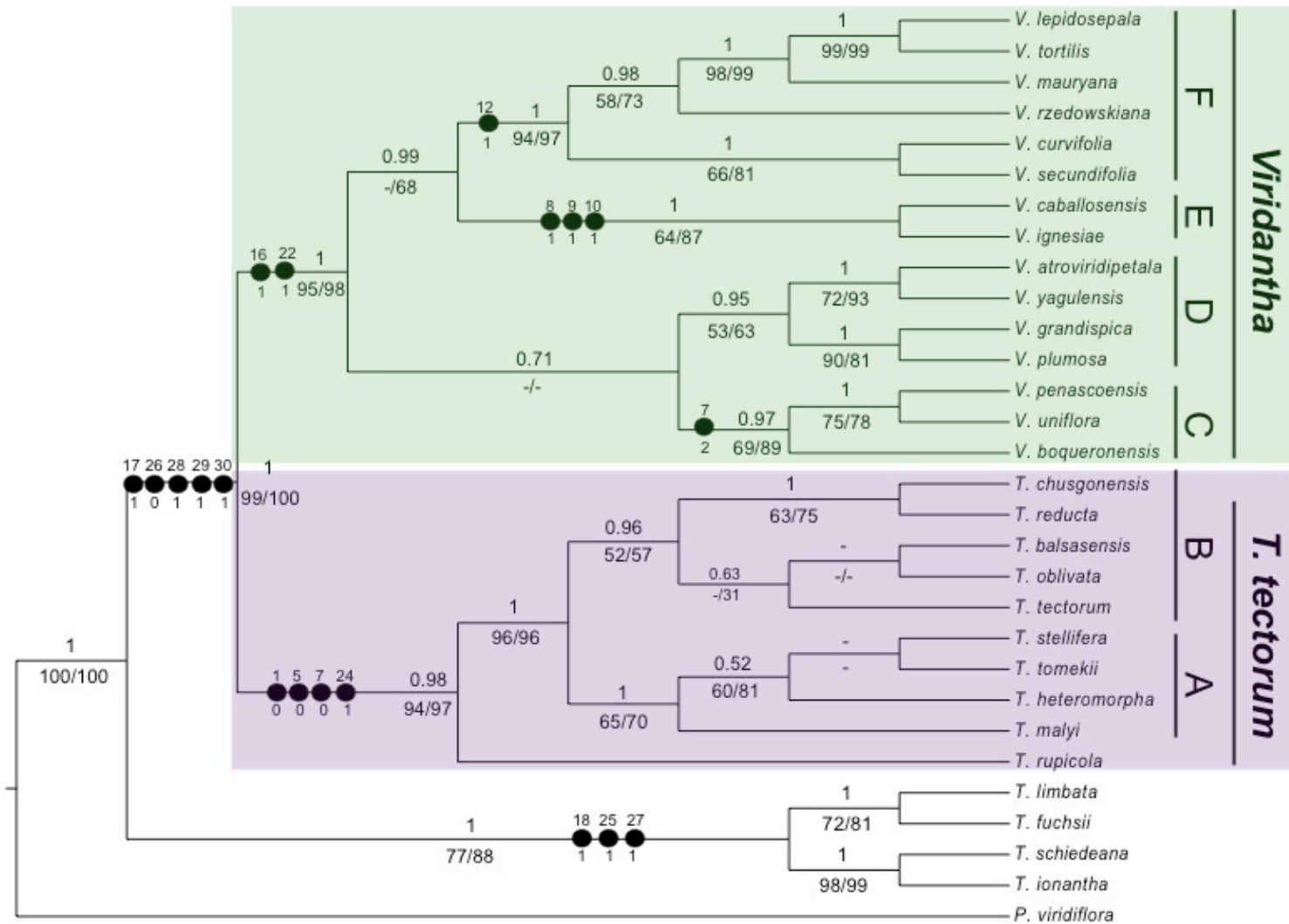


Figura 18. Cladograma obtenido con evidencia total y Máxima Parsimonia; sobre las ramas se muestran los valores de probabilidad posterior (PIB) y debajo los valores del bootstrap (BSMP/BSMV) (– = menor de 50). Círculos negros: sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

4.4. ACCTTRAN y DELTRAN

En la optimización de los caracteres con DELTRAN (Figura 20), *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* comparten las mismas características que con los caracteres sin optimizar, pero con ACCTTRAN se añaden dos sinapomorfias (Figura 19).

En el caso del complejo *T. tectorum* con las optimizaciones de ACCTTRAN y DELTRAN en ambos casos, además de las cuatro sinapomorfias antes mencionadas con los caracteres sin optimizar, se añaden dos. Los clados A y B siguen sin presentar sinapomorfias (Figura 19 y 20).

El género *Viridantha* presenta las mismas sinapomorfias con los caracteres sin optimizar y optimizados con ACCTTRAN pero, con DELTRAN se remueve una y añade otra. Los clados C, D, E y F con los caracteres optimizados presentan las mismas sinapomorfias que con los no optimizados (Figura 19 y 20).

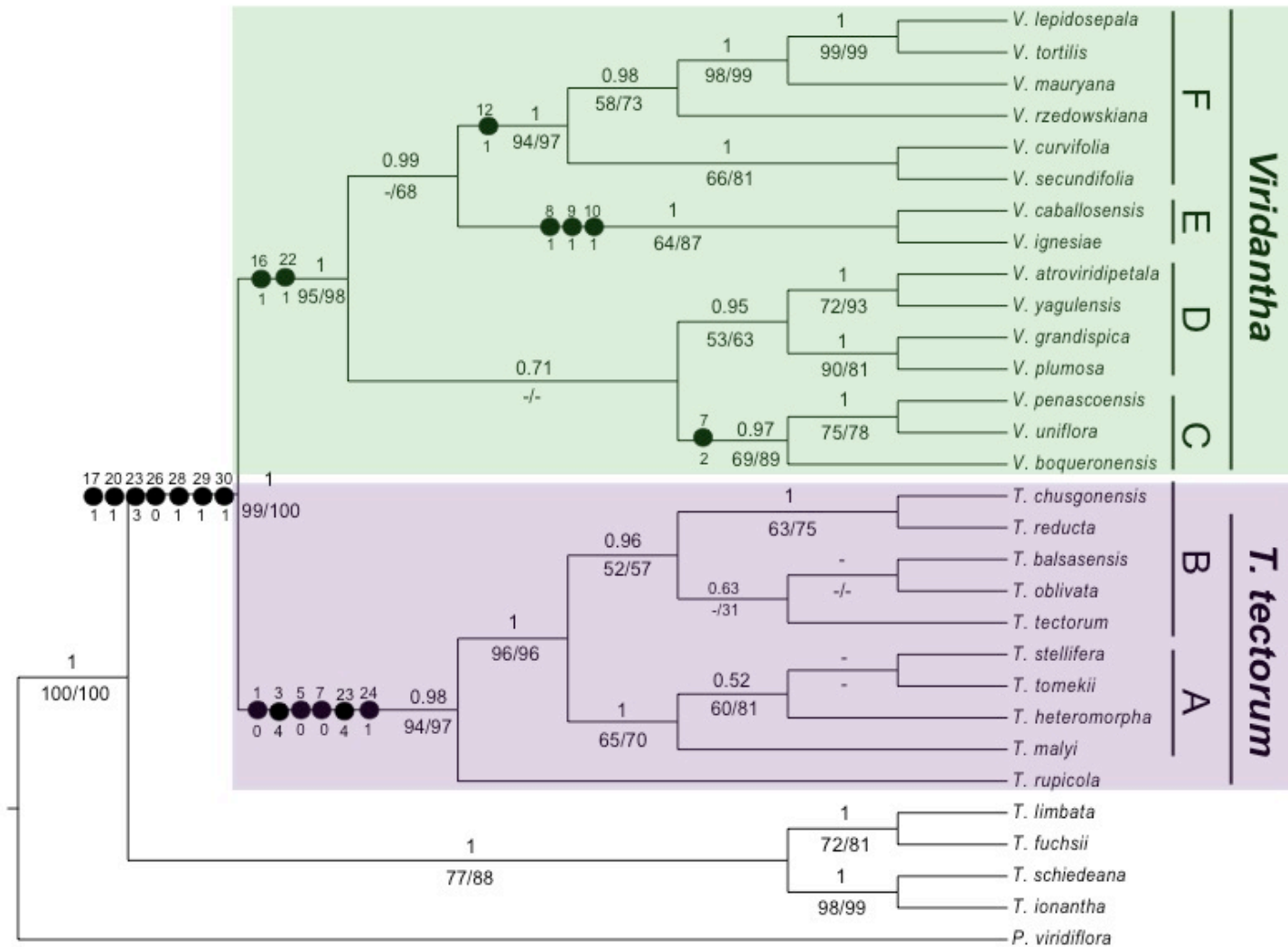


Figura 19. Árbol obtenido con evidencia total y Máxima Parsimonia. Cladograma con los caracteres optimizados con ACCTRAN. Los círculos negros son sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

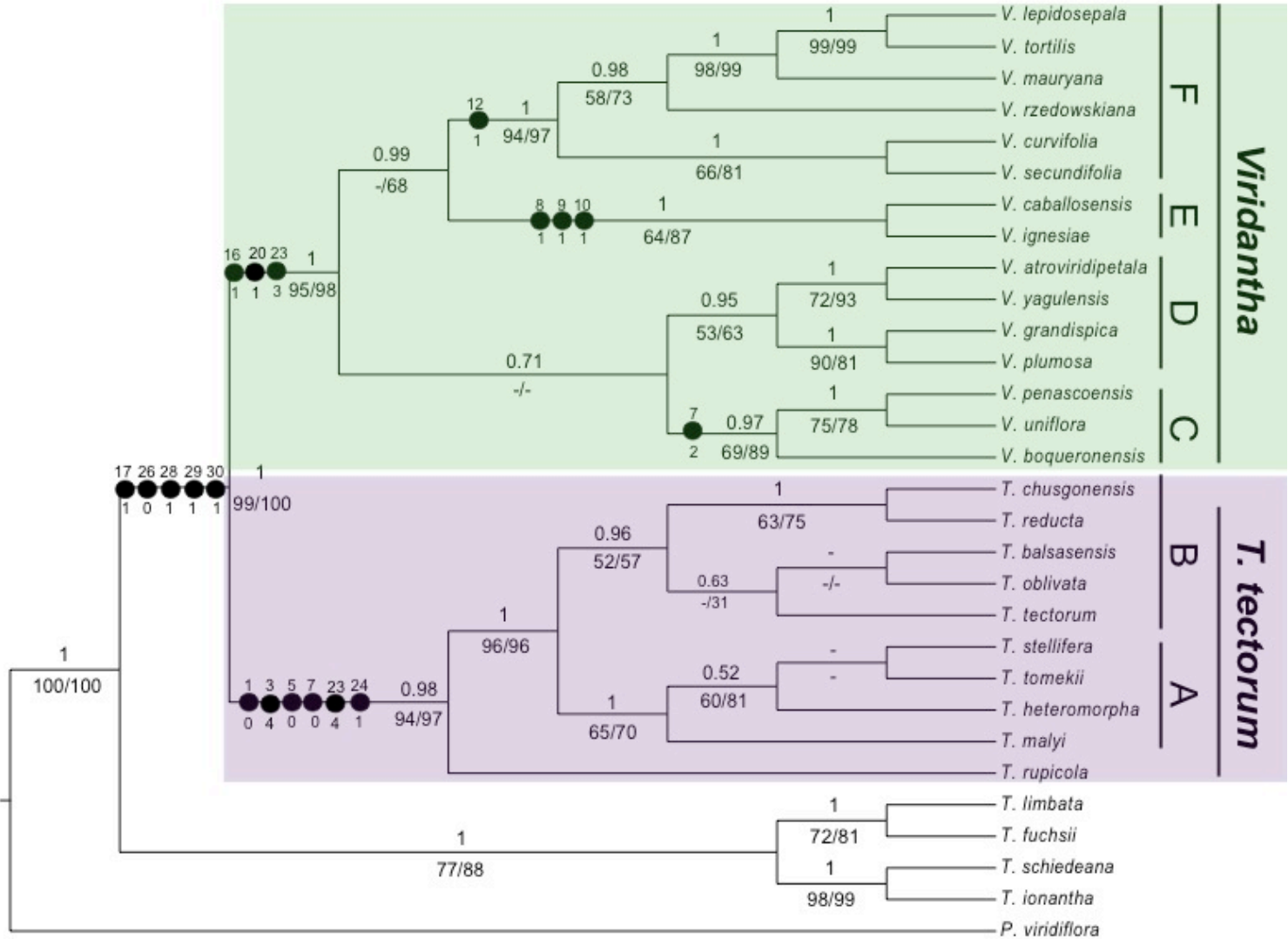


Figura 20. Árbol obtenido con evidencia total y Máxima Parsimon. Cladograma con los caracteres optimizados con DELTRAN. Los círculos negros son sinapomorfias, sobre los círculos se muestra el número de carácter y debajo el estado del mismo. En morado las especies del complejo *Tillandsia tectorum* y en verde las de *Viridantha*.

5. DISCUSIÓN

5.1. Filogenia con base en caracteres moleculares

En este trabajo el análisis con los marcadores *ycf1-b* y *Phyc* no resolvieron por completo las relaciones filogenéticas entre las especies de *Viridantha* y las del complejo *T. tectorum*. Esto posiblemente se debe a que los genes de cloroplasto, de núcleo y de mitocondria en la familia Bromeliaceae en promedio, exhiben una tasa de sustitución por sitio de 5.9×10^{-4} por millones de años, una tasa baja comparada con la de otras monocotiledóneas (p. ej. Arecaceae con 1.4×10^{-3} ; Smith y Donoghue 2008). Cabe mencionar que Bromeliaceae presenta una alta diversidad morfológica que contrasta con su baja variación genética (Givnish et al. 2011). Givnish et al. (2011) mencionaron que las Bromeliaceae surgieron hace aproximadamente 100 Ma y su diversificación inició hace 20 Ma. Un período notablemente largo (80 Ma) entre el surgimiento y el comienzo de diversificación de las Bromeliaceae sugiere un período intermedio con alta extinción, lo cual podría explicar la gran variación morfológica y la baja divergencia molecular (Givnish et al. 2007; Givnish et al. 2011).

De acuerdo con los análisis hechos usando los marcadores moleculares *ycf1-b* y *Phyc*, el género *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* comparten un ancestro común, *Viridantha* es monofilético y el complejo *T. tectorum* resultó paráfiletico, lo cual coincide con lo obtenido por Barfuss et al. (2016).

5.2. Filogenia con base en caracteres morfológicos

A nivel de especie, los caracteres morfológicos son especialmente útiles para analizar filogenias (Donadío et al. 2015; Saraiva et al. 2015). En este estudio

a pesar de que se conoce la morfología, tanto del complejo *Tillandsia tectorum* como del género *Viridantha*, el análisis usando únicamente caracteres morfológicos no permitió obtener una filogenia claramente resuelta y tampoco proporcionó valores de soporte altos. La hipótesis filogenética con datos morfológicos muestra a *Viridantha* y al complejo de *T. tectorum* como grupos monofiléticos que comparten un ancestro común, lo que coincide en parte con el análisis de Barfuss et al. (2016). El complejo *T. tectorum* había resultado paráfiletico con datos moleculares (Barfuss et al. 2016), pero con datos morfológicos resulta monofilético.

5.3. Evidencia total

La combinación de datos morfológicos y moleculares (evidencia total) ha demostrado ser una alternativa para solucionar el problema de los árboles con baja o nula resolución y bajos valores de soporte (Sousa et al. 2007; Aguirre-Santoro et al. 2015; Gomes-da-Silva y Sousa-Chies 2017; Neves et al. 2019). En este caso, la evidencia total ayudó a resolver las relaciones internas en el género *Viridantha*, obteniendo además altos valores de soporte. En el complejo *T. tectorum* las relaciones internas no se observan resueltas pero resultó monofilético, condición contraria a la obtenida con datos moleculares por Barfuss et al. (2016).

5.4. Relación filogenética entre *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum*

Viridantha y el complejo *T. tectorum* comparten la presencia de carina en la bráctea floral, los filamentos de igual tamaño, las anteras subbasifijas, los

estambres inclusos y el tipo de ramas estilares (simple-erecto). A pesar de que con la optimización con ACCTTRAN se añaden al grupo de estudio las flores proterandras y el color de los pétalos, éste último es diferente en ambos grupos y la proterandria en el complejo *T. tectorum* no ha sido estudiada. Las especies del complejo *T. tectorum* comparten entre sí el tipo de crecimiento cespitoso, los tallos alargados, las vainas foliares triangulares y los pétalos bicoloros; además, en las optimizaciones tanto con ACCTTRAN como con DELTRAN se añaden a las sinapomorfias la forma largamente cilíndrica de las rosetas y el color de los pétalos. Por otro lado, *Viridantha* presenta las siguientes sinapomorfias: indumento presente en la superficie abaxial de las brácteas florales y los sépalos; con DELTRAN cambia la presencia de indumento en los sépalos por el color de los pétalos y las flores proterandras.

La distribución geográfica de *Viridantha* y de las especies del complejo *T. tectorum* sugiere que ambos grupos evolucionaron de manera independiente en ambientes y condiciones ecológicas semejantes, pero en distintas áreas geográficas. Givnish et al. (2011) sugirieron que la familia Bromeliaceae se originó en el Escudo Guayanés hace aproximadamente 100 Ma mientras que el grupo núcleo de la subfamilia Tillandsioideae (excluyendo *Catopsis* y *Glomeropitcairnia*) colonizaron y se diversificaron en los Andes entre hace 14.2 y 8.7 Ma; después de lo cual la subfamilia comenzó a invadir y a diversificarse en Sudamérica, el Caribe, Centroamérica y sur de México. Las especies del complejo *T. tectorum* se distribuyen en Sudamérica, principalmente en las provincias biogeográficas de los Páramos y de la Puna (Morrone 2001), mientras que la mayoría de los taxa de *Viridantha* son de afinidad tropical en México (Figura 21).

Una de las características de la subfamilia Tillandsioideae es la presencia de semillas con apéndices plumosos (Smith y Downs 1977); la presencia de coma en las semillas aumenta la fuerza de arrastre manteniendo las semillas por más tiempo en el aire favoreciendo así la dispersión (Greene y Quesada 2005). Además, en el caso de *Tillandsia*, la velocidad terminal que alcanzan las semillas ha resultado relativamente baja comparada con la de otras especies anemócoras lo cual sugiere una mayor dispersión (Chilpa-Galván et al. 2018). Es posible que el ancestro común de *Viridantha* llegara de Sudamérica a México mediante dispersión de semillas a larga distancia; dicho fenómeno se ha mencionado para explicar la distribución disyunta de algunas especies del género *Fosterella* L.B. Sm. en los Andes, México, Guatemala y El Salvador (Rex et al. 2007), la de *Greigia* Regel y *Ochagavia* Phil. en las islas Juan Fernández, la de *Racinaea* M.A. Spencer & L.B. Sm. de los Andes a las Galápagos (Smith y Downs 1974) y la de *Pitcairnia feliciana* a través del océano Atlántico hasta el oeste de África (Givnish et al. 2004, 2007).

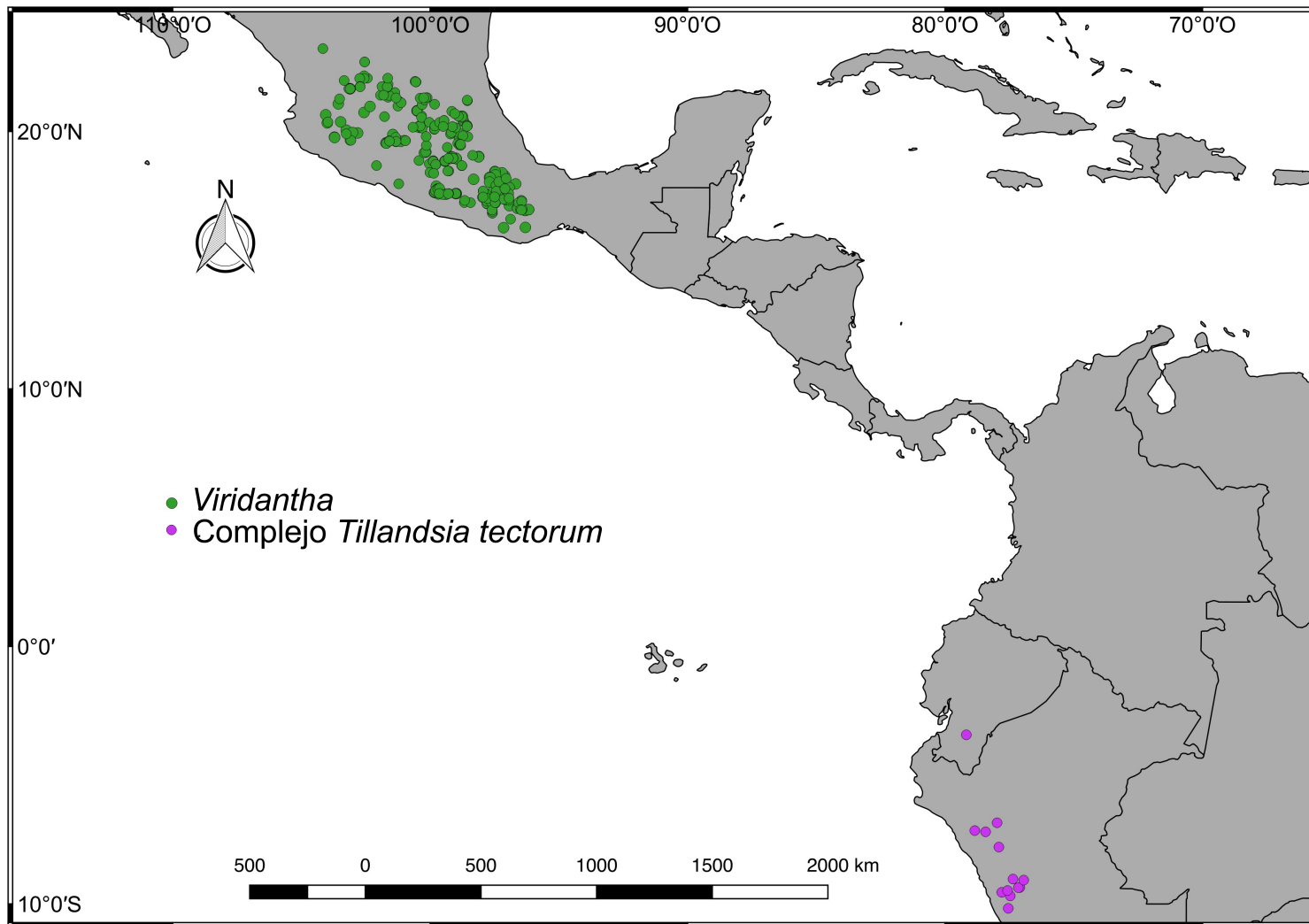


Figura 21. Distribución geográfica del complejo *Tillandsia tectorum* y del género *Viridantha*.

5.5. Relaciones filogenéticas en el complejo *Tillandsia tectorum*

Los análisis usando marcadores moleculares (*ycf1-b* y *Phyc*), caracteres morfológicos y la evidencia total no resolvieron del todo las relaciones filogenéticas entre las especies del complejo *Tillandsia tectorum*. En el trabajo de Barfuss et al. (2016) y en el presente estudio los análisis concuerdan en la relación obtenida para *T. balsasensis*, *T. chusgonensis*, *T. oblivata* y *T. reducta* y difieren en la obtenida para *T. tectorum* y *T. tomekii*.

La posición filogenética del complejo *T. tectorum* en el grupo de estudio concuerda con la propuesta por Barfuss et al. (2016). También, su distribución geográfica concuerda con el centro de origen y diversificación de las Tillandsioideae, por lo que posiblemente las especies del complejo *T. tectorum* presentan los caracteres plesiomórficos en el grupo de estudio, como son los tallos largamente caulescentes, los sépalos glabros o casi glabros, los pétalos bicoloros (excepto *T. rupicola*) y el hábito rupícola.

Tillandsia rupicola se ubicó como la especie que primero derivó del complejo *T. tectorum* y difiere del resto de las especies del mismo por presentar pétalos concoloros. En el estudio de Barfuss et al. (2016), *T. rupicola* se agrupa en un clado junto con *T. tectorum* fo. *gigantea*, *T. tectorum* var. *globosa* y *T. tectorum* var. *viridula*, las cuales presentan pétalos bicoloros. *Tillandsia rupicola* se conoce únicamente de la localidad tipo (Azuay, al sur de Ecuador) en la provincia biogeográfica del Páramo en los Andes, lo cual coincide con el posible origen y diversificación del grupo núcleo de Tillandsioideae en los Andes.

Tillandsia heteromorpha, *T. malyi*, *T. stellifera* y *T. tomekii* conforman al clado A; todas se encuentran en la provincia biogeográfica de la Puna y sus

poblaciones se encuentran relativamente cercanas entre sí. En el clado no se muestran las relaciones resueltas, pero *T. heteromorpha*, *T. stellifera* y *T. tomekii* comparten un ancestro común y son las únicas especies del complejo que presentan rosetas largamente caulescentes (excepto *T. tomekii*) y delgadas al igual que inflorescencias sésiles. *Tillandsia stellifera* y *T. tomekii* se distinguen en por presentar inflorescencias simples y *T. heteromorpha* y *T. tomekii* difieren de *T. stellifera* en la orientación de las hojas (adpresas vs. difusas a divaricadas). *Tillandsia malyi*, difiere de las demás por tener rosetas cortamente caulescentes, anchas y con inflorescencias claramente pedunculadas, por otro lado *T. malyi* se asemeja más a *T. oblivata*, *T. tectorum* y *T. reducta*.

Tillandsia balsasensis, *T. chusgonensis*, *T. oblivata*, *T. reducta* y *T. tectorum* conforman al clado B y comparten las rosetas anchas (excepto *T. chusgonensis*) y las inflorescencias pedunculadas y ramificadas (excepto *T. balsasensis* y *T. chusgonensis*). Además, todas se encuentran en la provincia biogeográfica de la Puna, excepto *T. balsasensis* que se encuentra en la provincia biogeográfica de Yungas. Las relaciones de *T. balsasensis* y *T. tectorum* muestran una politomía. *Tillandsia chusgonensis*, *T. oblivata* y *T. reducta* comparten un ancestro común, sin embargo, *T. oblivata* difiere de *T. chusgonensis* y de *T. reducta* en la orientación de las hojas (adpresas vs. escuarrosas), el largo del pedúnculo (12 vs. 3 cm) y en las brácteas florales (carinadas vs. ecarinadas); por otro lado, *T. chusgonensis* y *T. reducta* son grupos hermanos y ambas se caracterizan por tener hojas escuarrosas y brácteas florales ecarinadas, pero difieren en el tamaño de la roseta y en la inflorescencia (simple vs. ramificada).

5.6. Relaciones filogenéticas en *Viridantha*

Las especies del género *Viridantha* fueron agrupadas por Espejo-Serna (2002) en dos secciones: *Viridantha* (*V. atroviridipetala*, *V. ignesiae*, *V. mauryana* y *V. plumosa*) y *Caulescens* (*V. lepidosepala* y *V. tortilis*) debido a la forma de las rosetas en contorno, su diámetro y el número de hojas. Sin embargo, en este análisis ambas secciones resultaron no monofiléticas. Las especies de la sección *Viridantha* se ubican en tres clados distintos (D, E y F), mientras que las de la sección *Caulescens* se encuentran en el clado (F) junto con *V. curvifolia*, *V. mauryana*, *V. rzedowskiana* y *V. secundifolia*.

Los clados obtenidos (C, D, E y F) presentan concordancia tanto morfológica como geográfica. Barfuss et al. (2016) usando múltiples regiones del gen del cloroplasto (*rpoB-trnC-petN*, *trnK-matK-trnK* y *ycf1*) y de un gen nuclear (*Phyc*) obtuvieron una topología similar a la nuestra para *Viridantha atroviridipetala*, *V. ignesiae*, *V. lepidosepala*, *V. mauryana*, *V. plumosa* y *V. tortilis*. Por otro lado, en la filogenia de Barfuss et al. (2016) y la aquí obtenida *Viridantha* resultó derivado del complejo *T. tectorum*, por lo que *Viridantha* presenta los caracteres apomórficos en el grupo de estudio como son: rosetas acaules, indumento en la superficie de los sépalos, pétalos concoloros y en su mayoría el hábito epífita.

El clado C incluye a *Viridantha boqueronensis*, *V. penascoensis* y *V. uniflora*, dichas especies comparten la forma cuadrada de la vaina foliar y por lo general se distinguen del resto por carecer de indumento en los sépalos. El nodo que agrupa a las especies de este clado resultó el primero en derivar en la filogenia de *Viridantha*. *Viridantha boqueronensis* es la especie que primero derivó

del clado C y difiere de *V. penascoensis* en la inflorescencia (compuesta vs. simple), en el color de las espigas (verdes con rojo vs. rosadas) y en la forma de las brácteas florales (elípticas vs. ovadas). Por otra parte, en *V. uniflora* se ha reducido el número de flores por espiga de 2–5 a 1, el color rojo de las espigas desaparece y la forma de la bráctea floral se transforma de elíptica a ovada. Morfológicamente *V. boqueronensis* se asemeja más a *V. uniflora* y sus poblaciones se encuentran relativamente cercanas pero, *V. penascoensis* y *V. uniflora* se encuentran más cercanamente relacionadas. *V. penascoensis* difiere de *V. uniflora* en el número de flores por espiga (2–4 vs. 1), el color (rosada vs. verde) y el largo de las espigas (2–3 vs. 1.3–1.5 cm). Por otro lado, todas las especies del clado C son rupícolas y presentan afinidades por ambientes xéricos.

Viridantha atroviridipetala, *V. grandispica*, *V. plumosa* y *V. yagulensis* integran el clado D. El nodo que agrupa a *Viridantha grandispica* y *V. plumosa* aparece como el primero en el clado D, dichas especies difieren entre sí en la inflorescencia (sésil vs. pedunculada), en la forma de la vaina foliar (estrechamente oblonga vs. oblonga) y en la forma de la bráctea floral (ovada a triangular vs. lanceolada a estrechamente triangular); ambas comparten el ancho y largo de las láminas, el número de espigas (4–7), la forma de las mismas (estrechamente elípticas) y la presencia de una carina en la bráctea floral. Debido a su similitud morfológica con *V. atroviridipetala*, *V. yagulensis* fue considerada por Ehlers (2009) como una variedad de la misma. Esta similitud se refleja en su relación filogenética. Sin embargo, *V. yagulensis* es endémica de Yagul, Oaxaca y morfológicamente difiere de *V. atroviridipetala* por presentar brácteas florales

elípticas y sépalos elípticos a ovados, por lo cual fue considerada como una especie distinta (Hernández-Cárdenas et al. 2018).

En el clado D no se comparten sinapomorfias pero todas sus especies presentan hábito epífita (excepto *V. yagulensis*), la forma esférica de la roseta, las hojas numerosas, la forma de las vainas foliares (oblongas a estrechamente oblongas), las brácteas del pedúnculo sobrepasando las espigas y la forma de las espigas (elípticas a estrechamente elípticas). Además, en la filogenia el clado D aparece como derivado del clado C, por lo que se puede decir que algunas especies de este clado D cambiaron el hábito rupícola por el epífita, pero en lo general siguen presentando afinidad por los ambientes xéricos, excepto *V. plumosa* la cual se encuentra en bosques templados.

En el clado E se agrupan *Viridantha caballosensis* y *V. ignesia*, especies que difieren en el número (1 vs. 1–3), longitud (1–3 vs. 3.1–5 cm) y forma de las espigas (aplanada vs. rolliza). Sin embargo, comparten la forma esférica de las rosetas, las vainas foliares engrosadas y las láminas lineares a estrechamente triangulares. Estas especies comparten características morfológicas con las especies del clado D (forma y número de hojas de la roseta); sin embargo, en la filogenia se muestran más relacionadas con el clado F. Por otro lado, las especies del clado E son las únicas especies en *Viridantha* (incluyendo *V. plumosa*) que tienen preferencia por bosques templados.

La única sinapomorfia que caracteriza al grupo F son las láminas engrosadas y suculentas. El clado F aparece como el último en derivar del resto de las especies de *Viridantha*, por lo que posiblemente presentan los caracteres apomórficos del género, por ejemplo, el número de hojas por roseta por lo general

no sobrepasa las 40, las láminas son engrosadas, suculentas y comúnmente de más de 4 mm de ancho. *Viridantha curvifolia*, *V. lepidosepala*, *V. mauryana*, *V. rzedowskiana*, *V. secundifolia* y *V. tortilis* son las especies que integran al clado F (Figura 11). *Viridantha curvifolia* y *V. secundifolia* comparten un ancestro común y difieren entre sí por la forma de las vainas foliares (ovadas vs. ampliamente oblongas a cuadradas), el número (1 vs. 3–5) y la forma de las espigas (rollizas vs. aplanadas); se distinguen en el clado por presentar rosetas falciformes y comparten las brácteas florales ovadas a elípticas, carinadas cerca del ápice. *V. mauryana* y *V. rzedowskiana* son especies morfológicamente parecidas, aunque no comparten un ancestro común inmediato.

Viridantha lepidosepala y *V. tortilis* se diferencian entre sí únicamente por la inflorescencia (sésil vs. pedunculada) y por la forma de la vaina foliar (ampliamente oblonga a cuadrada vs. ampliamente ovada a oblonga), sin embargo, son las únicas que presentan rosetas irregulares en contorno y hojas escuarrosas.

5.7. Ecología y distribución geográfica de *Viridantha*

Las especies de *Viridantha* presentan hábitos epífita y/o rupícola, aunque predominan los taxa rupícolas (*V. boqueronensis*, *V. mauryana*, *V. penascoensis*, *V. rzedowskiana*, *V. secundifolia*, *V. teloloapanensis*, *V. uniflora* y *V. yagulensis*); el resto de las especies (*V. atroviridipetala*, *V. caballosensis*, *V. curvifolia*, *V. grandispica*, *V. ignesia*, *V. lepidosepala*, *V. plumosa* y *V. tortilis*) son epífitas, aunque en algunos casos pueden ser rupícolas accidentales y/o viceversa (*V. atroviridipetala*, *V. curvifolia*, *V. lepidosepala* y *V. tortilis*).

Viridantha se presenta en al menos siete tipos de vegetación (*sensu* Rzedowski 2006), la mayoría de las especies tienen afinidad por ambientes xéricos y/o tropicales y se encuentran principalmente en matorrales xerófilos y en bosques tropicales caducifolios.

Todas las especies del clado C (Figura 22) se encuentran en la Sierra Madre del Sur en bosques tropicales caducifolios. Los taxa del clado D (Figura 22) tienen afinidad por vegetación tropical y/o xérica, con excepción de *V. plumosa* que se encuentra en bosques templados; además se distribuyen en la cuenca del Balsas (*V. atroviridipetala*, *V. grandispica*, *V. plumosa*), el desierto chihuahuense (*V. atroviridipetala*), la Faja Volcánica Transmexicana (*V. atroviridipetala*, *V. grandispica*), la Sierra Madre del Sur (*V. atroviridipetala*, *V. grandispica*, *V. plumosa*) y la Sierra Madre Occidental (*V. atroviridipetala*, *V. grandispica*).

Viridantha caballosensis y *V. ignesiaae* forman el clado E (Figura 22) y se encuentran en bosques templados como pinares, encinares y mesófilos de montaña, presentándose en la cuenca del Balsas (*V. ignesiaae*), la Faja Volcánica Transmexicana (*V. ignesiaae*) y la Sierra Madre del Sur (*V. caballosensis*).

En el clado F (Figura 22), *V. curvifolia* se distribuye en el desierto chihuahuense y la Sierra Madre Occidental habitando en bosques de encino, de galería y en matorrales xerófilos, mientras que *V. secundifolia* se presenta en la Sierra Madre Oriental en bosques tropicales caducifolios y/o matorrales xerófilos. *Viridantha mauryana* se encuentra en la Sierra Madre Occidental y *V. rzedowskiana* en la cuenca del Balsas, ambas asociadas a bosques tropicales caducifolios y/o matorrales xéricos. *Viridantha lepidosepala* es la segunda especie mejor representada en México y se encuentra en el Desierto Chihuahuense, en la

Faja Volcánica Transmexicana, en la Sierra Madre Occidental y en la Sierra Madre del Sur; *V. tortilis* también se presenta en estas provincias, excepto la Faja Volcánica Transmexicana, pero es el único taxon de *Viridantha* que se encuentra en la provincia biogeográfica Veracruzana. Es importante mencionar que los taxa del clado F no llegan a cruzar la Faja Volcánica Transmexicana (excepto *V. rzedowskiana*, la cual se encuentra en la provincia biogeográfica de la Cuenca del Balsas).

Siete especies de *Viridantha* restringen su distribución a una sola localidad (Figura 22), *Viridantha boqueronensis* en Santo Domingo Tonalá, *V. penascoensis* en San Mateo Peñasco, *V. uniflora* en Santos Reyes Tepejillo, *V. yagulensis* en Yagul, todas endémicas del estado de Oaxaca, mientras que *V. mauryana* y *V. secundifolia* se encuentran Hidalgo y *V. rzedowskiana* en Morelos. Por otro lado, *V. atroviridipetala* se distribuye ampliamente en México, desde Zacatecas hasta Oaxaca; *V. lepidosepala* y *V. tortilis* son especies con amplia distribución pero, se restringen al norte de México (Figura 22).

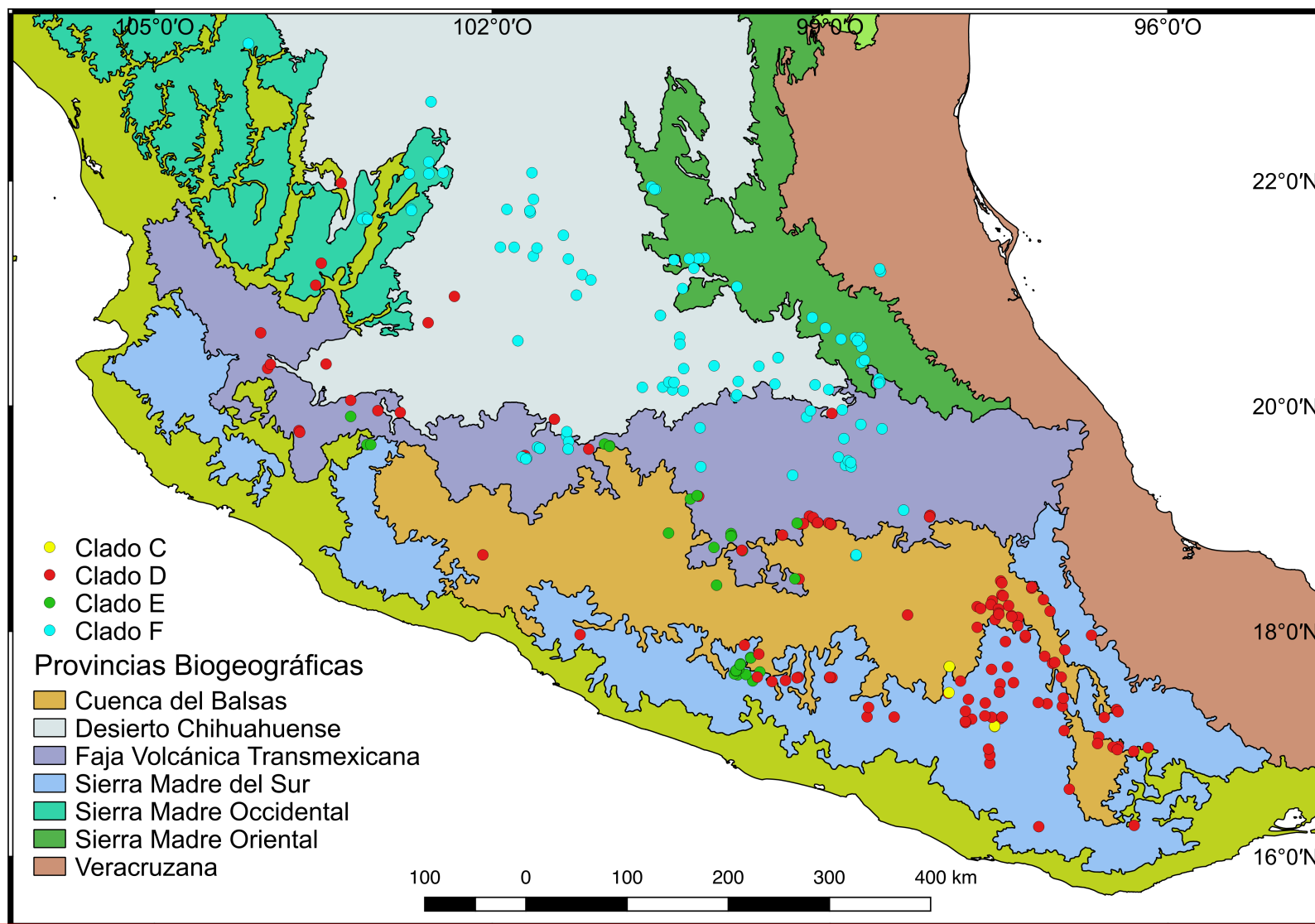


Figura 22. Distribución geográfica de los clados C, D, E y F del género *Viridantha*. Provincias de acuerdo con Morrone et al. (2017).

5.8. Paralelismo en *Viridantha*, el complejo *Tillandsia tectorum* y el género *Tillandsia*

La delimitación de los géneros en Bromeliaceae con base en filogenias moleculares y/o morfológicas ha resultado bastante complicada debido a que algunos géneros han resultado parafiléticos o polifiléticos (Escobedo-Sartí et al. 2013), como por ejemplo *Tillandsia* (Barfuss et al. 2016) y *Vriesea* (Gomes-da-Silva y Souza-Chies 2017). Estos resultados se explican en parte por la homoplasia presente en la morfología (Varadarajan y Gilmartin 1988) de las especies y a la baja tasa de evolución del ADN (Smith y Donoghue 2008). El paralelismo y la convergencia evolutiva ya han sido expuestos como explicación a la homoplasia encontrada en los caracteres morfológicos (Givnish et al. 2007), lo cual es consecuencia de la rápida radiación adaptativa de las Bromeliaceae a diferentes ambientes (Givnish et al. 2011).

Losos (2011) señaló que el paralelismo morfológico es un evento común durante la radiación adaptativa de las especies. Sass y Specht (2010) mencionaron que las similitudes morfológicas encontradas en algunas especies del género *Aechmea* (Bromeliaceae), son resultado de adaptaciones a características similares en el nicho ecológico. Por otro lado, Maciel et al. (2018) mostraron que el paralelismo morfológico en *Aechmea* subgénero *Chevaliera* aparece de manera independiente en especies que ocupan la misma área geográfica.

Las sinapomorfias que comparten *Viridantha* y las especies del complejo *T. tectorum* como son los filamentos iguales en longitud, las anteras subbasifijas y los estambres inclusos, también las presentan otras especies del género *Tillandsia*

como las del subgénero *Allardtia*, razón por la cual algunos autores las han clasificado en dicho subgénero (Smith y Downs 1977; Till 2000; Hromadnik 2005). Por otra parte, el subgénero *Allardtia* fue considerado como sinónimo del subgénero *Tillandsia* por Barfuss et al. (2016).

El indumento denso en la superficie abaxial de la bráctea floral, así como el indumento en la superficie abaxial de los sépalos, son caracteres compartidos por las especies de *Viridantha* y también se presentan en otros taxa no incluidos en dicho género (p. ej. *T. supermexicana* Matuda, *T. bourgaei* Baker, etc.). Una de las características que distingue a *Viridantha* son sus rosetas pequeñas y compactas, condición que en el análisis no aparece como sinapomorfia, ni con los caracteres optimizados, debido a que *T. fuchsii* y *T. ionantha* también presentan rosetas compactas, al igual que otras especies de *Tillandsia* no incluidas en este análisis (v.g. *T. magnusiana* Wittm. y *T. matudae* L.B. Sm.). A pesar de esto, las rosetas compactas de *Viridantha* no se asemejan en nada a las de *T. fuchsii* y *T. ionantha*, además si se añaden otras características principalmente florales como el color de los pétalos, la presencia de indumento en lo sépalos, el largo de los estambres, las flores proterandras, entre otras, los taxa de *Viridantha* sean inconfundibles al compararlas con otras especies de *Tillandsia*.

El color verde oscuro de los pétalos en *Viridantha* es la única sinapomorfia del grupo. Las características diagnósticas del complejo *T. tectorum* como el tipo de crecimiento cespitoso, las rosetas caulescentes y alargadas y/o los pétalos bicoloros también se observan en otras especies del género *Tillandsia* (v. g. *T. albida* Mez & Purpus, *T. chapalillaensis* Ehlers & Lautner, entre otras). Sin

embargo, al igual que en *Viridantha*, la combinación de características vegetativas y florales delimitan claramente al complejo *T. tectorum*.

Cabe mencionar que, a pesar de que no se ha realizado un estudio general sobre la polinización en la subfamilia Tillandsioideae (Benzing et al. 2000b), se ha mencionado que la morfología y fragancias de las flores, así como el color de los pétalos y fenología floral, atrae diferentes visitantes como colibríes, murciélagos, mariposas y polillas (Gardner 1986b; Rauh 1990). Gardner (1986b) mencionó que, las especies de *Viridantha* son polinizadas por pequeñas polillas, mientras que para el complejo *T. tectorum* se desconocen sus polinizadores. Además, en la familia Bromeliaceae se ha visto que los síndromes de polinización juegan un papel importante en el proceso de especiación y han ayudado a resolver filogenias y clasificaciones (Christianini et al. 2013; Schütz et al. 2016; Neves et al. 2019), por lo tanto, posiblemente el color de los pétalos y otras características florales en *Viridantha* y el complejo *T. tectorum* pueden estar influyendo en la evolución de estos grupos.

Tillandsia sensu lato, con aproximadamente 741 especies (Gouda et al. continuamente actualizado) es el género con mayor número de taxa en Bromeliaceae. Su gran diversidad morfológica y ecológica, así como los resultados de trabajos filogenéticos (Barfuss et al. 2016) sugieren que *Tillandsia* puede segregarse en varios géneros. El reconocimiento de géneros más pequeños que estén bien delimitados morfológicamente y sean monofiléticos, ha demostrado ser una opción para aquellos grupos con problemas en su circunscripción (p. ej. Leme 2007; Barfuss et al. 2016). Características florales detalladas como las descritas

por Gardner (1986a), filogenias y estudios de distribución geográfica podrían usarse para dividir *Tillandsia* en grupos acordes con la evolución del grupo.

6. CONCLUSIONES

Con base en análisis filogenéticos usando marcadores moleculares (*ycf1-b* y *Phyc*), treinta caracteres morfológicos y la combinación de ambos datos, se confirma la hipótesis de que el género *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* son grupos monofiléticos y ambos comparten un ancestro común.

Los análisis independientes usando datos morfológicos y datos moleculares resuelve parcialmente las relaciones filogenéticas de las especies de *Viridantha* y del complejo *T. tectorum*, por lo tanto no fue posible dilucidar la filogenia.

La evidencia total resultó útil para resolver las relaciones de las especies del género *Viridantha* y el complejo *T. tectorum*, aunque en algunos casos las relaciones presentaron bajos valores de soporte. Además, con evidencia total las especies se agruparon en clados con coherencia morfológica y geográfica.

7. PERSPECTIVAS

Se espera que, la información generada en este trabajo aporte al conocimiento filogenético no solo de *Viridantha* y el complejo *T. tectorum*, sino del género *Tillandsia* en general, así como al entendimiento de las relaciones filogenéticas de uno de los clados propuestos como grupos de estudio en *Tillandsia*, con la finalidad de que estos datos aporten referencias en la filogenia y clasificación de la subfamilia Tillandsioideae. El uso de otras herramientas, como la secuenciación de nueva generación, la búsqueda de nuevos datos como los

síndromes de polinización, la identificación de paralelismos evolutivos, estudios de tiempos de divergencia y biogeografía histórica, ayudarán en gran medida a esclarecer y/o obtener una clasificación más acorde con las hipótesis filogenéticas en *Tillandsia* y *Viridantha* y por ende en la subfamilia Tillandsioideae.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguirre-Santoro, J., J. Betancur, G. K. Brown, T. M. Evans, F. Salgueiro, M. Alves-Ferreira y T. Wendt. 2015. Is *Ronnbergia* (Bromeliaceae, Bromelioideae) a geographically disjunct genus? Evidences from morphology and chloroplast DNA sequence data. *Phytotaxa* 219(3): 261–275.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19(6): 716–723.
- Almeida, V. R., A. F. Costa, A. Mantovani, V. Gonçalves-Esteves, R. C. O. Arruda y R. C. Forzza. 2009. Morphological phylogenetics of *Quesnelia* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Systematic Botany* 34(4): 660–672.
<http://doi.org/10.1600/036364409790139619>
- APG (The Angiosperm Phylogeny Group). M. W. Chase, M. J. M. Christenhusz, M. F. Fay, J. W. Byng, W. S. Judd, D. E. Soltis, D. J. Mabberley, A. N. Sennikov, P. S. Soltis y P. F. Stevens. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1–20.
- Baker, J. G. 1888. A Synopsis of Tillandsieae. *Journal of Botany, British and Foreign* 26: 171–177.
- Barfuss, M. H. J. 2012. Molecular studies in Bromeliaceae. PhD Thesis, Vienna

University, Austria.

- Barfuss, M. H. J., M. R. Samuel y W. Till. 2004. Molecular phylogeny in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on six cpDNA markers: An update. *Journal of the Bromeliad Society* 54(1): 9–17.
- Barfuss, M. H. J., M. R. Samuel, W. Till y T. F. Stuessy. 2005. Phylogenetic relationships in Subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal Botany* 92(2): 337–351. <http://doi.org/10.3732/ajb.92.2.337>
- Barfuss, M. H. J., W. Till, E. M. C. Leme, J. P. Pinzón, J. M. Manzanares, H. Halbritter, R. Samuel y G. K. Brown. 2016. Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* 279 (1): 1–97.
- Beaman, R. S. y W. S. Judd. 1996. Systematics of *Tillandsia* subgenus *Pseudalcantarea* (Bromeliaceae). *Brittonia* 48(1): 1–29.
- Benzing, D. H., K. Henderson, B. Kessel y J. Sulak. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63(7): 1009–1014.
- Benzing, D. H., G. K. Brown y R. G. Terry. 2000a. History and evolution. *En: Benzing, D. H. (Ed.). Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge: 463–541.*
- Benzing, D. H., H. Luther y B. Bennett. 2000b. Reproduction and life history. *En: Benzing, D. H. (Ed.). Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge: 245–328.*

- Brown, G. K. y A. J. Gilmartin. 1984. Stigma structure and variation in Bromeliaceae-neglected taxonomic characters. *Brittonia* 36(4): 364–374.
- Brown, G. K. y A. J. Gilmartin. 1989. Stigma types in Bromeliaceae – A systematic survey. *Systematic Botany* 14(1): 110–132.
- Buerki, S., F. Forest, P. Acevedo-Rodríguez, M. W. Callmander, J. A.A. Nylander, M. Harrington, I. Sanmartín, P. Küpfer y N. Alvarez. 2009. Plastid and nuclear DNA markers reveal intricate relationships at subfamilial and tribu levels in the soapberry family (Sapindaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 238–258.
- Calvente, A., D. C. Zappi, F. Forest y L. G. Lohmann. 2011. Molecular Phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456–468.
- Camin, J. H. y R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19(3): 311–326.
- Castello, L. V., M. H. J. Barfuss, W. Till, L. Galetto y J. O. Chaipella. 2016. Disentangling the *Tillandsia capillaris* complex: phylogenetic relationships and taxon boundaries in Andean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181 (3): 391–414.
- Chase, M. W., D. E. Soltis, R. G. Olmstead, D. Morgan, D. H. Les, B. D. Mishler, M. R. Duvall, R. A. Price, H. G. Hillis, Y. L. Qiu, K. A. Kron, J. H. Rettig, E. Conti, J. D. Palmer, J. R. Manhart, K. J. Sytsma, H. J. Michaels, W. J. Kress, K. G. Karol, W. D. Clark, M. Hedren, B. S. Gaut, R. K. Jansen, K. J. Kim, C. F. Wimpee, J. F. Smith, G. R. Furnier, S. H. Strauss, Q. Xiang, G. M. Plunkett, P.

- S. Solits, S. M. Swensen, S. E. Williams, P. A. Gadek, C. J. Quinn, L. E. Eguiarte, E. Golenberg, G. H. Learn, Jr., S. W. Graham, S. C. H. Barrett, S. Dayanandan y V. A. Albert. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide-sequences from the plastid gen *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(3): 528–580.
- Chew, T., E. de Luna y D. González. 2010. Phylogenetic relationships of de pseudobulbous *Tillandsia* species (Bromeliaceae) inferred from cladistics analyses of ITS 2, 5.8 Ribosomal RNA gene, and ETS sequences. *Systematic Botany* 35(1): 86–95.
- Chilpa-Galván, N., J. Márquez-Guzmán, G. Zotz, I. Echevarría-Machado, J. L. Andrade, C. Espadas-Manrique y C. Reyes-García. 2018. Seed traits favouring dispersal and establishment of six epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Seed Science Research* 28: 349–359.
- Christianini, A. V., R. C. Forzza y S. Buzato. 2013. Divergence on floral traits and vertebrate pollinator of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology* 15: 360–368.
- Clark, W. D. y M. T. Clegg. 1990. Phylogenetic comparisons among *rbcl* sequences in the Bromeliaceae. *American Journal of Botany* 77(6): 115.
- Clark, W. D., B. S. Gaut, M. R. Duvall y M. T. Clegg. 1993. Phylogenetic relationships of the Bromeliiflorae–Commeliniflorae Zingiberiflorae complex of monocots based on *rbcl* sequences comparisons. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(4): 987–998.
- Crayn, D. M., K. Winter, A. C. Smith y E. Medina. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit neotropical family

- Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America* 101(10): 3703–3708.
- Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford y P. F. Yeo. 1985. The families of the Monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin, Germany: 365–366 pp.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo y D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772.
- Davis, J. I., D. W. Stevenson, G. Petersen, O. Seberg, L. M. Campbell, J. V. Freudenstein, D. H. Goldman, C. R. Hardy, F. A. Michelangeli, M. P. Simmons, C. D. Specht, F. Vergara-Silva y M. Gandolfo. 2004. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany* 29(3): 467–510.
- Donadío, S. R. Pozner y L. M. Giussani. 2015. Phylogenetic relationships within *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) based on a comprehensive morphological dataset. *Plant Systematic and Evolution* 301: 387–410.
- Dong, W., J. Liu, J. Yu, L. Wang y S. Zhou. 2012. Highly variable chloroplast markers for evaluating plant phylogeny at low taxonomic levels and for DNA barcoding. *PLoS ONE* 7(4): e35071.
- Dong, W., C. Xu, C. Li, J. Sun, Y. Zuo, S. Shi, T. Cheng, J. Guo y S. Zhou. 2015. *ycf1*, the most promising plastid DNA barcode of land plants. *Scientific Reports* 5, 8348.
- Duvall, M. R., M. T. Clegg, M. W. Chase, W. D. Clark, W. J. Kress, H. G. Hills, L. E. Eguiarte, J. F. Smith, B. S. Gaut, E. A. Zimmer y G. H. Learn, Jr. 1993.

- Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcl* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden*: 80(3): 607–619.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acid Research* 32(5): 1792–1797.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the Jackknife. *The Annals of Statistics* 7: 1–26.
- Escobedo-Sarti, J., I. Ramirez, C. Leopardi, G. Carnevali, S. Magallón, R. Duno y D. Mondragón. 2013. A phylogeny of Bromeliaceae (Poales, Monocotyledoneae) derived from an evaluation of nine supertree methods. *Journal of Systematics and Evolution* 51 (6): 743–757.
- Ehlers, R. 2004. *Tillandsia penascoensis* Ehlers & Lautner spec. nov. *Die Bromelie* 2004(1): 4–7.
- Ehlers, R. 2009. Die grünblühenden, kleinen, grauen Tillandsien Mexikos. *Die Bromelie, sonderheft* 6: 1–144.
- Ehlers, R. y W. Rauh. 1990. *Tillandsia tortilis* subspecies *curvifolia*. *Journal of the Bromeliad Society* 40(4): 166–168.
- Espejo-Serna, A. 2002. *Viridantha* un género nuevo de Bromeliaceae (Tillandsioideae) endémico de México. *Acta Botanica Mexicana* 60: 25–35.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari e I. Ramírez-Morillo. 2010. Bromeliaceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Fasc.165. 82 pp.
- Evans, T. M., R. S. Jabaily, A. P. G. Faria, L. O. F. Sousa, T. Wendt y G. K. Brown. 2015. Phylogenetic relationships in Bromeliaceae subfamily Bromelioideae based on chloroplast DNA sequence data. *Systematic Botany* 40(1): 116–128.

- Faria, A. P. G., T. Wendt y G. K. Brown. 2004. Cladistics relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91(2): 303–319.
- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19:83–92.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum Likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Systematic Zoology* 22(3): 240–249.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783–791.
- Fisher, R. A. 1922. On the mathematical foundations of theoretical statistics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 222: 309–368.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20(4): 406–416.
- Funk, V. A. 1985. Cladistics and generic concepts in the Compositae. *Taxon* 34: 72–80.
- Gardner, C. S. 1982. A systematic study of *Tillandsia* subgenus *Tillandsia*. Ph. D. Dissertation. Texas A & M University, College Station. Corpus Christi. 305 pp.
- Gardner, C. S. 1986a. Preliminary classification of *Tillandsia* based on floral characters. *Selbyana* 9(1): 130–146.
- Gardner, C. S. 1986b. Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana* 9: 76–87.

- Gaut, B. S., S. V. Muse, W. D. Clark y M. T. Clegg. 1992. Relative rates of nucleotide substitution at the *rbcL* locus of monocotyledonous plants. *Journal of Molecular Evolution* 35: 292–303.
- Gilmartin, A. J. y G. K. Brown. 1986. Cladistic test of hypotheses concerning evolution of xerophytes and mesophytes within *Tillandsia* subg. *Phytarrhiza* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73(3): 387–397.
- Gilmartin, A. J. y G. K. Brown. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany* 12(4): 493–500.
- Gilmartin, A. J., G. K. Brown, G. S. Varadarajan y M. Neighbours. 1989. Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. *Systematic Botany* 14(3): 339–348.
- Givnish, T. J., K. J. Sytsma y J. F. Smith. 1990. A re-examination of phylogenetic relationships among bromeliad subfamiliales using cpDNA restriction site variation. *American Journal of Botany* 77(6): 133.
- Givnish, T. J., K. J. Sytsma y J. F. Smith. 1992. Molecular evolution, phylogeny, and geography in the Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 79(6): 145.
- Givnish, T. J., K. C. Millam, T. M. Evans, J. C. Hall, J. C. Pires, P. E. Berry y K. J. Sytsma. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and south american-african disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae bases on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plants Sciences* 165 (4 Suppl.): S35–S54.
- Givnish, T. J., K. C. Millam, P. E. Berry y K. J. Sytsma. 2007. Phylogeny,

- Adaptative Radiation, and Historical Biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3–26.
- Givnish, T. J., M. H. J. Barfuss, B. Van Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P. A. Gonsiska, R. S. Jabaily, D. M. Crayn, J. A. C. Smith, K. Winter, G. K. Brown, T. M. Evans, B. K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P. E. Berry y K. J. Sytsma. 2011. Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal Botany* 98(5): 872–895.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris y K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774–786.
- Gomes-da-Silva, J., F. A. C. Vargens, R. C. O. Arruda y A. F. Costa. 2012. A morphological cladistics analysis of the *Vriesea corcovadensis* group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with anatomical descriptions: new evidence of the non-monophyly of the genus. *Systematic Botany* 37(3): 641–654.
- Gomes-da-Silva, J. y T. T. Souza-Chies. 2017. What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics* 34: 1–19.
- Gouda, E. J., D. Butcher y C. S. Gouda. (continuamente actualizado) Encyclopedia of Bromeliads, Version 4. <http://encyclopedia.florapix.nl/> University Botanic Gardens, Utrecht (accessed: 17 de mayo de 2018).
- Grant, J. R. 1993a. New combination in *Mezobromelia* and *Racinaea* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Phytologia* 74:428–430.
- Grant, J. R. 1993b. True tillandsias misplaced in *Vriesea* Bromeliaceae (Tillandsioideae) *Phytologia* 74: 151–160.

- Grant, J. R. 1995a. New combination and new taxa in the Bromeliaceae. *Phytologia* 79: 254–256.
- Grant, J. R. 1995b. Bromelienstudien. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus, *Akad. Wiss. Abh. Math-Naturwiss. Kl. Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 91: 1–57.
- Grant, J. R. 2004. New combination and names in Andean Pitcairnia, Tillandsia, and Werauhia (Bromeliaceae). *Vidalia* 2: 23–25.
- Greene, D. F. y M. Quesada. 2005. Seede size, dispersal, and aerodynamic constraints within the Bombacaceae. *American Journal of Botany* 92(6): 998–1005.
- Heller, S., E. M. C. Leme, K. Schulte, A. M. Benko-Iseppon y G. Zizka. 2015. Elucidating phylogenetic relationships in the Aechmea alliance: AFLP analysis of *Portea* and *Gravis* complex (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Systematic Botany* 40(3): 716–725.
- Hernández-Cárdenas, R. A., A. Espejo-Serna y A. R. López-Ferrari. 2018. Revisión taxonómica del género *Viridantha* (*Tillandsia* subgénero *Viridantha sensu stricto*). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89: 1012–1032.
- Hernández-Cárdenas, R. A., A. Serrato Díaz, A. R. López-Ferrari y A. Espejo-Serna. 2019. Novelties in the genus *Viridantha* Espejo (Tillandsioideae, Bromeliaceae). *PhytoKeys* 132: 99–110.
- Hornung-Leoni, C. y V. Sosa. 2008. Morphological phylogenetics of *Puya* subgenus *Puya* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 93–110.

- Horres, R., G. Zizka, G. Kahl y K. Weising. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of the chloroplast genome. *Plant Biology* 2: 306–315.
- Horres, R., K. Schulte, K. Weising y G. Zizka. 2007. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae)-evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso* 23: 27–43.
- Hromadnik, L. 2005. Der Verwandtschaftskreis um *Tillandsia tectorum*. *Die Bromelie* 2005 (5): 1–120.
- Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic tree. *Bioinformatics* 17(8): 754–755.
- Humphreys, A. M. y H. P. Linder. 2009. Concept versus data in delimitation of plant genera. *Taxon* 58: 1054–1074.
- Krapp, F., D. S. de Barros Pinangé, A. M. Benko-Iseppon, E. M. C. Leme y K. Weising. 2014. Phylogeny and evolution of *Dyckia* (Bromeliaceae) inferred from chloroplast and nuclear sequences. *Plant Molecular Systematics* 300: 1591–1614.
- Leme, E. M. C. 2007. Improving taxa and characters sampling to support generic and infrageneric status of *Alcantarea*. *Journal of the Bromeliad Society* 57(5): 208–215.
- Leme, E. M. C., H. Halbritter y M. H. J. Barfuss. 2017a. *Waltillia*, a new monotypic genus in Tillandsioideae (Bromeliaceae) arises from a rediscovered, allegedly extinct species from Brazil. *Phytotaxa* 299 (1): 001–035.
- Leme, E. M. C., S. Heller, G. Zizka y H. Halbritter. 2017b. New circumscription of *Cryptanthus* and new *Cryptanthoid* genera and subgenera (Bromeliaceae:

- Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny. *Phytotaxa* 318(1): 001–088.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50(6): 913–925.
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. 2014. *Bromeliaceae*. En: Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México. 142 pp.
- Losos, J. B. 2011. Convergence, adaptation, and constraint. *Evolution* 65(7): 1827–1840.
- Louzada, R. B., K. Schulte, M. G. Wanderley, D. Silvestro, G. Zizka, M. H. Barfus y C. Palma-Silva. 2014. Molecular phylogeny of the Brazilian endemic genus *Orthophytum* (Bromelioideae, Bromeliaceae) and its implications on morphological character evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77: 54–64.
- Maciel, J. R., R. B. Louzada, A. M. Benko-Iseppon, G. Zizka y M. Alves. 2018. Polyphyly and morphological convergence in Atlantic Forest species of *Aechmea* subgenus *Chevaliera* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 188(3): 281–295. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy053>
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2 <http://mesquiteproject.org>
- Matuda, E. 1957. *Tillandsia atroviridipetala* Matuda, sp. nov. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 2(3): 53–54.
- Matuszak-Renger, S., J. Paule, S. Heller, E. M. C. Leme, G. M. Steinbeisser, M. H. J. Barfuss y G. Zizka. 2018. Phylogenetic relationships among *Ananas* and

- related taxa (Bromelioideae, Bromeliaceae) based on nuclear, plastid and AFLP data. *Plant Systematics and Evolution*. Published online: 03 May 2018.
- McVaugh, R. 1989. Bromeliaceae to Dioscoreaceae. *En: Flora Novo-Galiciana* 15: 4–79. The University of Michigan Herbarium Ann Arbor. Michigan, Estados Unidos de América.
- Mez, C. 1903. Additamenta monographica. *Bulletin de l'Herbier Boissier* 2(3): 143.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Manuales y Tesis SEA* 3, Zaragoza, España: 148 pp.
- Morrone, J. J., T. Escalante y G. Rodríguez-Tapia. 2017. Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa* 4277: 277–279.
- NCBI, National Center for Biotechnology Information. Recuperado el 3 de junio, 2019 de: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/109712500>.
- Neves Moura, M., F. Santos-Silva, J. Gomes-da-Silva, J. P. Pereira de Almeida y R. Campostrini Forzza. 2019. Between spines and molecules: a total evidence phylogeny of the Brazilian endemic genus *Encholirium* (Pitcairnioideae, Bromeliaceae). *Systematic Botany* 44(1): 14–25.
- Nixon, K. C. 2002. Winclada version 1.00.08. Ithaca, New York, United State of America, Published by the author.
- Nylander, J. A. A., F. Ronquist, J. P. Huelsenbenck y J. L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53(1): 47–67.
- Pinangé, D. S. B., F. Krapp, G. Zizka, D. Silvestro, E. M. C. Leme, K. Weising y A. M. Benko-Iseppon. 2017. Molecular phylogenetics, historical biogeography and

- character evolution in *Dyckia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 39–56.
- Porembski, S. y W. Barthlott. 1999. *Pitcairnia feliciana*: The only indigenous African bromeliad. *Harvard Papers in Botany* 4: 175–184.
- Radford, A. E., W. C. Dickiso, J. R. Massey y C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper and Row, New York, Estados Unidos de América: 891 pp.
- Rambaut, A. 2018a. FigTree versión 1.4.2. <http://tree.bio.ed.ac.uk>.
- Rambaut, A., A. J. Drummond, W. Xie, G. Baele y M. A. Suchard. 2018b. MCMC Trace Analysis Tool Version v1.7.1. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>
- Rannala, B. y Z. Yang. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution* 43: 304–311.
- Ranker, T. A., D. E. Soltis, P. S. Soltis y A. J. Gilmartin. 1990. Subfamilial phylogenetic relationships of Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Systematic Botany* 15: 425–434.
- Reinert, F., C. A. M. Russo y L. O. Salles. 2003. The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 261–268.
- Rex, M., K. Patzolt, K. Schulte, G. Zizka, R. Vásquez, P. L. Ibisch y K. Weising. 2007. AFLP analysis of genetic relationships in the genus *Fosterella* L.B. Smith (Pitcairnioideae, Bromeliaceae). *Genome* 50: 90–105.
- Rex, M., K. Schulte, G. Zizka, J. Peters, R. Vásquez, P. L. Ibisch y K. Weising. 2009. Phylogenetic analysis of *Fosterella* L.B. Smith (Pitcairnioideae,

- Bromeliaceae) based on four chloroplast DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 472–485.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Patzcuaro, Michoacán. 400 pp.
- Saraiva, D. P., A. Montovani y R. C. Forzza. 2015. Insights in the evolution of *Pitcairnia* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae), based on morphological evidence. *Systematic Botany* 40(3): 726–736.
- Sass, C. y C. D. Specht. 2010. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 559–571.
- Schulte, K. y G. Zizka. 2008. Multi locus plastid phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) and the taxonomic utility of petal appendages and pollen characters. *Candollea* 63(2): 209–225.
- Schulte, K., R. Horres y G. Zizka. 2005. Molecular phylogeny of Bromelioideae and its implications on biogeography and the evolution of CAM in the family. *Senckenbergiana Biologica* 85: 1–13.
- Schulte, K., M. H. J. Barfuss y G. Zizka. 2009. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 327–339.
- Schütz, N., F. Krapp, N. Wagner y K. Weising. 2016. Phylogenetics of Pitcairnioideae s.s. (Bromeliaceae): evidence from nuclear and plastid DNA sequence data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181(3): 323–342.

- Smith, L. B. 1935. Studies in the Bromeliaceae VI. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 70: 155.
- Smith, L. B. 1937. Studies in the Bromeliaceae VIII. *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University* 117: 31.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 1–658.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 659–1492.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica* 14: 1493–2142.
- Smith, S. A. y M. J. Donoghue. 2008. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science Reports* 322: 86–89.
- Sousa, L. O. F., T. Wendt, G. K. Brown, D. E. Tuthill y T. M. Evans. 2007. Monophyly and phylogenetic relationships in *Lymania* (Bromeliaceae, Bromelioideae) base on morphology and chloroplast DNA sequences. *Systematic Botany* 32(2): 264–270.
- Spencer, M. A. y L. B. Smith. 1993. *Racinaea*, a new genus of Bromeliaceae (Tillandsioideae). *Phytologia* 74(2): 151–160.
- Stamatakis, A. 2006. Phylogenetic models of rate heterogeneity: a high performance computing perspective. *En: Proceedings of the of the 20th IEEE international parallel & distributed processing symposium (IPDPS2006)*. *IEEE Computer Society Press*: 278–286.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30(9): 1312–1313.

- Swofford, D. L. y W. P. Maddison 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87(2): 199–229.
- Terry, R. G., G. K. Brown y R. G. Olmstead. 1997a. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 84(5): 664–670.
- Terry, R. G., G. K. Brown y R. G. Olmstead. 1997b. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. *Systematic Botany* 22(2): 333–345.
- Till, W. 2000. Tillandsioideae. *En*: Benzing, D. H. (Ed). Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge Reino Unido: 555–569.
- Varadarajan, G. S. y G. J. Gilmartin. 1988. Phylogenetic relationships of groups of genera within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 13(2): 283–293.
- Versieux, L. M., T. Barbará, M. G. L. Wanderley, A. Calvente, M. F. Fay y C. Lexer. 2012. Molecular phylogenetics of the Brazilian giant bromeliads (*Alcantarea*, Bromeliaceae): implications for morphological evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 177–189.
- Yang, Z. y B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo Method. *Molecular Biology and Evolution* 14(7): 717–724.

ANEXOS

Anexo 1. Lista de ejemplares examinados.

Pseudalcantarea viridiflora. MÉXICO, PUEBLA: *Ceja et al.* 2222 (UAMIZ). TAMAULIPAS: *Silva-Mijangos et al.* 431 (UAMIZ). VERACRUZ: *Espejo et al.* 7054 (UAMIZ); *Matuda* 38727 (UAMIZ); *Mendoza et al.* 704 (UAMIZ); *Trejo-Martínez et al.* 78 (UAMIZ), 208 (UAMIZ). ***Tillandsia balsasensis***. PERÚ, AMAZONAS: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2105 (UAMIZ, USM). ***Tillandsia chusgonensis***. PERÚ, LA LIBERTAD: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2107 (USM); *H. y Hromadnik* 23112 (UAMIZ, USM). ***Tillandsia fuchsii***. MÉXICO, OAXACA: *Hernández-Cárdenas et al.* 2132 (UAMIZ); *Maldonado et al.* 336 (UAMIZ). ***Tillandsia heteromorpha***. PERÚ, ÁNCASH: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2100 (UAMIZ, USM). ***Tillandsia ionantha***. MÉXICO, MORELOS: *González-Rocha et al.* 121 (UAMIZ), 218 (UAMIZ), 231 (UAMIZ), 278 (UAMIZ). OAXACA: *Hernández-Cárdenas et al.* 2125 (UAMIZ). ***Tillandsia limbata***. MÉXICO, VERACRUZ: *Trejo-Martínez et al.* 8 (UAMIZ). ***Tillandsia malyi***. PERÚ, ÁNCASH: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2098 (UAMIZ, USM). ***Tillandsia oblivata***. PERÚ, CAJAMARCA: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2106 (UAMIZ, USM); *H. y Hromadnik* 23708 (USM). ***Tillandsia reducta***. PERÚ, CAJAMARCA: *Ferreyra* 3216 (USM); *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2104 (UAMIZ, USM). ***Tillandsia schiedeana***. MÉXICO, CAMPECHE: *Martínez et al.* 35269 (UAMIZ). CHIAPAS: *Aguilar et al.* 445 (UAMIZ); *Álvarez et al.* 1058 (UAMIZ). GUERRERO: *Ceja et al.* 1651 (UAMIZ); *Degollado* 11 (UAMIZ); *Diego* 7774 (UAMIZ); *Fonseca* 3131 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas y Estrada-Sánchez* 2087 (UAMIZ). HIDALGO: *Castillo-Gutiérrez* 1036DCG/6 (UAMIZ); *Ceja et al.* 1857 (UAMIZ). JALISCO: *Ceja et al.*

1409bis (UAMIZ); *Espejo et al.* 6525 (UAMIZ). MICHOACÁN: *Steinmann* 4182 (UAMIZ). MORELOS: *Cerros et al.* 1838 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 365 (UAMIZ); *Santana et al.* 14bis (UAMIZ). OAXACA: *López* 2600 (UAMIZ); *Maldonado et al.* 331 (UAMIZ); *Velasco et al.* 3336 (UAMIZ). PUEBLA: *Santana* 900 (UAMIZ). QUERÉTARO: *Espejo et al.* 6194 (UAMIZ). SINALOA: *Ceja et al.* 1445 (UAMIZ). VERACRUZ: *Ceja et al.* 2239 (UAMIZ). ***Tillandsia stellifera***. PERÚ, ÁNCASH: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2099 (UAMIZ, USM); *H. y Hromadnik* 4218 (USM). ***Tillandsia tectorum***. PERÚ, ÁNCASH: *Cerrate* 346 (USM); *Cerrate* 456 (USM); *Gómez* 97 (USM); *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2102 (UAMIZ, USM); *Rauh* 20587 (USM); *Smith y Blas* 4895 (USM); *Smith et al.* 12127 (USM). LA LIBERTAD: *Hutchison et al.* 6118 (USM). ***Tillandsia tomekii***. PERÚ, ÁNCASH: *Hernández-Cárdenas y Serrano-Cahua* 2101 (UAMIZ, USM). ***Viridantha atroviridipetala***. MÉXICO, GUANAJUATO: *Rzedowski* 39672 (IEB). HIDALGO: *Medina et al.* 2530 (IEB). JALISCO: *Cházaro et al.* 6499 (IEB); *Flores et al.* 1810 (IEB); *Guerrero et al.* 1180A (IEB); *Machuca* 6420 (IEB). MICHOACÁN: *Cornejo e Ibarra* 3082 (IEB); *Díaz-Barriga* 2026 (IEB); *Díaz-Barriga* 3577 (IEB); *Hernández-Cárdenas* 2097 (UAMIZ); *López-Ferrari et al.* 2957 (UAMIZ); *Martínez* 697 (IEB); *Mayo* 290 (IEB); *Medina* 2236 (IEB); *Pérez-Calix* 1104 (IEB); *Pérez-Calix* 1105 (IEB); *Pérez-Calix* 3297 (IEB); *Rzedowski* 48955 (IEB); *Silva-Sáenz* 897 (IEB). MORELOS: *Ceja et al.* 782 (IEB); *Flores-Cruz et al.* 380 (IEB, UAMIZ); *González-Rocha et al.* 88 (UAMIZ), 262 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 354 (IEB); *López-Ferrari et al.* 2708 (IEB); *Serrano y Cerros* 43 (UAMIZ). OAXACA: *Espejo et al.* 6310 (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al.* 121 (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al.* 147 (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al.* 154 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.*

2067 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 2071 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 2072 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 2095 (UAMIZ); *García-Cruz et al.* 1242 (IEB); *Ramírez-Amezcuca et al.* 537 (IEB). PUEBLA: *Castañeda-Zárate* 580 (IEB); *Salas y Sánchez* 4867 (IEB). QUERÉTARO: *Hernández* 5840 (IEB). ***Viridantha boqueronensis***. MÉXICO, OAXACA: *Ehlers* EM7851 (MEXU); *Hernández-Cárdenas et al.* 2119 (UAMIZ). ***Viridantha caballosensis***. MÉXICO, GUERRERO: *Ehlers* EM991905 (MEXU); *Hernández-Cárdenas et al.* 2109 (UAMIZ). ***Viridantha curvifolia***. MÉXICO, AGUASCALIENTES: *De la Cerda* 6391 (IEB); *García* 2447 (IEB); *Hernández-Cárdenas et al.* 2077 (UAMIZ). GUANAJUATO: *Carranza et al.* 4332 (IEB); *Díaz-Barriga* 3719 (IEB, UAMIZ); *Pérez y Carranza* 3330 (IEB, UAMIZ); *Pérez y Zamudio* 3379 (IEB); *Zamudio* 14755 (UAMIZ). QUERÉTARO: *Cabrera* 108 (IEB); *Hernández* 4262 (IEB). ZACATECAS: *Espejo et al.* 7072 (UAMIZ); *Rodríguez-Pérez* 1327B (UAMIZ). ***Viridantha grandispica***. MÉXICO, GUERRERO: *Ehlers* EM991902 (MEXU). MORELOS: *González-Rocha et al.* 117 (UAMIZ), 146 (UAMIZ); *Hernández-Barón et al.* 156 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas* 2075 (UAMIZ). *Hernández-Cárdenas* 2093 (UAMIZ); *Mendoza-Ruíz et al.* 2159 (UAMIZ). ***Viridantha ignesia***. MÉXICO, ESTADO DE MÉXICO: *Flores-Cruz y Riveros* 772 (UAMIZ); *Flores-Cruz* 901 (UAMIZ); *González-Rocha et al.* 364 (UAMIZ). MICHOACÁN: *Espejo* 4751 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 2096 (UAMIZ); *Soto y Boom* 2016 (IEB). MORELOS: *Cerros-Tlatilpa et al.* 43 (UAMIZ); *González-Rocha et al.* 270 (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al.* 2092 (UAMIZ). JALISCO: *Garza* 418 (IEB); *Pichardo* 12 (IEB). ***Viridantha lepidosepala***. MÉXICO, AGUASCALIENTES: *Hernández-Cárdenas et al.* 2079 (UAMIZ). GUANAJUATO: *Espejo et al.* 6917 (UAMIZ). HIDALGO: *López-Ferrari et al.* 2131 (UAMIZ). ESTADO DE

MÉXICO: *Noriega 1010* (UAMIZ). MICHOACÁN: *Espejo et al. 5233* (UAMIZ); *González-Rocha 385* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al. 2076* (UAMIZ); *Rzedowski 45713* (UAMIZ); *Rzedowski 51618* (UAMIZ). QUERÉTARO: *Ceja et al. 641* (UAMIZ). ZACATECAS: *Espejo et al. 7066* (UAMIZ). ***Viridantha mauryana***. MÉXICO, HIDALGO: *Ceja et al. 1967* (IEB, UAMIZ); *Ceja y Mendoza 1768* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas 2090* (UAMIZ); *López-Ferrari y Espejo 2133* (UAMIZ). ***Viridantha penascoensis***. MÉXICO, OAXACA: *Ehlers EM030202* (MEXU); *Hernández-Cárdenas 2116* (UAMIZ). ***Viridantha plumosa***. MÉXICO, OAXACA: *Ceja y Mendoza 1925* (IEB, UAMIZ); *Espejo et al. 7103* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 5* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 8* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 10* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 13* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 16* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 26* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 34* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 61* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 114* (UAMIZ); *Gómez-Escamilla et al. 124* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas 2115* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al. 2073* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al. 2074* (UAMIZ). ***Viridantha rzedowskiana***. MÉXICO, MORELOS: *Hernández-Cárdenas et al. 2108* (UAMIZ). ***Viridantha secundifolia***. MÉXICO, HIDALGO: *Hernández-Cárdenas y Sarabia 2136* (UAMIZ). ***Viridantha tortilis***. MÉXICO, DURANGO: *Ontiveros 8* (UAMIZ). GUANAJUATO: *Ceja et al. 477* (UAMIZ); *Espejo et al. 5233* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas 2081* (UAMIZ); *Ventura y López 9079A* (IEB). HIDALGO: *Cházaro et al. 6880* (IEB); *Espejo et al. 5342* (UAMIZ); *Espejo et al. 5343* (UAMIZ); *Espejo et al. 6366* (UAMIZ); *Espejo y Espejo 7081* (IEB, UAMIZ); *Espejo y Espejo 7082* (UAMIZ); *Mendoza et al. 832* (IEB, UAMIZ); *Osorio 352* (IEB). SAN LUIS POTOSÍ: *García-Sánchez 2988* (UAMIZ); *García-Sánchez 4061* (UAMIZ).

Viridantha uniflora. MÉXICO, OAXACA: *Calzada 20057* (MEXU); *Hernández-Cárdenas et al. 2120, 2156* (UAMIZ); ***Viridantha yagulensis***. MÉXICO, OAXACA: *Ehlers EM891803* (MEXU); *Hernández-Cárdenas 2118* (UAMIZ).

Anexo 2. Lista de caracteres morfológicos y sus estados de carácter.

1. Tipo de crecimiento: 0, cespitosa; 1, no cespitosa.
2. Plantas: 0, acaules; 1, caulescentes.
3. Forma de la roseta (proporción largo: ancho): 0, obcónica (2:1; 3:2) a cuneiforme (6:1; 3:1); 1, esferoidal (1:1); 2, falciforme (1:1; 1:2); 3, cilíndrica (3:2; 2:1); 4, largamente cilíndrica (6:1; :31); 5, amorfo (1:1; 1:2).
4. Fitotelma: 0, presente; 1, ausente.
5. Tallos: 0, cortos; 1, alargados.
6. Número de hojas por roseta: 0, > 30; 1, ≤ 30.
7. Forma de la vaina foliar cuando extendida: 0, triangular (2:1); 1, oblonga (2:1); 2, cuadrada (1:1); 3, ampliamente ovadas a ampliamente elípticas (6:5).
8. Vainas foliares engrosadas (grosor de la vaina): 0, no (≤ 1 mm); 1, si (> 1.5 mm).
9. Transición entre la vaina y la lámina foliar: 0, no constreñida (ápice de la vaina casi igual de ancho que la lámina); 1, constreñida (ápice de la vaina $\frac{3}{4}$ más ancha que la lámina).
10. Forma de la lámina foliar: 0, largamente a estrechamente triangular (6:1; 3:1); 1, linear-triangular (12:1).
11. Ancho de la lámina foliar en la parte media (mm): 0, > 5; 1, < 4.5.
12. Lámina foliar engrosada (grosor de la lámina): 0, no (≤ 1 mm); 1, si (> 1.5 mm).
13. Pedúnculo sobrepasado por las hojas y/o escondido por ellas: 0, no; 1, sí.

14. Raquis de las espigas: 0, no expuesto; 1, expuesto.
 15. Indumento en superficie adaxial de las brácteas florales: 0, ausente; 1, presente.
 16. Indumento en la superficie abaxial de las brácteas florales: 0, ausente; 1, presente.
 17. Carina en la superficie abaxial de las brácteas florales: 0, ausente; 1, presente.
 18. Forma de la corola: 0, tubiforme; 1, claviforme; 2, helicoiforme
 19. Constricción de la corola en la base ; 0, sin constreñir; 1, constreñida
 20. Flores: 0, protóginas; 1, proterandras.
 21. Indumento en la superficie adaxial de los sépalos: 0, ausente; 1, presente
 22. Indumento en la superficie abaxial de los sépalos: 0, ausente; 1, presente
 23. Color de los pétalos de la parte media hacía el ápice: 0, violeta; 1, blanco; 2, amarillo; 3, verde oscuro; 4, violeta y blanco.
 24. Pétalos: 0, concoloros; 1, bicoloros.
 25. Ápice de los pétalos: 0, rectos; 1, revolutos.
 26. Filamentos: 0, iguales en tamaño; 1, desiguales en tamaño.
 27. Filamentos ensanchados: 0, sin ensancharse; 1, ensanchados
 28. Unión de las anteras a los filamentos: 0, dorsifija; 1, subbasifija.
 29. Estambres: 0, exsertos; 1, inclusos.
 30. Tipo de ramas estilares: 0, espiral-conduplicado; 1, erecto-simple.
-

Anexo 3. Discusión y definiciones de los caracteres morfológicos.

Carácter 1. El tipo de crecimiento cespitoso (forman matas aglomeradas, como césped) es visible en las especies del complejo *Tillandsia tectorum*, sin embargo, en *Viridantha* algunas veces pueden formarse rosetas aglomeradas pero sin apariencia de césped.

Carácter 2. Aunque todas las especies presentan tallos, en *Viridantha* la mayoría de sus taxa no es visible y de estar conspicuo es muy corto (nunca de más de 10 cm de largo), con entrenudos inexistentes por lo que aparentan ser acaules, por lo que sus especies se codificaron como acaules (tallos tan cortos que parecen ausentes). Por otro lado *V. yagulensis* presenta algunos individuos claramente caulescentes, pero no se codificó como caulescente debido a que asumimos que dichos tallos largos están muertos y son remanencias de rosetas viejas. El complejo *Tillandsia tectorum* presenta taxa claramente caulescentes, llegando a tener rosetas de hasta 50 cm de largo aproximadamente (ej. *T. stellifera* y *T. tectorum*).

Carácter 3. Una característica muy marcada en las especies aquí estudiadas y en las Bromeliaceae en general es la forma de la roseta y el arreglo de las hojas en la misma. Las rosetas del complejo *Tillandsia tectorum* desarrollan tallos muy alargados resultando una proporción del largo y ancho de la roseta de aproximadamente 6:1, lo cual, de acuerdo con Radford (1974), corresponde a largamente cilíndrica. Por otro lado *V. lepidosepala* y *V. tortilis* se codificaron como sin forma (informe), debido a que no presenta alguna forma aparente. La forma falciforme no se encuentra en Radford et al. (1974) pero alude a las rosetas en forma falcada o de hoz (ej. *V. curvifolia*, *V. penascoensis*, etc.).

Carácter 4. Muchas especies en Tillandsioideae presentan rosetas de tipo tanque (fitotelma), pero ninguna de las especies aquí estudiadas con excepción de *Tillandsia limbata* y *Pseudalcantarea viridiflora* presentan esta característica.

Carácter 5. Se define como tallos alargados como tallos sobrepasan los 10 cm de largo, mientras que, tallos cortos a aquellas rosetas que no sobrepasan o no llegan a los 10 cm de largo.

Carácter 6. En *Viridantha* la mayoría de las especies tienen rosetas que pueden llegar a tener hasta 40 hojas; sin embargo, otras no llegan a tener más de aproximadamente 10 (*V. lepidosepala* y *V. tortilis*), en tanto que todas las especies del complejo *Tillandsia tectorum* presentan siempre más de 40 hojas por roseta.

Carácter 7. A pesar de que la forma de la vaina foliar, al menos en *Viridantha* llega a ser muy variable, en la mayoría de los casos son oblongas a ampliamente ovadas (Radford, 1974), mientras que en todas las especies estudiadas del complejo *Tillandsia tectorum* las vainas fueron triangulares.

Carácter 8. En algunas especies de *Viridantha*, las vainas foliares se encuentran engrosadas y suculentas, pero en la mayoría no sobrepasan 1 mm de grueso.

Carácter 9. En la mayoría de las especies es posible distinguir la lámina, de la vaina foliar, observando la diferencia de color o bien la constricción presente entre ambas.

Carácter 10. Varias de las especies presentan láminas foliares estrechamente triangulares o largamente triangulares, pero por la proporción entre el largo y el ancho de la lámina, sólo *V. caballosensis* y *V. ignesia* se consideraron como linear-triangulares.

Carácter 11. Las especies aquí estudiadas muestran variación en el ancho de la lámina foliar; en algunas especies tanto de *Viridantha* como del complejo *Tillandsia tectorum* se presentan láminas con más de 5 mm de ancho y otras que no sobrepasan los 4.5 mm.

Carácter 12. En algunas especies del género *Viridantha*, las láminas se observan engrosadas (más de 1.5 mm de grosor) desde la base hasta la mitad de la lámina aproximadamente, mientras que en la mayoría de los otros taxa no se ven engrosadas y nunca sobrepasan el 1 mm de grueso.

Carácter 13. En algunas especies de *Viridantha* el pedúnculo se encuentra totalmente cubierto por las hojas apicales de la roseta o bien anidado, pero en las especies que presentan pedúnculo bien desarrollado éste sobrepasa a las hojas apicales de la roseta.

Carácter 14. Todas las especies del grupo en estudio presentan brácteas florales más largas que los entrenudos, cubriendo así el raquis de la espiga, pero en algunas especies del grupo externo, el raquis se encuentra expuesto debido a que las brácteas florales son más cortas que los entrenudos.

Carácter 15. Sólo *Pseudalcantarea viridiflora* y *Tillandsia limbata*, especies del grupo externo, presentan indumento en la superficie adaxial de las brácteas florales, todas las demás especies son glabras en dicha superficie.

Carácter 16. Todas las especies del grupo en estudio presentan cierto grado de indumento en la superficie abaxial de las brácteas florales; sin embargo, en las especies del complejo *T. tectorum* por lo general está ausente y en algunas ocasiones no es visible o es sumamente escaso, por lo que se tomó como ausente

este tipo de casos. En contraste, las especies de *Viridantha* presentan indumento visible y denso, dichos casos se tomaron como indumento presente.

Carácter 17. Algunas especies presentan quilla o carina sobre la superficie abaxial de la bráctea floral, dicha quilla puede estar o ser visible sólo en la parte apical o bien a todo lo largo de la superficie, dicha situación se tomó como quilla presenta, por otro lado carina ausente es cuando no se manifiesta en ningún lugar de la bráctea floral.

Carácter 18. Todas las especies de *Viridantha* y del complejo *Tillandsia tectorum* presentan flores tubiformes, en tanto que algunos taxa del grupo externo (ej. *T. schiedeana*) las presentan claviformes, es decir que se ensanchan hacia el ápice; *Pseudalcantarea viridiflora* tiene flores helicoiformes, con los pétalos libres y torcidos.

Carácter 19. Las especies del grupo externo *T. limbata* y *T. fuchsii* presentan corolas constreñidos en la base, mientras que en el resto de los taxa la corola no se constriñe.

Carácter 20. Todas las especies de *Viridantha* presentan flores proterandras, mientras que las especies de *Tillandsia* son protóginas. En el caso de las del complejo *Tillandsia tectorum* no se sabe si son protóginas o proterandras. En el caso particular del complejo *T. tectorum* se codificó como dato ausente (?)

Carácter 21. Todas las especies con excepción de *Pseudalcantarea viridiflora* y *Tillandsia limbata* presentan sépalos glabros en la superficie adaxial.

Carácter 22. La mayoría de las especies de *Viridantha* presentan indumento en la superficie abaxial de los sépalos, pero *V. boqueronensis*, *V. penascoensis* y *V. uniflora* son casi glabras y el indumento se concentra en la parte media de los

sépalos, mientras que en el complejo *Tillandsia tectorum* (excepto *T. tectorum*) y en el grupo externo no se presenta indumento.

Carácter 23. Todas las especies tienen los pétalos blancos en su parte basal y de diferentes colores hacia la parte apical.

Carácter 24. Todas las especies presentan un único color, pero el complejo *Tillandsia tectorum* tiene una franja de color morado cerca del ápice, presentando así dos colores (morado y blanco).

Carácter 25. El ápice de los pétalos en las especies bajo estudio son rectos o muy levemente recurvados, pero en el grupo externo algunas taxa los presentan claramente revolutos.

Carácter 26. *Viridantha* y el complejo *Tillandsia tectorum* presentan todos los (o los seis) filamentos del mismo tamaño, mientras que en el grupo externo algunas taxa presentan filamentos desiguales.

Carácter 27. Algunas especies del grupo externo presentan filamentos ensanchados cerca del ápice, en tanto que en *Viridantha* y en el resto de las taxa, los filamentos son filiformes a lineares y no se ensanchan en ninguna parte.

Carácter 28. En algunas descripciones se menciona que la unión de las anteras y los filamentos en *Viridantha* es basifija; sin embargo, una revisión cuidadosa permitió ver que no se insertan justo en la base de la antera, sino un poco más arriba, siendo entonces subbasifijas.

Carácter 29. Los estambres de las especies muestreadas pueden sobrepasar el largo de los pétalos o bien ser más cortos que estos.

Carácter 30. Las ramas estilares espiral-conduplicado fueron aquellas donde sus ramas estilares se conduplican, mientras que las de tipo erecto-simple tienen ramas estilares erectas. Este carácter se tomó de Brown y Gilmartin (1984, 1989).

Anexo 4. Matriz con la codificación de los caracteres morfológicos

| Taxa/Caracteres | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 20 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 30 |
| <i>Pseudalcantarea</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>viridiflora</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tillandsia</i> | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>balsasensis</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>T. chusgonensis</i> | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. fuchsii</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. heteromorpha</i> | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. ionantha</i> | 0 | 0 | 3 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. limbata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. malyi</i> | 1 | 1 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. oblivata</i> | 0 | 1 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ? | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Continuación... | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

| | | | |
|-------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| <i>T. reducta</i> | 1 1 4 1 0 0 0 0 0 0 | 1 0 0 0 0 0 0 0 0 ? | 0 0 4 1 0 0 0 1 1 1 |
| <i>T. schiedeana</i> | 0 1 5 1 1 1 3 0 0 0 | 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 | 0 0 2 0 1 1 1 0 0 0 |
| <i>T. stellifera</i> | 1 1 4 1 0 0 0 0 0 0 | 1 0 1 0 0 0 1 0 0 ? | 0 0 4 1 0 0 0 1 1 1 |
| <i>T. tectorum</i> | 1 1 4 1 0 0 0 0 0 0 | 0 0 0 0 0 0 1 0 0 ? | 0 0 4 1 0 0 0 1 1 1 |
| <i>T. tomekii</i> | 1 1 4 1 0 0 0 0 0 0 | 1 0 1 0 0 0 1 0 0 ? | 0 0 4 1 0 0 0 1 1 1 |
| <i>Viridantha</i> | 0 0 3 1 1 0 1 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>atroviridipetala</i> | | | |
| <i>V. boqueronensis</i> | 0 0 2 1 1 0 2 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 0 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. caballosensis</i> | 0 0 3 1 1 0 1 1 1 1 | 1 0 0 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. curvifolia</i> | 0 0 2 1 1 1 3 0 0 0 | 0 1 0 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. grandispica</i> | 0 0 3 1 1 0 1 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. ignesiaae</i> | 0 0 3 1 1 0 1 1 1 1 | 1 0 0 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. lepidosepala</i> | 0 0 5 1 1 1 3 0 0 0 | 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. mauryana</i> | 0 0 3 1 1 1 3 0 0 0 | 0 1 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |

Continuación...

| | | | |
|-------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| <i>V. penascoensis</i> | 0 0 2 1 1 0 2 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 0 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. plumosa</i> | 0 0 3 1 1 0 1 0 0 0 | 1 0 0 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. rzedowskiana</i> | 0 0 3 1 1 1 3 0 0 0 | 0 1 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. secundifolia</i> | 0 0 2 1 1 1 3 0 0 0 | 0 1 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. tortilis</i> | 0 0 5 1 1 1 3 0 0 0 | 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. uniflora</i> | 0 0 2 1 1 0 2 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 0 3 0 0 0 0 1 1 1 |
| <i>V. yagulensis</i> | 0 0 3 1 1 0 1 0 0 0 | 1 0 1 0 0 1 1 0 0 1 | 0 1 3 0 0 0 0 1 1 1 |

Anexo 5. Ilustración de especies



Figura 23. Especies del clado A. **A.** *Tillandsia stellifera* **B.** *T. tomekii* **C.** *T. heteromorpha* y **D.** *T. malyi*.

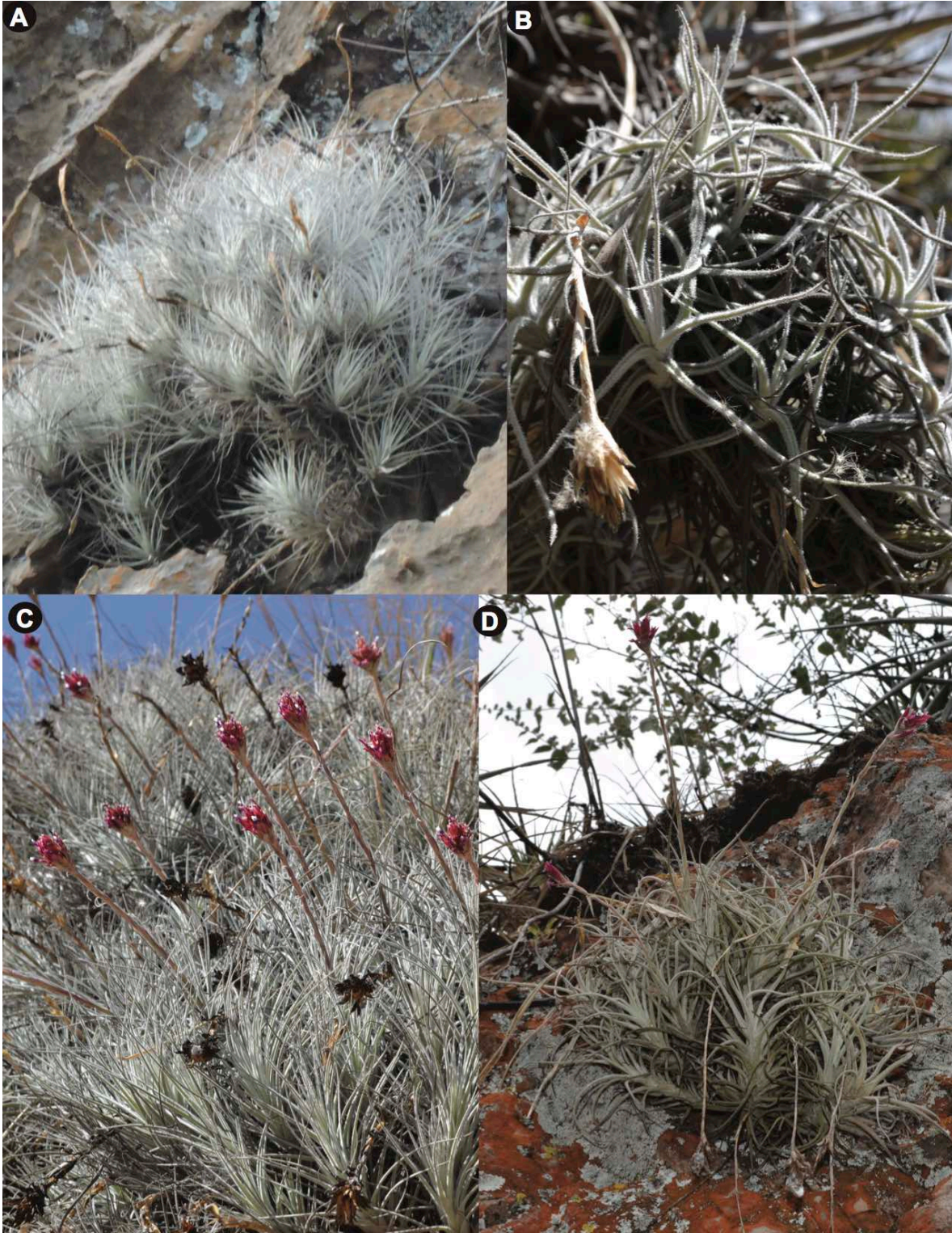


Figura 24. Algunas especies del clado B. **A.** *Tillandsia balsasensis* **B.** *T. chusgonensis* **C.** *T. tectorum* **D.** *T. oblivata*.

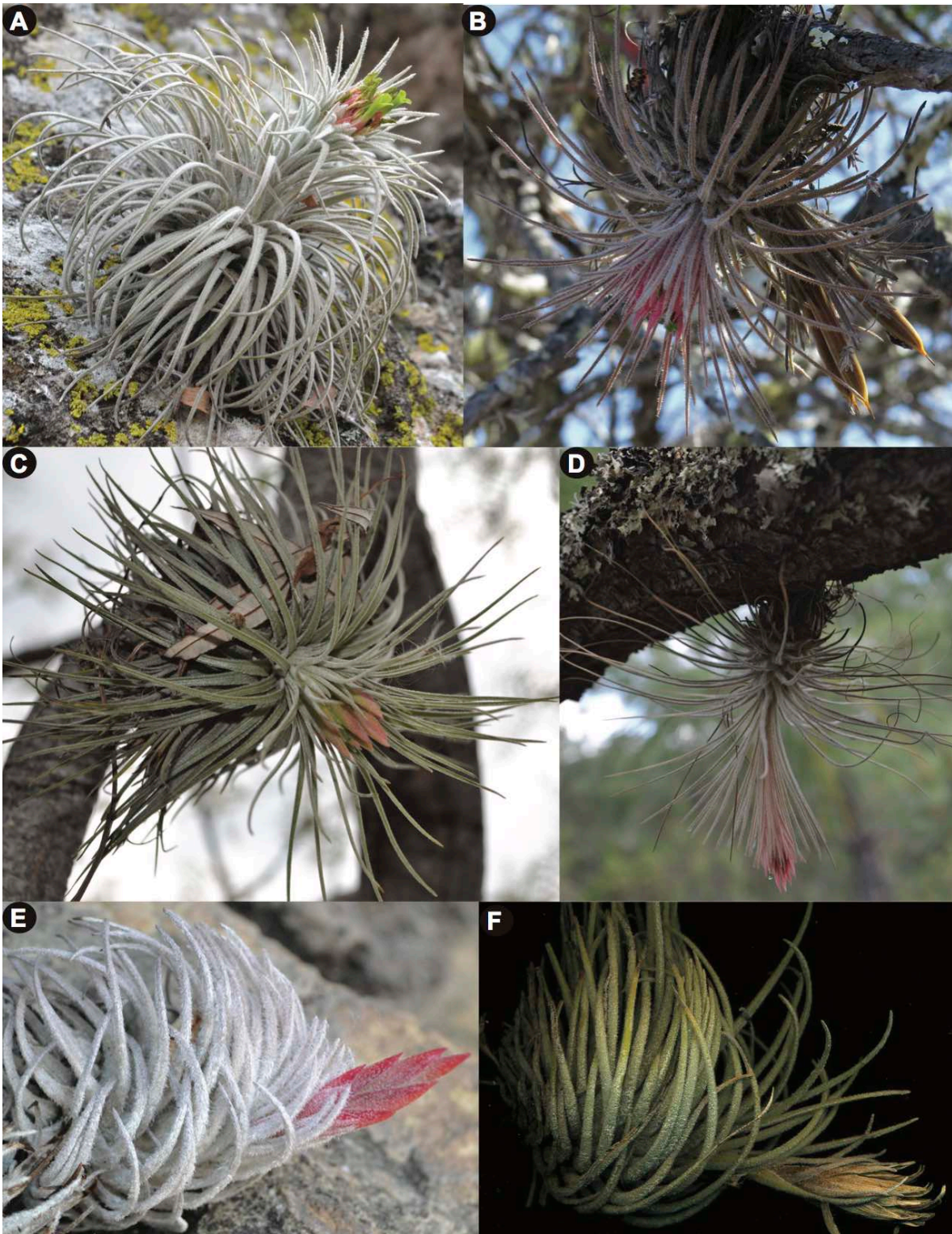


Figura 25. Algunas especies de los clados C y D. **A.** *Viridantha yagulensis* **B.** *V. atroviridipetala* **C.** *V. grandispica* **D.** *V. plumosa* **E.** *V. penascoensis* **F.** *V. boqueronensis*.

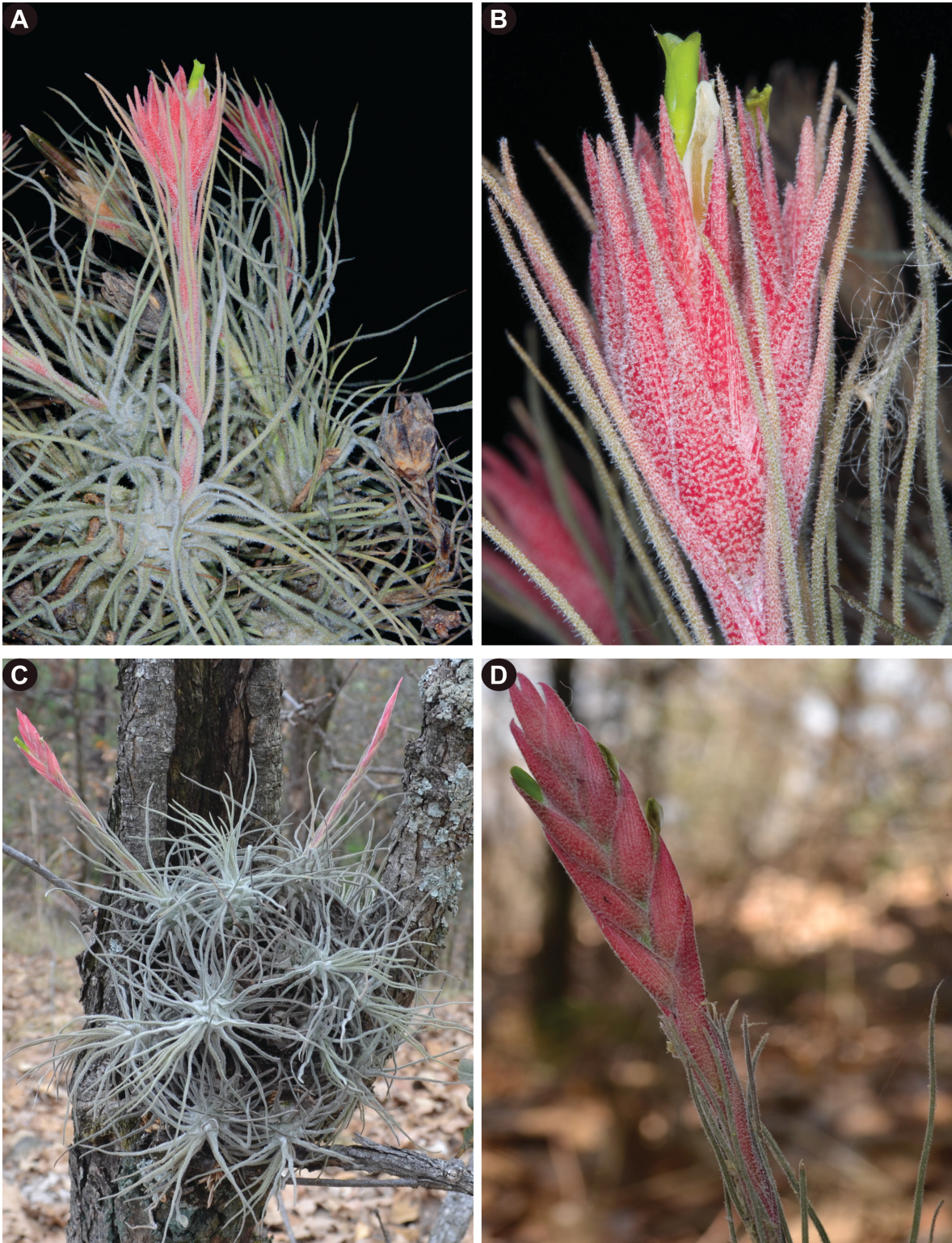


Figura 26. Especies del clado E. **A.** *Viridantha caballosensis* **B.** Espigas de *V. caballosensis* **C.** *V. ignesiae* **D.** Espiga de *V. ignesiae*.

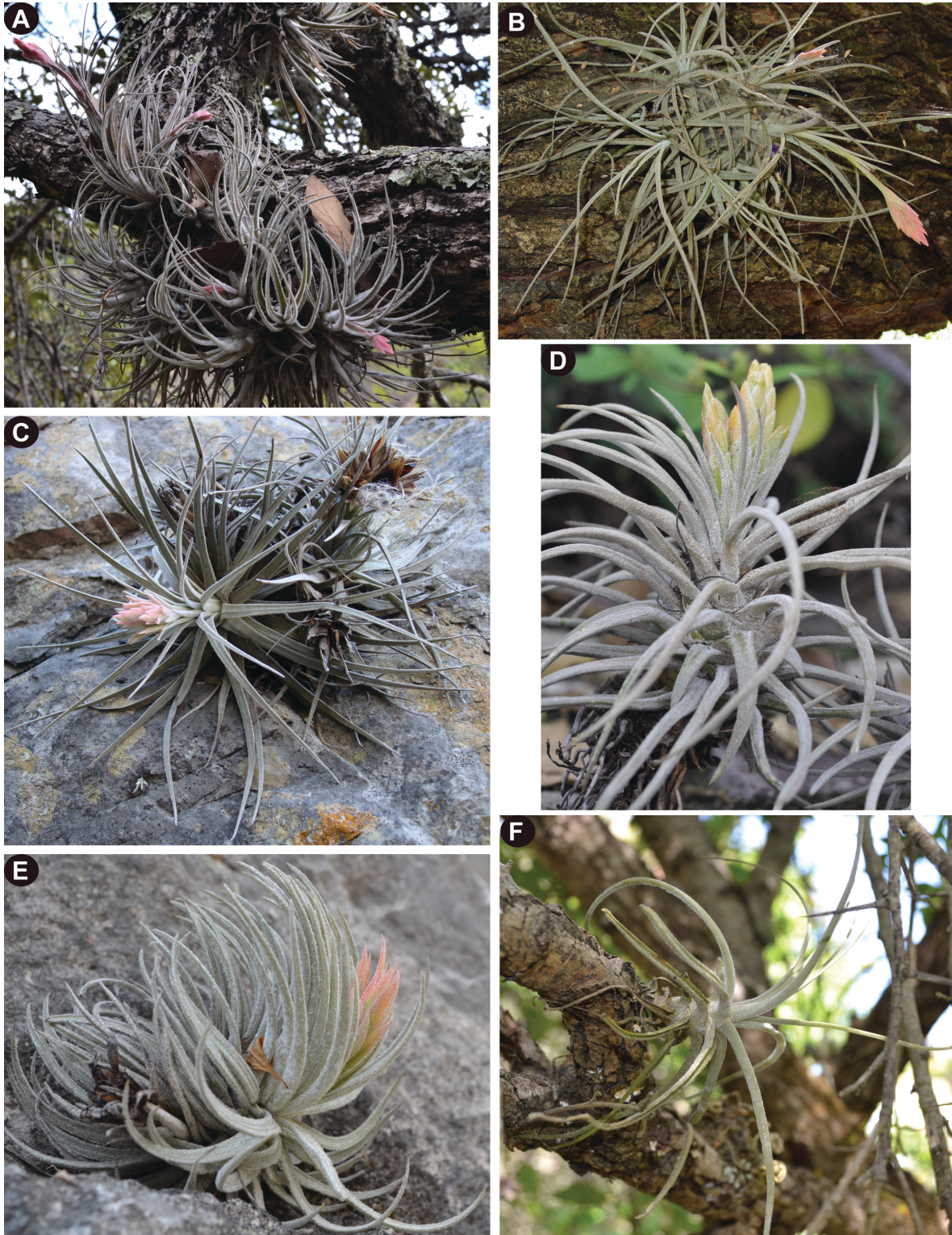


Figura 27. Especies del clado F. **A.** *Viridantha curvifolia* **B.** *V. tortilis* **C.** *V. mauryana* **D.** *V. rzedowskiana* **E.** *V. secundifolia* **F.** *V. lepidosepala*.

Anexo 6. Otros productos del proyecto



Revista Mexicana de Biodiversidad

Revista Mexicana de Biodiversidad 89 (2018): 1012 - 1032



Taxonomía y sistemática

Revisión taxonómica del género *Viridantha* (*Tillandsia* subgénero *Viridantha sensu stricto*)

Taxonomic revision of the genus Viridantha (*Tillandsia subgenus Viridantha sensu stricto*)

Rodrigo Alejandro Hernández-Cárdenas ^{a, b, *}, Adolfo Espejo-Serna ^b y Ana Rosa López-Ferrari ^b

^a Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida San Rafael Atlixco 186, 09340 Ciudad de México, México

^b Herbario Metropolitano, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Avenida San Rafael Atlixco 186, 09340 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: ralejandroh@gmail.com (R.A. Hernández-Cárdenas)

Recibido: 31 agosto 2017; aceptado: 9 julio 2018

Resumen

Se presenta una revisión taxonómica de las especies del género *Viridantha* Espejo, taxón que algunos autores consideran como *Tillandsia* subgénero *Viridantha* s. str. Se registran 14 especies en el género. Se proponen las combinaciones *Viridantha boqueronensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., *V. grandispica* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr. y *V. teloloapanensis* (Ehlers y Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr. Se propone elevar a *T. atroviridipetala* Matuda var. *yagulensis* Ehlers al nivel específico con el nombre de *V. yagulensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr. Asimismo, se describe *V. rzedowskiana* Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., como especie nueva para la ciencia. Se proporciona una clave de identificación, descripciones morfológicas, lista de ejemplares examinados, datos ecológicos, comentarios taxonómicos y mapas de distribución para todos los taxones. En 6 de las especies, no se encontraron ejemplares con fruto.

Palabras clave: Bromeliaceae; México; Taxonomía; Tillandsioideae; *Viridantha rzedowskiana*; *Viridantha yagulensis*

Abstract

A taxonomic revision of the genus *Viridantha* Espejo is provided, *Viridantha* is also considered by some authors as *Tillandsia* subgenus *Viridantha* s. str. Fourteen species are recorded for the genus. The new combinations *Viridantha boqueronensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., *V. grandispica* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., and *V. teloloapanensis* (Ehlers y Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr. are exposed. We propose rise to specific rank to *T. atroviridipetala* Matuda var. *yagulensis* Ehlers with the name *V. yagulensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr. *V. rzedowskiana* Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., is proposed as new to science.

ISSN versión electrónica: 2007-8706; Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (4.0) <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2453>

A key to the taxa, morphological descriptions, a list of specimens examined, ecological data, taxonomic comments, and distribution maps are given for all the taxa. In 6 of the species, no specimens with fruit were found.

Keywords: Bromeliaceae; Mexico; Taxonomy; Tillandsioideae; *Viridantha rzedowskiana*; *Viridantha yagulensis*

Introducción

Viridantha Espejo es un género endémico de México y se ha reportado en los estados de Aguascalientes, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Zacatecas. Las entidades con mayor número de especies citadas son Jalisco (5), Hidalgo (4), México (4) y Oaxaca (4), mientras que para Aguascalientes y San Luis Potosí sólo se registra 1 especie (Espejo-Serna, 2002, 2012; Espejo-Serna et al., 2004, 2007, 2010; Pulido-Esparza et al., 2004). Entre las características distintivas del grupo destacan las rosetas compactas, las flores proterandras, dísticas, con los pétalos de color verde oscuro en la porción apical y blancos hacia la base, los estambres de igual longitud y con los filamentos aplanados, filiformes, las anteras basifijas de 2 a 4 mm de largo y el estigma de tipo simple erecto (Brown y Gilmartin, 1989). Las especies del género crecen en bosques de *Quercus*, tropicales caducifolios y matorrales xerófilos (sensu Rzedowski, 2006). Además, *Viridantha*, junto con otras especies de los géneros *Hechtia* Klotzsch y *Tillandsia* L. constituyen elementos característicos de riscos, acantilados, cañones y peñascos (Espejo-Serna, 2002, 2012).

En la revisión del género *Viridantha*, Espejo-Serna (2002) incluyó 6 especies: *Viridantha atroviridipetala* (Matuda) Espejo, *V. ignesia* (Mez) Espejo, *V. lepidosepala* (L. B. Sm.) Espejo, *V. mauryana* (L. B. Sm.) Espejo, *V. plumosa* (Baker) Espejo y *V. tortilis* (Klotzsch ex Baker) Espejo. Posteriormente, Ehlers en 2004, publicó *Tillandsia penascoensis* con material procedente del peñón de San Mateo Peñasco, Oaxaca y Espejo-Serna et al. (2007) la transfirieron a *Viridantha*; más tarde, López-Ferrari y Espejo-Serna (2009) publicaron la combinación *Viridantha curvifolia* (Ehlers y Rauh) López-Ferrari et Espejo basándose en *Tillandsia tortilis* Klotzsch ex Baker ssp. *curvifolia* Ehlers et Rauh; finalmente, González-Rocha et al. (2016) realizaron la combinación *Viridantha caballosensis* (Ehlers) Gonz.-Rocha, Espejo et López-Ferr. con base en *Tillandsia caballosensis* Ehlers, quedando *Viridantha* entonces conformado por 9 especies.

Cabe mencionar que no se cuenta con un tratado taxonómico actualizado que integre todas las especies que conforman al género *Viridantha*, sólo hay información dispersa en diferentes tratamientos, ej. Flora del Bajío y regiones adyacentes (Espejo-Serna et al., 2010), Flora

de Guerrero (Diego-Escobar et al., 2013), Flora Novogaliciana (McVaugh, 1989), Flora del Valle de México (Hernández, 2001), Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (López-Ferrari y Espejo-Serna, 2014) y Las Bromeliaceae del estado de Morelos (González-Rocha et al., 2016).

En el trabajo de Ehlers (2009) se mencionaron 8 especies de *Viridantha*, que son tratadas como *Tillandsia* con flores de color verde oscuro de México (the green-blooming, small, grey Tillandsias from Mexico). Sin embargo, Ehlers no hizo una revisión profunda y representativa de *exsiccata* depositados en herbarios institucionales mexicanos, por lo que los mapas y las descripciones de los taxones no reflejan la variación morfológica natural de las especies, ni su distribución real en el territorio nacional.

Barfuss et al. (2016) en su estudio taxonómico y filogenético de la subfamilia Tillandsioideae basado en marcadores moleculares, obtuvieron 14 clados para *Tillandsia* s. l., entre los que se encuentran los subgéneros *Pseudovriesia* y *Viridantha*, incluyendo en este último a las especies del complejo *Tillandsia tectorum* E. Morren de Sudamérica (Hromadnik, 2005). Sin embargo, estos autores sugieren la necesidad de realizar más estudios usando loci adicionales de ADN y un mayor número de especies, para poder proponer una clasificación más detallada de *Tillandsia*.

Además de lo sugerido por Barfuss et al. (2016), es importante también tomar en cuenta los resultados obtenidos en estudios anatómicos, biogeográficos, genéticos, palinológicos y fisiológicos, entre otros, para corroborar las clasificaciones propuestas hasta el momento. El objetivo del presente trabajo es presentar el tratamiento taxonómico de las especies que integran al género *Viridantha*.

Materiales y métodos

Se recopiló información referente a *Viridantha* en revisiones, floras y listados, así como los protólogos de cada especie. Se consultaron las bases de datos electrónicas del Herbario WU (<http://herbarium.univie.ac.at>), Tropicos (<http://www.tropicos.org>) del Missouri Botanical Garden y JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org>). Se estudió material herborizado depositado en las siguientes colecciones institucionales nacionales y extranjeras: CHAPA, ENCB, F, FCME, GH, HUAA, IBUG, IEB, MEXU, MICH, P, SEL, UAGC, UAMIZ,

US, VT, XAL y WU (Thiers, <http://sweetgum.nybg.org/science/ih>). Se revisó el material tipo de todos los nombres involucrados en el estudio y se cotejó con lo asentado en los protólogos. Se recolectaron especímenes y se tomaron fotografías *in situ* de las diferentes especies estudiadas; la recolección y preservación de los ejemplares se realizó siguiendo los métodos propuestos por Aguirre-León (1986); el primer juego de los especímenes recolectados se depositó en el herbario UAMIZ y los duplicados en IBUG y MEXU. Del material examinado y del recolectado en campo se seleccionaron especímenes completos para obtener información y generar una clave de identificación y descripciones de cada taxón, con excepción de *T. boqueronensis* Ehlers y *T. teloloapanensis* Ehlers y Lautner, de las cuales se obtuvo la información sólo de los protólogos. Los mapas de distribución se generaron en el programa QGIS 2.18 (QGIS Development Team, 2016) con base en los datos de ubicación geográfica de todos los ejemplares examinados. Las nuevas combinaciones se realizaron de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (McNeill et al., 2012).

Resultados

Se revisaron 487 ejemplares correspondientes a 406 números de recolecta, incluyendo los ejemplares que Ehlers (2009) describió como *Tillandsia atroviridipetala* Matuda var. *longepedunculata* Ehlers, *T. atroviridipetala* Matuda var. *yagulensis* Ehlers, *T. boqueronensis*, *T. grandispica* Ehlers y *T. teloloapanensis*. Dichos taxa presentan las características morfológicas de *Viridantha*, por lo que fue necesario hacer los cambios nomenclaturales correspondientes.

En total se registran 14 especies, incluyendo a *Viridantha rzedowskiana* Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr. especie aquí propuesta como nueva para la ciencia: *V. atroviridipetala*, *V. boqueronensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *V. caballosensis*, *V. curvifolia*, *V. grandispica* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *V. ignesia*, *V. lepidosepala*, *V. mauryana*, *V. penascoensis*, *V. plumosa*, *V. rzedowskiana*, *V. teloloapanensis* (Ehlers y Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *V. tortilis* y *V. yagulensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr. (figs. 1, 2).

Las especies de *Viridantha* pueden ser tanto epífitas como rupícolas (tabla 1) y algunas epífitas pueden ser rupícolas accidentales y/o viceversa (ej. *Viridantha atroviridipetala*).

Viridantha se registra en 7 tipos de vegetación (*sensu* Rzedowski, 2006). El género habita en bosques tropicales caducifolios y en bosques de *Quercus*. *V. caballosensis*, *V.*

ignesia y *V. plumosa* se mencionan del bosque templado, mientras que el resto tiene afinidad por vegetación tropical y/o xérica (tabla 1). La floración por lo general ocurre de febrero a mayo, durante la temporada de secas, con excepción de *V. rzedowskiana*, que florece de septiembre a noviembre.

El estado con mayor diversidad es Oaxaca con 7 especies, seguido por Guerrero y Jalisco con 6, mientras que Durango y San Luis Potosí solo presentan 1 (tabla 1). Los taxones ampliamente distribuidos son: *V. atroviridipetala* y *V. lepidosepala*; por otro lado *V. boqueronensis*, *V. penascoensis* y *V. yagulensis* crecen en Oaxaca, *V. caballosensis* y *V. teloloapanensis* en Guerrero, *V. mauryana* es endémica de Hidalgo y *V. rzedowskiana* de Morelos (tabla 1; figs. 3, 4).

Descripción

Viridantha Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 27. 2002. Tipo: *Viridantha plumosa* (Baker) Espejo.

Tillandsia subgénero *Viridantha* (Espejo) W. Till et Barfuss, Phytotaxa 279 (1): 47. 2016. *pro parte* (sólo especies mexicanas).

Plantas herbáceas, perennes, rupícolas y/o epífitas, acaules a cortamente caulescentes, monoicas monoclinas, solitarias a cespitosas, de menos de 30 cm de alto. Tallos cortos, inconspicuos, cubiertos completamente por las vainas de las hojas. Hojas con vainas a veces conspicuamente diferentes de las láminas o casi indistinguibles de las mismas; vainas lustrosas, lepidotas, glabras hacia la base en ambas superficies; láminas enteras, lineares a largamente triangulares, margen entero, densamente lepidotas. Inflorescencias terminales, simples a compuestas, pedunculadas a sésiles; brácteas del pedúnculo foliáceas, reduciéndose en tamaño hacia el ápice del pedúnculo, densamente lepidotas; espigas aplanadas a rollizas; flores disticas, perfectas, actinomorfas, tubiformes, sésiles, proterandras, erectas a adpresas; brácteas florales simétricas, superficie adaxial glabra; sépalos libres o cortamente connados en la base, simétricos, por lo general carinados, superficie adaxial glabra; pétalos libres, simétricos, de color verde oscuro en el ápice, blancos hacia la base, estrechamente oblongos, glabros; estambres inclusos, libres, iguales en tamaño; filamentos blancos, filiformes; anteras sub-basifijas; pistilo inclusivo; ovario súpero, verde; estilo blanco verdoso; ramas estilares 3, la superficie estigmática en la parte adaxial de las mismas, formando una estructura estigmática de tipo simple erecto. Fruto una cápsula verde, parda pálida al madurar, estrechamente oblonga, rostrada en el ápice; semillas numerosas, con un apéndice basal plumoso, blanco.

Clave para identificar las especies del género *Viridantha*.

| | |
|---|----------------------------|
| 1. Rosetas irregulares en contorno general o falciformes | 2 |
| 1. Rosetas esféricas en contorno general | 6 |
| 2. Inflorescencia compuesta | <i>V. boqueronensis</i> |
| 2. Inflorescencia simple | 3 |
| 3. Rosetas falciformes, hojas falcadas | 4 |
| 3. Rosetas irregulares, hojas escuarrosas | 5 |
| 4. Plantas por lo general mayores de 5.1 cm de alto; pedúnculo mayor de 2.1 cm de largo | <i>V. curvifolia</i> |
| 4. Plantas por lo general menores de 5 cm de alto; pedúnculo menor de 2.1 cm de largo | <i>V. penascoensis</i> |
| 5. Pedúnculo de más de 4.1 cm de largo y menor de 2 mm de diámetro | <i>V. tortilis</i> |
| 5. Pedúnculo de menos de 4 cm de largo y mayor de 4 mm de diámetro | <i>V. lepidosepala</i> |
| 6. Pedúnculo de más de 4.1 cm de largo | 7 |
| 6. Pedúnculo menor de 4 cm de largo | 9 |
| 7. Inflorescencia con una sola espiga, de más de 3.1 cm de largo, aplanada a rolliza, rara vez con 2 espigas laterales más cortas y adpresas a la principal | <i>V. ignesia</i> |
| 7. Inflorescencia con 2 o más espigas, de menos de 3 cm de largo, aplanadas | 8 |
| 8. Ancho de la lámina foliar en su base, mayor de 2.1 mm; brácteas florales triangulares a ovadas, carinadas a todo lo largo abaxialmente | <i>V. plumosa</i> |
| 8. Ancho de lámina foliar en su base, menor de 2 mm; brácteas florales elíptico-oblongas, carinadas sólo cerca del ápice abaxialmente | <i>V. caballosensis</i> |
| 9. Lámina foliar de más de 7.1 mm de ancho; anteras por lo general negras | <i>V. mauryana</i> |
| 9. Lámina foliar de menos de 7 mm de ancho; anteras verdes a pardas | 10 |
| 10. Plantas cortamente caulescentes; brácteas florales elípticas | <i>V. yagulensis</i> |
| 10. Plantas acaules; brácteas florales ovadas a ampliamente ovadas, lanceoladas o triangulares | 11 |
| 11. Espigas de más de 3.1 cm de largo y más de 1 cm de ancho | 12 |
| 11. Espigas de menos de 3 cm de largo y menos de 1 cm de ancho | 13 |
| 12. Vainas foliares ampliamente ovadas a cuadradas, lámina mayor de 4 mm de ancho; sépalos de menos de 1.6 cm | <i>V. rzedowskiana</i> |
| 12. Vainas foliares estrechamente oblongas, lámina menor de 4 mm de ancho; largo de los sépalos mayor a 1.5 cm | <i>V. grandispica</i> |
| 13. Lámina foliar mayor de 4 mm de ancho; espigas generalmente menos de 3; bráctea floral menor de 1.5 cm de largo | <i>V. teloloapanensis</i> |
| 13. Lámina foliar menor de 4 mm de ancho; espigas generalmente más de 3; bráctea floral mayor de 1.5 cm largo | <i>V. atroviridipetala</i> |

Descripciones de las especies del género *Viridantha*

1) *Viridantha atroviridipetala* (Matuda) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 28-29, f. 1. 2002. *Tillandsia atroviridipetala* Matuda, Cact. Suc. Mex. 2(3): 53-54, f. 40. 1957. Tipo: México. Estado de México: Puente de Calderón, en orilla de arroyo, epífita en ramas de *Taxodium mucronatum*, 17 de octubre de 1955, E. Matuda 32632 (holotipo MEXU (extraviado)); neotipo designado por Espejo en Acta Bot. Méx. 60: 28-29. 2002. México. Hidalgo: 5 km al E de Metzquititlán, J. Rzedowski 19504 (neotipo: ENCB!; isoneotipos: MEXU!, MICH!).

Plantas epífitas, rara vez rupícolas, acaules, a veces cortamente caulescentes, en floración de 5-10 cm de alto, de 4-12 (15) cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas

solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, recurvadas, más cortas que la inflorescencia; vainas pardas pálidas a algo amarillas en ambas superficies, oblongas a obovadas, de (0.5) 1-2 cm de largo, de 0.5-1 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas grisáceas, estrechamente triangulares a lineares, de 3-9 cm de largo, de 2-3.5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia sésil a cortamente pedunculada, erecta, compuesta, con 4-7 espigas; pedúnculo inconspicuo, de hasta 2.5 cm de largo, y 1-5 mm de diámetro, cubierto por las hojas superiores y las brácteas; brácteas del pedúnculo más largas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, estrechamente elípticas, de 1.5-3 cm de largo, de 0.5-1 cm de ancho; flores

2-4 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, lanceoladas a estrechamente triangulares, de 1.5-2.5 cm de largo, de 0.5-0.8 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice agudo a cortamente acuminado, conspicuamente nervadas, carinadas, superficie abaxial lepidota; sépalos rojo-rosados hacia el ápice, blanco-verdosos hacia la base, lanceolados, de 1-1.7 cm de largo, de 3-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice atenuado, al menos los 2 posteriores carinados, esparcidamente lepidotos en la superficie abaxial; pétalos de 1.5-2 cm de largo, de 2-3 mm de ancho, ápice obtuso a subagudo; filamentos de 1-1.5

cm de largo; anteras de color verde claro, de 2-3.5 mm de largo; ovario elipsoide, de 3-4 mm de largo, de 2-3 mm de diámetro, estilo de 0.5-1 cm de largo. Fruto de 2.5-4 cm de largo, de 4-6 mm de diámetro; semillas de 2.5-3.5 mm de largo, coma de 2-2.5 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha atroviridipetala* se distribuye en el Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Zacatecas (fig.

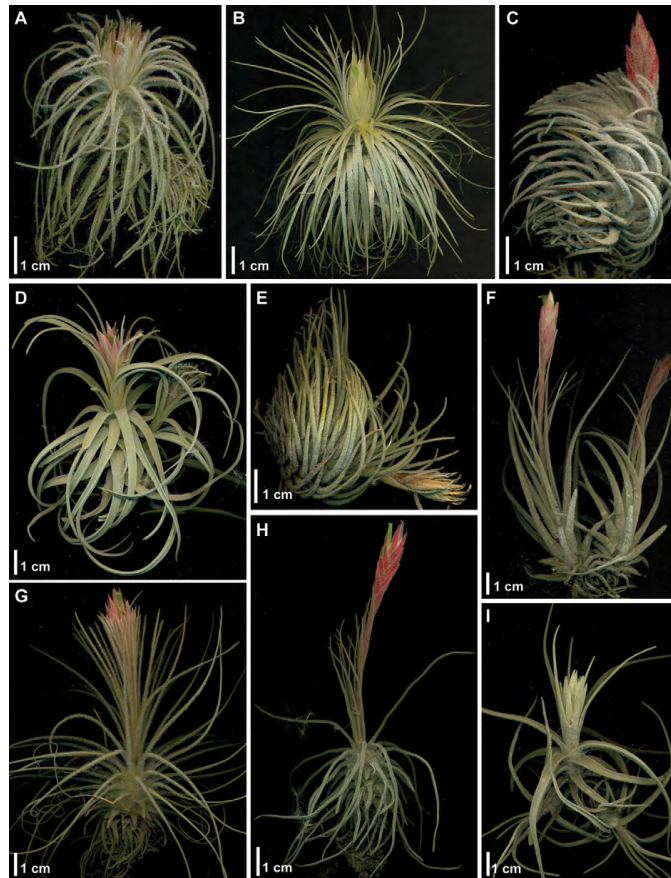


Figura 1. Plantas de algunas especies del género *Viridantha*. A: *V. atroviridipetala*; B: *V. grandispica*; C: *V. penascoensis*; D: *V. mauryana*; E: *V. boqueronensis*; F: *V. curvifolia*; G: *V. plumosa*; H: *V. ignesia*; I: *V. lepidosepala* (Fotos R. A. Hernández-Cárdenas).

3). Crece en bosques de galería, de *Quercus*, espinosos, tropicales caducifolios, matorrales xerófilos y pastizales con árboles aislados; epífita de *Acacia pennatula* (Schltdl. y Cham.) Benth., *Beaucarnea gracilis* Lem., *Bursera cuneata* (Schltdl.) Engl., *Bursera* spp., *Ipomoea* spp., *Juniperus* spp., *Lysiloma* spp., *Mimosa* spp., *Myrtillocactus* spp., *Opuntia* spp., *Pachycereus* spp. y *Quercus* spp., en

elevaciones de 1,200 a 2,400 m. Florece y fructifica de enero a abril. Nombres comunes: gallito, gallitos, gallinita y piñita.

Ejemplares examinados: Estado de México. Ixtapan de la Sal: E. Matuda et al. 30414 (MEXU). Valle de Bravo: M. Flores Cruz et al. 715 (UAMIZ). Guanajuato. Guanajuato: A. Dugés s.n. (GH); J. Kishler 541 (MEXU);

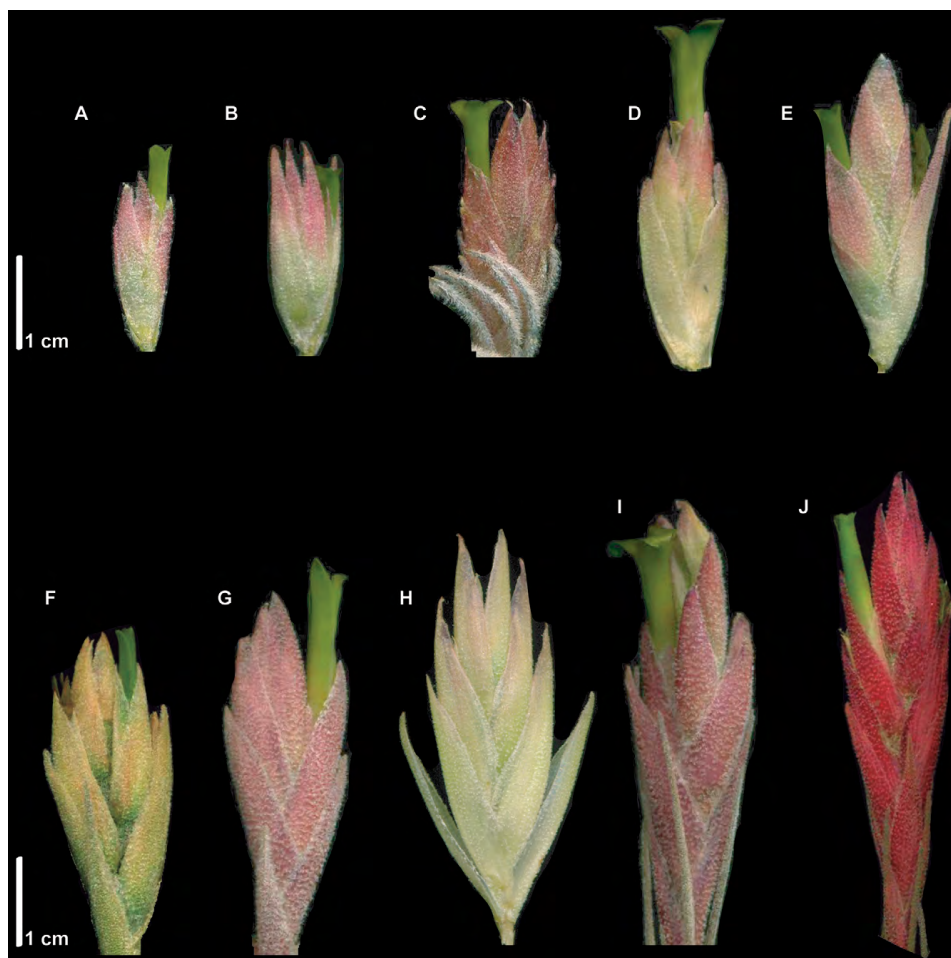


Figura 2. Espigas de algunas especies del género *Viridantha*. A: *V. plumosa*; B: *V. atroviridipetala*; C: *V. penascoensis*; D: *V. yagulensis*; E: *V. mauryana*; F: *V. lepidosepala*; G: *V. tortilis*; H: *V. grandispica*; I: *V. curvifolia*; J: *V. ignesia* (Fotos R. A. Hernández-Cárdenas).

Tabla 1

Vegetación, hábito y distribución de las especies del género *Viridantha*. Abreviaturas de la vegetación: BQ: bosque de *Quercus*; B-Es: bosque espinoso; BG: bosque de galería; BC: bosque de coníferas; BTC: bosque tropical caducifolio; MX, matorral xerófilo; P, pastizal. Abreviaturas de los Estados: AGS: Aguascalientes; DGO: Durango; GTO: Guanajuato; GRO: Guerrero; HGO: Hidalgo; JAL: Jalisco; MEX: Estado de México; MCH: Michoacán; MOR: Morelos; OAX: Oaxaca; PUE: Puebla; QRO: Querétaro; SLP: San Luis Potosí; ZAC: Zacatecas.

| Especies | Vegetación | Hábito | Estado |
|------------------------------------|---------------------------|--------------------|--|
| <i>Viridantha atroviridipetala</i> | B-Es, BG, BQ, BTC, MX, PZ | Epífita y rupícola | AGS, GTO, GRO, HGO, JAL, MEX, MCH, MOR, OAX, PUE, QRO, ZAC |
| <i>V. boqueronensis</i> | BTC | Rupícola | OAX |
| <i>V. caballosensis</i> | BQ | Epífita | GRO |
| <i>V. curvifolia</i> | BG, BQ, MX | Epífita y rupícola | AGS, GTO, QRO, ZAC |
| <i>V. grandispica</i> | BTC, MX | Epífita | GRO, JAL, MCH, MOR, OAX, ZAC |
| <i>V. ignesia</i> | BQ | Epífita | GRO, JAL, MEX, MCH, MOR |
| <i>V. lepidosepala</i> | BG, BC, BQ, BTC, PZ, MX | Epífita y rupícola | AGS, GTO, HGO, JAL, MEX, MCH, PUE, QRO, ZAC |
| <i>V. mauryana</i> | MX | Rupícola | HGO |
| <i>V. penascoensis</i> | BTC | Rupícola | OAX |
| <i>V. plumosa</i> | BC, BQ | Epífita | GRO, MEX, OAX, PUE |
| <i>V. rzedowskiana</i> | BTC | Rupícola | MOR |
| <i>V. teloloapanensis</i> | BTC | Rupícola | GRO |
| <i>V. tortilis</i> | BC, BQ, MX | Epífita y rupícola | DGO, GTO, HGO, JAL, QRO, SLP |
| <i>V. yagulensis</i> | BTC | Rupícola | OAX |

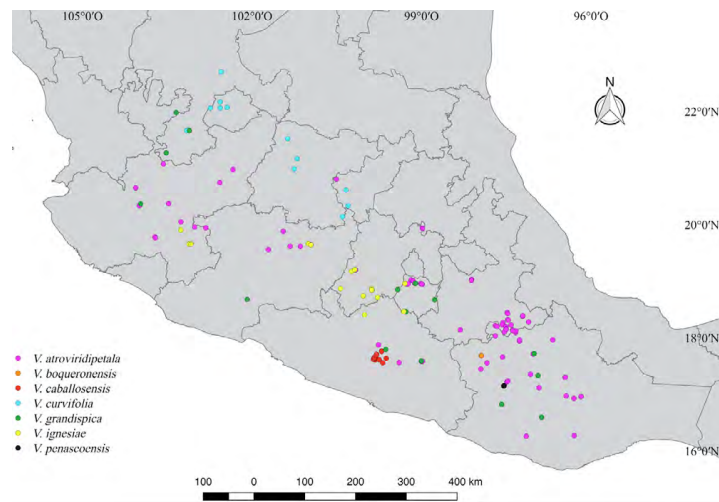


Figura 3. Mapa de distribución de *Viridantha atroviridipetala*, *V. boqueronensis*, *V. caballosensis*, *V. curvifolia*, *V. grandispica*, *V. ignesia* y *V. penascoensis*.

- J. Rzedowski 45555* (IEB). San Felipe: *J. Rzedowski 39672* (ENCB, IEB). Guerrero. Atlixac: *R. Cruz Durán 5504* (FCME); *A. Espejo et al. 6805* (UAMIZ). Chilpancingo de los Bravo: *A. E. Domínguez Adame 182* (FCME). Coyuca de Catalán: *G. B. Hinton et al. 10129* (GH). Eduardo Neri: *R. Cruz Durán y M. E. García 708* (FCME, MEXU); *M. Flores Cruz et al. 994* (UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas et al. 2110* (UAMIZ). Tixtla de Guerrero: *E. Velázquez 1425* (FCME, UAMIZ). Hidalgo. Atotonilco el Grande: *C. Medina et al. 2530* (CHAPA, ENCB, IEB, MEXU). San Agustín Mezquitlán: *A. R. López-Ferrari et al. 3279* (UAMIZ); *J. Rzedowski 19504* (ENCB, MEXU). JALISCO. Ahualulco de Mercado: *M. A. García-Martínez 206* (IBUG). Arandas: *A. Rodríguez et al. 2414* (IBUG, IEB). Etzatlán: *J. Guerrero Nuño et al. 1180A* (IEB). Ixtlahuacán del Río: *C. L. Díaz Luna 5431* (ENCB). Jocotepec: *J. Guerrero Nuño et al. 701* (IBUG); *J. A. Machuca N. 6420* (IEB). Mazamitla: *R. Ehlers y K. Ehlers EM941402* (WU); *G. Noller s.n.* (WU). Quitupan: *A. Espejo et al. 6522* (UAMIZ). San Cristóbal de la Barranca: *P. Carillo-Reyes et al. 2043* (IBUG). San Gabriel: *M. Castañeda-Zárata MCZ-464* (MEXU); *M. Cházaro B. et al. 7532* (IBUG). San Martín Hidalgo: *M. Cházaro B. et al. 6499* (IEB); *J. Guerrero Nuño 707* (IBUG). San Miguel el Alto: *A. Rodríguez et al. 1637* (IBUG). Tapalpa: *M. Cházaro B. et al. 5895* (ENCB, IBUG, MEXU); *R. McVaugh 25954* (MEXU). Tecolotlán: *R. Ehlers EM001807 "001802"* (WU); *R. Ehlers y K. Ehlers EM001807* (WU). Tuxcueca: *L. M. V. de Puga y S. Carvajal H. 9821* (IBUG). Michoacán. Aquila: *L. M. V. de Puga 14502* (IBUG). Charo: *A. Espejo y A. R. López-Ferrari 4905* (UAMIZ). Erongaricuaró: *H. Díaz Barriga 2026* (ENCB, IBUG, IEB, MEXU); *R. Hernández-Cárdenas 2097* (UAMIZ); *E. Mayo 290* (ENCB, IEB), *533* (ENCB); *J. Rzedowski 48955* (IEB), *51630* (IEB). Huaniqueo: *A. R. López-Ferrari et al. 2957* (UAMIZ); *P. Silvia-Sáenz 897* (IEB), *987* (IEB). Jiquilpan de Juárez: *M. Cházaro B. et al. 7524* (IEB). Morelia: *G. Cornejo Tenorio y G. Ibarra Manríquez 3082* (IEB, MEXU); *H. Díaz Barriga 3577* (ENCB, IEB, MEXU); *M. Flores Cruz et al. 742* (UAMIZ); *B. Foster 13* (GH); *C. Medina G. 2236* (IEB). Pátzcuaro: *J. Rzedowski 49460* (IEB). Penjamillo: *E. Pérez C. 3297* (IEB). Zináparo: *E. Pérez C. 1104* (IEB), *1105* (IEB). Morelos. Cuernavaca: *A. Espejo y A. R. López-Ferrari 5005* (UAMIZ); *A. Espejo et al. 5441* (UAMIZ), *6034* (UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas 2082* (UAMIZ); *F. Miranda 1307* (MEXU). Tepoztlán: *J. Ceja et al. 782* (IEB, UAMIZ); *J. Espinosa 237* (ENCB, MEXU); *R. Ma. Murillo s.n.* (FCME); *M. Ortiz Olguín 194* (FCME); *A. Pulido Esparza et al. 114* (UAMIZ); *V. Sánchez et al. 8* (MEXU, UAMIZ); *J. Vázquez 3613* (MEXU). Tlayacapan: *M. Flores Cruz et al. 380* (IEB, MEXU, UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas et al. 233* (IEB), *354* (IEB); *A. R. López-Ferrari et al. 2708* (IEB, UAMIZ); *A. Pulido Esparza et al. 52* (UAMIZ); *G. Serrano J. y R. Cerros-Tlatilpa 43* (UAMIZ). Oaxaca. Distrito Centro, Oaxaca de Juárez: *A. R. López-Ferrari et al. 1182* (UAMIZ); *J. Utley y K. Utley 6683* (MEXU). Santa María Atzompa: *R. A. Palestina 3220* (XAL). Distrito Coixtlahuaca, Santa Magdalena Jicotlán: *R. Cruz Cisneros s.n.* (ENCB). Tepelmeme Villa de Morelos: *M. Ayala et al. 1848* (FCME), *1866* (FCME), *1949* (FCME); *A. Espejo et al. 6310* (IEB, UAMIZ), *7396* (UAMIZ); *O. Téllez et al. 18535* (FCME). Distrito Cuicatlán, Concepción Pápalo: *J. Ceja R. et al. 2246* (UAMIZ). Valerio Trujano: *I. Rosas et al. 1042* (FCME). Distrito Etla, Santa María Peñoles: *Y. Ramírez-Amezcuea et al. 537* (IEB). Distrito Huajuapán, Huajuapán de León: *R. Hernández-Cárdenas et al. 2095* (UAMIZ). San Juan Bautista Suchitepec: *N. Martínez C. et al. 79* (UAMIZ). San Pedro y San Pablo Tequixtepec: *O. Téllez et al. 16331* (FCME). Santiago Chazumba: *M. Ayala et al. 354* (FCME). Tezoatlán de Segura y Luna: *M. Cházaro et al. 7113* (IBUG, XAL). Distrito Ixtlán de Juárez, Capulálpam de Méndez: *S. Figueroa Brito y F. Guzmán Rivera 123* (MEXU), *403* (ENCB). Distrito Juxtlahuaca, San Juan Mixtepec: *E. Hunn 1925* (MEXU). Distrito Mixe, San Pedro y San Pablo Ayutla: *J. García-Cruz 1242* (IEB, UAMIZ). Distrito Nochixtlán, Asunción Nochixtlán: *A. Espejo et al. 5318* (UAMIZ). Distrito Sola de Vega, Santa Cruz Zenzontepec: *A. R. López-Ferrari et al. 3398* (UAMIZ). Distrito Teotitlán, Teotitlán de Flores Magón: *P. Hietz y U. Seifert 782* (XAL). Distrito Teposcolula, Villa de Tamazulápam del Progreso: *M. Ayala et al. 2170* (FCME); *J. Rzedowski 19698* (ENCB). Distrito Tlacolula, San Lorenzo Albarradas: *J. Ceja R. et al. 1584* (IEB, UAMIZ). Santo Domingo Albarradas: *J. García-Cruz et al. 1207* (UAMIZ). Tlacolula de Matamoros: *A. R. López-Ferrari et al. 3403* (UAMIZ). Distrito Tlaxiaco, San Agustín Tlacotepec: *R. Hernández-Cárdenas et al. 2071* (UAMIZ). San Bartolomé Yucuañe: *R. Hernández-Cárdenas et al. 2072* (UAMIZ). San Mateo Peñasco: *A. Espejo et al. 6259* (UAMIZ), *6260* (IEB, UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas et al. 2067* (UAMIZ). San Pedro Molinos: *J. Ceja R. y A. Mendoza R. 1922* (UAMIZ). Puebla. Ajalpan: *I. Rosas et al. 1748* (FCME), *1817* (FCME). Amozoc: *M. Martínez Romero 49* (MEXU), *175* (MEXU), *886* (MEXU). Caltepec: *M. Ayala et al. 1694* (FCME); *A. Martínez B. et al. 402* (UAMIZ); *I. Rosas et al. 2679* (FCME), *2761* (FCME), *2798* (FCME); *S. H. Salas M y A. Sánchez 4867* (IEB); *J. Santana C. et al. 340* (UAMIZ), *442* (UAMIZ). Coxcatlán: *J. Ceja R. et al. 2095* (UAMIZ). Guadalupe: *L. Wolfgang Boege 2685* (MEXU). Tehuacán: *M. Castañeda-Zárata 580* (IEB); *I. Rosas et al. 714* (FCME). Zapotitlán Salinas: *M. Miguel-*

Vázquez y A. Flores M. 146 (UAMIZ), 147 (UAMIZ); I. Rosas et al. 442 (FCME), 469 (FCME); O. Téllez et al. 16869 (FCME). Sin Municipio: C. A. Purpus 3393 (GH). QUERÉTARO. Santiago de Querétaro: L. Hernández 5840 (IEB). Zacatecas. Tepechitlán: J. Ceja R. et al. 344 (UAMIZ). Tlaltenango de Sánchez Román: A. Espejo et al. 7068 (UAMIZ).

Comentarios taxonómicos

Viridantha atroviridipetala fue considerada sinónimo de *V. plumosa* (Smith y Downs, 1977); sin embargo, difiere de ésta por presentar plantas más pequeñas (5-10 cm) y porque la inflorescencia es sésil o el pedúnculo no sobrepasa 2.5 cm de largo. *Viridantha atroviridipetala* puede confundirse con *V. grandispica* y *V. yagulensis* pero, difiere de éstas en el ancho de la lámina foliar (2-3.5 mm), la forma de la bráctea floral (lanceolada), el largo de las espigas (1.5-3 cm) y de los pétalos (1.5-2 cm). Ehlers (2009) propuso, con base en ejemplares provenientes de Aguascalientes, Jalisco, Michoacán, Oaxaca y Puebla la variedad *longepedunculata*, sin embargo la revisión de especímenes vivos y herborizados de *V. atroviridipetala* y de la variedad *longepedunculata*, permitió detectar la variabilidad del carácter empleado para circunscribirla (pedúnculo de 1 a 2 cm de largo); además *V. atroviridipetala* es una especie con alto grado de variación morfológica, posiblemente debido a que se puede encontrar en diferentes hábitats y tipos de vegetación, como bosques de *Quercus* y matorrales xerófilos, además es la especie de más amplia distribución en el país. En este estudio se concluye que la variedad *longepedunculata* presenta parte de la variación morfológica típica de la especie y no puede ser considerada como un taxón independiente.

2) *Viridantha boqueronensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *comb. nov. Tillandsia boqueronensis* Ehlers, Bromelie 6: 86-94, 137. 2009. Tipo: México, estado Oaxaca, in via de Huajuapán ad Copala, cañón El Boquerón prope Tonalá, 1,400 m, marzo de 1978, K. Ehlers y R. Ehlers EM7851 (holotipo MEXU!).

Plantas rupícolas, acaules a cortamente caulescentes, en floración de 7-11 cm de alto, de 7-10 cm de diámetro en su parte más ancha; *rosetas* solitarias a cespitosas, falciformes en contorno. Hojas más de 35, falcadas, más largas o del mismo tamaño que la inflorescencia; *vainas* pardas pálidas en ambas superficies, ovadas, de 0.9-1.4 cm de largo, hasta 1 cm de ancho, superficies adaxial y abaxial lepidotas; láminas grisáceas, lineares a estrechamente triangulares, de 4-7 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, compuesta, con 5-7 espigas; pedúnculo conspicuo, de 1-2 cm de largo, cubierto por las brácteas; brácteas del

pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, elípticas a lanceoladas, de 1.5-3.5 cm de largo, de 0.7-1.3 cm de ancho; flores 2-6 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas hacia el ápice, verdes hacia la base, elípticas, de 1.2-1.7 cm de largo, de 0.5-0.8 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice agudo a acuminado, nervadas, carinadas, superficie abaxial glabra a lepidota cerca del ápice; sépalos rojo-amarillentos hacia el ápice, verdes hacia la base, estrechamente elípticos, de 1-1.3 cm de largo, de 3-3.5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice acuminado, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial glabra; pétalos de 1.8-2.3 cm de largo, hasta 4 mm de ancho, ápice redondo a obtuso; filamentos de 1.2-1.4 cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3 mm de largo; ovario elipsoide, de 3 mm de largo, de 2 mm de diámetro, estilo de 1.1 cm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha boqueronensis* es endémica de Oaxaca (fig. 3). Crece sobre rocas, en zonas donde predomina el bosque tropical caducifolio; en una franja altitudinal de 1,350 a 1,400 m. Florece y fructifica de febrero a abril. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Oaxaca. Distrito Huajuapán, Santo Domingo Tonalá: J. I. Calzada y Campos 18325 (MEXU); R. Hernández-Cárdenas et al. 2094 (UAMIZ); J. Lautner 92/57 (WU).

Comentarios taxonómicos

Viridantha boqueronensis puede confundirse con *V. penascoensis*, pero se distingue por la inflorescencia compuesta.

3) *Viridantha caballosensis* (Ehlers) Gonz.-Rocha, Espejo et López-Ferr. *Tillandsia caballosensis* Ehlers, Bromelie 6: 65-74, 136. 2009. Tipo: México, estado Guerrero, between Milpillas and Filo de Caballo, 2 100 m, 4 de diciembre de 1999, R. Ehlers EM991905 (holotipo: MEXU!; isotipos: UAMIZ!, WU!).

Plantas epífitas, acaules, en floración de 7-15 cm de alto, de 7-10 cm de diámetro en su parte más ancha; *rosetas* solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 30, erectas a recurvadas, más cortas que la inflorescencia; *vainas* pardas pálidas a verde-amarillentas en ambas superficies, oblongas, de 0.8-1.5 cm de largo, de 0.5-1 cm de ancho, tres cuartos apicales de la superficie adaxial lepidota, esparcidamente lepidota en la superficie abaxial; láminas blanco-grisáceas, lineares, de 5-9 cm de largo, de 1.8-2 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, compuesta, con 2-5

espigas; pedúnculo conspicuo, de 4-8 cm de largo, de 1.5-2.5 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más largas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, estrechamente elípticas, de 1.5-2.5 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho; flores 2-4 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, estrechamente elíptico-oblongas, 1-1.7 cm de largo, de 0.5-0.7 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice acuminado, nervadas, carinadas cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos rojo-rosados hacia el ápice, amarillo-verdosos hacia la base, lanceolados a estrechamente elípticos, de 1-1.5 cm de largo, de 3-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo a acuminado, al menos los 2 posteriores carinados, un medio de la superficie abaxial lepidota; pétalos de 2-2.5 cm de largo, de 2.5-3 mm de ancho, ápice obtuso; filamentos de 1.5-1.7 cm de largo; anteras de color verde claro, de 1.5-2 mm de largo; ovario elipsoide, de 2-3.5 mm de largo, de 1-1.5 mm de diámetro, estilo de 1-1.5 cm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha caballosensis* es endémica de Guerrero (fig. 3). Crece en lugares donde predomina el bosque de encino, también en el ecotono de bosques de encino y tropicales caducifolios; epífita de *Quercus* spp., en elevaciones de 1,800 a 2,400 m. Florece y fructifica de marzo a abril. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Guerrero. Chilpancingo de los Bravo: G. A. Salazar 852 (FCME). Eduardo Neri: M. A. C. s.n. (FCME), 14 (FCME, UAMIZ); R. Ehlers EM003003 (WU); G. Galván-González et al. 253 (UAMIZ); R. Hernández-Cárdenas et al. 2109 (UAMIZ); L. H. E. s.n. (FCME). General Heliodoro Castillo: R. Ehlers EM040902 (WU). Leonardo Bravo: J. Calónico Soto 4628 (FCME), 8364 (FCME); J. L. Contreras 261 (FCME); R. Cruz D. 1457 (FCME); N. Diego P. s.n. (FCME); M. Flores C. 995 (UAMIZ); C. Franco G. 18 (FCME, MEXU); A. R. López-Ferrari 363 (UAMIZ); E. Martínez S. 756 (MEXU); J. Rzedowski 16361 (ENCB); J. C. Soto N. 3609 (FCME), 4628 (FCME), 8030 (FCME), 12681 (MEXU). Sin municipio: H. Hromadnik y L. Hromadnik HR15072 (WU).

Comentarios taxonómicos

Viridantha caballosensis puede confundirse con *V. ignesia* y *V. plumosa*; sin embargo, difiere de ambas en el ancho de la lámina (1.8-2 mm), el número de espigas (2-5), el tamaño de las espigas (1.5-2.5 cm de largo y 0.8-1 cm de ancho), la forma de la bráctea floral (estrechamente elíptico-oblonga) y por la presencia de carina (cerca

del ápice) en la superficie abaxial de la bráctea floral. González-Rocha et al. (2016) registran la presencia de *V. caballosensis* en el estado de Morelos, sin embargo, se trata de una mala determinación ya que la especie restringe su distribución al estado de Guerrero.

4) *Viridantha curvifolia* (Ehlers et Rauh) López-Ferr. et Espejo, Acta Bot. Mex. 89: 43-46. 2009. *Tillandsia tortilis* Klotzsch ex Baker ssp. *curvifolia* Ehlers y Rauh, J. Bromeliad Soc. 40(4): 166, f. 7-8. 1990. Tipo: México. Guanajuato: apud Guanajuato, 2,200-2,400 m, 6 de marzo de 1985, R. Ehlers y K. Ehlers M850201 (holotipo: WU!; isotipo: HAL!).

Plantas epífitas rara vez rupícolas, cortamente caulescentes, en floración de 6-17 cm de alto, de 6-10 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas cespitosas, falciformes en contorno. Hojas 10 a 25, falciformes, más cortas que la inflorescencia; vainas pardas pálidas a amarillas en ambas superficies, lustrosas, ovadas, de 1-1.5 cm de largo, de 0.8-1.1 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas blanco-grisáceas, estrechamente triangulares, de 4-10 cm de largo, de 4-5.5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, simple; pedúnculo conspicuo, de 4-9 cm de largo, de 1-1.7 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más cortas que la espiga; espiga rojo-rosada, rolliza, elíptica, de 2-3 (4) cm de largo, de 0.7-1 cm de ancho; flores 2-4 (6) por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, ovadas a elípticas, de 1.5-2 cm de largo, de 0.6-0.9 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice atenuado a subagudo, conspicuamente nervadas, carinadas cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos rojo-rosados hacia el ápice, blanco-verdoso hacia la base, oblongo-elípticos, de 1-1.5 cm de largo, de 4-5.5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo a cortamente atenuado, al menos los 2 posteriores carinados, esparcidamente lepidotos en la superficie abaxial; pétalos de 1.5-2.5 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice redondeado, recurvado; filamentos de 1-1.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 3-3.5 mm de largo; ovario elipsoide, de 3-4.5 mm de largo, de 2-4 mm de diámetro, estilo de 1.2-1.8 cm de largo. Fruto de 2-3 cm de largo, de 4-5 mm de diámetro; semillas de 2-3 mm de largo, coma de 1.5-2 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha curvifolia* se distribuye en Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro y Zacatecas (fig. 3). Crece en bosques de galería, de *Quercus* y matorrales xerófilos; epífita de *Quercus potosina* Trel. y *Quercus* spp., aunque puede también presentar hábito

rupícola, en elevaciones de 2,000 a 2,650 m. Florece y fructifica de marzo a mayo. Nombres comunes: no registrados.

Comentarios taxonómicos

Viridantha curvifolia se consideraba subespecie de *V. tortilis*, sin embargo fue elevada a la categoría de especie (López-Ferrari y Espejo-Serna, 2009) por la forma falcada de la roseta y por la espiga rolliza, de 2-3 cm de largo.

Ejemplares examinados: Aguascalientes. Calvillo: *R. Hernández-Cárdenas et al.* 2077 (UAMIZ); *J. Martínez Ramírez* 1676 (HUAA). San José de Gracia: *M. de la Cerda L.* 6391 (HUAA, IEB); *M. de la Cerda L. y G. García R.* 441A (HUAA); 734 (HUAA); *G. García R.* 2447 (HUAA, IEB); 2451 (HUAA); *G. González A.* 700B (HUAA); *G. González A. y Clark-Alonso* 805 (HUAA); *G. González A. y Clark-Alonso s.n.* (HUAA). Guanajuato. Guanajuato: *J. Martínez-Cruz* 448 (IEB); *J. Rzedowski* 45547 (MEXU); *S. Zamudio* 14755 (UAMIZ). Jerécuaro: *H. Díaz Barriga* 3719 (IEB, MEXU, UAMIZ). Ocampo: *E. Carranza et al.* 4332 (UAMIZ); *E. Pérez y E. Carranza* 3330 (IEB, UAMIZ); *E. Pérez C. y S. Zamudio* 3379 (IEB). Querétaro. El Marqués: *A. Cabrera* 108 (IEB). Huimilpan: *L. Hernández* 4262 (IEB). Zacatecas. Guadalupe: *E. J. Rodríguez-Pérez* 1327B (UAMIZ). Tlaltenango de Sánchez Román: *A. Espejo et al.* 7072 (UAMIZ); *R. McVaugh* 25608 (ENCB).

5) *Viridantha grandispica* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo y López-Ferr., *comb. nov. Tillandsia grandispica* Ehlers, *Bromelie* 6: 75-85, 137. 2009. Tipo: México, estado Guerrero, in via de Milpillan ad Filo de Caballo, 800 m, 4 de diciembre de 1999, *R. Ehlers* EM991902 (holotipo: MEXU!; isotipo: WU!).

Plantas epífitas, acaules, en floración de 8-12 cm de alto, de 8-14 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, más cortas que la inflorescencia; vainas pardas pálidas a algo amarillentas en ambas superficies, estrechamente oblongas, de 1-2 cm de largo, de 0.5-0.7 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas blanco-grisáceas, estrechamente triangulares a lineares, de 4-8 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia sésil a cortamente pedunculada, erecta, compuesta, con 4-7 espigas; pedúnculo inconspicuo, cubierto por las hojas superiores y las brácteas; brácteas del pedúnculo más largas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, estrechamente elípticas, de 3-5 cm de largo, de 1-2.5 cm de ancho; flores 3-5 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, ovadas a triangulares, de 1.7-2.5 cm de largo,

de 0.6-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice cortamente acuminado, carinadas, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes verdes hacia el ápice, blanco-verdosos hacia la base, ovados, de 1.5-2 cm de largo, de 4-6 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo a cortamente acuminado, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial lepidota; pétalos de 2.5-3 cm de largo, de 3.5-4 mm de ancho, ápice obtuso; filamentos de 1.3-2 cm de largo; anteras de color verde claro, de 3-5 mm de largo; ovario elipsoide, de 3-5 mm de largo, de 2-3 mm de diámetro, estilo de 1-1.7 cm de largo. Fruto de 4-5 cm de largo, de 5.5-6 mm de diámetro; semillas de 3.5-4 mm de largo, coma de 2-3 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha grandispica* se distribuye en Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca y Zacatecas (fig. 3), habita en bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos; epífita de *Bursera* spp., Leguminosas y *Juniperus* spp., en elevaciones de 1,200 a 2,000 m. Florece y fructifica de febrero a mayo. Nombres comunes: gallinita, piñata.

Ejemplares examinados: Guerrero. Atlitxat: *I. Limón G.* 6 (FCME). Eduardo Neri: *R. Ehlers* EM040901 (WU); *R. Ehlers* EM991902 (WU); *C. Franco G.* 8 (FCME). Pungarabato: *R. Ehlers y K. Ehlers* EM911305 (WU). Jalisco. San Martín Hidalgo: *J. Guerrero Nuño et al.* 115 (IBUG). Totatiche: *Flores M. et al.* 1810 (CHAPA, IBUG, IEB). Villa Guerrero: *Flores M.* 2310 (CHAPA). Michoacán. La Huacana: *V. W. Steinmann* 5156 (IEB). Tuxpan: *R. Ehlers* EM902503 (WU). Morelos. Jantetelco: *R. Hernández-Cárdenas e Y. Moreno* 2075 (UAMIZ). Miacatlán: *A. R. López-Ferrari et al.* 2865 (IEB, UAMIZ). Puente de Ixtla: *J. Ceja et al.* 1049 (UAMIZ). Tepoztlán: *A. Flores-Palacios y C. A. Vergara Torres* 1048 (UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas y A. Sarabia* 2093 (UAMIZ). Oaxaca. Distrito Cuicatlán, Valerio Trujano: *O. Téllez V. et al.* 16039 (FCME). Distrito Ejutla, San Andrés Zabache: *A. R. López-Ferrari et al.* 3373 (UAMIZ). Distrito Nochixtlán, San Andrés Nuxiño: *A. Espejo et al.* 6492 (UAMIZ). Distrito Tlaxiaco, San Mateo Peñasco: *A. Mendoza R.* 1399 (UAMIZ). Santiago Yosondúa: *J. Ceja et al.* 1762 (IEB, UAMIZ); *R. Ehlers* EM030203 (WU); *EM991204* (WU). Zacatecas. Jalpa: *M. González et al.* 374 (MEXU). Tlaltenango de Sánchez Román: *A. Espejo et al.* 7065 bis (UAMIZ). Trinidad García de la Cadena: *C. J. Ramírez-Díaz et al.* 184 (IBUG). Valparaíso: *R. Ehlers* EM001405 (WU).

Comentarios taxonómicos

Viridantha grandispica puede confundirse con *V. atroviridipetala* y *V. yagulensis*, pero difiere de ambas en

la ausencia de pedúnculo (inflorescencia sésil), el ancho de la lámina foliar (3-4 mm), el largo de las espigas (3-5 cm), la forma de la bráctea floral (ovada a triangular) y el largo de los pétalos (2.5-3 cm).

6) *Viridantha ignesia* (Mez) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 29. 2002. *Tillandsia ignesia* Mez, Bull. Herb. Boissier, sér. 2, 3: 143. 1903. Tipo: México. Michoacán: municipio La Huacana, Monte de Santa Inés "Ignes" [ca. 6-7 km de Inguarán] (fleurs) y de Las Cieneguillas "Seneguías" (fruits), 1 500 m, 4 de abril de 1898, E. Langlassé 93 (fleurs) (holotipo: G!; isotipos: GH!, K!, MPU, P!, US!). *Tillandsia lecomtei* Poiss. y Menet, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 14: 236-237. 1908. *nom. illeg. superfl.* Tipo: México. Michoacán: municipio La Huacana: Monte de Santa Inés "Ignes" [ca. 6-7 km de Inguarán] (fleurs) y de Las Cieneguillas "Seneguías" (fruits), 1 500 m, 4/apr/1898 E. Langlassé 93 (holotipo: P!; isotipos: G, GH!, K!, MPU, P!, US!).

Plantas epífitas, acaules, en floración de 10-20 cm de alto, de 8-12 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, más cortas que la inflorescencia; vainas pardas pálidas a algo amarillentas en ambas superficies, oblongas a ampliamente oblongas o cuadradas, de 1-1.5 cm de largo, de 0.7-1 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas verde-grisáceas, lineares a estrechamente triangulares, de 5.5-12 cm de largo, de 2-4.5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, simple; pedúnculo conspicuo, de 5-12 cm de largo, de 1-2 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espiga rojo-rosada, rolliza a aplanada, estrechamente oblonga a lanceolada, de 3-5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho, rara vez una a 2 espigas laterales adpresas a la principal; flores 4-6 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, ovadas, de 1.5-2.5 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice cortamente acuminado a agudo, nervadas, carinadas cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rojos hacia el ápice, blanco-verdosos hacia la base, ovados a elípticos, de 1-1.5 cm de largo, de 3.5-4.5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial lepidota; pétalos de 1.5-2 cm de largo, de 2-4 mm de ancho, ápice redondeado a obtuso; filamentos de 1-1.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3 mm de largo; ovario elipsoide, de 3.5-4 mm de largo, de 2-2.5 mm de diámetro, estilo de 8-1 cm de largo. Fruto de 3-3.5 cm de largo, de 3-4 mm de diámetro; semillas de 2.5-3 mm de largo, coma de 1.5-2 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha ignesia* se distribuye en el Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Morelos (fig. 3), crece en bosques de *Quercus*; epífita de *Quercus* spp., en elevaciones de 1,800 a 2,200 m. Florece y fructifica de marzo a mayo. Nombres comunes: gallito, lirio.

Ejemplares examinadas. Estado de México. Almoloya de Alquisiras: M. Flores Cruz 901 (UAMIZ); M. Flores Cruz y F. Riveros 772 (UAMIZ); C. Granados y M. Flores Cruz 431 (MEXU). Santo Tomás: E. Matuda et al. 30661 (MEXU). Tejupilco: E. Matuda et al. 38504 (MEXU). Temascaltepec: G. B. Hinton 3762 (GH). Valle de Bravo: L. W. Boege 1749 (MEXU). Zacualpan: E. Matuda et al. 30302 (ENCB, MEXU). Guerrero. sin municipio: G B. Hinton 10102 (GH, MEXU). Jalisco. Concepción de Buenos Aires: J. A. Machuca N. 8216 (IBUG). Tamazula de Gordiano: A. S. Garza G. 418 (IEB); V. Pichardo A. 12 (IEB). Michoacán. Charo: A. Espejo et al. 4751 (UAMIZ); R. Hernández-Cárdenas y F. Vargas 2096 (UAMIZ); J. C. Soto Núñez y B. Boom 2016 (IEB, MEXU, XAL). Morelos. Cuernavaca: R. Hernández-Cárdenas et al. 2092 (UAMIZ). Puente de Ixtla: R. Cerros T. et al. 43 (UAMIZ).

Comentarios taxonómicos

Viridantha ignesia tiene características similares a las de *V. caballosensis*, sin embargo, difiere de ésta en el número de espigas (una, a veces 2 espigas reducidas en tamaño, laterales y adpresas a la espiga principal), el tamaño de la espigas (3-5 cm de largo, 0.8-1 cm de ancho), la forma de la(s) espiga(s) (estrechamente oblonga(s) a lanceolada(s)) y el largo de los pétalos (1.5-2 cm). Algunos individuos procedentes de los estados de Guerrero, Estado de México y Morelos son de menor tamaño, en contraste con los individuos procedentes de Michoacán y Jalisco.

7) *Viridantha lepidosepala* (L. B. Sm.) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 31-32. 2002. *Tillandsia lepidosepala* L. B. Sm., Proc. Amer. Acad. Arts 70 (Contr. Gray Herb. 106): 155, t. 2, f. 2, 3. 1935. Tipo: Mexico. Michoacán: on trees near Lake Cuitzeo, 9 de agosto de 1892, C. G. Pringle 5323 (holotipo: GH!; isotipo: VT!).

Plantas epífitas, rara vez rupícolas, cortamente caulescentes, en floración de 9-12 cm de alto, de 9-15 cm de diámetro; rosetas solitarias a cespitosas, irregulares en contorno. Hojas 10 a 16, escuarrosas, a veces recurvadas; vainas pardo-doradas en ambas superficies, ampliamente oblongas a cuadradas, de 1-1.5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho, un tercio apical de la superficie adaxial lepidota, la mitad de la superficie abaxial lepidota; láminas verde-grisáceas, estrechamente triangulares, de 7-12 cm de largo, de 5-8 mm de ancho, ápice largamente atenuado.

Inflorescencia sésil a cortamente pedunculada, erecta, simple; pedúnculo inconspicuo, de hasta 3 cm de largo, de 3-4 mm de diámetro; brácteas del pedúnculo más largas que la inflorescencia; espiga verdosa, aplanada, elíptica, de 2.5-4.5 cm de largo, de 1-1.5 cm ancho; flores 3-5 por espiga; brácteas florales verdosas, ovadas, de 1.5-2.5 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice atenuado a agudo, conspicuamente nervadas, ecarinadas o rara vez carinadas y entonces la carina cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rosados hacia el ápice, verdes hacia la base, ovados, de 1.5-2 cm de largo, de 4-6 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice atenuado, al menos los 2 posteriores carinados, esparcidamente lepidota en la parte abaxial; pétalos de 1.5-2.5 cm de largo, de 2.5-3 mm de ancho, ápice redondeado a obtuso; filamentos de 1-1.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3 mm de largo; ovario ampliamente ovado a estrechamente oblongo, de 4.5-5.5 mm de largo, de 2.5-4 mm diámetro; estilo de 0.7-1 cm de largo. Fruto de 2.5-3 cm de largo, de 4.5-8 mm de diámetro, semillas de 2.5-3 mm de largo, coma de 1.5-2 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha lepidosepala* se distribuye en Aguascalientes, Estado de México, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Puebla, Querétaro y Zacatecas (Fig.

4). Prospera en bosques de galería, de coníferas, de *Quercus*, tropicales caducifolios, matorrales xerófilos y pastizales; epífita de *Acacia schaffneri* (S. Watson) F. J. Herm., *Bursera* spp., *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Lingelsh., *Myrtillocactus* spp., *Opuntia* spp., *Quercus* spp., *Taxodium mucronatum* Ten. y *Yucca filifera* Chabaud, también puede encontrarse rupícola, en elevaciones de 800 a 2,650 m. Florece y fructifica de febrero a abril. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Aguascalientes. Calvillo: *G. García R. 4922* (MEXU); *R. Hernández-Cárdenas et al. 2079* (UAMIZ). Estado de México. Acambay: *E. Matuda 38433* (MEXU, XAL). Aculco: *Ma. E. Huidobro s.n.* (IEB). Apaxco: *Romero-Rojas 1304* (ENCB). Huehuetoca: *L. Guzmán D. 1084* (ENCB, IEB). Huixquilucan: *R. Noriega Trejo 1010* (UAMIZ). Polotitlán: *M. Flores C. y F. Riveros 988* (UAMIZ). Teotihuacán: *F. H. Gómez M. s.n.* (ENCB). Tepetzotlán: *J. Rzedowski 36555* (ENCB, IEB). Texcoco: *S. D. Koch 852* (CHAPA, XAL), *8411* (CHAPA, IEB, UAMIZ, XAL); *M. Mitastein 174* (ENCB); *M. T. Pulido S. 218* (FCME); *429* (ENCB, FCME); *A. Victoria H. s.n.* (IEB). Guanajuato. Acámbaro: *A. Espejo et al. 5233* (UAMIZ). Coroneo: *J. Rzedowski 52191* (IEB, UAMIZ), *53221* (IEB). Cuerámbaro: *A. Espejo et al. 6917* (IEB, UAMIZ, XAL). Guanajuato: *A. R. López-Ferrari et al. 2488* (IEB, MEXU, UAMIZ). Jerécuaro: *J. Rzedowski 37479* (ENCB, IEB). Ocampo: *J. Rzedowski 50770* (IEB, UAMIZ). San Felipe: *J. Rzedowski 39673*

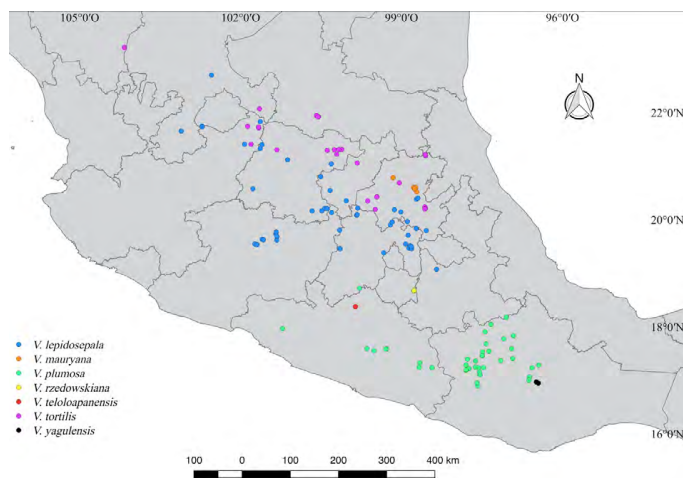


Figura 4. Mapa de distribución de *Viridantha lepidosepala*, *V. mauryana*, *V. plumosa*, *V. rzedowskiana*, *V. teloloapanensis*, *V. tortilis* y *V. yagulensis*.

(ENCB, IEB). San José Iturbide: *A. R. López-Ferrari et al. 2946Bis* (IBUG, IEB, UAMIZ). Hidalgo. Ajacuba: *I. Díaz Vilchis et al. 687* (MEXU), *1209* (MEXU), *1213* (MEXU). Alfajayucan: *J. Ceja R. y A. Mendoza R. 1556* (UAMIZ). Atotonilco El Grande: *A. Espejo et al. 7407* (UAMIZ); *A. R. López-Ferrari et al. 2131* (UAMIZ); *H. E. Moore y C. E. Wood 4221* (GH). Tepeapulco: *J. Rzedowski 16952* (ENCB). Tolcayuca: *M. Equihua 565* (ENCB). Villa de Tezontepec: *F. Jiménez 185a* (ENCB, IEB). Jalisco. Lagos de Moreno: *H. J. Arreola Nava y L. Guzmán H. 611* (IBUG). Ojuelos de Jalisco: *L. A. García-R. 862* (IEB); *F. J. Santana 2506* (IBUG, MEXU). Michoacán. Contepec: *G. Ibarra Manríquez et al. 4573* (IEB). Erongaricuaró: *M. E. Molina y S. Zamudio 145a* (IEB); *J. Rzedowski 48909* (IEB, MEXU, XAL), *51618* (IEB, UAMIZ). Epitacio Huerta: *J. Rzedowski 50201* (IEB). Morelia: *G. Cornejo Tenorio y G. Ibarra Manríquez 3081* (IEB, MEXU); *H. Díaz Barriga 3578* (IEB); *C. Medina G. 1081* (IEB, MEXU); *J. Rzedowski 43226* (IEB), *45410* (IEB). Tzintzuntzan: *M. Flores Cruz et al. 582* (UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas 2076* (UAMIZ); *A. R. López-Ferrari et al. 2317* (IEB, UAMIZ); *J. Rzedowski 45713* (IEB, UAMIZ). Sin Municipio: *B. Foster 15* (GH). Puebla. Cholula: *G. Arséne 1846* (GH, MEXU). Sin municipio: *G. Nicolás s.n.* (MEXU). Querétaro. Huimilpan: *A. Cabrera 458* (IEB). San Juan del Río: *J. Ceja et al. 641* (UAMIZ). Santiago de Querétaro: *L. Hernández 5841* (IEB). Zacatecas. Guadalupe: *E. J. Rodríguez-Pérez 1326C* (UAMIZ). Tlaltenango de Sánchez Román: *A. Espejo et al. 7066* (IEB, UAMIZ).

Comentarios taxonómicos

Viridantha lepidosepala se puede confundir con *V. tortilis*, pero difiere de ésta en la inflorescencia cortamente pedunculada a sésil; además de estar presente el pedúnculo, éste no supera los 3 mm de diámetro. Existe un ejemplar de *V. lepidosepala* recolectado por *E. Matuda 38634* (MEXU) supuestamente en Rincón de la Vía, Guerrero; sin embargo dada la distribución más norteña de la especie los datos de dicho ejemplar no son confiables.

8) *Viridantha mauryana* (L. B. Sm.) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 29. 2002. *Tillandsia mauryana* L. B. Sm. Contr. Gray Herb. 117: 31, t. 2, f. 32-33. 1937. Tipo: México. Hidalgo: cañada de Metztlán, 1 300-1 500 m, 17 de abril de 1891, *P. Maury 5747* (holotipo: GH! (foto US!); isotipos: F!, GH!).

Plantas rupícolas, acaules a cortamente caulescentes, en floración de 6-10 cm de alto, de 7-12 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas 20 a 35, algo recurvadas, por lo general más cortas que la inflorescencia; vainas pardas

claras en ambas superficies, ampliamente elípticas, de 1.5-2.5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho, tres cuartos apicales de la superficie adaxial y abaxial lepidotas; láminas verde-grisáceas, triangulares a estrechamente triangulares, de 7-12 cm de largo, de 7-11 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia cortamente pedunculada a sésil, erecta, compuesta, espigas 3-4; pedúnculo inconspicuo, cuando presente de 2-4 cm de largo, de 4-6 mm de diámetro; brácteas del pedúnculo por lo general más largas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, erectas a adpresas con respecto al raquis, aplanadas, elípticas, de 2.5-3.5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho; flores 4 a 5 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, ovadas, de 1-1.5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice agudo, carinadas, conspicuamente venadas, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rosas hacia el ápice, verdes hacia la base, ovados, de 1-1.5 cm de largo, de 3-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial lepidota principalmente sobre la carina; pétalos de 1.5-2.5 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice obtuso; filamentos de 1-1.5 cm de largo, anteras de color verde claro a negro, de 2.5-3 mm de largo; ovario ampliamente oblongo a elipsoide, de 3-5 mm de largo, de 2-4 mm de diámetro; estilo de 6-15 mm de largo. Fruto de 2-2.5 cm de largo, de 6-7 mm de diámetro; semillas de 3-4 mm de largo, coma de 1-1.5 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha mauryana* es endémica de Hidalgo (fig. 4). Rupícola, asociada a matorral xerófilo, en elevaciones de 1,290 a 1,380 m. Florece y fructifica de febrero a mayo. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Hidalgo. Metztlán: *J. Ceja y A. Mendoza R. 1768* (UAMIZ); *J. Ceja et al. 1967* (UAMIZ); *M. Gómez Peralta 533* (IEB); *R. Hernández-Cárdenas et al. 2090* (UAMIZ); *A. R. López-Ferrari y A. Espejo 2133* (IEB, UAMIZ); *P. Maury 5747* (GH).

Comentarios taxonómicos

Viridantha mauryana puede confundirse con *V. grandispica*, *V. rzedowskiana* y *V. yagulensis*, difiere de éstas en el ancho de la lámina foliar (0.7-11 mm), el largo de los pétalos (1.5-2.5 cm) y el color de las anteras (negro). Se ha mencionado la presencia de *V. mauryana* en los estados de Guerrero (Diego-Escobar, 2013) [*R. Cruz Durán 5504* (FCME!); *J. Limón G. 6* (FCME!); *C. Franco G. 8* (FCME!)], Jalisco (Smith y Downs, 1977; Espejo-Serna, 2002; Espejo-Serna et al., 2004), Morelos (González-Rocha et al., 2016), Oaxaca (Espejo-Serna, 2002; Espejo-Serna et al., 2004, 2007) [*C. Conzatti 3932*

(US!); *J. Rzedowski 36520* (ENCB!, IEB!, MEXU!)], Puebla (Smith y Downs, 1977; Luther, 1994) y Zacatecas (Espejo-Serna, 2002; Espejo-Serna et al., 2004) [*M. González et al. 374* (MEXU!)], sin embargo estos registros se deben a determinaciones erróneas, pues *V. mauryana* restringe su distribución a la barranca de Metztlán, en el estado de Hidalgo.

9) *Viridantha penascoensis* (Ehlers et Lautner) Espejo et López-Ferr., Acta Bot. Mex. 81: 140. 2007. *Tillandsia penascoensis* Ehlers y Lautner, Bromelie 1: f. 4-7. 2004. Tipo: México. Oaxaca, inter urbes Magdalena Peñasco et San Mateo Peñasco, 1,800-2,000 m., 3 de febrero de 2003, U. Lautner y M. Kretz sub R. Ehlers EM030202 (holotipo: MEXU!; isotipos: SEL, WU!).

Planta rupícola, acaule, en floración de 4-6 cm de alto, de 3-4 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas cespitosas, falciformes en contorno. Hojas más de 35, falciformes, más largas que la inflorescencia; vainas grisáceas en ambas superficies, ampliamente ovadas, de 0.6-1 cm de largo, de 0.7-0.8 cm de ancho, tres cuartos apicales de la superficie adaxial y abaxial lepidota; láminas blanco-grisáceas, estrechamente triangulares, de 2.5-4 cm de largo, de 2-3 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, simple; pedúnculo conspicuo, de 1-1.5 cm de largo, de 2-3 mm de diámetro; brácteas del pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espiga rojo-rosada, aplanada, elíptica, de 2-3 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho; flores 2 a 3 por espiga; brácteas florales rojo-rosadas, ovadas, de 1.5-2 cm de largo, de 0.5-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice acuminado, carinadas cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rojos hacia el ápice, blanco-verdosos hacia la base, ovados, de 1.3-1.5 cm de largo, de 3-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial glabra; pétalos de 1.5-2 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice obtuso a redondeado; filamentos de 1-1.5 cm de largo, anteras verdes, de 2-3 mm de largo; ovario elipsoide, de 2-4 mm de largo, de 1-2 mm de diámetro; estilo de 5-8 mm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha penascoensis* se conoce sólo de una pequeña región en el estado de Oaxaca (Fig. 3). Crece en zonas donde predomina el bosque tropical caducifolio; rupícola, en elevaciones de 1,800 a 2,270 m, florece y fructifica de febrero a marzo. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Oaxaca. Distrito Tlaxiaco, San Mateo Peñasco: R. Hernández-Cárdenas y A. Sarabia 2116 (UAMIZ).

Comentarios taxonómicos

Viridantha penascoensis presenta semejanzas con *V. boqueronensis*, pero difiere de ésta en la inflorescencia simple. Además, *V. penascoensis* sólo se conoce de los taludes rocosos del peñón de San Mateo Peñasco, Oaxaca.

10) *Viridantha plumosa* (Baker) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 31. 2002. *Tillandsia plumosa* Baker, J. Bot. 26: 13. 1888. Tipo: México. in ditone de Puebla, G. Andrieux 57 (holotipo: K!; isotipos: G-Del!, M, P!).

Plantas epífitas, acaules, en floración de 12-18 cm de alto, de 10-27 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, recurvadas, algunas erectas, más cortas que la inflorescencia; vainas pardo-doradas en ambas superficies, oblongas, de 1-1.5 cm de largo, de 0.7-1 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas blanco-grisáceas, lineares a estrechamente triangulares, de 7-10 cm de largo, de 2-3.5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta a péndula, compuesta, con 4-6 espigas; pedúnculo conspicuo, de 5-9 cm de largo, de 1.5-2.5 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo rosadas a blanco-grisáceas, por lo general más largas que la inflorescencia; espigas rosadas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, estrechamente elípticas, de 2-2.5 cm de largo, de 0.7-1.5 cm de ancho; flores 2-4 por espiga; brácteas florales rosadas, lanceoladas a estrechamente triangulares, de 1.5-2 cm de largo, de 0.5-0.8 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice atenuado a cortamente atenuado, conspicuamente nervadas, carinadas, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rosados hacia el ápice, verdes hacia la base, lanceolados, de 1-1.5 cm de largo, de 3-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice atenuado, al menos los 2 posteriores carinados, superficie abaxial lepidota; pétalos de 1.5-2 cm de largo, de 2-2.5 mm de ancho, ápice obtuso a redondeado; filamentos blancos, de 1-1.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3.5 mm de largo; ovario elipsoide a oblongo, de 3-4 mm de largo, de 1.5-2.5 mm diámetro; estilo de 1-1.5 cm de largo. Fruto de 2-3 cm de largo, de 3-4 mm de diámetro; semillas de 3.5-4 mm de largo, coma de 2-2.5 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha plumosa* se distribuye en los estados de Estado de México, Guerrero, Oaxaca y Puebla (Fig. 4). Crece en bosques de coníferas y de *Quercus*; epífita de *Juniperus* spp., Leguminosas, *Pinus* spp. y *Quercus* spp., en elevaciones de 1, 200 a 2,675 m. Florece y fructifica de enero a marzo. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Estado de México. Zacualpan: *E. Matuda et al. 38570-bis* (MEXU). Guerrero. Alcozauca de Guerrero: *F. Lorea 1318* (FCME, UAMIZ). Chilpancingo de Los Bravo: *M. Flores C. 378* (FMCE); *G. González 0378* (UAGC); *G. A. Salazar 784* (FCME), 788 (FCME). José Azueta: *C. Granados et al. 411* (MEXU). Malinaltepec: *I. Wagenbreth 522* (MEXU). Olinalá: *A. R. López-Ferrari 158* (FCME, UAMIZ). Tixtla de Guerrero: *M. Candela 86* (UAGC); *A. Hernández 165* (FCME). Tlacoapa: *J. Amazán 92* (FCME), 93 (FCME). Oaxaca. Distrito Centro, Santo Domingo Tomaltepec: *J. M. Gary M-271* (MEXU). Distrito Coixtlahuaca, San Cristóbal Suchixtlahuaca: *J. Ceja y A. Mendoza R. 1925* (UAMIZ). Tepelmeme Villa de Morelos: *P. Tenorio L. 19960* (MEXU). Tlacotepec Plumas: *R. Cruz Cisneros 2311* (ENCB). Distrito Cuicatlán, San Pedro Jocotipac: *O. Téllez et al. 15743* (FCME). Santiago Nacaltepec: *A. Espejo et al. 7103* (UAMIZ); *L. B. Smith 535* (GH). Distrito Etlá, San Jerónimo Sosola: *A. Espejo et al. 6494* (UAMIZ). Distrito Ixtlán de Juárez, Santa Catarina Ixtepeji: *C. Granados M. 250* (MEXU); *A. R. López-Ferrari et al. 3072* (UAMIZ). Distrito Xiacuí: *J. Ceja et al. 1614* (UAMIZ). Distrito Juxtlahuaca, San Juan Mixtepec: *J. García-Cruz et al. 1321* (UAMIZ); *J. Reyes S. 1424* (MEXU). Distrito Nochixtlán, Asunción Nochixtlán: *A. Espejo et al. 5093* (UAMIZ). Santo Domingo Yanhuitlán: *A. Espejo et al. 6845* (UAMIZ). Distrito Teotitlán, San Juan de los Cués: *J. Ceja et al. 2112* (UAMIZ). Distrito Teposcolula, San Pedro y San Pablo Teposcolula: *R. Hernández-Cárdenas y A. Sarabia 2115* (UAMIZ); *R. Hernández-Cárdenas et al. 2074* (UAMIZ); *D. H. Lorence et al. 3373* (ENCB). Distrito Tlacolula, Rojas de Cuauhtémoc: *H. Bravo 5* (MEXU). Distrito Tlaxiaco, Chalcatongo de Hidalgo: *A. Espejo et al. 5335* (UAMIZ, XAL). Heroica Ciudad de Tlaxiaco: *A. Espejo et al. 6778* (IEB, UAMIZ), 6860 (IEB, UAMIZ); *J. García-Cruz et al. 1304* (UAMIZ); *R. McVaugh 22307* (ENCB, MEXU). San Bartolomé Yucuañe: *R. Hernández-Cárdenas et al. 2073* (UAMIZ). San Mateo Peñasco: *A. Espejo et al. 6261* (UAMIZ); *A. Mendoza R. 1398* (UAMIZ). Santa María del Rosario: *A. Espejo et al. 6237* (IEB, UAMIZ). Santiago Yosondúa: *M. Mendoza Osorio 258* (MEXU). Sin municipio: *F. A. Barkley y D. J. Carr 36190* (GH); *C. Seler y E. G. Seler 1606* (GH).

Comentarios taxonómicos

Viridantha plumosa puede confundirse con *V. atroviridipetala* y *V. caballosensis*; sin embargo difiere de éstas en el ancho de las láminas (2-3.5 mm), el largo del pedúnculo (5-9 cm), el número de brácteas del pedúnculo (más de 20), el ancho de las espigas (0.7-1.5 cm) y la forma de la bráctea floral (lanceolada a estrechamente

triangular). *Tillandsia magnusiana* Wittm. fue considerada como sinónimo de *V. plumosa* por Smith y Downs (1977) pero difiere de la misma en la forma, el tamaño y la posición de la inflorescencia, la forma de las escamas y de las rosetas y en las flores violetas con el androceo y el gineceo inclusos.

11) *Viridantha rzedowskiana* Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr. *sp. nov.* figs. 4-5.

Tipo: México, Morelos: municipio de Jantetelco, creciendo en una parte de la ladera oeste del Cerro Gordo (18°40'21.59" N, 98°46'17.29" O), 1,590 m, 30 septiembre 2016, *R. Hernández-Cárdenas, R. Cerros-Tlatilpa., L. G. Galván, A. Flores Morales y M. Jaramillo Sánchez 2108* (holotipo: UAMIZ!, isotipos: MEXU!, HUMO!).

Plant saxicolous, stemless; rosette spherical in outline. Leaves recurvate; sheaths broadly oblong to square, 1.8-2 cm long, 1.5-1.7 cm wide; blades 4.5-6 mm wide. Inflorescence with 3-6 spikes; peduncle 1-2.5 cm long, 3.5-4 mm diameter; spikes narrowly elliptic, 3-4 cm long, 1-1.5 cm wide; floral bracts broadly ovate, 1.5-2 cm long, 1-1.2 cm wide; sepals ovate, 1-1.5 cm long, 4-6 mm wide.

Plantas rupícolas, acaules, en floración de 8-13 cm de alto, de 13-19 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, recurvadas, más cortas que la inflorescencia; vainas verdes en su parte apical, blanco-amarillentas hacia la base, ampliamente oblongas a cuadradas, de 1.8-2 cm de largo, de 1.5-1.7 cm de ancho, un tercio apical de la superficie adaxial lepidota, la mitad apical de la superficie abaxial lepidota; láminas grisáceas, estrechamente triangulares, de 5-10 cm de largo, de 4.5-6 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, compuesta, con 3-6 espigas; pedúnculo conspicuo, de 1-2.5 cm de largo, de 3.5-4 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espigas anaranjado-verdosas, erectas y adpresas al raquis, aplanadas, estrechamente elípticas, de 3-4 cm de alto, de 1-1.5 cm de ancho; flores 3 a 5 por espiga; brácteas florales con tintes anaranjados hacia el ápice, anaranjado-amarillentas hacia la base, ampliamente ovadas, de 1.5-2 cm de largo, de 1-1.2 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice agudo a cortamente acuminado, carinadas hasta la mitad de su longitud, superficie abaxial lepidota; sépalos verdes hacia el ápice, blancos hacia la base, ovados, de 1-1.5 cm de largo, de 4-6 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo, al menos los 2 posteriores carinados, lepidotos en la superficie abaxial; pétalos de 1.7-2.2 cm de largo, de 3.5-4.5 mm de ancho, ápice redondeado a obtuso; filamentos de 1-1.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3 mm de largo; ovario ampliamente elipsoide a oblongo, de

4-5 mm de largo, de 2.5-3.5 mm de diámetro; estilo de 0.7-1.4 cm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: la nueva especie se conoce únicamente de los alrededores de la zona arqueológica de Chalcatzingo, ubicada en la porción oriental del estado de Morelos (fig. 4). Crece sobre rocas en taludes asociados al bosque tropical caducifolio; en elevaciones de alrededor 1,590 m. Florece y fructifica en los meses de septiembre y octubre. Nombres comunes: no registrados.

Etimología: el epíteto específico honra al Dr. Jerzy Rzedowski, reconocido botánico mexicano, quien ha dedicado su vida al estudio de la flora nacional.

Comentarios taxonómicos

Viridantha rzedowskiana es similar a *V. mauryana* y *V. teloloapanensis*; sin embargo difiere de éstas en la forma y el tamaño de la vaina foliar (ampliamente ovada a cuadrada, 1.8-2 cm de largo y 1.5-1.8 cm de ancho), el ancho de la lámina foliar (4.5-6 mm), el número (3-6) y longitud (3-4 cm) de las espigas, la forma y el tamaño de la bráctea floral (ampliamente ovada, 1.5-2 cm de largo y

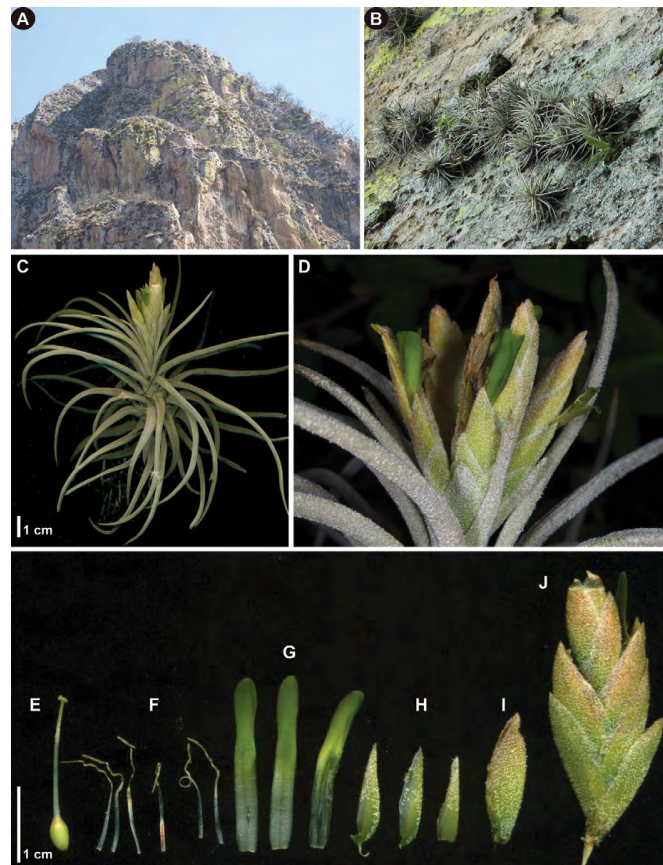


Figura 5. *Viridantha rzedowskiana*. A y B: hábitat; C: planta; D: planta con espigas; verticilos florales (E-I); E: gineceo; F: androceo; G: pétalos; H: sépalos; I: bráctea floral; J: espiga (fotos A-D por R. Cerros; E-J por R. A. Hernández-Cárdenas).

1-1.2 cm de ancho) y la forma y el tamaño de los sépalos (ovados, 1-1.5 cm de largo y 4-6 mm de ancho). Además, el resto de las especies conocidas de *Viridantha* florecen de enero a mayo, lo que corresponde a la temporada de secas en el país, mientras que la especie aquí propuesta florece durante los meses de septiembre y octubre (tabla 2).

12) *Viridantha teloloapanensis* (Ehlers et Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *comb. nov.* *Tillandsia teloloapanensis* Ehlers y Lautner, Bromelie 6: 101-112, 136. 2009. Tipo: México, estado Guerrero, Teloloapan between Ciudad Altamirano and Iguala, 1 500 m., 12 de febrero del 2006, J. Lautner, M. Kretz, G. Noller, W. Schindhelm y R. Ehlers EM060902 (holotipo: MEXU!; isotipo: WU!).

Plantas rupícolas, acaules, en floración de 5-10 cm de alto, de 6-9 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, recurvadas, más cortas que la inflorescencia; vainas grisáceas en ambas superficies, ovadas, de 1-1.5 cm de largo, de 0.8-1.1 cm de ancho, lepidotas en ambas superficies; láminas grisáceas, estrechamente triangulares, de 4-7 cm de largo, de 5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, simple a rara vez compuesta, con 1-3 espigas; pedúnculo visible, de 1.5-3 cm de largo, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espiga rojo-rosada, aplanada, lanceolada, de 2-3 cm de largo, de 0.6-0.8 cm de ancho; flores 4-7 por espiga; brácteas florales con tintes rosado-rojizos hacia el ápice, ovadas, de 1-1.5 cm de largo, de 0.6 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice acuminado, nervadas, carinadas, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes

rosados hacia el ápice, verde-amarillentos hacia la base, estrechamente elípticos, de 1-1.1 cm de largo, de 3 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo, al menos los 2 posteriores carinados, la superficie abaxial lepidota; pétalos de 1.8-2 cm de largo, de 2.5-3 mm de ancho, ápice obtuso; filamentos de 1.3 cm de largo; anteras de color verde claro a negro, de 3 mm de largo; ovario elipsoide, de 3 mm de largo, de 1.5 mm de diámetro; estilo de 1.4-2 cm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha teloloapanensis* es endémica de Guerrero (fig. 4). Crece sobre rocas en bosques tropicales caducifolios, en elevaciones de 1,400 a 1,500 m. Florece y fructifica de febrero a marzo. Nombres comunes: no registrados.

Ejemplares examinados: Guerrero. Teloloapan: J. Lautner et al. EM060902 (MEXU, WU).

Comentarios taxonómicos

Viridantha teloloapanensis comparte características morfológicas con *V. rzedowskiana* y *V. mauryana*; sin embargo difiere de ambas en la forma y el tamaño de la vaina foliar (ovada, 1-1.5 cm de largo y 0.8-1.1 cm de ancho), en el ancho de la lámina foliar (5 mm), en el número de espigas (1-3) y la longitud de las espigas (2-3 cm), el tamaño de la bráctea floral (1-1.5 cm de largo y 6 mm de ancho) y la forma de los sépalos (estrechamente elípticos).

13) *Viridantha tortilis* (Klotzsch ex Baker) Espejo, Acta Bot. Mex. 60: 32-35, f. 4. 2002. *Tillandsia tortilis* Klotzsch ex Baker, J. Bot. 25: 237. 1887, non Brongn. ex

Tabla 2

Diferencias morfológicas entre *Viridantha mauryana*, *V. rzedowskiana* y *V. teloloapanensis*.

| | <i>V. mauryana</i> | <i>V. rzedowskiana</i> | <i>V. teloloapanensis</i> |
|--------------------------------------|-----------------------|----------------------------------|---------------------------|
| Tamaño de las vainas foliares (cm) | 1.5-2.5 × 1-1.5 | 1.8-2 × 1.5-1.7 | 1-1.5 × 0.8-1.1 |
| Forma de las vainas foliares | Ampliamente elípticas | Ampliamente oblongas a cuadradas | Ovadas |
| Ancho de las láminas foliares (mm) | 7-11 | 4.5-6 | 5 |
| Núm. de espigas | 3-4 | 3-6 | 1-3 |
| Tamaño de las espigas (cm) | 2.5-3.5 × 1-1.5 | 3-4 × 1-1.5 | 2-3 × 0.6-0.8 |
| Forma de las espigas | Elípticas | Estrechamente elípticas | Lanceoladas |
| Tamaño de las brácteas florales (cm) | 1-1.5 × 1-1.5 | 1.5-2 × 1-1.2 | 1-1.5 × 0.6 |
| Forma de las brácteas florales | Ovadas | Ampliamente ovadas | Ovadas |
| Tamaño de los sépalos (cm) | 1-1.5 × 3-5 | 1-1.5 × 4-6 | 1-1.1 × 3 |
| Forma de los sépalos | Ovadas | Ovadas | Estrechamente elípticos |
| Floración. | Febrero-mayo | Septiembre-octubre | Febrero-marzo |

E. Morren, 1878, *nom.* Tipo: México. San Luis Potosí: Central Mexico, chiefly in the region of San Luis Potosí, 22°N, 6,000-8,000 ft (1,800-2,400 m), 1878, C. C. Parry y E. Palmer 872. Lectotipo designado por Till en Die Bromelie 3(86): 39-41. 1986. (lectotipo: BM; isolectotipos: E, GH!, K!, P!, US!). *Tillandsia ehrenbergii* Klotzsch ex Beer, Fam. Bromel. 264. 1857. *Platystachys ehrenbergii* Beer, Fam. Bromel. 264. 1857. Tipo: México. Hidalgo: prope San Miguel Regla, C. Ehrenberg 860 (holotipo: B; isotipos: GH!, MEXU!, VT!).

Plantas epífitas y/o rupícolas, cortamente caulescentes, en floración de 15-23 cm de alto, de 15-20 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias a cespitosas, irregulares en contorno. Hojas 10 a 15, escuarrosas, más cortas que la inflorescencia; vainas pardo-amarillentas en ambas superficies, ampliamente ovadas a oblongas, de 1.5-2.5 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho, un tercio apical de la superficie adaxial lepidota, la mitad apical de la superficie abaxial lepidota; láminas verde-grisáceas, estrechamente triangulares, de 10-18 cm de largo, de 5-7 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, simple; pedúnculo conspicuo, de 6-17 cm de largo, de 1-1.5 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más cortas que la inflorescencia; espiga rojo-rosada, aplanada, elíptica, de 3-4 cm de largo, de 1-1.5 cm de ancho; flores 3-5 por espiga; brácteas florales con tintes rosado-rojizos, ovadas, de 1.8-2.5 cm de largo, de 0.7-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice acuminado a cortamente apiculado, carinadas cerca del ápice, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rosados hacia el ápice, verdes hacia la base, lanceolados, de 1.5-1.7 cm de largo, de 3.4-4.5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice atenuado, al menos los 2 posteriores carinados, la superficie abaxial lepidota; pétalos de 2.5-3.5 cm de largo, de 3-4 mm de ancho, ápice redondeado a casi agudo; filamentos de 1.7-2.5 cm de largo; anteras de color verde claro, de 3-4.5 mm de largo; ovario elipsoide a estrechamente oblongo, de 3-5 mm de largo, de 2-3.5 mm diámetro; estilo de 1-2 cm de largo. Fruto de 2-2.5 cm de largo, de 4-5 mm de diámetro; semillas de 2-2.5 mm de largo, coma de 1.5-2 cm de largo.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha tortilis* se distribuye en Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Querétaro y San Luis Potosí (Fig. 4). Crece en bosques de encino, de coníferas y matorrales xerófilos; epífita de *Cupressus* spp., *Fraxinus* spp., *Juniperus* spp., *Pinus* spp. y *Quercus* spp., aunque también puede ser rupícola, en elevaciones de 1,735 a 2,600 m. Florece y fructifica de febrero a abril. Nombres comunes: gallito.

Ejemplares examinadas: Durango. Súchil: O. Ontiveros 8 (MEXU, UAMIZ). Guanajuato. San Felipe: J. Rzedowski 49880 (IEB). Victoria: J. Ceja et al. 477 (UAMIZ); R. Hernández-Cárdenas y R. Deneb 2081 (UAMIZ); E. Ventura y E. López 9079A (IBUG, IEB, MEXU, XAL). Xichú: R. McVaugh 14810 (MEXU); J. Rzedowski 9063 (ENCB). Sin Municipio: L. A. Kenoyer 2020 (GH). Hidalgo. Actopan: A. Espejo y J. Espejo 7082 (IBUG, UAMIZ). Cardonal: F. Zavala Ch. 903 (MEXU). Chapantongo: A. Mendoza et al. 832 (IEB, UAMIZ). Huasca de Ocampo: M. Carlson 2828 (MEXU); C. Ehrenberg 860 (GH); A. Espejo y J. Espejo 7081 (IEB, UAMIZ); A. Espejo et al. 5342 (IEB, UAMIZ), 5343 (UAMIZ), 6366 (UAMIZ); B. Osorio 352 (ENCB, IEB). Huichapan: M. Cházaro et al. 6880 (IEB, XAL). Nopala de Villagrán: L. González Quintero 2041 (ENCB). Jalisco. Lagos de Moreno: R. McVaugh 12308 (MEXU); J. A. Pérez de la Rosa 649 (IBUG). Ojuelos de Jalisco: P. Carrillo-Reyes y M. Harker 673 (IBUG, IEB); A. García R. 862 (IBUG), 998 (IBUG); J. A. Machuca 8822 (IBUG). Querétaro. Peñamiller: S. Zamudio 2110 (IEB, MEXU). San Luis Potosí. Santa María del Río: F. García Sánchez 2988 (UAMIZ); 4061 (UAMIZ). Zaragoza: J. Rzedowski 11329 (ENCB). Sin municipio: C. C. Parry y Ed. Palmer 872 (GH).

Comentarios taxonómicos

Viridantha tortilis puede confundirse con *V. lepidosepala*, pero difiere de ésta en el largo (6-17 cm) y el diámetro del pedúnculo (1-1.5 mm).

14) *Viridantha yagulensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo et López-Ferr., *comb. et. stat. nov. Tillandsia atroviridipetala* Matuda var. *yagulensis* Ehlers, Bromelie Sonderheft 6: 44-46. 2009. Tipo: México. Oaxaca, Yagul, 1,700 m., 18 de abril de 1989, K. Ehlers y R. Ehlers EM891803 (holotipo: MEXU!; isotipo: WU!).

Plantas rupícolas, rara vez epífitas, caulescentes, en floración de 8-10 cm de alto, de 10-12 cm de diámetro en su parte más ancha; rosetas solitarias o cespitosas, esféricas en contorno. Hojas más de 35, recurvadas, más cortas que la inflorescencia; vainas pardo-amarillentas en ambas superficies, oblongas, de 1.5-2 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho, la mitad apical de la superficie adaxial lepidota, tres cuartos apicales de la superficie abaxial lepidota; láminas blanco-grisáceas, estrechamente triangulares a lineares, de 5.5-7.5 cm de largo, de 3.5-5 mm de ancho, ápice largamente atenuado. Inflorescencia pedunculada, erecta, compuesta, con 5-7 espigas; pedúnculo inconspicuo, de 1-2 cm de largo, de 5-6 mm de diámetro, cubierto por las brácteas; brácteas del pedúnculo más largas que la inflorescencia; espigas rojo-rosadas, aplanadas, elípticas,

de 2-3 cm de largo, de 0.8-1 cm de ancho; flores 3-4 por espiga; brácteas florales con tintes rosa-rojizos hacia el ápice, amarillentas hacia la base, elípticas, de 1.5-2 cm de largo, de 0.7-1 cm de ancho cuando extendidas y aplanadas, ápice agudo a cortamente acuminado, conspicuamente nervadas, carinadas, superficie abaxial lepidota; sépalos con tintes rosados hacia el ápice, verde-amarillentos hacia la base, elípticos a ovados, de 1.2-1.5 cm de largo, de 4-5 mm de ancho cuando extendidos y aplanados, ápice agudo a cortamente acuminado, al menos los 2 posteriores carinados, la superficie abaxial lepidota; pétalos de 2.2-2.5 cm de largo, de 3-3.5 mm de ancho, ápice redondeado, algo recurvados; filamentos de 1.2-1.5

cm de largo; anteras de color verde claro, de 2.5-3 mm de largo; ovario elipsoide a estrechamente oblongo, de 3-3.5 mm de largo, de 2-2.5 mm diámetro; estilo de 1-1.5 cm de largo. Fruto no visto.

Resumen taxonómico

Distribución y datos ecológicos: *Viridantha yagulensis* es endémica de Oaxaca (fig. 4), crece sobre rocas en bosques tropicales caducifolios, en elevaciones de 1,600 a 1,750 m. Florece y fructifica de enero a marzo. Nombres comunes: no registrados

Ejemplares examinados: Oaxaca. Distrito Tlacolula, Tlacolula de Matamoros: C. Conzatti 3932 (MEXU); R.

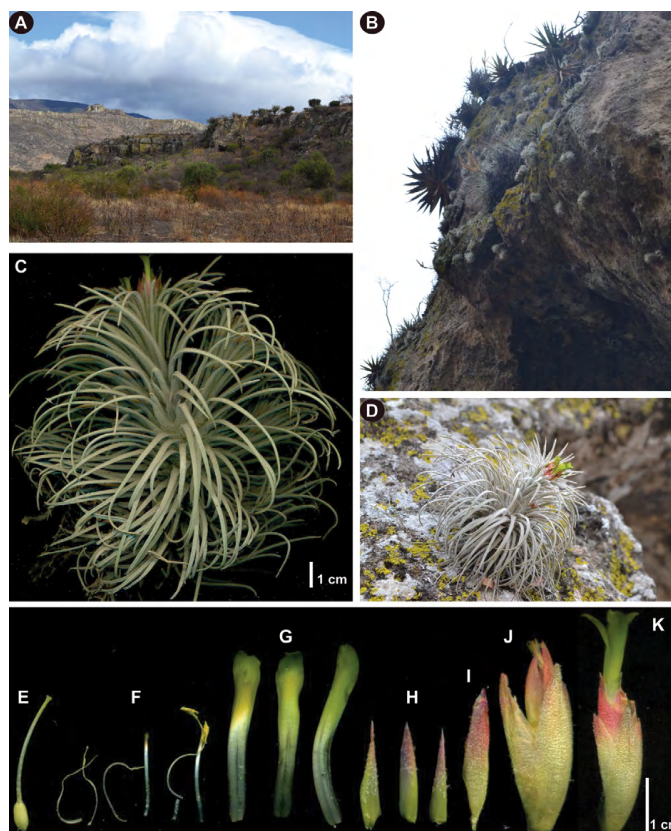


Figura 6. *Viridantha yagulensis*. A: vista del cerro Guilá Naquitz, Yagul, Oaxaca; B: hábitat; C y D: planta en floración; verticilos florales (E-I); E: gineceo; F: androceo; G: pétalos; H: sépalos; I: bráctea floral; J y K: espiga (fotos R. A. Hernández-Cárdenas).

Ehlers y K. Ehlers EM891902 (WU); R. Ehlers y K. Ehlers EM891803 "891903" (WU); R. Ehlers y K. Ehlers EM 932301 (WU); R. Hernández-Cárdenas y A. Sarabia 2118 (UAMIZ); J. Rzedowski 36520 (ENCB, IEB, MEXU).

Comentarios taxonómicos

Viridantha yagulensis (fig. 6) comparte características con *V. atroviridipetala* y *V. grandispica*, pero difiere de ambas en el largo y el diámetro del pedúnculo (1-2 cm; 5-6 mm), la forma de la bráctea floral (elíptica), la forma de los sépalos (elípticos a ovados) y el ápice ligeramente recurvado de los pétalos.

Agradecimientos

A los curadores de los herbarios CHAPA, ENCB, F, FCME, GH, HUAA, IBUG, IEB, MEXU, MICH, P, SEL, UAGC, UAMIZ, US, VT, XAL y WU, por permitirnos el acceso a las colecciones. Se agradece a Rosa Cerros Tlatilpa, Jimena Hernández Barón, Gil Galván González y Alejandro Flores Morales por su valioso apoyo en las salidas de campo. Parte de este estudio es resultado de la tesis doctoral del primer autor y fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la beca 402421.

Referencias

- Aguirre-León, E. (1986). Epifitas. En A. Lot y F. Chiang (Eds.), *Manual del herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares de herbario* (pp.113–119). Ciudad de México: Consejo Nacional de la Flora de México, A.C.
- Barfuss, M. H. J., Till, W., Leme, E. M. C., Pinzón, J. P., Manzanares, J. M., Halbritter, H. et al. (2016). Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa*, 279, 391–414.
- Brown, G. K. y Gilmartin, A. J. (1989). Stigma types in Bromeliaceae - a systematic survey. *Systematic Botany*, 14, 110–132.
- Diego-Escobar, M. V., Flores-Cruz, M. y Koch, S. D. (2013). *Flora de Guerrero. Tillandsia L. (Bromeliaceae)*. Ciudad de México: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ehlers, R. (2004). *Tillandsia penascoensis* Ehlers y Lautner spec. nov. *Die Bromelie*, 2004, 4–7.
- Ehlers, R. (2009). Die grünblühenden, kleinen, grauen Tillandsien Mexikos. *Die Bromelie, Sonderheft*, 6.
- Espejo-Serna, A. (2002). *Viridantha*, un género nuevo de Bromeliaceae (Tillandsioideae) endémico de México. *Acta Botanica Mexicana*, 60, 25–35.
- Espejo-Serna, A. (2012). El endemismo en las Liliópsidas Mexicanas. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 195–257.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Martínez-Correa, N. y Pulido-Esparza, V. A. (2007). Bromeliad flora of Oaxaca, Mexico: richness and distribution. *Acta Botanica Mexicana*, 81, 71–147.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y Ramírez-Morillo, I. (2010). *Bromeliaceae, Flora del Bajío y regiones adyacentes*. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B. K., Luther, H. E. y Till, W. (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25, 33–86.
- González-Rocha, E., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y Cerros-Tlatilpa, R. (2016). *Las Bromeliaceae del Estado de Morelos*. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa.
- Hernández, A. V. (2001). Bromeliaceae. En G. C. Rzedowski y J. Rzedowski (Eds.), *Flora fanerogámica del Valle de México* (pp. 1179–1187). Pátzcuaro, Michoacán: Instituto de Ecología y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Hromadnik, L. (2005). Der Verwandtschaftskreis um Tillandsia tectorum. *Die Bromelie*, 2005, 1–120.
- López-Ferrari, A. R. y Espejo-Serna, A. (2009). Nuevas combinaciones en Monocotiledóneas Mexicanas IV (Bromeliaceae, Orchidaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 89, 43–46.
- López-Ferrari, A. R. y Espejo-Serna, A. (2014). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Bromeliaceae*. Ciudad de México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Luther, H. E. (1994). A guide to the species of *Tillandsia* regulated by appendix II of cites. *Selbyana*, 15, 116–117.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L. et al. (2012). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress*. Melbourne: Koeltz Scientific Books.
- McVaugh, R. (1989). *Flora Novo-Galiciana, Bromeliaceae to Dioscoreaceae*. Ann Arbor, Michigan: The University of Michigan Herbarium.
- Pulido-Esparza, V. A., López-Ferrari, A. R. y Espejo-Serna, A. (2004). Flora bromeliológica del estado de Guerrero, México: riqueza y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75, 55–104.
- QGIS Development Team. (2016). QGIS Geographic Information System. *Open Source Geospatial Foundation Project*. <http://qgis.org>
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Pátzcuaro, Michoacán: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. (1977). *Tillandsioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica*. New York: Hafner.

Novelties in the genus *Viridantha* Espejo (Tillandsioideae, Bromeliaceae)

Rodrigo Alejandro Hernández-Cárdenas¹, Alejandra Serrato Díaz²,
Ana Rosa López-Ferrari¹, Adolfo Espejo-Serna¹

1 Herbario Metropolitano, Departamento de Biología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, C.P. 09340, Ciudad de México, México **2** Laboratorio Divisional de Biología Molecular, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, C.P. 09340, Ciudad de México, México

Corresponding author: Rodrigo Alejandro Hernández-Cárdenas (ralejandroh@gmail.com)

Academic editor: Leonardo Versieux | Received 7 June 2019 | Accepted 2 August 2019 | Published 2 October 2019

Citation: Hernández-Cárdenas RA, Serrato Díaz A, López-Ferrari AR, Espejo-Serna A (2019) Novelties in the genus *Viridantha* Espejo (Tillandsioideae, Bromeliaceae). *PhytoKeys* 132: 99–110. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.132.36959>

Abstract

Based on morphological evidence, we propose to raise *Tillandsia mauryana* forma *secundifolia* to species level with the name *Viridantha secundifolia* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. *Viridantha secundifolia* can be readily distinguished by the falciform rosettes, the broadly oblong to square, 1–1.2 × 0.8–1.1 cm leaf sheaths and by the 1.8–2 × 0.7–1.2 cm floral bracts. Additionally, we describe and illustrate *Viridantha uniflora* Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., from the state of Oaxaca, Mexico. The new species is morphologically similar to *Viridantha boqueronensis*, but differs by the nearly square leaf sheaths, 1.3–1.5 × 0.4–0.5 cm spikes and by the presence of only one flower per spike. A key to the taxa, morphological descriptions, list of specimens examined, illustrations and a distribution map of the described taxa are included.

Resumen

Con base en evidencia morfológica, proponemos elevar a nivel de especie a *Tillandsia mauryana* forma *secundifolia* con el nombre *Viridantha secundifolia* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. *Viridantha secundifolia* puede distinguirse fácilmente por las rosetas falciformes, las vainas foliares ampliamente oblongas a cuadradas, de 1–1.2 × 0.8–1.1 cm y por las brácteas florales de 1.8–2 × 0.7–1.2 cm. Además, se describe e ilustra *Viridantha uniflora* Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., del estado de Oaxaca, México. La nueva especie es morfológicamente similar a *Viridantha boqueronensis* pero difiere por las vainas foliares cuadradas, la espigas de 1.3–1.5 × 0.4–0.5 cm y por presentar una sola flor por espiga. Se proporciona una clave de identificación, descripciones morfológicas, lista de ejemplares examinados, ilustraciones y un mapa de distribución de los taxa descritos.

KeywordsHidalgo, México, Oaxaca, *Tillandsia*, *Viridantha***Introduction**

The genus *Viridantha* Espejo (Tillandsioideae, Bromeliaceae) is endemic to Mexico and includes 14 species (Hernández-Cárdenas et al. 2018). Due to its morphological characteristics, Smith and Downs (1977) classified some species, now placed in *Viridantha*, in *Tillandsia* subgenus *Allardtia* [*V. atroviridipetala* (Matuda) Espejo, *V. ignesia* (Mez) Espejo, *V. mauryana* (L.B. Sm.) Espejo and *V. plumosa* (Baker) Espejo] and others in *Tillandsia* subgenus *Tillandsia* [*V. ehrenbergii* (= *V. tortilis* (Klotzsch ex Baker) Espejo) and *V. lepidosepala* (L.B. Sm.) Espejo]. Gardner (1986) included *Viridantha* in *Tillandsia* subgenus *Tillandsia* and Till (2000) included it in *Tillandsia* subgenus *Allardtia*, but as a separate group from the rest of the species in that subgenus. Espejo-Serna (2002), based on morphological characteristics, considered that this group of species constituted a distinct genus from *Tillandsia* L. and called it *Viridantha*.

Viridantha species are herbaceous plants with leaves arranged in acaulescent rosettes; protandrous flowers with petals dark green towards the apex and white towards the base; stamens equal in length, included, with filiform filaments and sub-basifixed anthers and simple-erect type style branches (Espejo-Serna 2002). The last taxonomic revision for Tillandsioideae subfamily, based on multi-loci DNA sequences phylogeny, proposed to circumscribe *Viridantha* and the *Tillandsia tectorum* E. Morren complex as *Tillandsia* subgenus *Viridantha* (Espejo) W. Till & Barfuss (Barfuss et al. 2016). However, some of the systematic changes proposed by Barfuss et al. (2016) were not supported by molecular and morphological data (Gomes-da-Silva and Souza-Chies 2017).

It should be mentioned that, in all the phylogenies reconstructed so far, *Tillandsia* emerged as polyphyletic (Gardner 1986; Terry et al. 1997; Horres et al. 2000; Barfuss et al. 2004, 2005; Barfuss 2012; Barfuss et al. 2016; Gomes-da-Silva and Souza-Chies 2017) or paraphyletic (Terry and Brown 1996; Benzing et al. 2000; Givnish et al. 2007; Donadio et al. 2015) and, consequently, its validity as a formal taxonomic entity (genus) is unacceptable. On the other hand, *Viridantha* has always been monophyletic and related to the *Tillandsia tectorum* complex (Barfuss et al. 2004, 2005, 2016; Barfuss 2012). The members of *Viridantha* have morphological, ecological and geographical coherence, all the species are easily recognised by their vegetative and reproductive characteristics and can be distinguished from the rest of the species of *Tillandsia s. l.* Furthermore, *Viridantha* species are mostly saxicolous and all are endemic to Mexico. Moreover, the species of the *Tillandsia tectorum* complex are clearly distinct from *Viridantha* by the presence of caulescent rosettes and petals purple towards the apex and white towards the base, besides the taxa of *T. tectorum* clade being endemic to northern Peru and southern Ecuador (Hromadnik 2005). By the above mentioned reasons, we maintain *Viridantha* as a genus. It becomes necessary to carry out more studies using a larger number of species and/or characteristics to propose a more precise and objective classification of *Tillandsia s.l.* and their relatives.

As a result of botanical explorations for the project Phylogeny of the genus *Viridantha* Espejo (Tillandsioideae; Bromeliaceae), we collected specimens of two different populations of *Viridantha*: the first one in the vicinity of Tolantongo, in the municipality of Metztlán, state of Hidalgo, corresponds to *Tillandsia mauryana* L. B. Sm. forma *secundifolia* Ehlers. This form can be readily distinguished from the typical form by the falciform rosettes, the broadly oblong to square, 1–1.2 × 0.8–1.1 cm leaf sheaths, by the 1.8–2 × 0.7–1.2 cm floral bracts and other morphological characters, so we propose to raise it to species level. The second one comes from the municipality of Santos Reyes Tepejillo, in the state of Oaxaca. Initially, we thought that these specimens could correspond to *Viridantha boqueronensis* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr.; however, after a careful and detailed revision of living and herbarium specimens, including types, we conclude that these populations correspond to an undescribed taxon.

Materials and methods

Plants were collected in Hidalgo and Oaxaca, Mexico. The material was dried and measurements and descriptions were prepared from herbarium specimens. The vouchers were deposited in UAMIZ. The morphological terms used in the descriptions were based on Radford et al. (1974) and Scharf and Gouda (2008). We revised herbarium material deposited at CHAPA, FCME, GH, IBUG, IEB, MEXU, UAMIZ and WU and all specimens are cited in the text or in Appendix 1. Comparison of the new species with *Viridantha boqueronensis*, *V. mauryana* (L.B. Sm.) Espejo and *V. penascoensis* (Ehlers & Lautner) Espejo & López-Ferr. and other morphologically related taxa was based on the protologues, living specimens collected at the type localities, as well on herbarium specimens (Appendix 1). The herbarium acronyms followed Thiers (cont. updated).

Results

***Viridantha secundifolia* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., comb. et stat. nov.**

urn:lsid:ipni.org:names:60479388-2

Basionym. *Tillandsia mauryana* L.B. Sm. forma *secundifolia* Ehlers, Die Bromelie. Sonderheft 6: 56–60. Figs pp. 56, 57, 60. 2009.

Type. MEXICO. Hidalgo: Metztlán, 1300 m a.s.l., 12 February 1992, *J. Lautner L92/3* (holotype: MEXU not found); Hidalgo, prope Tolantongo “Tolontogo”, 1900 m a.s.l., 22 February 2006, *R. Ehlers & M. Kretz EM061802* (paratype: WU not found). Lectotype (here designated): figure page 56, Die Bromelie. Sonderheft 6: 56–60. 2009.

Description. Plants saxicolous, flowering 10–13 cm tall, 12–14 cm diameter; rosettes acaulescent, solitary or caespitose, falcate in outline. Leaves numerous, longer than the inflorescence; sheaths pale brown on both surfaces, broadly oblong to nearly

square, 1–1.2 cm long, 0.8–1.1 cm wide, glabrous towards the base on both surfaces; blades falcate, densely white-greyish lepidote, narrowly triangular, 4.5–7 cm long, 0.5–0.8 cm wide, apical portion long attenuate. Inflorescence short pedunculated, falcate, one-branched, with 3–5 spikes; peduncle 1–1.5 cm long, 3–5 mm diameter, covered by the peduncle bracts; peduncle bracts similar to the leaves but reducing in size towards the apical portion, densely white-greyish lepidote; spikes reddish-rose, erect and appressed, flattened, elliptic, 2.5–3.5 cm long, 1–1.5 cm wide; flowers distichous, erect and appressed, 3–5 by spike; floral bracts reddish-rose at the apex, yellowish-green towards the base, ovate, 1.8–2 cm long, 0.7–1.2 cm wide, apex acute to acuminate, ecarinate to slightly carinate at the apex, lepidote abaxially; sepals pale green, lanceolate, 1.2–1.5 cm long, 0.3–0.4 cm wide, apex acute, the two adaxial ones carinate, lepidote abaxially; petals dark green, narrowly oblong, 2–2.5 cm long, 0.25–0.3 cm wide, apex rounded to obtuse; filaments white, 1.4–1.6 cm long; anthers pale to dark green, 2.5–3 mm long; ovary broadly ovoid, 3.5–4.5 mm long, 2.5–3.5 mm diameter; style white, 6–10 mm long, included; style branches green. Capsules 1.5–1.8 cm long, 5–8 mm diameter; seeds fusiform, 3–4 mm long, coma 0.8–1.2 cm long.

Habitat and ecology. *Viridantha secundifolia* is only known from the state of Hidalgo in the western and eastern regions of Metztitlán and Tolantongo municipalities, respectively, where it grows on vertical walls in xerophilous scrubs at elevations between 1100 and 1900 m a.s.l. (Figs 1, 2).

Phenology. Blooming in January and February.

Observations. *Tillandsia mauryana* was described by Lyman B. Smith (1937), based on specimens from the canyon of Metztitlán, in the state of Hidalgo, Mexico. Espejo-Serna (2002) transferred the species to *Viridantha*. Ehlers (2009) described *T. mauryana* L. B. Sm. forma *secundifolia*, differentiating it from the typical form only by the secund disposition of its leaves. Besides, Ehlers (2009) mentioned that its populations grow separated from those of *T. mauryana*. The detailed analysis of the morphological characteristics of living and dried specimens of *T. mauryana* forma *mauryana* and *T. mauryana* forma *secundifolia* allowed us to detect that, in addition to the characteristic mentioned by Ehlers (2009), there are other differences in the plants of both populations such as: the shape of the rosettes (falcate vs. spherical); the length (1–1.2 cm vs. 1.5–2.5 cm) and the shape (broadly oblong to square vs. broadly elliptic) of the leaf sheaths; the length of the floral bracts (1.8–2 cm vs. 1–1.5 cm), the presence or not of a keel on the floral bracts (absent or visible only in the apex vs. present along the bract); and the colour of the anthers (pale to dark green vs. black).

Viridantha grandispica (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., *V. rzedowskiana* Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. and *V. teloloapanensis* (Ehlers & Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., are other species morphologically similar to *V. secundifolia* (Table 1). *Viridantha secundifolia* differs from *V. grandispica* in the shape of the rosettes (falcate vs. spherical); in the shape of the leaf sheaths (broadly oblong to square vs. narrowly oblong); in the presence or not of a keel on the floral bract (absent or visible only in the apex vs. present along the bract); and in the shape of the sepals (lanceolate vs. ovate). *Viridantha secundifolia* differs from *V. rzedowskiana* in the shape of the rosettes (falcate vs. spherical); in the size of the leaf sheaths (1–1.2 cm

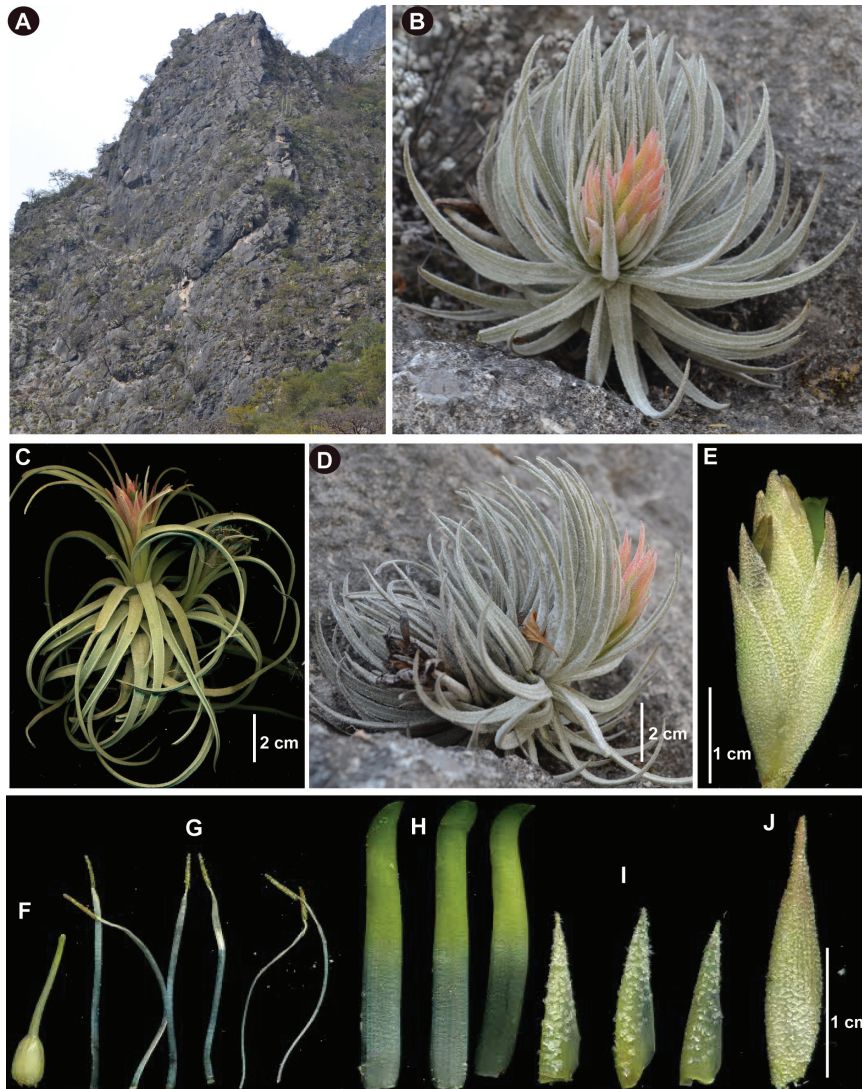


Figure 1. Morphological comparison between *Viridantha mauryana* and *V. secundifolia* (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. *V. secundifolia* **A** habit **B**, **D** plant with inflorescence **E** spike **F** pistil **G** stamens **H** petals **I** sepals **J** floral bract (voucher: Hernández-Cárdenas and Sarabia 2136, UAMIZ). *V. mauryana* **C** plant with inflorescence (voucher: Hernández-Cárdenas et al. 2090, UAMIZ). Photographs by R. Hernández-Cárdenas.

× 0.8–1.1 cm vs. 1.8–2 cm × 1.5–1.7 cm); in the keel of the floral bract (absent or visible only in the apex vs. present along the bract); and in the shape of the sepals (lancoolate vs. ovate). *Viridantha secundifolia* differs from *V. teloloapanensis* in the shape of

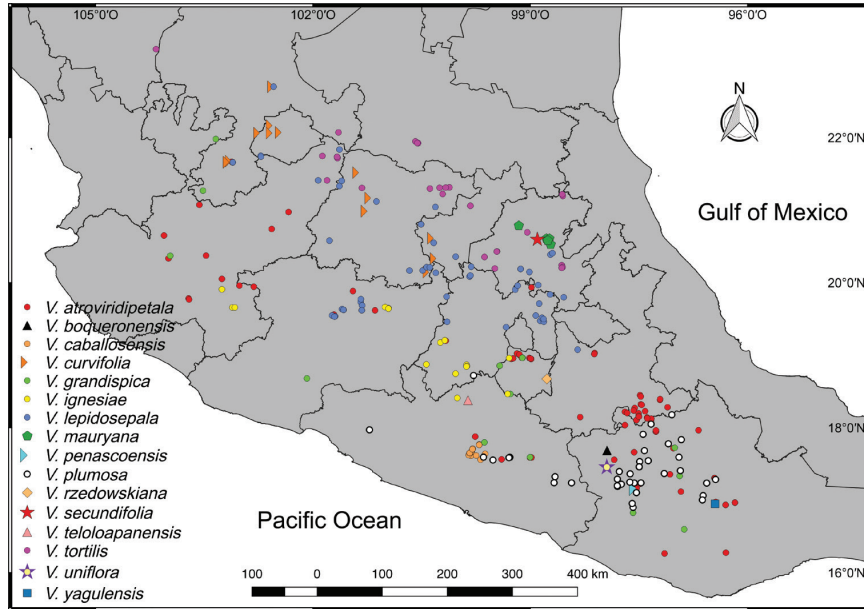


Figure 2. Geographical distribution of the genus *Viridantha*.

Table 1. Morphological differences amongst *Viridantha grandispica*, *V. mauryana*, *V. rzedowskiana*, *V. secundifolia* and *V. teloloapanensis*.

| Characters | <i>V. grandispica</i> | <i>V. mauryana</i> | <i>V. rzedowskiana</i> | <i>V. secundifolia</i> | <i>V. teloloapanensis</i> |
|---------------------------|-----------------------|--------------------|--------------------------|------------------------------------|---------------------------|
| Rosettes shape in outline | Spherical | Spherical | Spherical | Falcate | Spherical |
| Leaf sheaths size (cm) | 1–2 × 0.5–0.7 | 1.5–2.5 × 1–1.5 | 1.8–2 × 1.5–1.7 | 1–1.2 × 0.8–1.1 | 1–1.5 × 0.8–1.1 |
| Leaf sheaths shape | Narrowly oblong | Broadly elliptic | Broadly oblong to square | Broadly oblong to square | Ovate |
| Leaf blades width (mm) | 3–4 | 7–11 | 4.5–6 | 5–8 | 5 |
| Floral bracts size (cm) | 1.7–2.5 × 0.6–1 | 1–1.5 × 1–1.5 | 1.5–2 × 1–1.2 | 1.8–2 × 0.7–1.2 | 1–1.5 × 0.6 |
| Floral bracts keel | Present | Present | Present | Absent or visible only in the apex | Present |
| Sepals width (mm) | 4–6 | 3–5 | 4–6 | 2.5–3.5 | 3 |
| Sepals shape | Ovate | Ovate | Ovate | Lanceolate | Narrowly elliptic |
| Anthems colour | Green | Black | Green | Pale to dark green | Green to black |

the rosettes (falcate vs. spherical); in the shape of the leaf sheaths (broadly oblong to square vs. ovate); in the number of the spikes (3–5 vs. 1); and in the shape of the sepals (lanceolate vs. ovate). So we concluded that *T. mauryana* forma *secundifolia* presents different and consistent morphological characteristics to those observed on the typical form and can be considered as a distinct species.

Specimen examined. MEXICO, Hidalgo: municipio de Metztitlán. 28 km sobre el camino que va de Metztitlán a Tolantongo (20°35'43"N, 98°54'09.9"W), 1103 m a.s.l., 3 February 2018, R. Hernández-Cárdenas y A. Sarabia 2136 (UAMIZ).

***Viridantha uniflora* Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr., sp. nov.**

urn:lsid:ipni.org:names:60479385-2

Figs 2, 3

Diagnosis. *Viridantha uniflora* is similar to *V. boqueronensis* but differs in the shape (square vs. ovate to triangular) and the width of the leaf sheath (0.7–0.8 cm vs. 1 cm); the width (0.4–0.5 cm vs. 0.7–1.3 cm) of the spikes, the number of flowers per spike (always 1 vs. 2–5); and in the shape of the floral bract (ovate vs. elliptic).

Type. MEXICO. Oaxaca: Distrito de Juxtlahuaca, municipio de Santos Reyes Tepejillo, en los alrededores del boquerón de Santos Reyes Tepejillo (17°26'58"N, 97°56'29"W), 1960 m a.s.l., 21 April 2018, R. Hernández-Cárdenas, E. Negri & J. Conde 2156 (holotype: UAMIZ!; isotype: MEXU!).

Description. Plants saxicolous, flowering 7–10 cm tall, 7–9 cm diameter; rosettes caulescent, solitary or caespitose, falcate in outline. Leaves numerous, shorter or equalling the inflorescence; sheaths pale brown on both surfaces, nearly square, 0.8–1 cm long, 0.7–1 cm wide, glabrous towards the base on both surfaces; blades falcate, densely greyish lepidote, narrowly triangular, 3–6 cm long, 0.3–0.4 cm wide, apical portion long attenuate. Inflorescence pedunculated, falcate, one-branched, with 3–5 spikes; peduncle 2.5–3.5 cm long, 0.2–0.3 cm diameter, covered by the bracts of the peduncle; peduncle bracts similar to the leaves but reducing in size towards the apical portion, densely greyish lepidote; spikes green, erect and appressed, flattened, elliptic, 1.3–1.5 cm long, 0.4–0.5 cm wide; flowers erect and appressed, only one per spike; floral bracts green to green-brownish, ovate, 1–1.5 cm long, 0.5–0.6 cm wide, apex acute to acuminate, ecarinate to slightly carinate at the apex, glabrous adaxially, lepidote abaxially; sepals green, lanceolate, 1–1.3 cm long, 0.3–0.4 cm wide, apex acute, the two adaxial ones carinate, both surfaces glabrous or lepidote abaxially mainly on the keel; petals dark green, narrowly oblong, 1.5–1.8 cm long, 0.2–0.3 cm wide, apex rounded to obtuse; filaments white, 0.8–1.2 cm long, included; anthers pale green, 1.2–1.5 mm long; ovary green, ellipsoid, 2.5–3 mm long, 2–3 mm diameter; style white, 8–10 mm long; style branches green. Capsules not seen.

Habitat and ecology. *Viridantha uniflora* is only known from the boquerón of the Santos Reyes Tepejillo municipality, located in the Sierra Madre del Sur in the north-west region of the state of Oaxaca, where it grows on vertical walls in dry oak forests and tropical deciduous forests. The plants of *V. uniflora* grow in colonies, between 1700 and 1900 m a.s.l., on the cliffs of the boquerón amongst other saxicolous herbs. (Figs 2, 3).

Phenology. The plants of *Viridantha uniflora* bloom in April and May.

Etymology. The specific epithet refers to the presence of one flower per spike, condition only known in the proposed taxon.

Observations. Plants of *Viridantha uniflora* had previously been collected by J.I. Calzada 20057 (MEXU), but had been wrongly identified as *V. atroviridipetala* (Matuda) Espejo. However, *V. uniflora* differs from *V. atroviridipetala* in the outline shape of the rosettes (falcate vs. spherical); in the shape of the leaf sheaths (square vs.

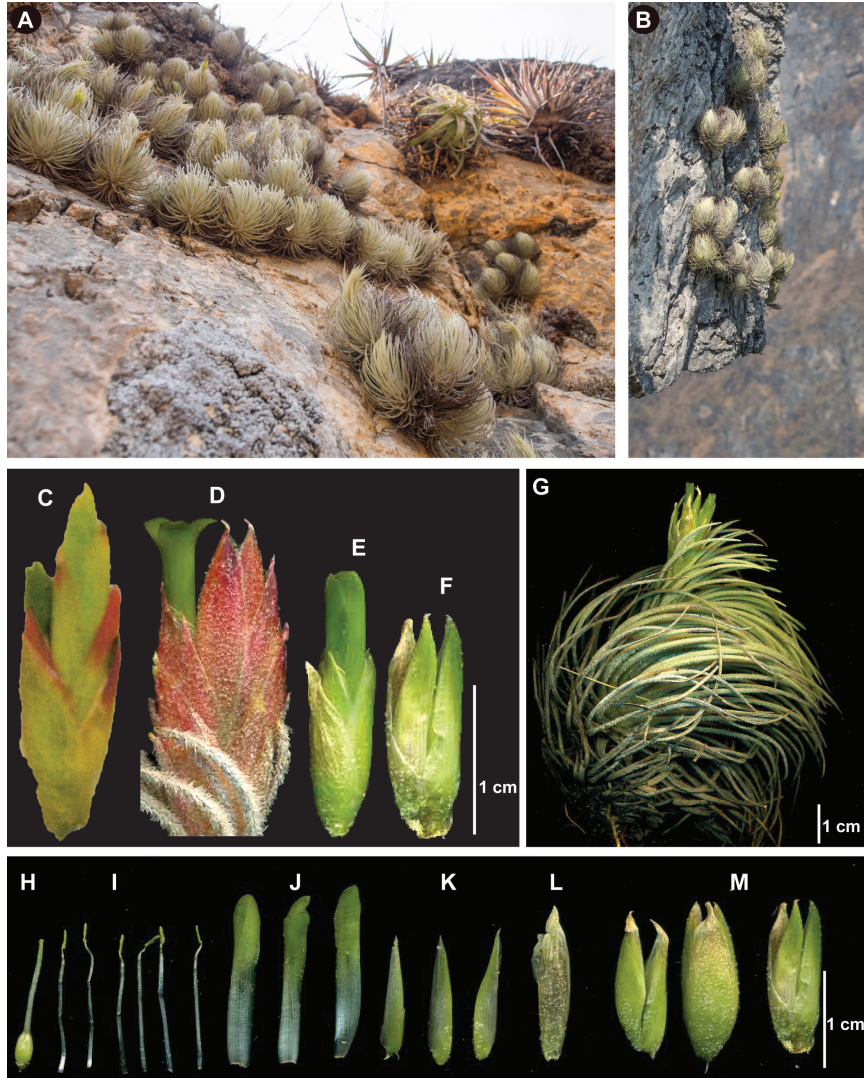


Figure 3. Morphological comparison between *Viridantha boqueronensis*, *V. penascoensis* and *V. uniflora* Hernández-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. *V. uniflora* **A–B** habit **E–F, M** spikes **G** plant with inflorescence **H** pistil **I** stamens **J** petals **K** sepals **L** floral bract (voucher: Hernández-Cárdenas et al. 2156, UAMIZ). *V. boqueronensis* **C** spike (voucher: K. and R. Ehlers EM7851, MEXU). *V. penascoensis* **D** spike (voucher: Hernández-Cárdenas and Sarabia 2116, UAMIZ). Photographs A–B by E. Negri Lavín; C–M by R. Hernández-Cárdenas.

oblong to ovate); in the shape of the floral bracts (ovate vs. lanceolate to narrowly triangular) and in the number of flowers per spike (1 vs. 2–5). *Viridantha boqueronensis* and *V. penascoensis* grow in nearby locations to the type locality of *V. uniflora*, but

Table 2. Morphological differences amongst *Viridantha boqueronensis*, *V. penascoensis* and *V. uniflora*.

| Characters | <i>V. boqueronensis</i> | <i>V. penascoensis</i> | <i>V. uniflora</i> |
|--------------------------|-------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| Leaf sheaths size (cm) | 0.9–1.4 × 0.8–1 | 0.6–1 × 0.7–0.8 | 0.8–1 × 0.7–0.8 |
| Leaf sheaths shape | Ovate to triangular | Broadly ovate to square | Square |
| Leaf blades size (cm) | 4–7 × 0.3–0.4 | 2.5–4 × 0.2–0.3 | 3–6 × 0.3–0.4 |
| Spikes colour | Green with red | Red to pink | Green |
| Spikes number | 5–7 | 1 | 3–5 |
| Flowers number per spike | 2–5 | 2–3 | 1 |
| Spike size (cm) | 1.5–3.5 × 0.7–1.3 | 2–3 × 0.8–1 | 1.3–1.5 × 0.4–0.5 |
| Floral bracts size (cm) | 1.2–1.7 × 0.5–0.8 | 1.5–2 × 0.5–1 | 1–1.5 × 0.5–0.6 |
| Floral bracts shape | Elliptic | Ovate | Ovate |
| Floral bracts keel | Present | Absent or visible only in the apex | Absent or visible only in the apex |
| Sepals size (cm) | 1–1.3 × 0.3–0.35 | 1.3–1.5 × 0.3–0.5 | 1–1.3 × 0.3–0.4 |
| Sepals shape | Narrowly elliptic | Ovate | Lanceolate |

without overlapping its distributions. These species share the saxicolous habit and the falcate rosettes in outline. However all these species are easily distinguishable from the newly proposed taxon (Table 2). *Viridantha uniflora* differs from *V. penascoensis* in the inflorescence (branched vs. simple); in the length and in the colour (green vs. red-pink) of the spikes (1.3–1.5 cm vs. 2–3 cm). *Viridantha uniflora* differs from *V. boqueronensis* in the shape of the leaf sheaths (square vs. ovate to triangular); in the number of flowers per spike (1 vs. 2–5); in the colour of the spikes (green vs. green with red-pink); in the shape of the floral bracts (ovate vs. elliptic); and in the presence or not of a keel on the floral bracts (absent or visible only in the apex vs. present along the bract).

Additional specimens examined (paratypes). MEXICO, Oaxaca: Distrito Santiago Juchitahuaca, municipio de Santos Reyes Tepejillo. 3 km al N de Santos Reyes Tepejillo rumbo a Corral de Piedra (17°27'N, 97°57'W), 1770 m a.s.l., 20 July 1995, *J. I. Calzada 20057* (MEXU); en los alrededores del boquerón de Santos Reyes Tepejillo (17°26'58"N, 97°56'29"W), 1960 m a.s.l., 18 March 2017, *R. Hernández-Cárdenas, F. Gómez y A. González 2120* (UAMIZ).

To facilitate the identification of the species of *Viridantha*, we include an artificial key for all representatives of the genus.

Key to the species of *Viridantha*

- 1 Rosettes irregular or falcate in outline 2
- Rosettes spherical in outline 8
- 2 Inflorescence branched 3
- Inflorescence simple 5
- 3 Flower one per spike, spikes 1.3–1.5 cm long *V. uniflora*
- Flowers two or more per spike, spikes longer than 1.6 cm 4
- 4 Leaf blades 3–4 mm wide; floral bract elliptic *V. boqueronensis*
- Leaf blades 5–8 mm wide; floral bract ovate *V. secundifolia*

- 5 Rosettes falcate, blades falcate **6**
 – Rosettes irregular, blades squarrose..... **7**
 6 Plants longer than 5.1 cm; spikes terete..... *V. curvifolia*
 – Plants shorter than 5 cm; spikes elliptic, flattened..... *V. penascoensis*
 7 Leaf sheaths broadly ovate to oblong; peduncle (in anthesis) longer than 4.1 cm
 and lesser than 2 mm diameter..... *V. tortilis*
 – Leaf sheaths broadly oblong to square; peduncle (in anthesis) shorter than 4 cm
 and larger than 4 mm diameter..... *V. lepidosepala*
 8 Inflorescence conspicuously pedunculate, peduncle longer than 4.1 cm **9**
 – Inflorescence sessile or peduncle shorter than 3.5 cm **11**
 9 Inflorescence simple, longer than 3.1 cm, flattened to terete, rarely with two small
 lateral spikes..... *V. ignesia*
 – Inflorescence branched, shorter than 3 cm long, flattened..... **10**
 10 Leaf blades wider than 2.1 mm; floral bracts triangular to ovate, carinate... *V. plumosa*
 – Leaf blades narrower than 2 mm; floral bracts elliptic to oblong, ecarinate to cari-
 nate only at the apex *V. caballosensis*
 11 Leaf blades wider than 7.1 mm; anthers black..... *V. mauryana*
 – Leaf blades narrower than 7 mm; anthers green **12**
 12 Plants short caulescent; floral bracts elliptic..... *V. yagulensis*
 – Plants acaulescent; floral bracts variable in shape but never elliptic..... **13**
 13 Spikes longer than 3.1 cm and wider than 1.1 cm..... **14**
 – Spikes shorter than 3 cm and narrower than 1 cm..... **15**
 14 Leaf sheaths broadly ovate to square, blades wider than 4.1 mm; sepals shorter
 than 1.5 cm *V. rzedowskiana*
 – Leaf sheaths narrowly oblong, blades narrower than 4 mm; sepals longer than 1.6
 cm *V. grandispica*
 15 Spikes 3 or less; floral bracts shorter than 1.5 cm; sepals lanceolate
 *V. teloloapanensis*
 – Spikes 4 or more; floral bracts longer than 1.6 cm; sepals narrowly elliptic.....
 *V. atroviridipetala*

Acknowledgements

To the people of Santos Reyes Tepejillo for the facilities to explore their lands. To the curators of herbaria CHAPA, FCME, GH, IBUG, IEB, MEXU, UAMIZ and WU for allowing us the access to their collections. We thank Atcire Martínez Sarabia, Aurelio Nicolás Hernández Rábago, Ángeles González Adán, Felipe Gómez Noguez, Elir Negri Lavín and Jazmín Conde Demeza for their support in the field trips. To Leonardo Versieux for the editorial comments. To Carlos Luis Leopardi Verde, Talita Mota Machado and the anonymous reviewer for the observations and suggestions that greatly improved the text. Part of this study is a result of the PhD thesis of the first author, which was funded by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONA-CyT) through the scholarship 402421.

References

- Barfuss MHJ (2012) Molecular studies in Bromeliaceae. PhD Thesis, Vienna University, Austria.
- Barfuss MHJ, Samuel MR, Till W (2004) Molecular phylogeny in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on six cpDNA markers: An update. *Journal of the Bromeliad Society* 54(1): 9–17.
- Barfuss MHJ, Samuel MR, Till W, Stuessy TF (2005) Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid Regions. *American Journal of Botany* 92(2): 337–351. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.337>
- Barfuss MHJ, Till W, Leme EMC, Pinzón JP, Manzanares JM, Halbritter H, Samuel R, Brown GK (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* 279(1): 1–97. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.279.1.1>
- Benzing DH, Brown GK, Terry RG (2000) History and evolution. In: Benzing DH (Ed.) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, 463–541. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565175.011>
- Donadio S, Pozner R, Giussani LM (2015) Phylogenetic relationships within *Tillandsia* subgenus *Diaphoranthema* (Bromeliaceae, Tillandsioideae) based on a comprehensive morphological dataset. *Plant Systematics and Evolution* 301(1): 387–410. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1081-1>
- Ehlers R (2009) Die grünblühenden, kleinen, grauen Tillandsien Mexickos. *Die Bromelie*. Sonderheft 6: 1–144.
- Espejo-Serna A (2002) *Viridantha* un género nuevo de Bromeliaceae (Tillandsioideae) endémico de México. *Acta Botánica Mexicana* 60(60): 25–35. <https://doi.org/10.21829/abm60.2002.901>
- Gardner CS (1986) Preliminary classification of *Tillandsia* based on floral characters. *Selbyana* 9: 130–146.
- Givnish TJ, Millam KC, Berry PE, Sytsma KJ (2007) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23(1): 3–26. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.04>
- Gomes-da-Silva J, Souza-Chies TT (2017) What actually is *Vriesea*? A total evidence approach in a polyphyletic genus of Tillandsioideae (Bromeliaceae, Poales). *Cladistics* 34: 1–19. <https://doi.org/10.1111/cla.12200>
- Hernández-Cárdenas RA, Espejo-Serna A, López-Ferrari AR (2018) Revisión taxonómica del género *Viridantha* Espejo (*Tillandsia* subgénero *Viridantha* sensu stricto). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(4): 1012–1032. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2453>
- Horres R, Zizka G, Kahl G, Weising K (2000) Molecular Phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) Intron Sequences of the Chloroplast Genome. *Plant Biology* 2(3): 306–315. <https://doi.org/10.1055/s-2000-3700>
- Hromadnik L (2005) Der Verwandtschaftskreis um *Tillandsia tectorum*. *Die Bromelie* 5: 1–120.
- Radford AE, Dickiso WC, Massey JR, Bell CR (1974). *Vascular Plant Systematics*. Harper and Row, 891 pp.
- Scharf U, Gouda EJ (2008) Bringing Bromeliaceae back to homeland botany. *Journal of The Bromeliad Society* 58(3): 123–129.

- Smith LB (1937) Studies in the Bromeliaceae VIII. Contributions From the Gray Herbarium of Harvard University 117: 31.
- Smith LB, Downs RJ (1977) Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, 663–1492.
- Terry RG, Brown GK (1996) A study of evolutionary relationships in Bromeliaceae based on comparison of DNA sequences from the chloroplast gene *ndbF*. *Journal of the Bromeliad Society* 46(3): 107–112.
- Terry RG, Brown GK, Olmstead RG (1997) Phylogenetic Relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndbF* sequences. *Systematic Botany* 22(2): 333–345. <https://doi.org/10.2307/2419461>
- Thiers B (continuously updated) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> [accessed: May 03, 2019]
- Till W (2000) Tillandsioideae. In: Benzing DH (Ed.) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, 555–569.

Appendix I

Examined specimens.

- Viridantha boqueronensis*** (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. OAXACA: *Calzada 18325* (MEXU); *K. and R. Ehlers EM7851* (MEXU); *Lautner 92/57* (WU).
- Viridantha grandispica*** (Ehlers) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. GUERRERO: *Ehlers EM040901* (WU); *Ehlers EM991902* (WU); *R. and K. Ehlers EM911305* (WU); *Franco 8* (FCME); *Limón 6* (FCME). JALISCO: *Flores et al. 1810* (CHAPA, IBUG, IEB); *Flores 2310* (CHAPA); *Guerrero et al. 115* (IBUG). MICHOACÁN: *Ehlers EM902503* (WU); *Steinmann 5156* (IEB). MORELOS: *Ceja et al. 1049* (UAMIZ); *Flores-Palacios and Vergara 1048* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas and Moreno 2075* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas and Sarabia 2093* (UAMIZ); *López-Ferrari et al. 2865* (IEB, UAMIZ). OAXACA: *Ceja et al. 1762* (IEB, UAMIZ); *Espejo et al. 6492* (UAMIZ); *Ehlers EM030203* (WU); *Ehlers EM991204* (WU); *López-Ferrari et al. 3373* (UAMIZ); *Mendoza 1399* (UAMIZ); *Téllez et al. 16039* (FCME). ZACATECAS: *Espejo et al. 7065bis* (UAMIZ); *Ehlers EM001405* (WU); *Ramírez-Díaz et al. 184* (IBUG).
- Viridantha mauryana*** (L.B. Sm.) Espejo. HIDALGO: *Ceja et al. 1967* (UAMIZ); *Ceja et al. 1768* (UAMIZ); *Gómez 533* (IEB); *Gold 2* (MEXU); *Hernández-Cárdenas et al. 2090* (UAMIZ); *López-Ferrari et al. 2133* (UAMIZ); *Maury 5747* (GH).
- Viridantha penascoensis*** (Ehlers & Lautner) Espejo & López-Ferr. OAXACA: *Hernández-Cárdenas and A. Sarabia 2116*, (UAMIZ); *Ehlers EM030202* (MEXU).
- Viridantha rzedowskiana*** Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. MORELOS: *Hernández-Cárdenas et al. 2108* (UAMIZ).
- Viridantha teloloapanensis*** (Ehlers & Lautner) Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. GUERRERO: *Lautner et al. EM060902* (MEXU, WU); *Schatzl 80/7* (WU).
- Viridantha uniflora*** Hern.-Cárdenas, Espejo & López-Ferr. OAXACA: *Calzada 20057* (MEXU); *Hernández-Cárdenas et al. 2156* (UAMIZ); *Hernández-Cárdenas et al. 2120* (UAMIZ).



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00105

Matricula: 2151800162

Filogenia del genero
Viridantha Espejo
(Bromeliaceae) con base en
caracteres morfológicos y
moleculares.



Rodrigo

RODRIGO ALEJANDRO HERNANDEZ
GARDENAS
ALUMNO

REVISÓ

Rosalía

MTRA. ROSALÍA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISION DE CRS

Sara Lucía Camargo Ricalde
DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRESIDENTE

Espejo
DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA

VOCAL

Gilberto
DR. GILBERTO ALEJANDRO OCAMPO ACOSTA

VOCAL

Victor W. Steinmann
DR. VICTOR WERNER STEINMANN

VOCAL

Arturo
DR. ARTURO CASTRO CASTRO

SECRETARIA

Rosa Cerros Tlatilpa
DRA. ROSA CERROS TLATILPA

Con base en la Legislación de la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 14:00 horas del día 24 del mes de febrero del año 2021 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. MARIO ADOLFO ESPEJO SERNA
DR. GILBERTO ALEJANDRO OCAMPO ACOSTA
DR. VICTOR WERNER STEINMANN
DR. ARTURO CASTRO CASTRO
DRA. ROSA CERROS TLATILPA

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaría la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DE: RODRIGO ALEJANDRO HERNANDEZ GARDENAS

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

El presente documento cuenta con la firma -auténtica, escaneada o digital, según corresponda- del funcionario universitario competente, que certifica que las firmas que aparecen en esta acta - Temporal, digital o dictamen- son auténticas y las mismas que usan los c.c. profesores mencionados en ella