



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

SISTEMÁTICA DEL COMPLEJO *TILLANDSIA*  
*MACDOUGALLII* (BROMELIACEAE)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

CAROLINA GRANADOS MENDOZA

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ

MÉXICO, D. F.

ENERO, 2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

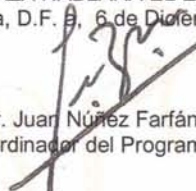
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de Octubre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** de la alumna **GRANADOS MENDOZA CAROLINA** con número de cuenta **97124799** con la tesis titulada "**Sistemática del complejo *Tillandsia macdougallii* (Bromeliaceae)**", realizada bajo la dirección del **DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ**.

Presidente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA  
Vocal: DR. DAVID SEBASTIAN GERMANDT  
Secretario: DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ  
Suplente: DR. IVÓN MERCEDES RAMÍREZ MORILLO  
Suplente: DRA. MARÍA FLORES CRUZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. el 6 de Diciembre de 2007.

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

## RECONOCIMIENTO

La autora agradece al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **Universidad Nacional Autónoma de México** (UNAM) por permitirle cursar sus estudios de Maestría bajo el más alto nivel académico.

Dichos estudios y la redacción del presente manuscrito fueron posibles gracias al apoyo financiero otorgado por el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACyT), así como a la acertada guía del **Dr. Gerardo A. Salazar Chávez** del Instituto de Biología, UNAM, tutor del proyecto de investigación, y al enriquecedor consejo del comité tutorial integrado por la **Dra. María Hilda Flores Olvera** del Instituto de Biología, UNAM y la **Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo** del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Biología de la UNAM, por permitirme cursar mis estudios de maestría en un ambiente de excelencia académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado durante mis estudios de maestría.

A los herbarios nacionales e internacionales citados en la metodología que amablemente proporcionaron el material examinado en este trabajo.

Al Dr. Gerardo A. Salazar Chávez, por compartir sus conocimientos conmigo y ser una guía ahora insustituible en mi desarrollo académico.

A la Dra. María Hilda Flores Olvera y la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo, por su apoyo constante e incondicional a lo largo de estos dos años y medio.

A la Dra. María Flores Cruz, por facilitar bibliografía y ejemplares vivos para la extracción de ADN, por su detallada revisión del manuscrito y por compartir su pasión por las Bromeliaceae conmigo.

Dr. David Sebastian Gernandt, por su revisión crítica del manuscrito de la tesis y por sus acertados comentarios.

A la M. en C. Lidia Cabrera, por responder a mis innumerables preguntas y por la compañía.

A la Dra. C. Sue Gardner, por sus comentarios al protocolo del presente proyecto y por su valioso trabajo con el género *Tillandsia*, que fue el antecedente principal de esta tesis.

A la Biol. Tania Chew, por compartir sus experiencias en el estudio de las tillandsias.

A mis profesores Helga Ochoterena, Hilda Flores, Gerardo Ponce de León, Luís Eguiarte, Javier Caballero, Susana Magallón, Virginia León, Fernando Cervantes, Fernando Chiang y Guillermo Salgado, por sus valiosas enseñanzas.

A la M. en C. Laura Márquez, por su infinita paciencia y asesoría en el trabajo de laboratorio.

A Carmen Loyola, Gerardo Salazar y Víctor Martínez por proporcionar material fotográfico incluido en el presente estudio.

Al Personal de la biblioteca del Instituto de Biología, por su amable ayuda en la búsqueda de información.

A los colectores Silvia Salas, Lidia Cabrera, Ana Ruiz, Gerardo Salazar, David Gernandt, Rodrigo Suárez, Víctor Martínez, Eusebio Martínez y Daniel Burguete que me acompañaron en los viajes de campo.

A Libertad Mendizabal, por su ayuda en la captura de la base de datos.

Una especial mención a Rodrigo Suárez, por compartir su vida conmigo y por recordarme siempre ir hacia arriba.

A la Profra. María Gilda Mendoza, por su revisión de la tesis y por ser mi mamá.

A mis papás Antonio Granados y Gilda Mendoza, mis hermanos Gilda Granados, Paola Granados, Arved Marín, mis abuelitas Flora Guzmán y Ninfa Salinas y mi tía Flora, por su amor y apoyo en todo momento.

A todas las personas, maestros, amigos y compañeros, imposibles de mencionar en su totalidad, por todo el apoyo brindado.

# CONTENIDO

Resumen.....	ix
Abstract.....	x
Lista de figuras y tablas.....	xi
Créditos de fotografías.....	xv
Introducción.....	1
Morfología de <i>Tillandsia</i> .....	2
Arquitectura vegetativa.....	2
Raíz.....	3
Eje caulinar.....	3
Hoja.....	4
Tricomas.....	6
Inflorescencia.....	6
Flor.....	8
Fruto y semillas.....	12
Antecedentes taxonómicos de <i>Tillandsia</i> .....	12
Enfoque de este trabajo.....	15

Hipótesis.....	15
Objetivos.....	15
Materiales y métodos.....	16
Revisión bibliográfica.....	16
Revisión de herbarios.....	16
Trabajo de campo y de gabinete.....	17
Selección de terminales.....	17
Selección de caracteres moleculares.....	21
Métodos moleculares.....	21
Extracción de ADN.....	21
Amplificación y secuenciación de las regiones de ADN de interés.....	22
Edición de secuencias, alineamiento y codificación de indels e inversión.....	24
Selección y codificación de caracteres morfológicos.....	25
Análisis filogenéticos.....	30
Resultados.....	33
Análisis de la región <i>matK-trnK</i> .....	33
Análisis del espaciador <i>trnH<sup>GUG</sup>-psbA</i> .....	35



Análisis del espaciador <i>trnD</i> <sup>GUC</sup> - <i>trnT</i> <sup>GGU</sup> .....	36
Análisis de las tres regiones de ADN de cloroplasto combinadas.....	37
Análisis de los caracteres morfológicos.....	38
Análisis de los caracteres morfológicos y las tres regiones de ADN del cloroplasto combinados.....	38
Discusión.....	47
Monofilia del complejo de <i>Tillandsia macdougallii</i> .....	47
Posición del complejo en las Tillandsioideae.....	51
Relaciones filogenéticas al interior del complejo.....	53
Evolución de algunos atributos reproductivos en un contexto filogenético y su valor como marcadores taxonómicos.....	54
Biogeografía del complejo.....	58
Utilidad filogenética de los grupos de datos analizados.....	59
Consideraciones finales.....	63
Literatura citada.....	64

## RESUMEN

En este trabajo se presenta una revisión de la sistemática del complejo de *Tillandsia macdougallii* (Bromeliaceae), un grupo de especies endémicas de México de importancia económica y cultural. Para evaluar la monofilia del complejo y explorar las relaciones filogenéticas de sus especies se efectuaron análisis cladísticos de secuencias de ADN de tres regiones del genoma del cloroplasto: la región *matK-trnK* y los espaciadores intergénicos *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*. Así mismo, se analizó una matriz de 26 caracteres morfológicos. Se estudiaron todas las especies asignadas al grupo en trabajos previos, con excepción de *T. subinflata*, que se conoce únicamente del ejemplar tipo; *T. moscosoi*, que se distribuye en República Dominicana; y *T. pseudooaxacana*, que fue recientemente publicada. Como grupos externos se incluyeron representantes de varios linajes de *Tillandsia*, una especie de *Vriesea* y una de *Catopsis*. El análisis de las diferentes fuentes de información morfológica y molecular aquí utilizadas apoyan la monofilia del complejo, con excepción del análisis de *matK-trnK*, debido a que mostró bajo poder resolutivo. La monofilia del complejo está apoyada por dos sinapomorfías morfológicas: la ausencia de brácteas florales y la posición descendente de las flores. El complejo de *Tillandsia macdougallii* está conformado por ocho especies, dos de ellas nuevas para la ciencia. Este estudio recupera a *T. achyrostachys* como hermana del complejo y al clado [*T. prodigiosa*-[*T. carlos-hankii*-*T. bourgaei*]] como el linaje más cercanamente relacionado. Se confirma la posición del complejo de *Tillandsia macdougallii* dentro del subgénero *Tillandsia*. Se discuten las vías más parsimoniosas de evolución de los atributos reproductivos en un contexto filogenético, así como su valor como marcadores taxonómicos.

**Palabras clave:** *Tillandsia*; Bromeliaceae; filogenia molecular; *matK-trnK*; *trnH<sup>GUG</sup>-psbA*; *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*; filogenia morfológica.

## ABSTRACT

In the present work, a revision of the Systematics of *Tillandsia macdougallii* (Bromeliaceae), a species group endemic to Mexico with economic and cultural importance, is presented. In order to evaluate the monophyly of the complex and to explore the phylogenetic relationships of its species a cladistic analyses was carried out of DNA sequences of three regions of the chloroplast genome: the *matK-trnK* region, and the *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* and *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* intergenic spacers. Also, a matrix with 26 morphological characters was analyzed. All the species assigned to the group in previous works were studied, with the exception of *T. subinflata*, which is known only by its type specimen; *T. moscosoi*, which is distributed in the Dominican Republic; and *T. pseudooaxacana*, which was recently published. Representatives of several lineages of *Tillandsia*, as well as one species of *Vriesea* and one of *Catopsis*, were included as out groups. The analysis of the different morphological and molecular information sources used in this work support the monophyly of the complex, with the exception of the analyses of *matK-trnK*, which showed a low degree of resolution. The monophyly of the complex is supported by two morphological synapomorphies: the absence of floral bracts and the descendent position of the flowers. The *Tillandsia macdougallii* complex is constituted by eight species, two of them new to Science. The present study recovers *T. achyrostachys* as a sister species of the complex and the [*T. prodigiosa*-[*T. carlos-hankii*-*T. bourgaei*]] clade as the most closely related lineage. The position of the *Tillandsia macdougallii* complex inside the subgenus *Tillandsia* is confirmed. The more parsimonious paths of evolution of the reproductive attributes are discussed in a phylogenetic context, as well as their value as taxonomic markers.

**Key works:** *Tillandsia*; Bromeliaceae; molecular phylogeny; *matK-trnK*; *trnH<sup>GUG</sup>-psbA*; *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*; morphological phylogeny.

## INTRODUCCIÓN

El género *Tillandsia* L., de distribución Neotropical, posee la mayor riqueza específica entre las Bromeliaceae Juss., con cerca de 560 especies de las aproximadamente 3 100 reportadas para la familia (Smith y Downs, 1977; Luther, 2006). Las tillandsias son bien conocidas por su exuberante diversidad morfológica y por sus singulares adaptaciones al hábito epifito o rupícola, como el metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés), el uso de tricomas para la absorción de agua y nutrientes y la reducción vegetativa (Benzing y Renfrow, 1974; Benzing *et al.*, 1976; Benzing y Ott, 1981; Benzing, 1976, 1980, 1987; Gardner, 1982; Cryan *et al.*, 2004; Barfuss *et al.*, 2005). Habitan en casi todos los tipos de vegetación, desde el bosque nublado, con alta humedad ambiental donde son particularmente abundantes las tillandsias tipo tanque cuyas rosetas forman excelentes contenedores de agua y detritos, hasta el matorral xerófilo, con largas temporadas de sequía donde dominan las de tipo atmosférico cuyas hojas se encuentran densamente cubiertas por tricomas alados que maximizan la absorción de agua y nutrientes (Benzing *et al.*, 1976; Benzing, 1976, 1980; Smith y Downs, 1977; Gardner, 1982).

Barfuss *et al.* (2005) sugirieron que la gran diversidad morfológica presente en *Tillandsia* pudiera atribuirse a un posible evento de radiación durante el levantamiento de los Andes, promovido por el alto número de nuevos nichos disponibles. Dichos autores propusieron que el género migró de los Andes al sur hacia Chile y al norte hacia México, conformando tres centros de diversidad (Barfuss *et al.*, 2005). El primero en el sur de Sudamérica, en el noroeste de Argentina donde se localizan la mayoría de las especies del subgénero *Diaphoranthema* (Beer) Baker; el segundo en la región central y norteña de los Andes, que alberga la mayor diversidad del subgénero *Allardtia* (A. Dietr.) Baker; y el tercero en México y Centroamérica, donde se distribuye principalmente el subgénero *Tillandsia*, que después del subgénero *Allardtia* es el segundo más diverso entre los subgéneros tradicionalmente reconocidos del género *Tillandsia* (Smith y Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2005).

# MORFOLOGÍA DE *TILLANDSIA*

## ARQUITECTURA VEGETATIVA

Las especies del género *Tillandsia* presentan una arquitectura vegetativa común a muchos grupos de monocotiledóneas. La mayoría de las tillandsias muestran crecimiento modular, también conocido como crecimiento colonial, en el que se observa un desarrollo repetitivo de módulos equivalentes, que se originan principalmente en los nudos basales del módulo predecesor. Cada módulo presenta un meristemo apical, el cual se diferencia y origina la inflorescencia (Fig. 1A). Dicha arquitectura corresponde al modelo de Tomlinson (Hallé *et al.*, 1978), con la diferencia de que los módulos no son exclusivamente ortotrópicos, sino que en algunas especies cada módulo puede divergir en diferente grado de la vertical, hasta aquellas en las que el conjunto de módulos presenta orientación radiada. En otros casos se observa un eje caulinar no ramificado, con un solo meristemo apical que eventualmente da origen a la inflorescencia. Dicha estructura vegetativa corresponde al modelo arquitectural de Holttum (Hallé *et al.*, 1978) y es conocido en Bromeliaceae como crecimiento solitario (Fig. 1B).

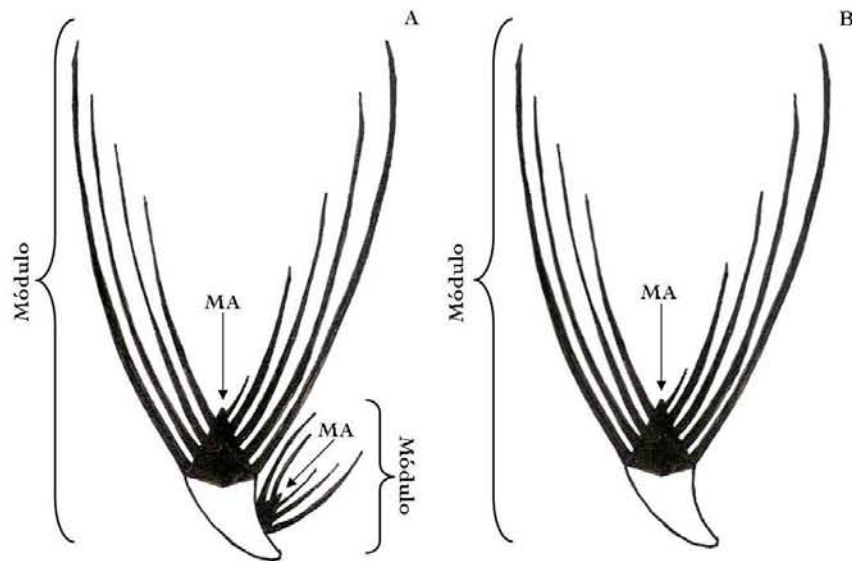


Fig. 1. Arquitectura de *Tillandsia*. (A) Esquema de una tillandsia con crecimiento modular y (B) esquema de una tillandsia con crecimiento solitario (MA= Meristemo apical; Modificado de Benzing, 1980).

## RAÍZ

A diferencia de las raíces de otras plantas, las de las tillandsias se limitan a sostenerlas del hospedero, pues generalmente carecen de la capacidad de absorber agua y nutrientes al madurar (Benzing y Renfrow, 1974; Benzing, 1980). Las raíces de las tillandsias son adventicias, ya que siempre emergen de los nudos del rizoma (Benzing, 1980). En las tillandsias tipo tanque las raíces son gruesas y por lo común rígidas. Cuando la humedad es lo suficientemente alta, desarrollan pelos radicales, incrementando la superficie de absorción de agua y nutrientes (Fig. 2A; Benzing, 1980). En contraste, la mayoría de las especies atmosféricas presentan raíces muy reducidas o prácticamente nulas y no desarrollan pelos radicales cuando maduras (Fig. 2B; Benzing 1980; Benzing y Ott, 1981).

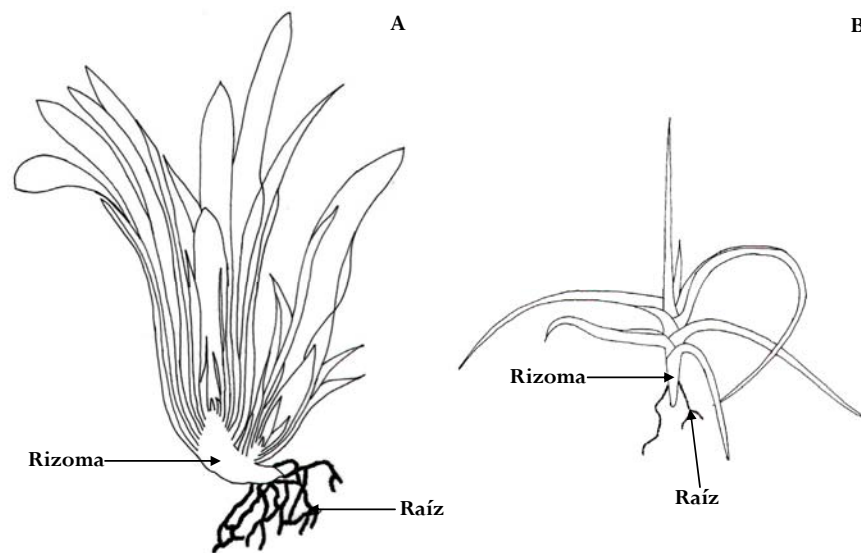


Fig. 2. Raíz en *Tillandsia*. (A) Raíces de una tillandsia tipo tanque, corte longitudinal de una roseta y su eje caular, y (B) raíces de una tillandsia tipo atmosférico, dibujo de *T. schiedeana* (Modificado de Benzing, 1980).

## EJE CAULINAR

En cualquiera de las arquitecturas presentes en *Tillandsia*, cada eje caular está dividido en un tallo propiamente dicho, que porta los nomófilos u hojas, y un rizoma, que en su lugar porta

catáfilos y raíces (Figs. 3A y 3B). En la mayoría de las especies el tallo presenta entrenudos muy cortos y no se ramifica, de manera que éste es inconspicuo. En otras especies, como *T. schiedeana* Steud., los entrenudos del tallo son más largos siendo éste más evidente, y en raros casos, como el de *T. albida* Mez & Purpus, el tallo es ramificado (Smith y Downs, 1977; Benzing, 1980). El rizoma emerge de las axilas de las hojas basales y es, por lo general, corto (Fig. 3A), aunque también puede ser estolonado y presentar catáfilas escamosas (Fig. 3B). De los nudos del rizoma pueden originarse raíces, catáfilas y nuevos módulos o vástagos.

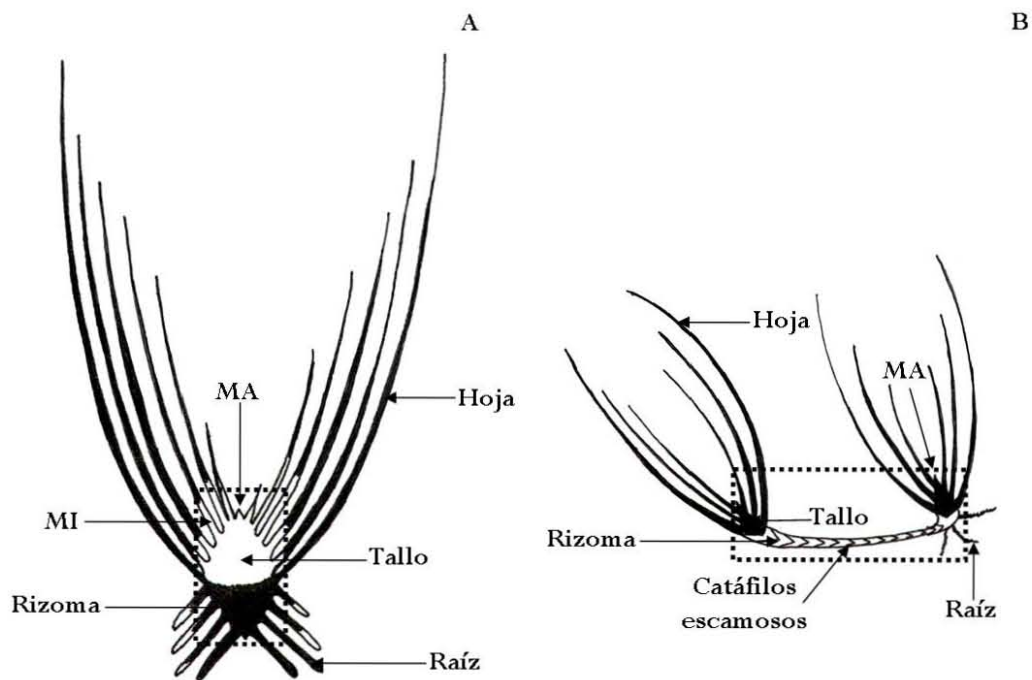


Fig. 3. Eje caular en *Tillandsia*. (A) Corte longitudinal esquemático de una roseta con rizoma corto (Modificado de Benzing, 1980) y (B) corte longitudinal esquemático de rosetas con rizoma estolonado (MA= Meristemo apical, MI=Meristemo intercalar; la línea punteada señala el eje caular).

## HOJA

Las hojas se originan de meristemos intercalares localizados en los nudos del tallo (Fig. 3A; Benzing, 1980). Están constituidas por una vaina y una lámina cuyo límite puede ser establecido por cambios de coloración, textura o forma en la zona de transición (Fig. 4A; Granados, 2005).

Las vainas y láminas foliares varían ampliamente en forma, tamaño y textura (Smith y Downs, 1977; Gardner, 1982). Las vainas pueden ser oblongas, ovadas, elípticas o triangulares; algunas veces son muy pequeñas e inconspicuas y otras veces son grandes y amplias. Las láminas pueden ser liguladas, triangulares o filiformes y es frecuente que sus márgenes se enrollen hacia el haz (Fig. 4B). Las hojas están dispuestas en espiral sobre el tallo y, debido a la brevedad de los entrenudos, forman una roseta que permite la acumulación de detritos y en ocasiones agua (Smith y Downs, 1977; Benzing, 1987). Esta capacidad varía de acuerdo al tamaño y forma de vainas y láminas foliares (Gardner, 1982; Granados, 2005). En algunas especies, el conjunto de hojas se constriñe a la altura del límite entre las vainas y las láminas foliares formando una estructura de aspecto bulboso, en cuyas cámaras internas habitan usualmente hormigas (Smith y Downs, 1977; Benzing, 1980; Gardner, 1982). La textura de las hojas puede ser aterciopelada, coriácea o membranosas (Gardner, 1982).

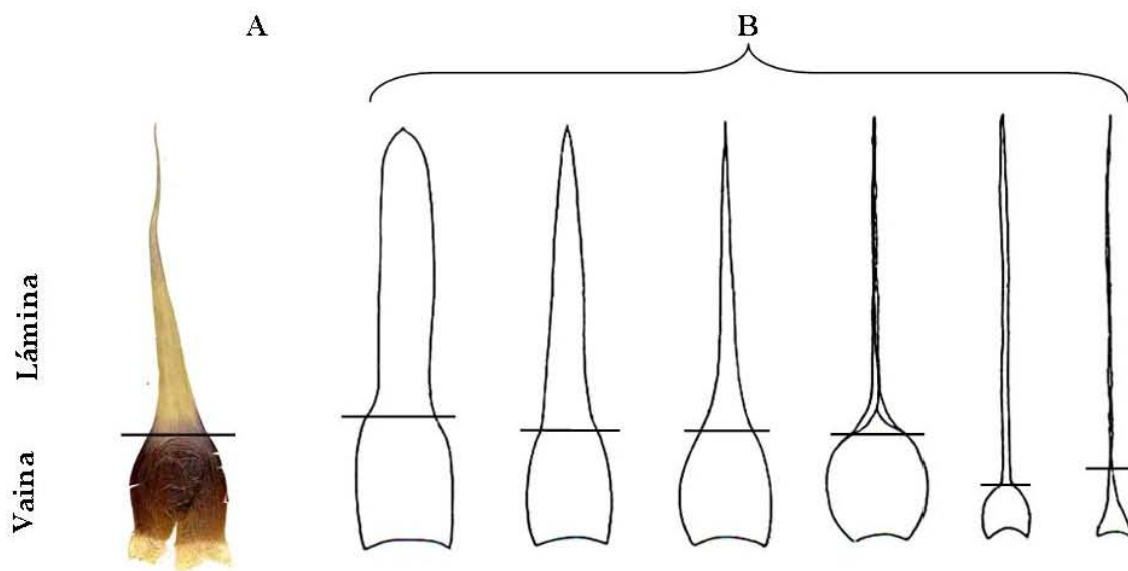


Fig. 4. Hojas en *Tillandsia*. (A) Hoja de *T. quaquaflorescens* (Granados 383, Guerrero) y (B) diversidad de formas de vainas y láminas foliares, indicando el límite entre la vaina y la lámina foliar (Modificado de Gardner, 1982).



## TRICOMAS

En las tillandsias la función de absorción de agua y nutrientes es realizada principalmente por tricomas que se distribuyen en la mayor parte de la superficie de las hojas y brácteas (Benzing *et al.*, 1976). Los tricomas en todas las tillandsias son peltados, estando conformados por un pie uniseriado inmerso en la epidermis y un escudo distal (Vite, 2005). Aunque varían ampliamente en forma, los escudos de los tricomas de todas las tillandsias presentan una estructura básica similar (Fig. 5; Tomlinson, 1969; Benzing, 1976; Benzing, 1980). Al centro poseen cuatro células de igual tamaño que conforman el disco central, alrededor del cual está otra serie de células denominada anillo. Los tricomas pueden tener varios anillos, cada uno con el doble de células que el anillo inmediato interno. Algunas especies atmosféricas presentan un borde externo adicional denominado ala, conformado por células radialmente alargadas (Tomlinson, 1969; Benzing, 1976; Benzing, 1980). El color de las células del disco central, y cuando presentes, de las células del ala, contribuyen a la coloración de las hojas y las brácteas.

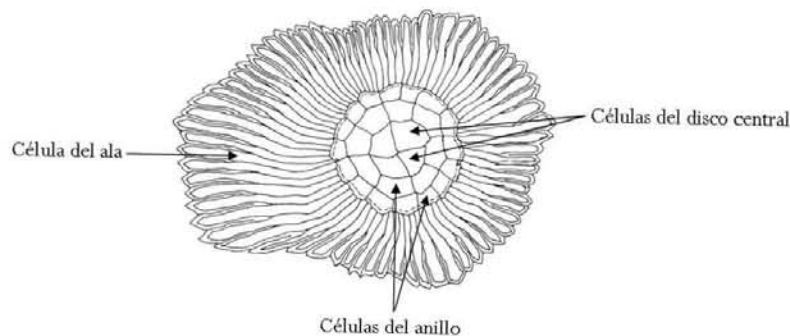


Fig. 5. Tricomas en *Tillandsia*. Vista superficial de un tricoma típico de una especie xerofítica (Modificado de Benzing *et al.*, 1976).

## INFLORESCENCIA

Las inflorescencias de casi todas las especies de *Tillandsia* son terminales (Smith y Downs, 1977) y se originan de los meristemos apicales de los ejes caulinares (Benzing, 1980), con excepción de *T. multicaulis* Steud. cuyas inflorescencias surgen de meristemos laterales localizados

en las axilas de las hojas (Gardner, 1982). Las inflorescencias en *Tillandsia* pueden ser pedunculadas o no y son de una gran variedad de formas; pueden estar reducidas a una flor o constituir espigas, racimos, racimos compuestos, espigas compuestas, racimos de espigas, espigas de racimos y racimos compuestos de espigas (Figs. 6 y 7; Smith y Downs, 1977). En la mayoría de las especies las flores están dispuestas dísticamente (Figs. 6A, 6C, 6D, 7A y 7C), mientras que en unas cuantas se disponen en espiral (Figs. 6B y 7B; Smith y Downs, 1977; Barfuss *et al.*, 2005). Cuando las inflorescencias son ramificadas, las ramas se disponen en espiral (Figs. 6C, 7A y 7C) o en raros casos dísticamente (Fig. 6D; Smith y Downs, 1977).

Las inflorescencias en desarrollo continúan la trayectoria de crecimiento del eje de la roseta, que como ya se mencionó es muy variada. En las especies de rosetas ortotrópicas o con escasa divergencia de la vertical, las inflorescencias ya maduras pueden conservar dicha posición, quedando erectas, o pueden arquearse de forma que la inflorescencia penda. En las especies coloniales, cuyo conjunto de rosetas presenta disposición radiada, las inflorescencias mantienen generalmente la dirección de crecimiento de cada roseta y, en algunas ocasiones, se curvan quedando péndulas. El raquis puede ser recto o flexuoso. En ciertas especies los entrenudos del raquis están tan reducidos que dan una apariencia densa a la inflorescencia (Figs. 6A y 6B); en otras los nudos del raquis están poco apretados dándole un aspecto laxo (Figs. 6C, 6D y 7C; Smith y Downs, 1977). En algunos casos el raquis se encuentra muy reducido de manera que los nudos se agrupan casi en un mismo punto, siendo las inflorescencias fasciculadas o capitadas (Figs. 7A y 7B).

Las inflorescencias pueden presentar hasta tres tipos de brácteas dependiendo de su nivel de ramificación: las brácteas del pedúnculo, las brácteas de la rama y las brácteas florales, nombradas de acuerdo a la estructura que protegen (Figs. 6 y 7; Flores, 1998). Las brácteas del pedúnculo y de la rama pueden ser similares a las hojas y portar una lámina, o presentar ápices agudos, obtusos, redondeados, caudados o apiculados. En contraste, las brácteas florales presentan únicamente ápices obtusos, agudos o redondeados y nunca son laminadas o de ápices caudados o apiculados.

Smith y Downs (1977) sugirieron que algunos tipos de inflorescencia presentes en ciertas especies de *Tillandsia* fueron originados por eventos de reducción. Dichos autores sugirieron, por ejemplo, que la inflorescencia de *T. andrieuxii* (Mez) L.B. Sm. es simple por la reducción de las ramas a una sola flor y reportaron que ocasionalmente algunos individuos de *T. andrieuxii* y *T. erubescens* Schltdl. presentan brácteas supernumerarias en la base de las flores de la porción proximal, o ramas de dos flores en los nudos proximales del raquis. Gardner (1982, 1986a) confirmó las observaciones de Smith y Downs (1977) y propuso que las inflorescencias de *T. erubescens*, *T. macdougallii* L.B. Sm., *T. oaxacana* L.B. Sm. y *T. quaquaflorescens* Matuda son también simples por la reducción de las ramas a una sola flor. Esta autora consideró que dichas especies carecen de brácteas florales y que en su lugar portan brácteas “primarias”, aquí referidas como brácteas de las ramas. En un esquema, Gardner (1982) señaló la posible dirección de la especialización de las inflorescencias del subgénero *Tillandsia*, sugiriendo que el tipo de inflorescencia presente en las especies antes mencionadas se derivó de una inflorescencia que ancestralmente era una vez ramificada con ramas cortas protegidas por brácteas laminadas y de vainas amplias.

## FLOR

Las flores en el género *Tillandsia* son perfectas (Fig. 8A; Smith y Downs, 1977). El cáliz está constituido por dos sépalos posteriores y uno anterior, los cuales pueden o no ser carinados y presentar diferentes formas (Fig. 8B). En algunas especies los sépalos están fusionados en mayor o menor grado, usualmente los posteriores (Gardner, 1982).

La corola es tubular abierta o parcialmente cerrada debido a la constricción de los pétalos cerca del ápice, y puede ser actinomorfa o zigomorfa por torsión del ápice de los pétalos (Gardner, 1986a). Los pétalos son ligulados o espatulados y pueden ser de un solo color, ya sea blanco o verde, o de dos colores con base usualmente blanca y ápice verde, morado o amarillo. Ocasionalmente, en los pétalos de ápices morados se observa un margen blanco o la punta blanca.

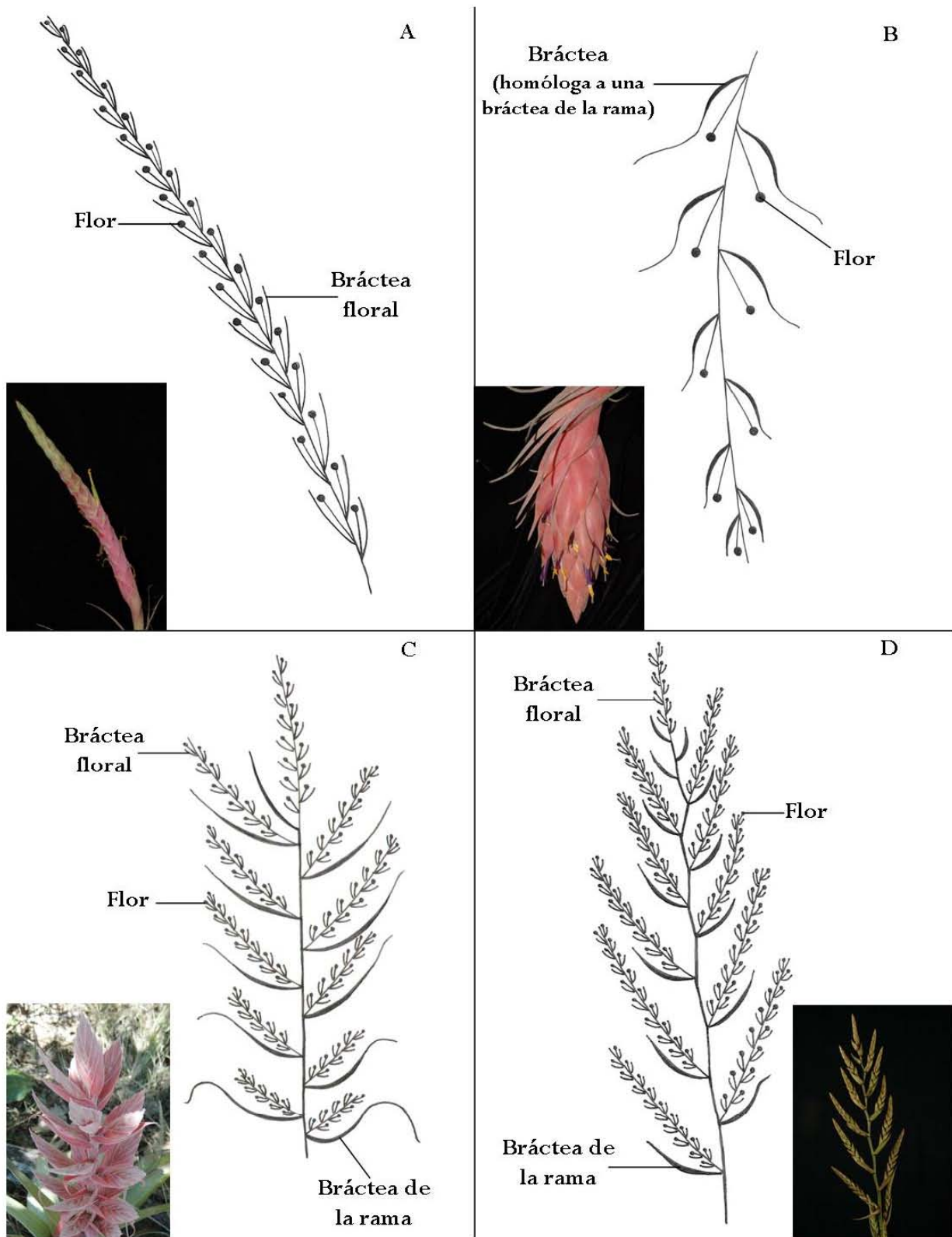


Fig. 6. Inflorescencia en *Tillandsia*. Esquema e inflorescencia señalando las estructuras de (A) *T. achyrostachys* (Granados 298, Oaxaca); (B) *Tillandsia* sp. 1 (Granados 415, Estado de México); (C) *T. bourgaei* (Granados 305, Oaxaca); y (D) *T. adscendens* (Salazar 7168, Oaxaca).

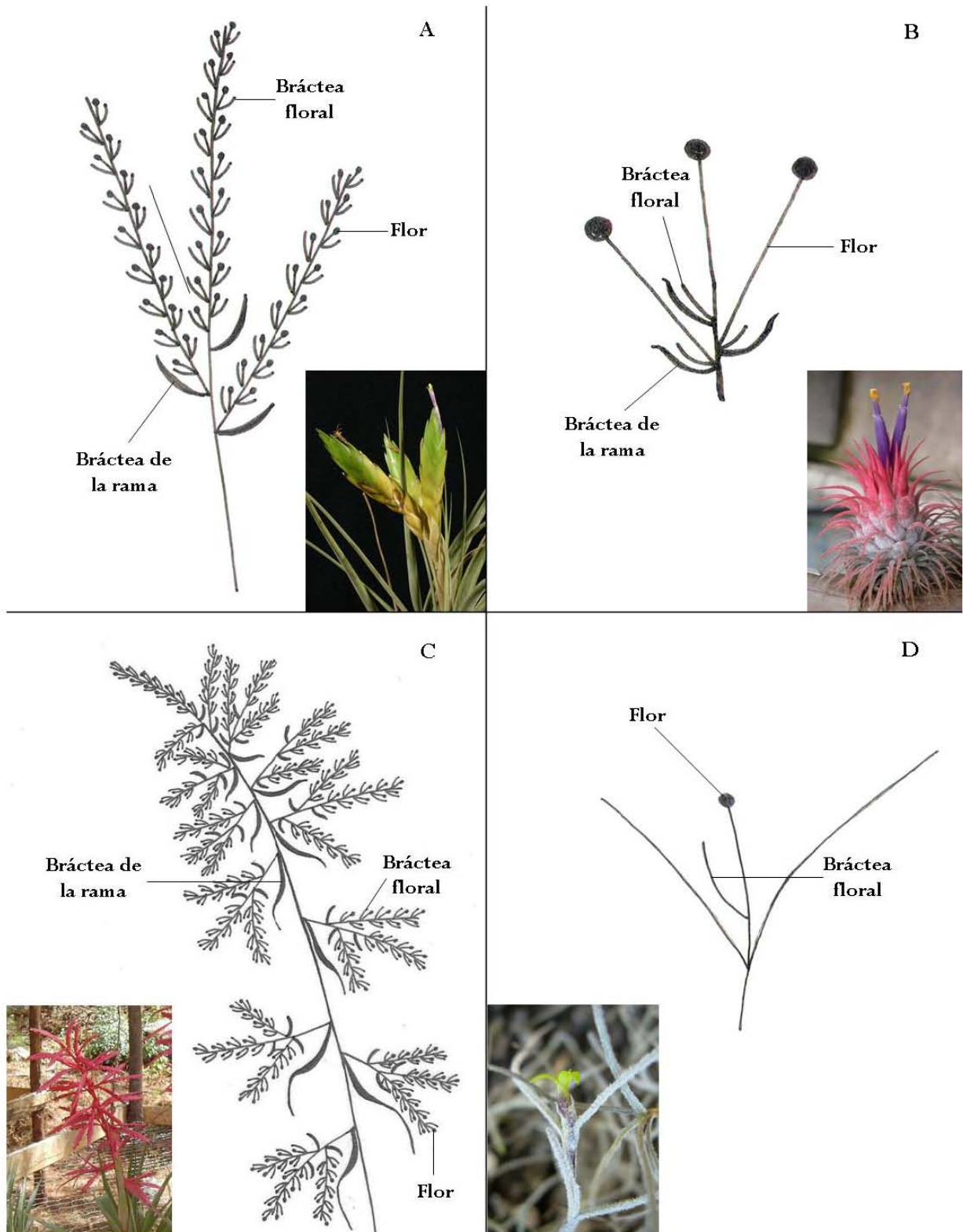


Fig. 7. Inflorescencia en *Tillandsia*. Inflorescencia y esquema señalando las estructuras de (A) *T. fasciculata* (Granados 312, Oaxaca); (B) *T. ionantha* (fotografía de internet); (C) *T. gymnotrya* (Granados sn, Oaxaca); y (D) *T. usneoides* (Granados sn, Nuevo León).

Los estambres son libres, pueden ser insertos o exertos y usualmente se presentan en dos grupos de tamaños distintos o más raramente todos casi de la misma longitud (Gardner, 1986a). Los filamentos pueden ser verdes o blancos en toda su longitud o presentar la base blanca y el ápice verde, morado o amarillo. Las anteras se unen al filamento en la porción media a sub-media o cerca de la base, y son amarillas, negras o verdes. El polen es, comúnmente, amarillo, pero también blanco o anaranjado (Flores, 1998; Diego, 2005; Espejo-Serna *et al.*, 2005).

El pistilo puede ser más largo que los estambres, más corto o de igual longitud. El ovario es súpero, tricarperlar y con placentación axial. Los estilos presentan los mismos patrones de coloración que los filamentos y los pétalos, aunque el estigma puede ser de diferente color que el estilo (Flores, 1998; Diego, 2005; Espejo-Serna *et al.*, 2005). Los estigmas son conduplicado-espinalados, simple-erectos o coraliformes (Brown y Gilmartin, 1989). Gardner (1986b) sugirió que en el subgénero *Tillandsia* las diferencias de coloración de los órganos florales, como los pétalos, pudieran causar una atracción diferencial de polinizadores, promoviendo la evolución de nuevos linajes.

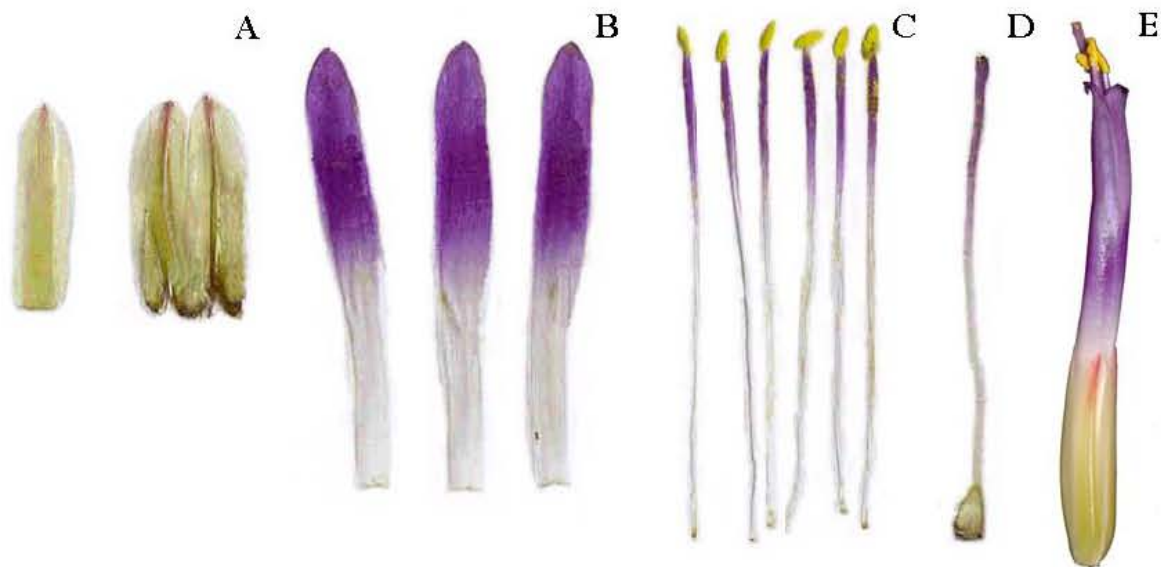


Fig. 8. Flor en *Tillandsia*. (A) Sépalos, (B) pétalos, (C) estambres, (D) pistilo y (E) flor de *T. sierrajuarezensis* (Granados 474, Oaxaca).

## FRUTO Y SEMILLAS

El fruto es una cápsula septicida y elipsoide con septos agudos o mucronados. Las semillas son erectas, estrechamente cilíndricas o fusiformes, con apéndices plumosos y blancos en la base (Fig. 9; Smith y Downs, 1977). Cuando las semillas son liberadas éstas son dispersadas por el viento.



Fig. 9. Fruto abierto y semillas con apéndices plumosos de *Tillandsia multicaulis* (Granados 428, Chiapas).

## ANTECEDENTES TAXONÓMICOS DE *TILLANDSIA*

Aunque el género *Tillandsia* fue propuesto por Linneo desde 1753, no fue sino hasta 1977 cuando Smith y Downs publicaron el primer trabajo monográfico formal de Tillandsioideae Harms, una de las tres subfamilias tradicionalmente reconocidas en Bromeliaceae (Mez, 1896, citado por Flores, 1998; Smith y Downs, 1974, 1977, 1979; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997; Barfuss *et al.*, 2005). En la actualidad la taxonomía del género dista de haber sido estudiada satisfactoriamente, persistiendo problemas esenciales como la delimitación de *Tillandsia* y su relación con otros géneros (Barfuss *et al.*, 2005). La clasificación al interior del género también ha sido objeto de controversia. Algunas propuestas taxonómicas carecen de aceptación general, como la división de *Tillandsia* en siete subgéneros por Smith y Downs (1977): *Allardtia*, *Anoplophytum*

(Beer) Baker, *Phytarriza* (Visiani) Baker, *Diaphorantema* (Beer) Baker, *Pseudoalcantarea* Mez, *Pseudo-catopsis* Baker y *Tillandsia* y la segregación de los géneros *Racinaea* M.A. Spencer & L.B. Sm., originalmente tratado dentro de *T.* subgén. *Pseudo-catopsis*, y *Viridantha* Espejo, inicialmente incluido en *T.* subgén. *Allardtia* (Barfuss *et al.*, 2005).

Los estudios filogenéticos que han incluido a representantes de Bromeliaceae se han enfocado en poner a prueba la monofilia de dicha familia y su relación con otras familias (Clark y Clegg, 1990; Chase *et al.*, 1993, 1995a, 1995b; Clark *et al.*, 1993; Duvall *et al.*, 1993; Nandi *et al.*, 1998; Hilu *et al.*, 2003; Crayn *et al.*, 2004) o la monofilia y relaciones de las tres subfamilias de Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 1990; Ranker *et al.*, 1990; Terry *et al.*, 1997a, 1997b; Barfuss *et al.*, 2005), siendo el muestreo de especies de *Tillandsia*, en la mayoría de ellos, reducido.

Una de las contribuciones más importantes a la taxonomía del subgénero *Tillandsia* fue la clasificación propuesta por Gardner (1982, 1986a), en la que reconoció cinco grupos delimitados por caracteres principalmente del androceo, como la forma del filamento en corte transversal, su ancho en la base y en el ápice, el largo relativo entre filamentos e inserción y largo de la antera. Adicionalmente, Gardner (1986a) utilizó otros caracteres de la corola y el cáliz para definir sus grupos, como la simetría y forma de la corola, la forma de los pétalos y los sépalos y la presencia de carina y fusión de los sépalos. En dicha clasificación la mayoría de las especies fueron asignadas al Grupo I, el cual fue subdividido en ocho subgrupos basados en caracteres de la arquitectura de la inflorescencia y la forma de las hojas y brácteas.

Como fue definido por Gardner (1982; 1986a), el Subgrupo 8 del Grupo I presenta ramas de la inflorescencia reducidas a una sola flor, sin brácteas florales, flores descendentes y filamentos del mismo color que la corola. En su tesis doctoral, Gardner (1982) asignó siete especies al Subgrupo 8: *Tillandsia andrieuxii*, *T. atrococcinea* Matuda, *T. erubescens*, *T. macdougallii*, *T. moscosoi* L.B. Sm., *T. quaquaflorifera* y *T. subinflata* L.B. Sm.; y sugirió que *T. oaxacana* podría ser sinónimo de *T. macdougallii*. En 1986a Gardner con base en los mismos caracteres morfológicos reconsideró



la circunscripción del Subgrupo 8 y excluyó a *T. moscosoi* y *T. subinflata*, designándolas bajo la categoría de “incertae sedis”, así mismo reconoció como especies válidas a *T. oaxacana* y *T. macdougallii*.

En 1983 fueron publicadas *Tillandsia erubescens* var. *arroyoensis* W. Weber & Ehlers y *T. erubescens* var. *patentibracteata* W. Weber & Ehlers, de acuerdo a los autores la primera de ellas difiere de la variedad tipo en que todas sus estructuras son más estrechas y la segunda en que presenta una inflorescencia más larga y con brácteas divergentes. Posteriormente, Ehlers (1989) designó a *T. atrococcinea* como sinónimo de *T. oaxacana*, Espejo-Serna *et al.* (2004) elevaron a nivel de especie *T. erubescens* var. *arroyoensis* y, recientemente fue descrita *T. pseudoaxacana* Ehlers (Ehlers, 2006), especie muy similar a *T. oaxacana*.

Con el objetivo de estudiar las relaciones filogenéticas de la subfamilia Tillandsioideae, Barfuss *et al.* (2005) analizaron filogenéticamente secuencias de ADN de los genes *matK* y *rbcl*, los intrones *trnK*, *rps16* y *trnL* y los espaciadores intergénicos *trnL-trnF* y *atpB-rbcL* del genoma del cloroplasto. Dichos autores analizaron 58 especies de *Tillandsia*, incluyendo a *T. andrieuxii*, especie clasificada por Gardner (1986a) dentro del Subgrupo 8. En dicho estudio, *T. andrieuxii* es hermana de *T. carlos-hankii* Matuda, perteneciente al Grupo I, Subgrupo 3 de Gardner (1986a); juntas estas especies conforman el clado hermano de *T. punctulata* Schltdl. & Cham., clasificada por Gardner (1986a) en el Grupo I, Subgrupo 2. Estas tres especies están dentro del “clado K” identificado por Barfuss *et al.* (2005), conformado en su mayoría por especies del subgénero *Tillandsia* y dos especies del subgénero *Allardtia*. Barfuss *et al.* (2005) coincidieron con Terry *et al.* (1997a, b) y Givnish *et al.* (2004) en que las tasas evolutivas del genoma del cloroplasto de las Bromeliaceae son muy conservadas en comparación con otros grupos de plantas, ya que, por ejemplo, el gen *ndhF* evoluciona tres veces más rápido en Poaceae Barnhart que en Bromeliaceae.

Reconociendo la circunscripción hecha por Gardner en 1986a y tomando en consideración los cambios nomenclaturales realizados por Ehlers (1989) y Espejo-Serna *et al.* (2004) y la

publicación de *Tillandsia pseudoaxacana*, dicho grupo de especies será referido en lo sucesivo como el complejo de *Tillandsia macdougallii*. Estas especies son exclusivas de México, varias de ellas tienen importancia económica y cultural y son el objeto de estudio del presente trabajo (Espejo-Serna *et al.*, 2004; Sandoval-Bucio *et al.*, 2004).

## ENFOQUE DE ESTE TRABAJO

El presente estudio retoma la clasificación de Gardner (1982 y 1986a) para poner a prueba la monofilia del Subgrupo 8 del Grupo 1 mediante un análisis cladístico de secuencias de ADN del gen *matK* con la porción 3' del intrón *trnK* en el cual está inmerso y los espaciadores intergénicos *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*, provenientes del genoma del cloroplasto, así como 26 caracteres morfológicos.

## HIPÓTESIS

La hipótesis central del presente trabajo es que el complejo de *Tillandsia macdougallii* conforma un grupo monofilético, pues posee características morfológicas que lo distinguen del resto de los grupos y subgrupos propuestos por Gardner (1986a).

## OBJETIVOS

Los objetivos aquí propuestos son: 1) poner a prueba la monofilia del complejo de *Tillandsia macdougallii* (Subgrupo 8 del Grupo I de Gardner, 1986a); 2) evaluar su posición en las Tillandsioideae; 3) explorar las relaciones filogenéticas de las especies que lo integran; y 4) discutir las vías más parsimoniosas de evolución de los atributos reproductivos en un contexto filogenético, así como su valor como marcadores taxonómicos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Se revisó la literatura taxonómica concerniente al género *Tillandsia* y géneros relacionados, incluyendo tratamientos florísticos, estudios taxonómicos y filogenéticos, así como descripciones originales de las especies objeto de estudio del presente trabajo.

### REVISIÓN DE HERBARIOS

Se examinó material de las especies aquí estudiadas mediante visitas personales o por medio de préstamos interinstitucionales a 23 herbarios nacionales y extranjeros (Tabla 1).

Tabla 1. Herbarios examinados (acrónimos de acuerdo a Holmgren *et al.*, 2004).

<b>Acrónimo</b>	<b>Institución</b>
ANSM	Herbario de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Coahuila, México.
BH	Bailey Hortorium Herbarium, Cornell University, Nueva York, U.S.A.
CAS	The California Academy of Sciences Herbarium, E. U..
CHAPA	Herbario del Colegio de Postgraduados, Estado de México, México.
CIIDIR	Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Durango, México.
CU	Wiegand Herbarium of Cornell University, Nueva York, U.S.A.
ENCB	Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Distrito Federal, México.
FCME	Herbario de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Distrito Federal, México.
GH	Harvard University Herbarium, Massachusetts, E. U.
GMS	Gilbert M. Smith Herbarium, Stanford University, California, E. U.
IBUG	Herbario de la Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
IEB	Herbario del Instituto de Ecología, A.C., Michoacán, México.
LL	Lundell Herbarium, University of Texas, E. U.
MEXU	Herbario Nacional de México, UNAM, Distrito Federal, México.
MICH	University of Michigan Herbarium, E. U.
MO	Missouri Botanical Garden Herbarium, E. U.
NY	William and Lynda Steere Herbarium, New York Botanical Garden, E. U.
QMEX	Herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro, México.

SEL	Marie Selby Botanical Gardens Herbarium, Florida, E. U.
SERO	Herbario de la Sociedad para el Estudio de los Recursos Bióticos de Oaxaca, México.
TEX	University of Texas Herbarium, E. U.
UC	University of California Herbarium, E. U.
WIS	University of Wisconsin Herbarium, E. U.

## TRABAJO DE CAMPO Y DE GABINETE

Para la recolecta de material silvestre se realizaron viajes de campo a los estados de Guanajuato, Guerrero, Estado de México, Nuevo León y Oaxaca, en los cuales se efectuaron observaciones del hábitat y se registraron características que se pierden al herborizar, como los patrones de coloración y la arquitectura de la inflorescencia. Los especímenes fueron fotografiados en el campo o en el Instituto de Biología, UNAM. Los ejemplares de respaldo fueron herborizados y depositados en los herbarios MEXU y SERO. Del material vivo se preservaron flores en líquido y se montaron tarjetas florales. Los especímenes incluidos en los análisis fueron colectados durante este trabajo o proporcionados por colegas.

## SELECCIÓN DE TERMINALES

El muestreo taxonómico consistió en 32 taxones, de los cuales ocho corresponden al grupo interno y 24 al grupo externo. Como grupo interno se muestrearon las especies reconocidas por Gardner (1986a) al interior del Grupo I, Subgrupo 8, aquí denominado complejo de *Tillandsia macdougallii*, y aquellas posteriormente atribuidas a dicho complejo, con excepción de *T. pseudoaxacana* recientemente descrita (Tabla 2; Ehlers, 2006). Como grupos externos se incluyó en los análisis a representantes de todos los grupos y subgrupos reconocidos por Gardner (1986a), así como algunas especies de otros subgéneros de *Tillandsia* presentes en México, una especie de *Vriesea* Lindl. y una de *Catopsis* Griseb. (Tabla 2). Dentro del Grupo I se dio especial énfasis al muestreo del Subgrupo 7, que presenta algunas características morfológicas similares a las del Subgrupo 8, y a los Subgrupos 2 y 3, ya que el estudio de Barfuss *et al.* (2005) indicó que algunas de las especies que los integran son cercanas a *T. andrieuxii*, especie perteneciente al complejo.

Tabla 2. Taxones utilizados en el presente estudio, clasificación propuesta por Smith y Downs (1977) y Gardner (1986a), ejemplares de respaldo y número de acceso a GenBank (\*= secuencias de ADN producidas por Barfuss *et al.*, 2005).

Taxones	Clasificación		Origen	Ejemplar de respaldo (Herbario)	Número de acceso a GenBank		
	Smith y Downs (1977)	Gardner (1986a)			<i>matK-trnK</i>	<i>trnH<sup>GUG</sup>-psbA</i>	<i>trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup></i>
<b>Grupo interno</b>							
<i>Tillandsia andrieuxii</i> (Mez) L. B. Sm.	<i>T. subgén. Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 8	Estado de México, México	C. Granados 416 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia arroyoensis</i> (W. Weber & Ehlers) Espejo & López-Ferrari	-----	-----	Nuevo León, México	C. Granados 337 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia erubescens</i> Schlttdl.	<i>T. subgén. Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 8	Guanajuato, México	C. Granados 360 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia macdougallii</i> L. B. Sm.	<i>T. subgén. Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 8	Oaxaca, México	S. H. Salas sn (MEXU, SERO)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia oaxacana</i> L. B. Sm.	<i>T. subgén. Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 8	Oaxaca, México	S. H. Salas sn (MEXU, SERO)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia quaquaflorifera</i> Matuda	-----	Grupo I, Subgrupo 8	Guerrero, México	C. Granados 386 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia</i> sp. 1	-----	-----	Estado de México, México	C. Granados 415 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia</i> sp. 2	-----	-----	Oaxaca, México	C. Granados 290 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<b>Grupo externo</b>							
<i>Catopsis</i> sp.	<i>Catopsis</i>	-----	Oaxaca, México	E. A. Pérez 2504 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia achyrostachys</i> E. Morren ex Baker	<i>T. subgén. Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 7	Oaxaca, México	C. Granados 298 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia adscendens</i> L. B. Sm.	<i>T. subgén. Pseudo-catopsis</i>	-----	Oaxaca, México	G. A. Salazar 7168 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida

Tabla 2. Continuación.

<i>Tillandsia bourgaei</i> Baker	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 3	Oaxaca, México	C. Granados 305 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 5	Costa Rica	W. Till 7117 (WU)	AY614098*	-----	-----
			Oaxaca, México	C. Granados 294 (MEXU)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia carlos-hankii</i> Matuda	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 3	México	L. Hromadnik 15169 (WU)	AY614089*	-----	-----
			Oaxaca, México	C. Granados 301 (MEXU)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia circinnatioides</i> Matuda	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 7	Oaxaca, México	C. Granados 295 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia dugesii</i> Baker	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 1	Oaxaca, México	C. Granados 326 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia fasciculata</i> Sw. var. <i>fasciculata</i>	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 1	Costa Rica	W. Till 7050 (WU)	AY614100*	-----	-----
			Oaxaca, México	C. Granados 312 (MEXU)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia filifolia</i> Schltdl. & Cham.	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo IV	Chiapas, México	M. Flores 10 (CHAPA)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia gymnotrya</i> Baker	<i>T. subgén.</i> <i>Allardtia</i>	-----	Oaxaca, México	C. Granados sn (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia imperialis</i> E. Morren ex Roezl	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo III	Oaxaca, México	V. M. Martínez sn (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia ionantha</i> Planch. var. <i>ionantha</i>	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 6	México	HBV B320/82 (WU)	AY614099*	-----	-----
			Estado de México, México	M. Flores 1280 (CHAPA)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 4	Oaxaca, México	C. Granados 285 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia kirchhoffiana</i> Wittm.	<i>T. subgén.</i> <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 2	Oaxaca, México	G. A. Salazar 7158 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida

Tabla 2. Continuación.

<i>Tillandsia makoyana</i> Baker	<i>T.</i> subgén. <i>Tillandsia</i>	Grupo II	Oaxaca, México	C. Granados 278 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia plumosa</i> Baker (sin: <i>Viridantha</i> <i>plumosa</i> (Baker) Espejo)	<i>T.</i> subgén. <i>Allardtia</i>	Grupo V	México	R. & K. Ehlers EM 881905 (WU)	AY614075*	-----	-----
			Guerrero, México	M. V. Diego 88 (CHAPA)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia prodigiosa</i> (Lem.) Baker	<i>T.</i> subgén. <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 3	Oaxaca, México	C. Granados 320 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia punctulata</i> Schltdl. & Cham.	<i>T.</i> subgén. <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 2	Costa Rica	HBV B126/95 (WU)	AY614087*	-----	-----
			Oaxaca, México	G. A. Salazar 7160 (MEXU)	-----	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	<i>T.</i> subgén. <i>Diaphoranthema</i>	-----	Oaxaca, México	C. Granados 282 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.	<i>T.</i> subgén. <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 1	Oaxaca, México	C. Granados 317 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia</i> <i>sierrajuarezensis</i> Matuda	<i>T.</i> subgén. <i>Tillandsia</i>	Grupo I, Subgrupo 2	Oaxaca, México	C. Granados sn (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida
<i>Tillandsia viridiflora</i> (Beer) Baker var. <i>viridiflora</i>	<i>T.</i> subgén. <i>Pseudalcantarea</i>	-----	México	HBV B87/80 (WU)	AY614066*	-----	-----
			Oaxaca, México	G. A. Salazar 7147 (MEXU)	-----	No sometida	No sometida
<i>Vriesea malzinei</i> E. Morren	<i>V.</i> subgén. <i>V.</i> sect. <i>Xiphion</i>	-----	Oaxaca, México	G. A. Salazar 7197 (MEXU)	No sometida	No sometida	No sometida

## SELECCIÓN DE CARACTERES MOLECULARES

Se eligieron secuencias de nucleótidos de tres regiones de ADN localizadas en la porción grande de una sola copia del genoma del cloroplasto: el gen *matK* con la porción 3' del intrón *trnK* en el cual está inmerso en conjunto referido aquí como la región *matK-trnK* y los espaciadores intergénicos *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*. El gen *matK* codifica para una proteína madurasa involucrada en la eliminación de los intrones del tipo II de los transcritos de ARN y está inmerso en el intrón del gen que codifica para el ARN de transferencia (tARN) de la lisina (*trnK*; Soltis *et al.*, 1998). Barfuss *et al.* (2005) reportaron que en las Tillandsioideae dicho gen mide cerca de 1800 pares de bases (pb) de longitud. El espaciador intergénico *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* separa los genes que codifican la producción del tARN de la histidina y la proteína D1 del centro de reacción del fotosistema II y para varios linajes de plantas vasculares tiene una longitud promedio de 500 pb (Shinozaki *et al.*, 1986; Shaw *et al.*, 2005). El espaciador intergénico *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* separa los genes que codifican la producción de los tARN del ácido aspártico y la treonina (Shinozaki *et al.*, 1986) y en su interior contienen dos genes que codifican para el tARN de la tirosina (*trnY*) y el ácido glutámico (*trnE*; Shaw *et al.*, 2005). Shaw *et al.* (2005) reportaron para varios grupos de plantas vasculares que la longitud promedio de dicho espaciador es de 1066 pb. La utilidad de dichas regiones en la reconstrucción filogenética a nivel genérico o inferior ha sido documentada en distintas publicaciones (p. ej., Sang *et al.*, 1997; Soltis *et al.*, 1998; Azuma *et al.*, 1999; Chandler *et al.*, 2001; Hahn, 2002; Mast y Givnish, 2002; Potter *et al.*, 2002; Yang *et al.*, 2002; Fukuda *et al.*, 2003; Hamilton, 1999; Barfuss *et al.*, 2005; Kress *et al.*, 2005; Shaw *et al.*, 2005).

## MÉTODOS MOLECULARES

### EXTRACCIÓN DE ADN

El ADN total fue extraído de tejido fresco con una modificación del procedimiento del 2× CTAB descrito por Doyle y Doyle (1987). Se molió cerca de 1 g de tejido fresco con nitrógeno



líquido hasta la pulverización. El tejido fue trasladado a un microtubo de 1.5 ml agregándole 500  $\mu$ L de CTAB con 4% de 2-mercaptoetanol, previamente calentado a 65°C, homogenizando la mezcla con un minipistilo. La mezcla fue incubada a 65 °C durante 15 min. La extracción se realizó con 500  $\mu$ L de cloroformo:alcohol isoamílico (24:1) mezclando suavemente varias veces durante 15 min. El extracto fue centrifugado a 9 000 revoluciones por minuto (RPM) durante 10 min. El sobrenadante fue trasladado a un microtubo limpio, sin tomar la fase aceitosa ni los sólidos y el ADN fue precipitado adicionando lo equivalente al volumen del extracto obtenido de 2-propanol preenfriado a -20°C, invirtiendo el microtubo suavemente varias veces hasta observar enturbiamiento de la mezcla. El extracto se dejó reposar durante 72 horas a -20°C. Posteriormente, se centrifugó a 13 000 RPM durante 5 min, se descartó el alcohol y el precipitado fue lavado añadiéndole 500  $\mu$ L de etanol al 70% y centrifugándolo a 13 000 RPM durante 3 min. El alcohol fue descartado y el precipitado limpio fue secado en una centrífuga al vacío durante 4 min y resuspendido en 50  $\mu$ L de buffer Tris bajo en EDTA (TE). El extracto se corrió en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio para confirmar la obtención de ADN de alto peso molecular.

### AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DE LAS REGIONES DE ADN DE INTERÉS

La amplificación de las regiones de ADN de interés se efectuó por medio de reacciones en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), usando una mezcla comercial (“Taq PCR Core Kit”, QIAGEN) en volúmenes de 25  $\mu$ L con la mezcla de reacción presentada en la Tabla 3.

Tabla 3. Reactivos y cantidades utilizadas en la amplificación de las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*.

Reactivos	<i>matK-trnK</i>	<i>trnH<sup>GUG</sup>-psbA</i>	<i>trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup></i>
ADN total	Variable	Variable	Variable
H <sub>2</sub> O	15.875 $\mu$ L	19.625 $\mu$ L	19.625 $\mu$ L
PCR buffer 10 $\times$ (MgCl <sub>2</sub> 15 mM )	2.5 $\mu$ L	2.5 $\mu$ L	2.5 $\mu$ L
Solución Q 5 $\times$	5.0 $\mu$ L	-----	-----

<b>Suero de albúmina bovina</b>	-----	1.0 µL	1.0 µL
<b>dNTPs-Mix 10 mM de cada dNTP</b>	0.5 µL	0.5 µL	0.5 µL
<b>Primer Forward 10 pmol/µL</b>	0.25 µL	0.25 µL	0.25 µL
<b>Primer Reverse 10 pmol/µL</b>	0.25 µL	0.25 µL	0.25 µL
<b>MgCl<sub>2</sub> 25 mM</b>	1.5 µL	0.75 µL	0.75 µL
<b>Polimerasa 5 U/µL</b>	0.125 µL	0.125 µL	0.125 µL

En la mayoría de los casos, la región *matK-trnK* se amplificó como una sola pieza usando los primers -19 F (Molvray *et al.*, 2000) y 2 R (Steele y Vilgalys, 1994). En algunas ocasiones la región *matK-trnK* fue amplificada utilizando combinaciones de dichos primers y los primers internos 731 F (Molvray *et al.*, 2000) y 1326 R (Cuénoud *et al.*, 2002). Los espaciadores intergénicos *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* fueron amplificados usando los primers externos *trnH<sup>GUG</sup>* F (Tate y Simpson, 2003) - *psbA* R (Sang *et al.*, 1997) y *trnD* F - *trnT* R (Demesure *et al.*, 1995), respectivamente. En pocos casos, la amplificación de la región *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* se realizó por medio de la combinación de los primers externos mencionados y los primers internos *trnE<sup>UUC</sup>* y *trnY<sup>GUA</sup>* (Shaw *et al.*, 2005). Los programas de PCR empleados en la amplificación de cada región se muestran en la Tabla 4. Los productos de PCR se limpiaron con columnas de sílica de QIAquick de acuerdo al protocolo propuesto por el fabricante (QIAGEN). Los productos de PCR fueron evaluados en geles de agarosa al 1% con bromuro de etidio.

Tabla 4. Programas de PCR utilizados en la amplificación de las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*.

	Temperatura/Tiempo			
	<i>matK-trnK</i>	<i>trnH<sup>GUG</sup>-psbA</i>	<i>trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup></i>	
<b>Pre-desnaturalización</b>	94°C/2.5 min.	94°C/2.5 min.	80°C/5.0 min.	
<b>Desnaturalización</b>	94°C/1 min.	94°C /45 s	94°C/45 s	30 ciclos
<b>Re-naturalización</b>	52°C/45 s	55°C/30 s	52°C/30 s	
<b>Extensión</b>	72°C /2.5 min.*	72°C/1.0 min.	72°C/1.0 min.	
<b>Extensión final</b>	72°C/7 min.	72°C/7 min.	72°C/5 min.	28 ciclos

\* tiempo inicial con incrementos de 8 s en cada ciclo subsecuente.

La reacción de secuenciación se realizó con el “Big Dye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit RR-100” (Applied Biosystems). La mayoría de las reacciones de secuenciación se llevaron a un volumen total de 5.25  $\mu\text{L}$  e incluyeron 2  $\mu\text{L}$  de “Big Dye”, 0.25  $\mu\text{L}$  de primer 10 pmol/ $\mu\text{L}$  y 3  $\mu\text{L}$  de producto de PCR. En el caso de productos de PCR débiles las reacciones de secuenciación se llevaron a 10  $\mu\text{L}$  incluyendo 2  $\mu\text{L}$  de “Big Dye”, 2  $\mu\text{L}$  buffer 2.5 $\times$ , 0.5  $\mu\text{L}$  de primer 10 pmol/ $\mu\text{L}$ , 1.5-2.5  $\mu\text{L}$  de  $\text{H}_2\text{O}$  y 3-4  $\mu\text{L}$  de producto de PCR. El producto de la reacción de secuenciación fue purificado por medio de columnas CENTRI-SEP (Princeton Separations) bajo el protocolo propuesto por la empresa que las manufactura. Los productos ya limpios se secaron por centrifugación al vacío a 60°C durante 20 a 30 min. Las secuencias fueron analizadas en un secuenciador automático ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Cerca del 93% de las secuencias fueron producidas para este estudio y el resto fue obtenido de GenBank.

## **EDICIÓN DE SECUENCIAS, ALINEAMIENTO Y CODIFICACIÓN DE INDELS E INVERSIÓN**

Los electroferogramas generados por el secuenciador automático fueron editados con Sequencher versión 4.6 (Genes Codes Corp.). Las regiones de cloroplasto utilizadas fueron alineadas visualmente siguiendo las recomendaciones de Kelchner (2000). La región *matK-trnK* fue alineada sin ambigüedades. En el caso de los espaciadores intergénicos *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* fue necesaria la postulación de eventos de inserción-delección (“indel”) debido a variaciones de longitud de los siguientes tipos: a) repeticiones de secuencias adyacentes, tanto de conjuntos pequeños de nucleótidos como de un solo nucleótido; b) inserción o delección de secuencias en la que no fue obvia la repetición de secuencias adyacentes; y c) inserciones o delecciones grandes, de aproximadamente 100 nucleótidos. Exceptuando los indels introducidos por repeticiones continuas de un solo nucleótido, éstos fueron codificados en una matriz de presencia-ausencia bajo el método simple propuesto por Simmons y Ochoterena (2000). En la región *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* se identificó una inversión de 5 nucleótidos de longitud. Puesto que el establecimiento de las hipótesis de homología

entre secuencias invertidas es incierto, la alineación se realizó insertando el número de posiciones vacías (“gaps”) necesarias para separar dichas regiones invertidas, como se muestra en la Fig. 10.

T C T T G - - - - C T A A A C A A G A  
T C T T G T T T A G - - - - C A A G A

Fig. 10. Alineamiento de una inversión de 5 nucleótidos identificada en la matriz de la región de *trnH<sup>UG</sup>-psbA*.

## SELECCIÓN Y CODIFICACIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

La elección de caracteres morfológicos se restringió a aquellos en los que al menos uno de sus estados está presente en dos o más taxones, excluyendo caracteres exclusivos o diagnósticos (autapomorfías). La codificación de los atributos florales se realizó cuando el polen estuvo expuesto. Las hipótesis de homología primaria se establecieron bajo los criterios de conjunción (los homólogos no pueden coexistir en un mismo organismo) y similitud (función, forma y posición) propuestos y discutidos por Patterson (1982) y de Pinna (1991). Se eligieron 26 caracteres morfológicos obtenidos de ejemplares vivos o herborizados, flores en líquido, fotografías y la literatura (Smith y Downs, 1977; Flores, 1998; Diego, 2005; Espejo-Serna *et al.*, 2005; Granados, 2005). Todos los caracteres fueron codificados como cualitativos binarios o multiestado. Los estados de carácter que no pudieron ser determinados en algún taxon por falta de material o información, o aquellos inaplicables, como la disposición de las brácteas de las ramas cuando la inflorescencia es simple, fueron codificados con el símbolo “?”. La matriz de los caracteres morfológicos, definidos a continuación, se presenta en la Tabla 5.

### 1. Tipo de crecimiento: (0= Colonial; 1= Solitario)

El tipo de crecimiento predominante en las especies analizadas es el colonial, en el cual el eje caulinar está ramificado y, consecuentemente, conformado por más de un módulo o vástago. En algunas especies el eje caulinar nunca se ramifica, presentando crecimiento solitario.

**2. Apariencia de la roseta debida a la longitud de los entrenudos:** (0= Acaulescente; 1= Caulescente)

La mayoría de los taxones estudiados presentan entrenudos tan estrechos que el tallo parece ausente; en unas cuantas el tallo es más evidente debido a que los entrenudos son más largos.

**3. Forma de la lámina foliar:** (0= Oblonga; 1= Triangular; 2= Filiforme)

Casi todas las especies observadas muestran láminas foliares triangulares, aunque también presentan las formas oblonga y filiforme.

**4. Orientación de la inflorescencia:** (0= Erecta; 1= Péndula; 2= Indistinto)

Las inflorescencias en antesis de plantas constituidas por rosetas solitarias o coloniales son erectas o péndulas, con divergencias no mayores a 50° de la vertical, pero en algunos casos de especies coloniales la orientación de la inflorescencia es indistinta y varía de acuerdo a la orientación que presenten las rosetas en la colonia.

**5. Apariencia de la inflorescencia debida al largo de los entrenudos del raquis:** (0= Laxa; 1= Densa)

Los nudos del raquis pueden estar muy juntos, siendo la inflorescencia densa, como en *Tillandsia ionantha* Planch. o *T. fasciculata* Sw., o presentarse más espaciados dando como resultado una inflorescencia laxa, como en *T. filifolia* Schltdl. & Cham.

**6. Nivel de ramificación de la inflorescencia:** (0= No ramificada; 1= Ramificación de primer orden; 2= Ramificación de segundo orden)

Las inflorescencias son no ramificadas, como en *Tillandsia achyrostachys* E. Morren ex Baker, con ramificación de primer orden, como en *T. bourgaei* Baker, o con ramificación de segundo orden, como en algunos individuos de *T. gymnotrya* Baker.

**7. Presencia de brácteas florales: (0= No; 1= Si)**

La mayoría de las especies observadas presentan flores protegidas por brácteas de ápices obtusos, agudos o redondeados, llamadas brácteas florales por su posición. Sin embargo, en las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* las flores están protegidas por brácteas laminadas o con ápices caudados o apiculados, similares a las brácteas de las ramas de otras especies, y ciertos individuos de dichas especies presentan una bráctea supernumeraria pequeña en la base de flores de la región proximal. Dichas brácteas laminadas o con ápices caudados o laminados se consideraron como homólogas a las brácteas de las ramas de especies con inflorescencia ramificada. En consecuencia, las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* carecen de brácteas florales, con excepción de aquellas que eventualmente presentan una bráctea supernumeraria que fueron consideradas como polimórficas para este carácter.

**8. Presencia de brácteas de las ramas: (0= No; 1= Si)**

En las especies ramificadas, todas las ramas se encuentran protegidas por brácteas laminadas o con ápices caudados o apiculados, agudos, obtusos o redondeados, consideradas como brácteas de la rama por su posición. Algunas especies con inflorescencia no ramificada presentaron brácteas laminadas o de ápices caudados o apiculados, consideradas aquí como homólogas a las brácteas de las ramas (ver arriba en el texto).

**9. Disposición de las ramas: (0= Espiral; 1= Dística)**

La mayoría de las especies con inflorescencias ramificadas presentan ramas dispuestas en espiral, con excepción de *Tillandsia achyrostachys* cuando ramificada, *T. adscendens* L. B. Sm. y *T. viridiflora* (Beer) Baker cuyas ramas se disponen dísticamente.

**10. Disposición de las flores en la inflorescencia: (0= Espiral; 1= Dística)**

Sin importar el grado de ramificación de la inflorescencia, la mayoría de las especies presentan flores dispuestas dísticamente; en otras se disponen en espiral.

**11. Orientación de las flores:** (0= Ascendente; 1= Descendente; 2= Difusa; 3= Reclinada; 4= Patente; 5=Radiada)

Las flores pueden presentar orientación ascendente, donde la flor se encuentra dirigida hacia arriba con una divergencia no mayor a 45° de la vertical; descendente, donde la flor se orienta hacia abajo con una divergencia no mayor a 135° de la vertical; difusa, en la que la flor está dirigida hacia arriba con una divergencia de 45° a 75° de la vertical; reclinada, donde la flor se encuentra dirigida hacia abajo divergiendo entre 105° y 135° de la vertical; patentes, donde las flores se orientan horizontalmente; y radiadas, donde el conjunto de flores se disponen en torno a un punto. Las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* se distinguen por presentar flores descendentes.

**12. Constricción de los pétalos en el ápice:** (0= Parcialmente cerrados; 1= Abiertos)

En algunas especies la corola es parcialmente cerrada por la constricción de los pétalos en su ápice y en otras los ápices de los pétalos divergen de manera que la corola queda abierta.

**13. Forma de las brácteas florales:** (0= Triangular; 1= Trulada; 2= Ovada; 3= Elíptica; 4= Obtrulada).

Las brácteas florales pueden ser triangulares, truladas, ovadas, elípticas o obtruladas.

**14. Forma del ápice de las brácteas florales:** (0= Redondeado; 1= Agudo)

La mayoría de las especies presenta brácteas florales con ápices cuyos márgenes convergen en un punto, en otras el margen es un arco continuo.

**15. Posición de las anteras respecto a la corola:** (0= Insertas; 1= Exertas)

La mayoría de las especies examinadas presentan anteras exertas, es decir, las anteras sobrepasan por completo la corola; en otras especies el androceo se presenta completamente incluido. En raros casos se observan androceos con tres estambres completamente incluidos y tres

estambres cuyas anteras se encuentran parcialmente expuestas; sin embargo los seis son funcionalmente insertos y por lo tanto fueron codificados como tal.

**16. Tamaño relativo del pistilo y los estambres:** (0= Pistilo igual o más largo que los estambres; 1= Pistilo más corto que los estambres)

**17. Forma del ápice de los sépalos:** (0= Redondeado; 1= Agudo)

**18. Presencia de carina en el cáliz:** (0= No; 1= Si)

En algunas de las especies al menos uno de los sépalos tiene carina, en otras especies el cáliz es ecarinado ya que ninguno de sus sépalos presenta carina.

**19. Grado de fusión de los sépalos:** (0= Todos libres; 1= Los posteriores connatos menos de la mitad; 2= Los posteriores connatos más de la mitad; 3= Todos escasamente connatos en la base)

**20. Número de colores de los pétalos:** (0= Uno; 1= Dos)

**21. Color de la porción expuesta del pétalo en la antesis:** (0= Blanco; 1= Verde; 2= Morado; 3= Amarillo)

**22. Número de colores de los filamentos:** (0= Uno; 1= Dos)

**23. Color de la porción expuesta del filamento en la antesis:** (0= Blanco; 1= Verde; 2= Morado; 3= Amarillo)

**24. Color del endotecio:** (0= Verde; 1= Negro; 2= Amarillo)

**25. Número de colores del estilo:** (0= Uno; 1= Dos)

**26. Color de la porción expuesta del estilo en la antesis:** (0= Verde; 1= Blanco; 2= Morado; 3= Amarillo)



## ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Se realizaron análisis de parsimonia con el programa PAUP\* versión 4.0b10 para Macintosh (Swofford, 1998) de siete secuencias de la región *matK-trnK* producidas en el presente trabajo y 138 publicadas por Barfuss *et al.* (2005) de la misma región, considerando a *Stegolepis ligulata* Maguire y *S. parvipetala* Steyerl., de la familia Rapateaceae Dumort., como grupos externos.

Adicionalmente, se analizaron los siguientes grupos de datos para los 32 taxones planteados en el presente estudio: a) región *matK-trnK*; b) espaciador *trnH<sup>GUG</sup>-psbA*; c) espaciador *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*; d) las tres regiones de cloroplasto combinadas; e) caracteres morfológicos; y f) caracteres morfológicos y las tres regiones de cloroplasto combinadas. Los análisis individuales de las tres regiones del cloroplasto y de los caracteres morfológicos se realizaron bajo la premisa de que cada organismo tiene una historia evolutiva única y que por consiguiente los resultados del análisis individual de diferentes grupos de datos genéticamente determinados deberían ser congruentes (Lewin, 1985; Hillis, 1987). Los análisis combinados se realizaron con la finalidad de maximizar la prueba de congruencia de hipótesis de homología, discutida por Patterson (1982) y de Pinna (1991).

Los indels codificados fueron analizados con las respectivas matrices de secuencias. Las repeticiones continuas de un solo nucleótido y la inversión fueron eliminadas de los análisis correspondientes, debido a lo incierto de su homología (Kelchner, 2000). Los análisis consistieron en búsquedas heurísticas de 1000 réplicas de secuencias de adición de terminales al azar guardando todos los cladogramas más parsimoniosos, excepto en el análisis de la matriz de la región *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *matK-trnK* con el muestreo de Barfuss *et al.* (2005) donde se almacenaron únicamente 20 cladogramas con la finalidad de invertir menos tiempo en el muestreo de cladogramas no óptimos. El intercambio de ramas se realizó por medio del “TBR” (Tree Bisection-Reconnection, por sus siglas en inglés). Todos los caracteres fueron considerados como no ordenados y de igual peso (parsimonia de Fitch; Fitch, 1971). Las posiciones individuales de los indels introducidos durante el

alineamiento de secuencias se trataron como datos faltantes. El apoyo interno de los cladogramas se evaluó por medio de 1000 réplicas de “bootstrap” (BP; Felsenstein, 1985) con 10 réplicas de secuencias de adición de terminales al azar e intercambio de ramas por medio del TBR, salvando hasta 20 cladogramas más parsimoniosos, excepto en el análisis de la región *matK-trnK* con el muestreo de Barfuss *et al.* (2005) donde se almacenaron hasta 10 cladogramas más parsimoniosos para evitar un consumo excesivo de tiempo en el mismo. Se calcularon los siguientes estadísticos para cada grupo de datos: el índice de consistencia (CI, por sus siglas en inglés) excluyendo los caracteres autapomórficos y el índice de retención (RI, por sus siglas en inglés). Para evaluar el grado de resolución del consenso estricto de los cladogramas más parsimoniosos obtenidos en cada análisis, se calculó el índice de bifurcación del consenso (CFI, por sus siglas en inglés) propuesto por (Colless, 1980).

Los cambios en los atributos de la inflorescencia y el color de los órganos florales fueron analizados examinando su optimización en uno de los cladogramas más parsimoniosos elegido al azar del análisis combinado de los caracteres morfológicos y las tres regiones de cloroplasto. Para ello se utilizó el programa MacClade versión 4.02 (Maddison y Maddison, 2001) empleando la opción de transformaciones aceleradas (ACCTRAN, por sus siglas en inglés), ya que maximiza la interpretación de las hipótesis de homología primaria postuladas como válidas en ausencia de evidencia que lo contradiga.

Tabla 5. Matriz de 26 caracteres morfológicos para el análisis cladístico de 32 taxones (?= Datos faltantes o inaplicables).

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
<i>Catopsis</i> sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tillandsia achyrostachys</i>	0,1	0	1	0	0	0,1	1	0,1	1	1	0	0	4	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0
<i>T. adscendens</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	1	0	0	?	3	?	?	?	?	?
<i>T. andrieuxii</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	0	0	0	1	2	1	2	2	1	2
<i>T. arroyoensis</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	1	0
<i>T. bourgaei</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	0
<i>T. caput-medusae</i>	0,1	0	1	2	1	0,1	1	0,1	0	1	5	0	2	1	1	0	1	1	1	1	2	1	2	1	0	1
<i>T. carlos-hankii</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	2	0	0
<i>T. circinnatioides</i>	0,1	0	1	2	0	0	1	0	?	1	5	0	2	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	2	0	1
<i>T. dugesii</i>	0,1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	1	2	1	2	1	2	1	0	1
<i>T. erubescens</i>	0,1	0	1	1	0	0,1	0,1	1	0	0	1	0	2	?	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0
<i>T. fasciculata</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	3	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	1	0	1
<i>T. filifolia</i>	0,1	0,1	2	2	0	1	1	1	0	1	5	1	2	1	0	0	1	0	1	1	2	1	2	0	0	1
<i>T. gymnobotrya</i>	1	0	1	0	0	1,2	1	1	0	1	3	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	0	2	0	1
<i>T. imperialis</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	3	1	1	0	0	1	1	1	2	0	0	2	0	1
<i>T. ionantha</i>	0,1	0,1	1	2	1	0	1	1	?	0	5	0	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	2	2	0	1
<i>T. juncea</i>	0	0	2	2	1	1	1	1	0	1	5	0	2	1	1	0	0	1	2	1	2	1	2	1	0	1
<i>T. kirchhoffiana</i>	0,1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	3	1	1	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0
<i>T. macdougallii</i>	0,1	0	1	1	0	0	0,1	1	?	0	1	0	?	?	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	1	2
<i>T. makoyana</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	2	0	1	0	1	0	0	1	2	0	0	1	1	2
<i>T. oaxacana</i>	0,1	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	2	0	0	2	0	1
<i>T. plumosa</i>	0	0	2	1	1	1	1	1	0	1	3	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>T. prodigiosa</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	4	0	2	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	2	1	0
<i>T. punctulata</i>	0,1	0	1	2	1	0,1	1	0,1	0	1	0	0	2	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	1	1	2
<i>T. quaquaflorifera</i>	0,1	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0
<i>T. recurvata</i>	0	1	1	2	0	0	1	0	?	1	5	1	3	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	2	0	1
<i>T. schiedeana</i>	0	1	1	2	0	0	1	0	?	1	5	0	3	1	1	0	0	1	1	1	3	1	3	2	1	3
<i>T. sierrajuarezensis</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	2,3	0	3	1	1	0	0	1	1	1	2	1	2	2	1	2
<i>Tillandsia</i> sp. 1	0,1	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	1	1	0	1	2	0	0	2	0	1
<i>Tillandsia</i> sp. 2	0,1	0	1	1	0	0	0	1	?	0	1	0	?	?	1	0	1	0	0	1	2	1	2	2	1	2
<i>T. viridiflora</i>	0	0	0	0	0	0,1	1	0,1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vriesea malzinei</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0

## RESULTADOS

### ANÁLISIS DE LA REGIÓN *MATK-TRNK*

La matriz alineada de las secuencias de la región *matK-trnK* de las especies aquí estudiadas y las que secuenciaron Barfuss *et al.* (2005) consistió en 145 terminales y 1 858 caracteres, de los cuales 499 (26.85 %) fueron variables (482 de ellos por sustitución y 17 por diferencia en la longitud de las secuencias) y 346 (18.62%) fueron informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 19 480 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 841 pasos, CI= 0.61 y RI= 0.85 (Tabla 6). El consenso estricto de los cladogramas obtenidos en dicho análisis se muestra en la figura 11 (CFI= 0.52). En él la familia Bromeliaceae se recupera como monofilética (BP= 100) y en ella el género *Brocchinia* Schultes filius conforma un grupo monofilético (BP= 100) hermano del clado que contiene al resto de las especies, donde *Lindmania guianensis* (Beer) Klotzsch ex Baker es hermana (BP= 80) de un clado no resuelto y sin apoyo bootstrap que contiene a *Hechtia carlsoniae* Burt-Utley & Utley, el clado de los representantes de [[[*Puya* Molina-*Aechmea* Ruiz & Pavon] *Bromelia* L.] *Pitcairnia* L'Héritier] (BP= 55) y un clado correspondiente a la subfamilia Tillandsioideae (BP= 80).

Dentro de las Tillandsioideae se observan dos grupos monofiléticos. El primero (BP= 92) está formado por un clado con las especies de *Catopsis* (BP= 100) y otro con las especies de *Glomeropitcairnia* (Mez) L.B. Sm. (BP= 100). El segundo grupo está conformado por todos los representantes de los géneros *Alcantarea* (E. Morren ex Mez) Harms, *Vriesea*, *Werauhia* J. R. Grant, *Mezobromelia* L.B. Sm., *Guzmania* Ruiz & Pavon, *Tillandsia*, *Racinaea* (= *Tillandsia*) y *Viridantha* (= *Tillandsia*) con proporción bootstrap de 100, y está dividido en dos clados, uno de los cuales está compuesto por *T. singularis* Mez & Wercklé y todos los representantes de los géneros *Werauhia*, *Alcantarea* y *Vriesea*, con excepción de *V. appenii* Rauh y *V. malzinei* E. Morren (BP= 94). En el otro clado (BP= 64) *M. hutchisonii* (L. B. Sm.) W. Weber & L. B. Sm. se recupera como hermana de un grupo monofilético (BP= 71) integrado por los representantes de los géneros *Guzmania*, *Tillandsia*,

*Racinaea* y *Viridantha*. En este último grupo se distinguen dos clados que carecen de apoyo bootstrap, uno de los cuales contiene exclusivamente especies del género *Tillandsia* en sentido estricto. En el otro, *T. wagneriana* L. B. Sm., *T. viridiflora*, *T. venusta* Mez & Wercklé, *T. lindenii* Regel, *T. disticha* Kunth y *T. adscendens* conforman una politomía con el clado [*T. narthecioides* C. Presl-*T. dodsonii* L. B. Sm.] (BP= 72), el clado [*T. marconae* W. Till & Vitek - *T. cacticola* L. B. Sm.] (BP= 97), el clado integrado por los representantes de *Viridantha* y *T. tectorum* E. Morren (BP= 58), el clado sin apoyo bootstrap [*Vriesea appenii*-*T. barthlottii* Rauh [*T. werneriana* L. B. Sm.-*T. barclayana* Baker]], el clado de los representantes de *Racinaea* (BP= 75), el clado de las especies de *Guzmania* (BP= 66) y un clado conformado casi en su totalidad por especies de *Tillandsia*, con excepción de *V. malzinei* (BP= 75). En este último grupo, el clado [*T. paniculata* (L.) L.-*V. malzinei*] (BP= 80) conforma el grupo hermano del clado que contiene al resto de los representantes de *Tillandsia* (BP= 99), que en su mayoría pertenecen al subgénero *Tillandsia*, con excepción de *T. guatemalensis* L. B. Sm. y *T. gymnotrya* del subgénero *Allardtia*.

En este último grupo, *Tillandsia makoyana* Baker, *T. filifolia*, *T. circinnatioides* Matuda, *T. utriculata* L. y *T. guatemalensis* conforman una politomía junto con dos clados, en uno de los cuales (BP= 97) *T. remota* Wittm. es hermana de un clado sin resolución (BP= 87) que contiene a *T. caput-medusae* E. Morren, *T. fasciculata*, *T. ionantha*, *T. juncea* (Ruiz & Pav.) Poir., *T. klausii* Ehlers y *T. schiedeana*. El segundo clado carece de apoyo bootstrap y está conformado por *T. punctulata*, *T. kirchhoffiana* Wittm. y *T. gymnotrya*, que conforman una politomía junto con el clado [*T. dugesii* Baker-*T. sierrajuarezensis* Matuda] (BP= 63) y un clado no resuelto (BP= 75) que incluye a todas las especies aquí reconocidas como parte del complejo de *Tillandsia macdougallii* y a *T. achyrostachys*, *T. bourgaei*, *T. prodigiosa* (Lem.) Baker y *T. carlos-hankii*.

La matriz alineada de la región de *matK-trnK* con el muestreo taxonómico planteado en el presente estudio consistió en 32 taxones y 1 817 caracteres, de los cuales 106 (5.83%) fueron variables por sustitución y 29 (1.59%) informativos para la parsimonia. El análisis de dicha matriz

produjo 180 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 123 pasos, CI= 0.72 y RI= 0.91 (Tabla 6). El consenso estricto de los cladogramas obtenidos de este análisis (Fig. 12A; CFI= 0.23) recupera a *Catopsis* sp., *Vriesea malzinei*, *Tillandsia adscendens*, el clado [*T. plumosa* Baker-*T. viridiflora*] (BP= 63), el clado [*T. imperialis* E. Morren ex Roetzl-*T. recurvata* (L.) L.] (BP= 86) y un clado que incluye al resto de las especies (BP= 99). En este último clado se distinguen dos grupos monofiléticos formando una politomía con *T. makoyana*, *T. filifolia*, *T. circinnatioides*. El primer clado carece de resolución interna y está conformado por *T. schiedeana*, *T. juncea*, *T. ionantha*, *T. fasciculata* y *T. caput-medusae* (BP= 100). El segundo clado incluye a *T. punctulata*, *T. kirchhoffiana*, *T. gymnotrya*, el clado [*T. sierrajuarezensis*-*T. dugesii*] (BP= 64) y un clado sin resolución conformado por todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* y *T. prodigiosa*, *T. carlos-hankii*, *T. bourgaei* y *T. achyrostachys* (BP= 78).

## ANÁLISIS DEL ESPACIADOR *trnH<sup>GUG</sup>-psbA*

El espaciador *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* ya alineado incluyó 32 taxones y un total de 653 caracteres, de los cuales 30 (4.59%) fueron variables (14 de ellos por sustitución y 16 por diferencia en la longitud de las secuencias). Catorce de los caracteres variables (2.14%) fueron informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 17 607 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 41 pasos, CI= 0.60 y RI= 0.85 (Tabla 6). En el consenso estricto de todos los cladogramas más parsimoniosos encontrados en este análisis (Fig. 12B; CFI= 0.16) se observa una politomía entre *Catopsis* sp., *Tillandsia plumosa*, *T. adscendens* y un clado integrado por el resto de las especies analizadas. En este último clado (BP= 64), *Vriesea malzinei*, *T. viridiflora*, *T. sierrajuarezensis*, *T. recurvata*, *T. punctulata*, *T. makoyana*, *T. kirchhoffiana*, *T. imperialis*, *T. gymnotrya*, *T. dugesii* y *T. circinnatioides* forman una politomía con dos cladogramas. En el primero de ellos (BP= 66) *T. filifolia* es hermana de un clado no resuelto conformado por *T. schiedeana*, *T. juncea*, *T. ionantha*, *T. fasciculata* y *T. caput-medusae* (BP= 52). En el segundo se observa una politomía entre *T. prodigiosa*, *T. carlos-*

*hankii*, *T. bourgaei*, *T. achyrostachys* y un grupo que incluye a todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* (BP= 54).

### ANÁLISIS DEL ESPACIADOR *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>*

La matriz alineada de la región *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* para los 32 taxones aquí estudiados consistió en 1 027 caracteres, de los cuales 87 (8.47%) fueron variables (62 por sustitución y 25 por diferencias en la longitud de las secuencias). Veintisiete de los caracteres variables (2.6%) fueron informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 456 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 106 pasos, CI= 0.67 y RI= 0.84 (Tabla 6).

En el consenso estricto de los cladogramas obtenidos en dicha búsqueda heurística (Fig. 12C; CFI= 0.43) *Catopsis* sp., *Vriesea malzinei*, *Tillandsia viridiflora*, *T. recurvata*, *T. imperialis* y *T. adscendens* forman una politomía con un clado sin apoyo bootstrap en el que *T. plumosa* y *T. kirchhoffiana* (BP= 65) divergen sucesivamente antes de un grupo que incluye al resto de las especies (BP= 58). Este último grupo está dividido en tres clados, el primero de éstos carece de resolución interna y contiene a *T. dugesii*, *T. punctulata* y *T. sierrajuarezensis* (BP= 60); el segundo clado no tiene apoyo bootstrap y está integrado por *T. makoyana*, *T. gymnobotrya*, *T. filifolia* y *T. circinnatioides* formando una politomía con el clado [*T. caput-medusae* [*T. schiedeana*-*T. juncea*] [*T. fasciculata*-*T. ionantha*]] (BP= 77); y en el tercer clado (BP= 52) hay una politomía entre *T. achyrostachys*, un clado sin resolución que incluye a *T. prodigiosa*, *T. carlos-hankii* y *T. bourgaei* (BP= 57) y otro clado que incluye a todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* (BP= 62).

Al interior del clado del complejo se distinguen dos grupos monofiléticos formando una politomía con *Tillandsia* sp. 2 y *T. andrieuxii*: el primer grupo está conformado por *T. arroyoensis* (W. Weber & Ehlers) Espejo & López-Ferrari y *T. erubescens* (BP= 88) y el segundo es un clado sin resolución interna que contiene a *Tillandsia* sp. 1, *T. quaquáflorifera*, *T. oaxacana* y *T. macdougallii* (BP= 64).

## ANÁLISIS DE LAS TRES REGIONES DE ADN DE CLOROPLASTO COMBINADAS

La alineación combinada de las regiones *matK-trnK*, *trnH-psbA* y *trnD-trnT* con los 32 taxones produjo una matriz de 3 497 caracteres, de los cuales 223 (6.37%) fueron variables (182 por sustitución y 41 por diferencias en la longitud de las secuencias). Setenta de los caracteres variables (2.0%) fueron informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 1 668 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 278 pasos, CI= 0.63 y RI= 0.85 (Tabla 6).

En el consenso estricto de estos cladogramas (Fig. 13A; CFI= 0.56) *Catopsis* sp. y *Tillandsia plumosa* forman una politomía con un clado sin apoyo bootstrap que incluye al resto de las especies analizadas. En este último grupo se observa a *T. adscendens* como hermana de un grupo sin apoyo bootstrap, en el cual *T. viridiflora* forma una politomía con el clado [*T. imperialis*-*T. recurvata*] (BP= 81) y un clado integrado por el resto de los taxones muestreados (BP= 71). En este último clado, *Vriesea malzinei* es hermana de un clado (BP= 100) dentro del cual se distinguen dos grupo que constituyen una politomía con *T. makoyana*, *T. gymnobotrya*, *T. filifolia* y *T. circinnatioides*. En el primero de dichos grupos (BP= 100), *T. caput-medusae* conforma una politomía con los clados [*T. juncea*-*T. schiedeana*] (BP= 61) y [*T. ionantha*-*T. fasciculata*] (BP= 75). El segundo grupo (BP= 52) incluye dos clados, uno de los cuales carece de apoyo bootstrap y está conformado por *T. punctulata* como hermana del clado [*T. kirchhoffiana* [*T. sierrajuarezensis*-*T. dugesii*]] (BP= 53); el otro clado (BP= 97) consiste de una politomía entre *T. achyrostachys*, el clado [*T. prodigiosa*-*T. carlos-hankii*-*T. bourgaei*] (BP= 62) y un grupo monofilético que incluye a todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* (BP= 83).

Al interior del complejo se distinguen dos grupos monofiléticos que forman una politomía con *Tillandsia* sp. 2 y *T. andrieuxii*. El primero de ellos está conformado por *T. erubescens* y *T. arroyoensis* (BP= 88) y el segundo es un clado no resuelto internamente que incluye a *Tillandsia* sp. 1, *T. quaquaflorifera*, *T. oaxacana* y *T. macdougallii* (BP= 63).



## ANÁLISIS DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS

La matriz morfológica consistió en los 32 taxones y 26 caracteres variables e informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 5 472 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 125 pasos, CI= 0.35 y RI= 0.65 (Tabla 6). En el consenso estricto de todos los cladogramas más parsimoniosos (Fig. 13B; CFI= 0.23) *Catopsis* sp., *Vriesea malzinei*, *Tillandsia viridiflora* y *T. adscendens* conforman una politomía con un clado (BP= 61) que incluye al resto de las especies. En éste, *T. makoyana* es hermana de un grupo monofilético en el que *T. sierrajuarezensis*, *T. punctulata*, *T. prodigiosa*, *T. kirchhoffiana*, *T. juncea*, *T. ionantha*, *T. filifolia*, *T. fasciculata*, *T. dugesii*, *T. carlos-hankii*, *T. caput-medusae*, *T. bourgaei* y *T. achyrostachys* forman una politomía con los clados sin apoyo bootstrap [*T. circinnatioides*-*T. schiedeana*], [*T. imperialis* [*T. gymnobotrya* [*T. plumosa*-*T. recurvata*]]] y el conformado por las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* sin resolución interna (BP= 66).

## ANÁLISIS DE LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS Y LAS TRES REGIONES DE ADN DEL CLOROPLASTO COMBINADOS

La matriz combinada de los caracteres morfológicos y las tres regiones de ADN del cloroplasto analizadas consistió en 32 taxones y 3 523 caracteres, de los cuales 249 (7.06%) fueron variables (182 por sustitución y 41 por diferencia en la longitud de las secuencias) y 96 (2.72%) fueron informativos para la parsimonia. La búsqueda heurística produjo 92 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 431 pasos, CI= 0.44 y RI= 0.72. En el consenso estricto de dichos cladogramas (Fig. 14; CFI= 0.83) *Catopsis* sp. y *Tillandsia adscendens* conforman una politomía con un clado sin apoyo bootstrap que incluye al resto de las especies analizadas. En éste último se observan dos grupos monofiléticos sin apoyo bootstrap. En el primero, *T. plumosa* es hermana del clado [*T. imperialis*-*T. recurvata*] (BP= 70) y el segundo está integrado por el resto de los taxones estudiados.

Dentro de éste último clado, *Tillandsia viridiflora* y *Vriesea malzinei* divergen sucesivamente antes de un clado (BP= 100) en el que *T. makoyana* es hermana de un grupo monofilético que contiene al resto de las especies. En éste, *T. punctulata* forma una politomía con tres grupos sin apoyo bootstrap. El primero de ellos está constituido por *T. dugesii* y *T. sierrajuarezensis*. En el segundo se distinguen dos grupos monofiléticos, uno de los cuales carece de apoyo bootstrap y está conformado por *T. circinnatioides* como hermana del clado sin apoyado [*T. filifolia*-*T. gymnotrya*]; el otro (BP= 99) está integrado por los clados sin apoyo bootstrap [*T. ionantha*-*T. fasciculata*] y [*T. caput-medusae* [*T. schiedeana*-*T. juncea*]]. En el tercer grupo, *T. kirchhoffiana* es hermana de un clado en el que se distinguen dos grupos monofiléticos sin apoyo bootstrap, uno de ellos integrado por *T. prodigiosa* como hermana del clado [*T. bourgaei*- *T. carlos-hankii*] (BP= 85) y el otro conformado por *T. achyrostachys* como hermana de un grupo monofilético que incluye a todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* (BP= 98). Al interior del clado del complejo, *T. quaquaflorifera* y el clado [*T. erubescens*-*T. arroyoensis*] (BP= 79) forma una politomía con un grupo monofilético que incluye al resto de las especies del complejo (BP= 61). En éste último grupo, *Tillandsia* sp. 2 y *T. andrieuxii* (BP=53) conforman una politomía con un grupo monofilético (BP= 80) donde *T. macdougallii* es hermana del clado [*Tillandsia* sp. 1-*T. oaxacana*] (BP= 90).

Tabla 6. Características de los grupos de datos analizados en el presente trabajo. (A) Análisis de las 32 especies aquí secuenciadas y las secuencias de Barfuss *et al.* (2005) obtenidas de GenBank. (B) Análisis de los 32 taxones secuenciados en el presente estudio. L= Longitud, CI= Índice de consistencia excluyendo autapomorfías, RI= Índice de retención y CFI= Índice de consenso de ramificación.

Análisis	Longitud de la matriz alineada	Número/ % de caracteres variables			Número / % de caracteres informativos	Número de cladogramas más parsimoniosos encontrados / L	CI	RI	CFI / No. de clados con BP>50	
		Número de sustituciones	Número de gaps	Número de inversiones						
Región <i>matK-trnK</i>	A	1 858	499/26.85			346/18.62	19 480/841	0.61	0.85	0.52/68
			482	17	0					
	B	1 817	106/5.83			29/1.59	180/123	0.72	0.91	0.23/6
			106	0	0					
Espaciador <i>trnH<sup>GUG</sup>-psbA</i>	653	30/4.59			14/2.14	17 607/41	0.60	0.85	0.16/5	
		14	16	1						
Espaciador <i>trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup></i>	1 027	87/8.47			27/2.6	456/106	0.67	0.84	0.43/11	
		62	25	0						
Las tres regiones de cloroplasto combinadas	3 497	223/6.37			70/2.0	1 668/278	0.63	0.85	0.56/14	
		182	41	1						
Caracteres morfológicos	26	26/100			26/100	5 472/125	0.35	0.65	0.23/3	
		-----	-----	-----						
Caracteres morfológicos y tres regiones del cloroplasto combinados	3 523	249/7.06			96/2.72	92/431	0.44	0.72	0.83/11	
		182	41	1						

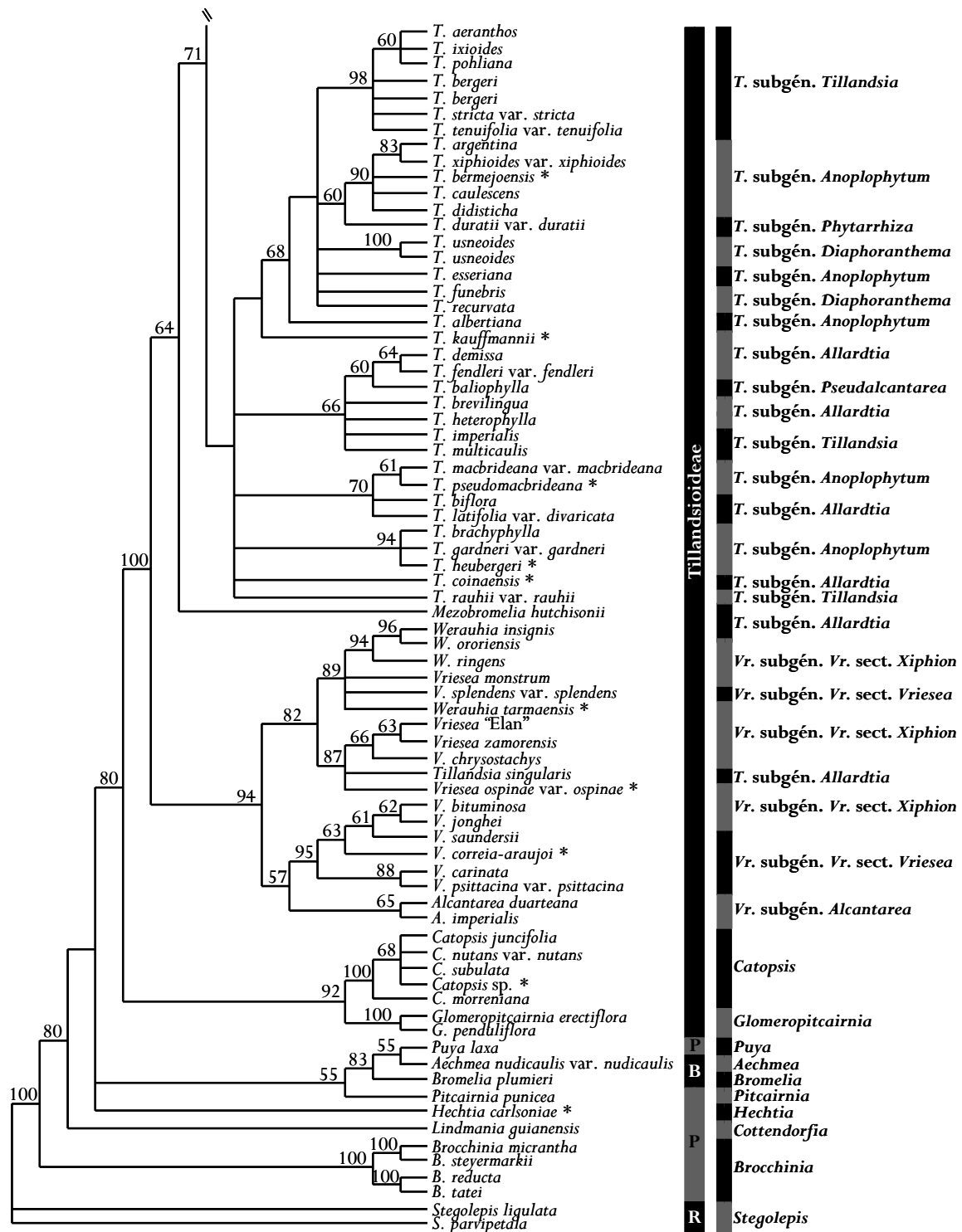


Fig. 11. Consenso estricto de los 19 480 cladogramas obtenidos del análisis de la región *matK-trnK* con 138 secuencias publicadas por Barfuss *et al.* (2005) y siete aquí producidas (L= 841, CI= 0.61, RI= 0.85). Los números sobre las ramas indican BP > 50, las barras negras y grises señalan la clasificación supraespecífica de Smith y Downs (1974, 1977, 1979) y los números romanos indican clados mencionados en el texto. \*= especies descritas después de 1979, += especies recuperadas por Barfuss *et al.* (2005) al interior del "clado K", R= Rapateaceae, P= Pitcairnioideae y B= Bromelioideae.

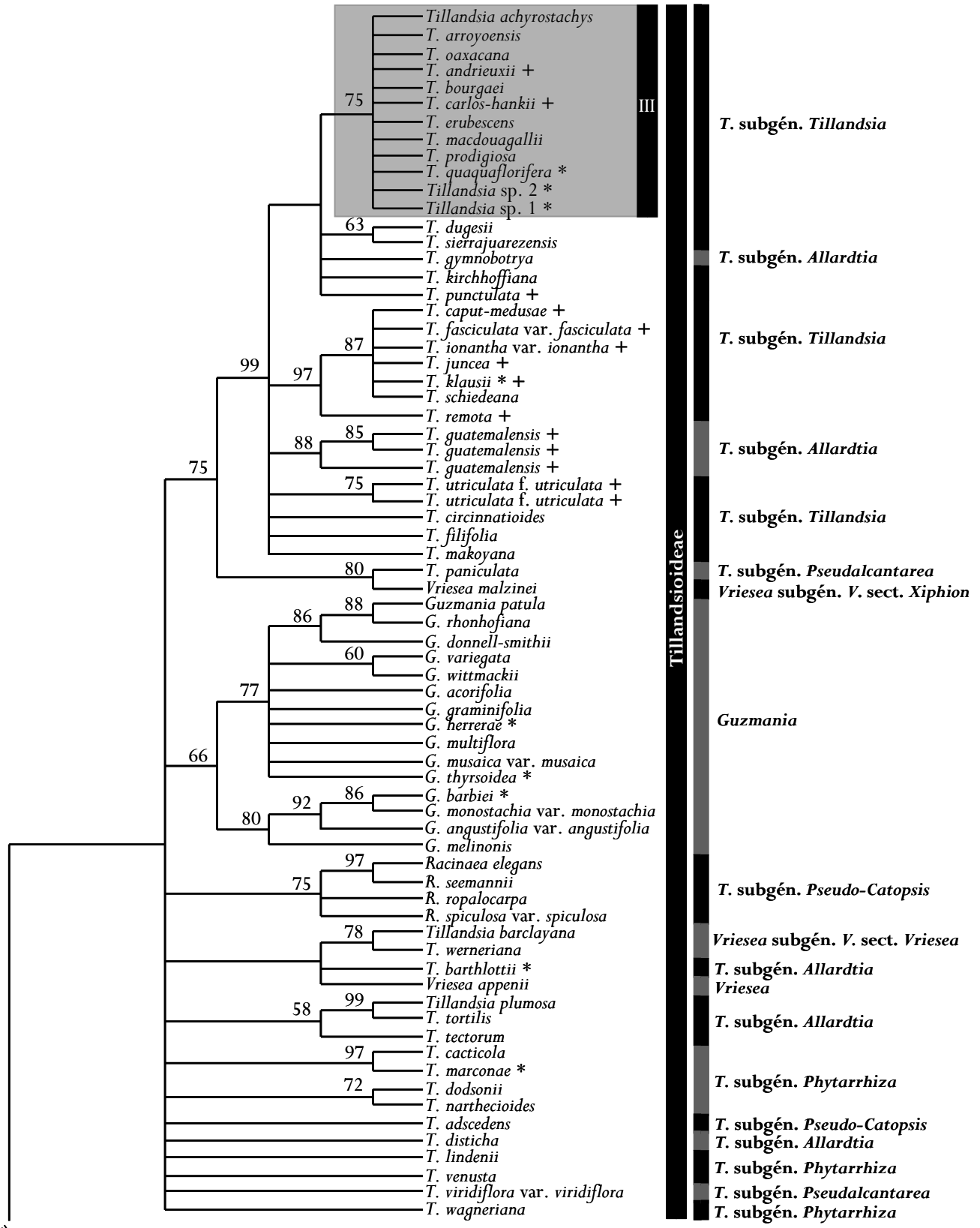


Fig. 11. Continuación

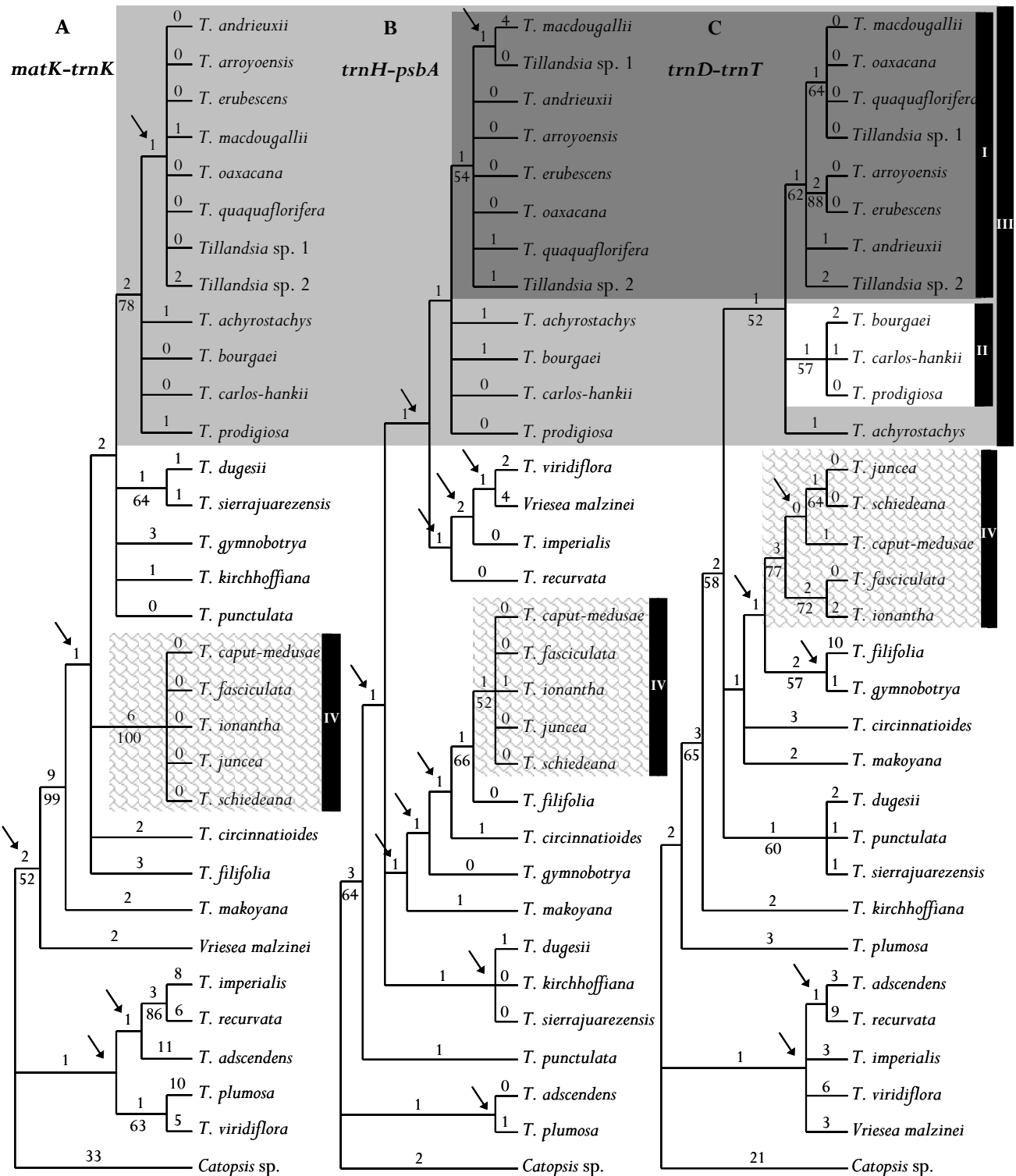


Fig. 12. Comparación entre uno de los cladogramas más parsimoniosos obtenidos del análisis para los 32 taxones aquí estudiados de la región (A) *matK-trnK* (L= 123, CI= 0.72, RI= 0.91), (B) *trnH<sup>GUC</sup>-psbA* (L= 41, CI= 0.60, RI= 0.85) y (C) *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GCU</sup>* (L= 106, CI= 0.67, RI= 0.84). Los números sobre las ramas indican la longitud de la misma, los números bajo las ramas denotan las proporciones bootstrap > 50, las flechas señalan los clados ausentes en el consenso estricto y los números romanos indican clados mencionados en el texto.

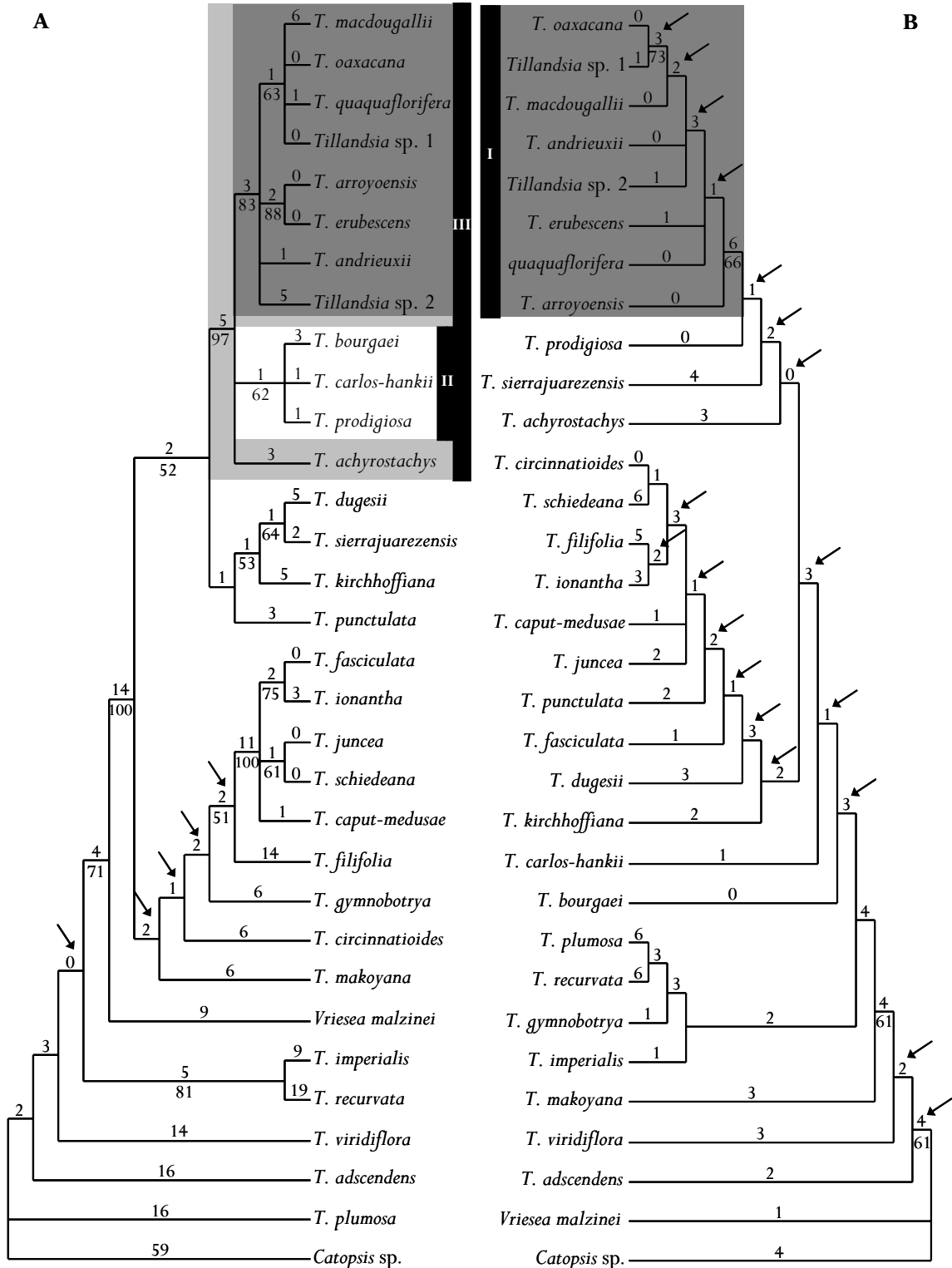


Fig. 13. Comparación entre uno de los cladogramas obtenidos del análisis de los 32 taxones aquí estudiados y (A) las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* combinadas (L= 278, CI= 0.63, RI= 0.85) y (B) los 26 caracteres morfológicos (L= 125, CI= 0.35, RI= 0.65). Los números sobre las ramas indican la longitud de la misma, los números bajo las ramas señalan las proporciones bootstrap > 50, las flechas denotan los clados ausentes en el consenso estricto y los números romanos indican clados mencionados en el texto.

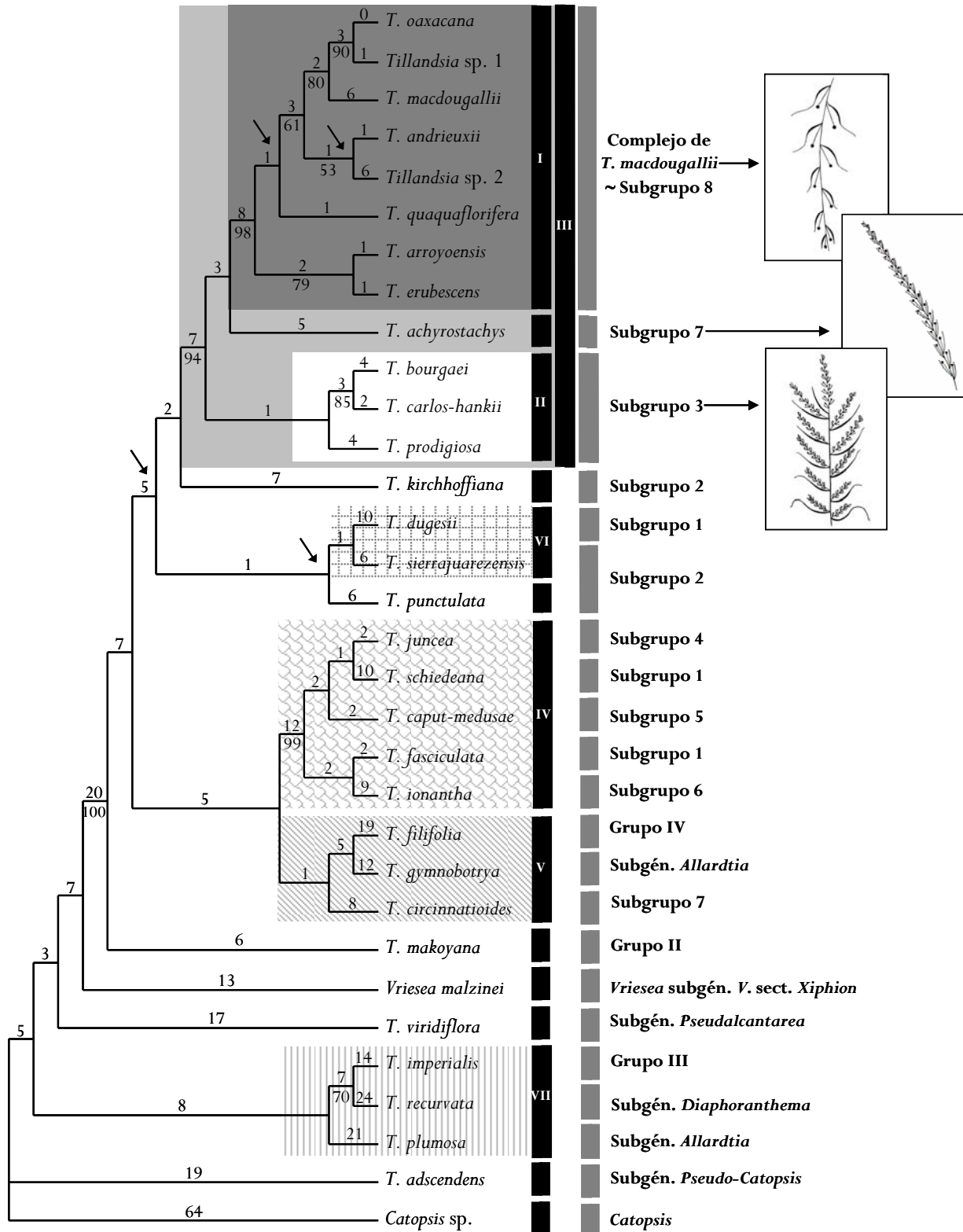


Fig. 14. Uno de los 92 cladogramas obtenidos en el análisis de los 32 taxones aquí estudiados con 26 caracteres morfológicos y las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* combinados (L= 431, CI= 0.44, RI= 0.72). Los números sobre las ramas indican la longitud de la misma, los números bajo las ramas señalan BP > 50, las flechas denotan los clados ausentes en el árbol de consenso estricto y los números romanos indican clados mencionados en el texto.



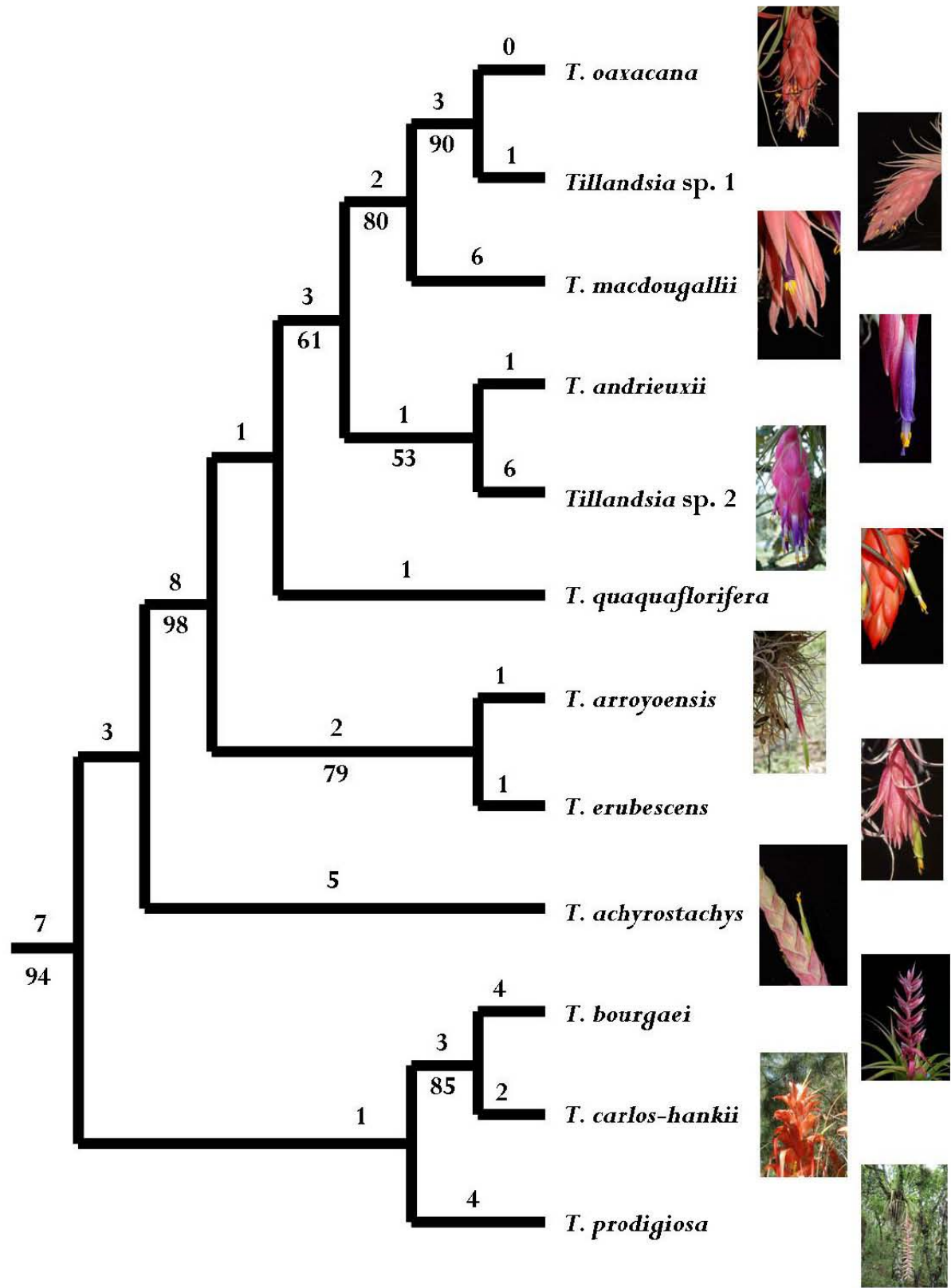


Fig. 15. Acercamiento del cladograma presentado en la figura 14 obtenido del análisis de los 32 taxones aquí estudiados con 26 caracteres morfológicos y las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUC</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GCU</sup>* combinados (L= 431, CI= 0.44, RI= 0.72). Los números sobre las ramas indican la longitud de la misma y los números bajo las ramas señalan BP > 50.

## DISCUSIÓN

### MONOFILIA DEL COMPLEJO DE *TILLANDSIA MACDOUGALLII*

Como fue definido por Gardner en 1986a y considerando los cambios nomenclaturales hechos por Ehlers (1989) y Espejo-Serna *et al.* (2004), el Subgrupo 8, aquí referido como el complejo de *Tillandsia macdougallii*, constituye un grupo monofilético. Dicho grupo además incluye a dos especies descubiertas nuevas para la ciencia durante el desarrollo de este estudio (Fig. 15). Con excepción de los análisis de la región *matK-trnK*, en los que las especies del complejo conformaron una politomía con *T. achyrostachys*, *T. bourgaei*, *T. prodigiosa* y *T. carlos-hankii* (Figs. 11 y 12A), el resto de los análisis efectuados recuperaron como monofilético al complejo de *Tillandsia macdougallii* (clado I; Figs. 12B, 12C, 13A, 13B, 14 y 15). La monofilesis del complejo fue apoyada por proporciones bootstrap de 54 en el análisis del espaciador *trnH-psbA* (Fig. 12B), 62 en el análisis del espaciador *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (Fig. 12C), 83 en el análisis de las tres regiones de cloroplasto combinadas (Fig. 13A), 66 en el análisis de los caracteres morfológicos (Fig. 13B) y 98 en el análisis combinado de los caracteres morfológicos y las tres regiones del cloroplasto (Figs. 14 y 15). La posición de *T. pseudoaxacana*, *T. moscosoi* y *T. subinflata*, no pudo ser establecida ya que no fue posible obtener material adecuado para la extracción de ADN. Debido al gran parecido morfológico de *T. pseudoaxacana* con las especies del complejo es muy probable que esta especie pertenezca al complejo de *Tillandsia macdougallii*. Por el contrario, *T. moscosoi* y *T. subinflata* presentan características morfológicas que las diferencian del complejo, como inflorescencias ramificadas y, en el caso de *T. subinflata*, la disposición dística de las flores, por lo que dichas especies pudieran no relacionarse estrechamente con las especies del complejo.

Gardner (1982, 1986a) distinguió al Subgrupo 8 por carecer de brácteas florales en el sentido estricto y por presentar en su lugar brácteas “primarias”, aquí denominadas brácteas de las ramas. Bajo el criterio de similitud de posición y función (Patterson, 1982; de Pinna, 1991), las brácteas que protegen las flores de las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* podrían ser

consideradas como homólogas a las brácteas florales del resto de las especies de *Tillandsia*. Sin embargo, existen indicios de que dichas brácteas son más bien homólogas a las brácteas de las ramas de especies con inflorescencias ramificadas. Uno de tales indicios es que las brácteas usualmente presentes en las inflorescencias de las especies del complejo son más parecidas a las brácteas de las ramas de otras especies con inflorescencias compuestas, pues son laminadas o de ápices caudados o apiculados (confrontar figs. 6B y 6C). Smith y Downs (1977) y Gardner (1982) registraron en *T. macdougallii* y *T. erubescens* la presencia ocasional de brácteas “florales” pequeñas con ápices agudos, disímiles de las brácteas que usualmente protegen las flores en las especies del complejo, observación que fue confirmada en este trabajo. Lo anterior sugiere que, bajo el criterio de conjunción “los homólogos no pueden coexistir en un mismo organismo” (Patterson, 1982; de Pinna, 1991), la bráctea interna pequeña de ápice agudo podría ser homóloga a las brácteas florales de otras especies y la bráctea externa laminada o de ápice caudado o apiculado podría ser homóloga a las brácteas de las ramas de otras especies. Tomando en consideración los criterios antes mencionados para la identificación de estructuras homólogas y bajo el contexto filogenético observado, aquí se interpreta a las brácteas que protegen las flores las especies del complejo como homólogas a las brácteas de las ramas de otras especies y se recupera la ausencia de brácteas florales como una sinapomorfía de complejo (Fig. 15C).

Baum y Donoghue (2002) redefinieron el concepto de transferencia de función propuesto por Corner en 1958 (citado por Baum y Donoghue, 2002) como una transición directa del uso de una estructura “A” al uso de una estructura “B” en el desempeño de una función ecológica determinada y señalaron que tal evento debe cumplir dos condiciones: equivalencia funcional entre las estructuras y continuidad filogenética en el uso de una estructura a otra. Bajo el contexto filogenético aquí obtenido, puede interpretarse que la función de protección de las flores desempeñada por las brácteas florales en otras especies de *Tillandsia* fue transferida a las brácteas que presentan las inflorescencias de las especies del complejo, ya que ambas estructuras cumplen la misma función de protección de los órganos florales y existe continuidad filogenética entre el uso

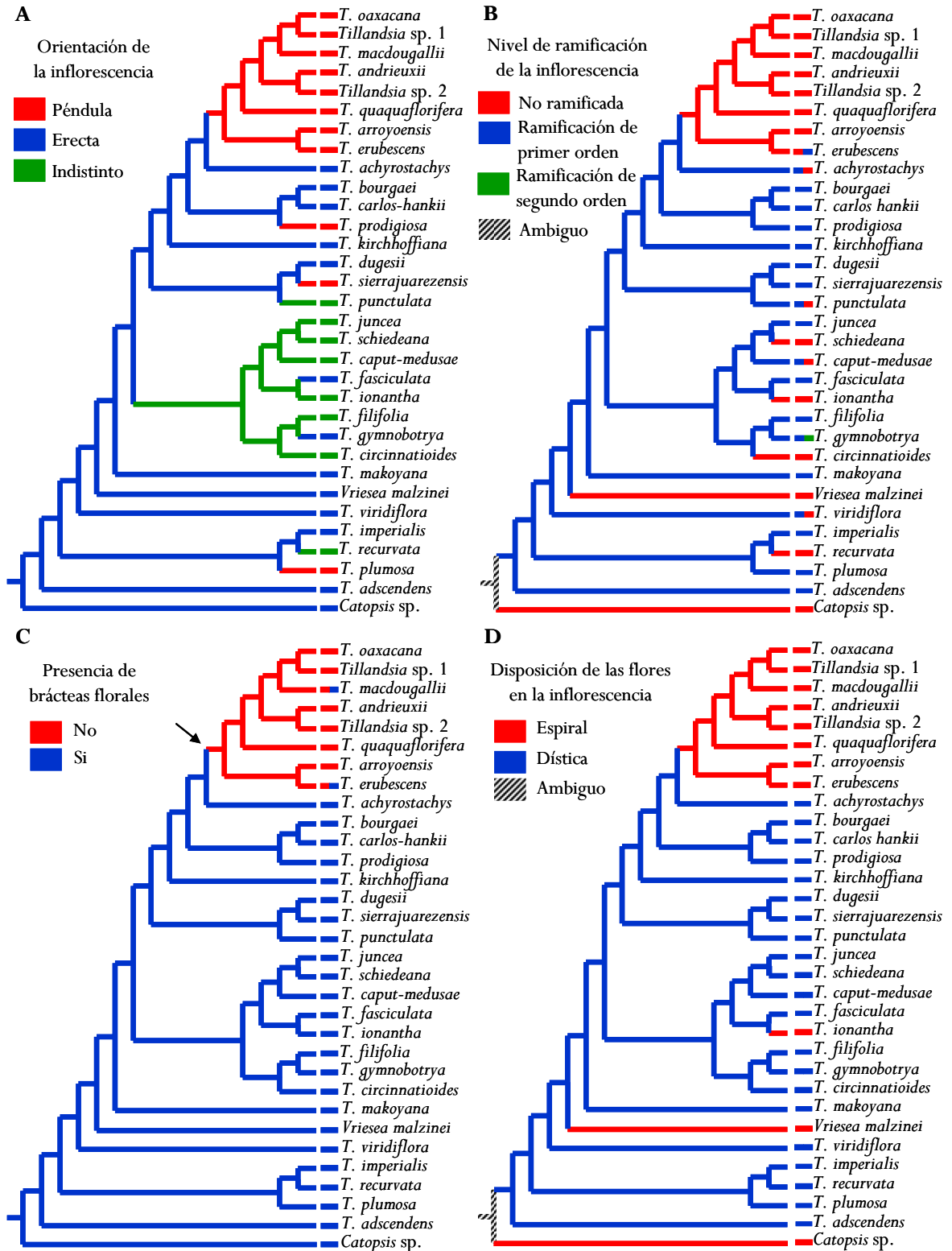


Fig. 16. Optimización ACCTRAN de los caracteres (A) orientación de la inflorescencia, (B) nivel de ramificación de la inflorescencia, (C) presencia de bráctea florales y (D) disposición de las flores en la inflorescencia en uno de los cladogramas obtenidos del análisis conjunto de 26 caracteres morfológicos y las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUC</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (L= 431, CI= 0.44, RI= 0.72). La flecha señala un carácter sinapomórfico para el complejo.

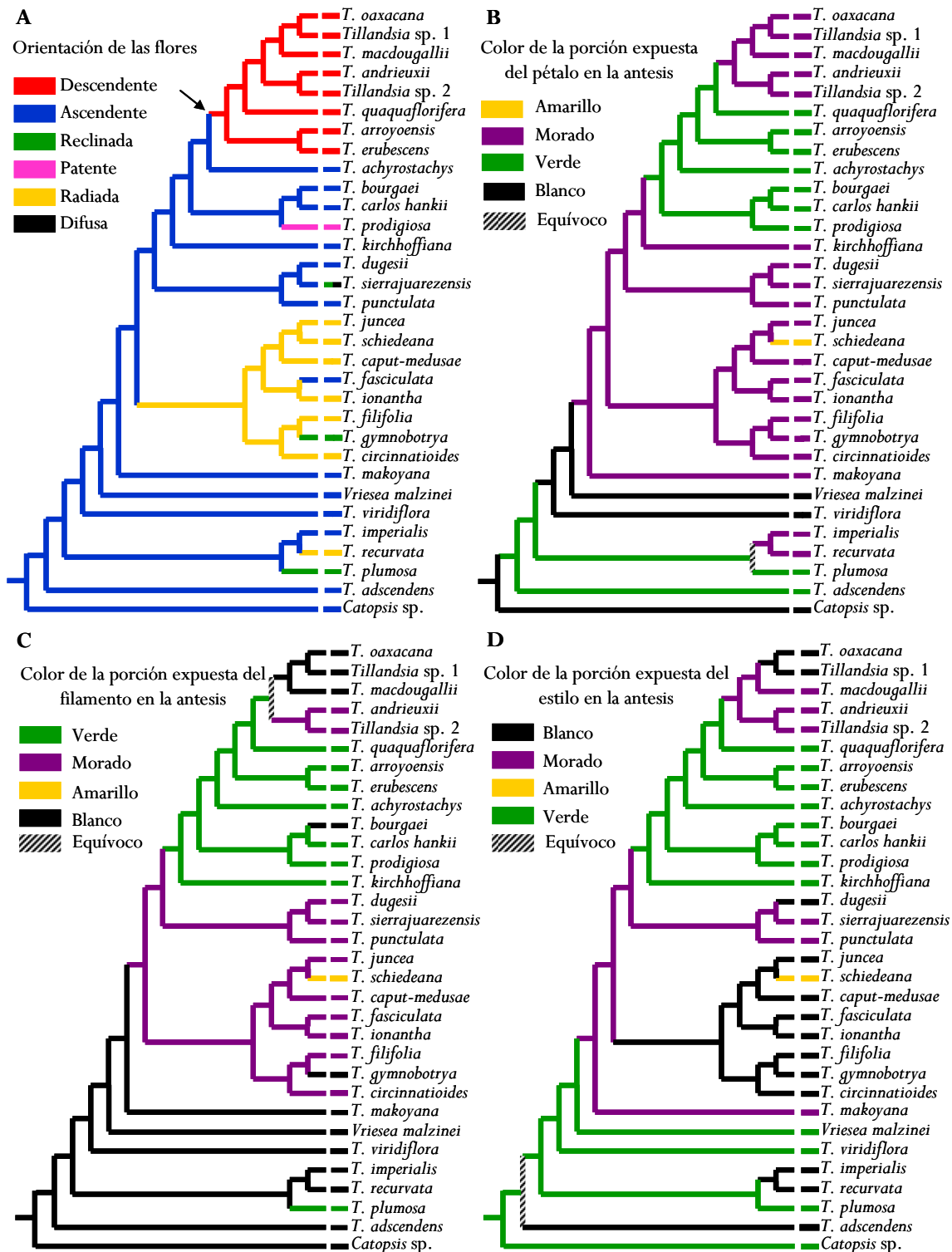


Fig. 17. Optimización ACCTRAN de los caracteres (A) orientación de las flores, (B) color de la porción expuesta del pétalo en la antesis, (C) color de la porción expuesta del filamento en la antesis y (D) color de la porción expuesta del estilo en la antesis en uno de los cladogramas obtenidos del análisis conjunto de 26 caracteres morfológicos y las regiones *matK-trnK*, *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* y *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (L= 431, CI= 0.44, RI= 0.72). La flecha señala un carácter sinapomórfico para el complejo.

de una estructura a otra. Así mismo, dichos autores mencionaron que pueden darse estados transitorios en los que la función es cubierta por ambas estructuras, como en *T. erubescens* y *T. macdougallii* en las que ocasionalmente se presentan ambos tipos de brácteas.

Gardner (1986a) también señaló que el Subgrupo 8 se distingue por presentar flores descendentes, condición que fue confirmada por nuestros análisis como una sinapomorfía del complejo (Fig. 16A). Así mismo, Gardner (1986a) indicó que el Subgrupo 8 se caracteriza por presentar ramas de la inflorescencia reducidas a una sola flor. Sin embargo, dicha característica no fue incorporada en nuestros análisis cladísticos, ya que su inclusión implicaría suponer que las hipótesis de reducción y especialización de las inflorescencias propuestas por Smith y Downs (1977) y Gardner (1982) son ciertas, cuando no existe evidencia ontogenética que lo fundamente. Por otro lado, Gardner (1986a) mencionó que las especies del Subgrupo 8 presentan filamentos de los estambres del mismo color que la corola. No obstante, la observación de ejemplares vivos nos permitió determinar que algunas especies de pétalos morados presentan filamentos blancos, como *Tillandsia macdougallii*, *Tillandsia* sp. 1 y *T. oaxacana*.

## **POSICIÓN DEL COMPLEJO EN LAS TILLANDSIOIDEAE**

Smith y Downs (1977) clasificaron a todas las especies entonces descritas del complejo de *Tillandsia macdougallii* al interior del subgénero *Tillandsia*. No obstante, Gardner (1986a) ubicó al Subgrupo 8 en el subgénero *Pityrophyllum* (Beer) Baker, sugiriendo que si el Subgrupo 8 ameritase algún nivel taxonómico formal, el nombre *Pityrophyllum* debería ser retomado (C. S. Gardner, com. pers., 2005). *Pityrophyllum* fue propuesto por Beer a nivel genérico y trasladado a nivel subgenérico por Baker y se basó en *P. erubescens* (H. Wendl.) Beer, descrita inicialmente como *Tillandsia erubescens* H. Wendl. en 1854. Sin embargo, el nombre *T. erubescens* ya había sido ocupado por Schlechtendal desde 1844 para describir otra especie con diferente circunscripción, que es la que en la actualidad se conoce con dicho nombre. Gardner (1986a) supuso equivocadamente que la *T. erubescens* citada como tipo en la descripción de *Pityrophyllum* se trataba de la especie descrita por

Schlechtendal. En la descripción del subgénero *Pityrophyllum*, Baker incluyó dos especies, *T. brachycaulos* Schltdl. y *T. ionantha*, citando como sinónimo de esta última a *T. erubescens* H. Wendl. y señalando que dicho subgénero se distingue por presentar flores dispuestas en un capítulo casi sésil, característica incompatible con las especies del Subgrupo 8. Debido a que el basónimo de *T. subgén. Pityrophyllum* es un homónimo posterior e ilegítimo de *T. erubescens* Schltdl. con diferente circunscripción a la del Subgrupo 8, diferimos de la opinión de Gardner (1986a; C. S. Gardner com. pers., 2005) de que dicho subgrupo corresponde a *T. subgén. Pityrophyllum*.

Nuestros análisis de la región *matK-trnK* incluyendo las secuencias publicadas por Barfuss *et al.* (2005) y las producidas en la presente investigación (Fig. 11), son en general congruentes con los resultados obtenidos por dichos autores. Las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* se anidan al interior de un clado (BP= 99) conformado en su mayoría por especies del subgénero *Tillandsia*, excepto *T. gymnotrya* del subgénero *Allardtia*, y por las especies recuperadas por Barfuss *et al.* (2005) en el “clado K” (Fig. 11).

Con excepción del análisis de los caracteres morfológicos que presentó baja resolución (Fig. 13B; CFI= 0.23), casi todos los análisis realizados recuperaron al complejo de *Tillandsia macdougallii* anidado en el clado III que además incluye a *T. achyrostachys*, *T. prodigiosa*, *T. carlos-hankii* y *T. bourgaei* (Figs. 11, 12A, 12B, 12C, 13A, 14 y 15), siendo estas cuatro especies las más cercanamente relacionadas al complejo. Debido a que las secuencias de dichas especies presentaron pocos cambios en relación a las secuencias de las especies del complejo (ver largo de las ramas en las figs. 12A, 12B, 12C y 13A) las relaciones entre éstas no fue resuelta por ninguno de los análisis moleculares. Sin embargo, en el análisis conjunto de los caracteres morfológicos y las tres regiones del cloroplasto *T. prodigiosa*, *T. carlos-hankii* y *T. bourgaei* integran el clado II sin apoyo bootstrap que es hermano de un grupo monofilético en el que *T. achyrostachys* es la especie hermana del complejo de *Tillandsia macdougallii* (clado I). Las relaciones antes descritas constituyen nuestra mejor hipótesis acerca de cuáles son las especies más cercanamente relacionadas al complejo y

cómo se relacionan con el mismo, por lo que será utilizada más adelante para la discusión de la evolución de algunos atributos morfológicos.

La anidación de las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* al interior de un clado conformado en su mayoría por especies del subgénero *Tillandsia* (Fig. 11), entre ellas *T. utriculata* la especie tipo de dicho subgénero, confirma la posición del complejo en el subgénero *Tillandsia*, como había sido propuesto por Smith y Downs (1977). Debido a que no han sido resueltas las relaciones filogenéticas dentro de *Tillandsia* no es posible evaluar si el complejo de *Tillandsia macdougallii* amerita un nombre o nivel taxonómico formal. Consideramos que aunque existen otros clados definidos por características morfológicas particulares, como el clado de los representantes de *Racinaea* y el clado de los representantes de *Viridantha*, ambos originalmente incluidos dentro de *Tillandsia*, el reconocimiento de dichos grupos a nivel genérico y la consecuente división de *Tillandsia* en numerosos grupos infringiría el principio de estabilidad nomenclatural discutido por Backlund y Bremer (1998).

## **RELACIONES FILOGENÉTICAS AL INTERIOR DEL COMPLEJO**

En uno de los cladogramas obtenidos del análisis combinado de la evidencia morfológica y molecular (Figs. 14 y 15), *Tillandsia erubescens* y *T. arroyoensis* conforman un clado (BP= 79) con posición basal al interior del complejo. Estas dos especies son muy parecidas morfológicamente, a tal grado que *T. arroyoensis* fue inicialmente descrita como una variedad de *T. erubescens* (Ehlers, 1989). Ambas son plantas con rosetas de hojas densamente cinereo-lepidotas, con tricomas alados como los presentes en especies atmosféricas, con flores protegidas por brácteas de color rosa y pétalos, filamentos y estilos verdes. Sin embargo, estas especies difieren en que *T. erubescens* presenta sépalos ecarinados con el ápice agudo y crecimiento solitario o en colonias de hasta cuatro rosetas tres veces más grandes que las de *T. arroyoensis*, que en contraste presenta sépalos carinados con el ápice redondeado y crecimiento colonial de 25 a 40 individuos. Debido a lo anterior coincidimos con Espejo-Serna *et al.* (2004) en que *T. arroyoensis* amerita la categoría de especie. En



ese mismo cladograma (Figs. 14 y 15), *T. quaquaflorifera* conforma una politomía con el clado [*T. erubescens*- *T. arroyoensis*] y el clado de las especies con flores moradas (BP= 61). Por otro lado, el análisis de la región *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* y el análisis combinado de las tres regiones del cloroplasto recuperaron a *T. quaquaflorifera* dentro del clado de las especies con flores moradas. La posición no resuelta de *T. quaquaflorifera* con el resto de las especies del complejo en el análisis combinado de la evidencia morfológica y molecular pudiera deberse a la escasez de caracteres informativos (ver largo de las ramas en figs. 12A, 12B, 12C, 13A, 14 y 15) o a conflicto entre las hipótesis de homología primaria de la evidencia molecular y morfológica.

Dentro del clado de las especies de flores moradas (BS= 61) *Tillandsia* sp. 2 y *T. andrieuxii* conforman un grupo (BP= 53) que se caracteriza por presentar filamentos y estilos de color morado. Sin embargo, estas especies difieren ampliamente en su morfología. *Tillandsia* sp. 2 presenta brácteas infladas y caudadas, sépalos elípticos con ápices agudos y crecimiento colonial de dos a cuatro individuos, mientras que *T. andrieuxii* presenta brácteas no infladas de ápices apiculados, sépalos ovados con ápice redondeado y crecimiento colonial de hasta 10 individuos. Estas dos especies son el grupo hermano del clado [*T. macdougallii* [*T. oaxacana*-*Tillandsia* sp. 1]] (BP=80). *T. macdougallii* presenta filamentos blancos y estilos morados, combinación de colores única entre las especies de flores moradas. *Tillandsia oaxacana* y *Tillandsia* sp. 1 de filamentos y estilos blancos pueden ser fácilmente diferenciadas por características de la inflorescencia y la roseta. *Tillandsia* sp. 1 presenta rosetas de hojas densamente-lepidotas y flores protegidas por brácteas de color rosa pálido, en contraste *T. oaxacana* presenta hojas tomentoso-lepidotas y flores protegidas por brácteas de color salmón.

## **EVOLUCIÓN DE ALGUNOS ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS EN UN CONTEXTO FILOGENÉTICO Y SU VALOR COMO MARCADORES TAXONÓMICOS**

Como ya se mencionó, Smith y Downs (1977) y Gardner (1982, 1986a) sugirieron que las inflorescencias de algunas especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* son simples por la

reducción de las ramas a una sola flor. Gardner (1982, 1986a) también propuso que dichas especies carecen de brácteas florales y que en su lugar portan brácteas “primarias”, es decir, brácteas de las ramas. Adicionalmente, Gardner (1982) sugirió que el tipo de inflorescencia presente en las especies del Subgrupo 8, aquí reconocido como el complejo de *Tillandsia macdougallii*, fue derivada del tipo de inflorescencia presente en especies como *T. prodigiosa* y *T. bourgaei*.

La optimización del carácter orientación de la inflorescencia nos sugiere que la inflorescencia péndula presente en las especies del complejo se derivó de la condición ancestral erecta y que evolucionó independientemente en *Tillandsia prodigiosa*, *T. sierrajuarezensis*, y *T. plumosa* (Fig. 15A). La reconstrucción más parsimoniosa de la evolución del carácter nivel de ramificación de la inflorescencia sugiere que la condición simple de las especies del complejo derivó del ancestral estado ramificado de primer orden y que otras inflorescencias no ramificadas se originaron independientemente en *T. schiedeana*, *T. ionantha*, *T. circinnatioides*, *T. adscendens*, *T. recurvata*, *Vriesea malzinei* y *Catopsis* sp. (Fig. 15B). Así mismo, se interpreta que la presencia de brácteas florales es el estado ancestral en *Tillandsia* y que la ausencia de ellas es una condición derivada y única para las especies del complejo (Fig. 15C). La disposición en espiral de las flores presente en las especies del complejo se interpreta más parsimoniosamente como derivada de la condición dística (Fig. 15D), compartida casi por completo por el resto de las especies, exceptuando a *Catopsis* sp., *Vriesea malzinei* y *T. ionantha* que adquirieron el estado en espiral por eventos independientes.

Las direcciones de cambio de los caracteres antes discutidos son en general congruentes con las hipótesis de reducción y especialización propuestas por Smith y Downs (1977) y Gardner (1982, 1986a; Figs. 14 y 15). Sin embargo, en el contexto del árbol filogenético de la figura 15 también se puede mencionar que la inflorescencia simple con flores dísticas presente en *Tillandsia achyrostachys*, especie hermana del complejo, se derivó de una inflorescencia ramificada de primer orden con flores dísticas presente en *T. prodigiosa*, *T. carlos-hankii* y *T. bourgaei* (Figs. 14 y 15).

Debido a que *T. achyrostachys* presenta flores dísticas, protegidas por brácteas florales de ápices agudos y a que, en raras ocasiones, se observan individuos con inflorescencias de dos ramas, es probable que en este caso se trate un estado intermedio hacia la reducción en el número de ramas.

Smith y Downs (1977) mencionaron otras especies en las que la reducción de la inflorescencia es más evidente. Una de ellas es *T. ionantha*, que presenta inflorescencias simples con las flores en capítulos, protegidas por una bráctea floral y otra bráctea distinta de la primera, considerada por dichos autores como bráctea de la rama (Fig. 7B). En nuestro análisis *T. ionantha* se anida en un clado (IV en las figuras 12A, 12B, 12C, 13A y 14) en el que la mayoría de las especies presentan inflorescencias con ramificación de primer orden y ramas capituladas o fasciculadas. Como mencionaron Smith y Downs (1977), es posible que la inflorescencia de *T. ionantha* sea un caso de reducción de las ramas a una sola flor en el que las brácteas florales fueron conservadas. Mucha de la variación morfológica vegetativa y reproductiva observada en *Tillandsia* ha sido interpretada como series de reducción (p. ej. Smith y Downs, 1977; Benzing y Ott, 1981; Gardner, 1982, 1986a). Dichos procesos de reducción también han sido reportados para otras familias, como Poaceae (Webster, 1988) y Scrophulariaceae (Chuang y Heckard, 1976).

La reconstrucción más parsimoniosa del carácter orientación de las flores sugiere que la orientación descendente de las flores derivó del estado ancestral ascendente y tuvo un origen único en el complejo de *Tillandsia macdougallii* (Fig. 16A), por lo que resulta útil en el reconocimiento de dicho grupo. La condición radiada es otro carácter taxonómicamente útil, ya que se originó en un grupo monofilético conformado por las especies de los clados IV y V, con excepción de *T. fasciculata* y *T. gymnotrya*, e independientemente en *T. plumosa*. La orientación reclinada de las flores tuvo dos orígenes independientes en *T. gymnotrya* y *T. plumosa*, mientras que la orientación patente es autapomórfica para *T. prodigiosa*.

Existe poca información acerca de los síndromes de polinización en *Tillandsia*, sin embargo, puesto que presentan flores tubulares, predominantemente sin fragancia y brácteas de colores

brillantes, se piensa que el síndrome predominante de polinización es la ornitofilia, en particular por colibríes (McWilliams, 1974; Gardner, 1986b). Hasta el momento no existe información sobre cuáles son los polinizadores de las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* ni de sus especies más cercanas. Gardner (1986b) observó especies no identificadas de colibríes alimentándose en *T. dugesii*, *T. utriculata* y *T. streptophylla* Scheidw. ex E. Morren, que como *T. achyrostachys*, *T. bourgaei*, *T. carlos-hankii* y *T. prodigiosa* presentan flores ascendentes o patentes. Freeman *et al.* (1985) señalaron que el contenido de azúcares en el néctar de las flores de *T. macdougallii* no muestra las mismas proporciones de azúcares presentes en el néctar de flores preferidas por los colibríes.

La posición descendente de las flores y la proporción de los azúcares presentes en el néctar de *T. macdougallii* podrían sugerir que las especies del complejo son polinizadas por especies distintas a las que polinizan a sus parientes más cercanos. No obstante, dicha hipótesis carece de apoyo adicional debido a la ignorancia acerca de cuáles son los polinizadores de dichas especies. En el caso del género *Tillandsia*, es posible que la flexibilidad en la arquitectura de la inflorescencia pudiera haber jugado un papel importante en la diferenciación de los linajes, debido a la atracción diferencial de polinizadores promovida por diferencias en los despliegues florales. Los caracteres antes discutidos tienen importancia taxonómica ya que algunos de ellos son diagnósticos del complejo y otros permiten diferenciar a las especies del complejo de sus parientes más cercanamente relacionados.

Por otro lado, Gardner (1986b) sugirió que en el subgénero *Tillandsia* la diferencia en el color de los órganos florales pudiera causar una atracción diferencial de polinizadores, y sugirió que la flexibilidad en dichos caracteres pudo haber promovido la evolución de nuevos linajes al interior de dicho subgénero. La reconstrucción más parsimoniosa de evolución de los caracteres relacionados con el color de los órganos florales (Figs. 16B, 16C y 16D) nos permite hacer algunas inferencias, como que el color blanco de pétalos y filamentos, y el color verde del ápice del estilo

son las condiciones ancestrales en *Tillandsia*. No obstante, al no saber con certeza cuáles son los polinizadores de muchas de las especies de *Tillandsia*, no es posible hacer inferencias acerca de la relación entre la atracción diferencial de polinizadores y los cambios evolutivos presentes en los caracteres del color de los órganos florales. Aunque la hipótesis planteada por Gardner (1986b) no pueda ser abordada por el momento, es necesario mencionar que dichos caracteres son de importancia taxonómica. En algunos casos, apoyan la monofilia de grupos, como en los clados IV y V, y en otros varían al interior, como en el clado de las especies del complejo.

## **BIOGEOGRAFÍA DEL COMPLEJO**

Todas las especies del complejo de *Tillandsia macdougallii* y sus parientes más cercanos son endémicos de los bosques templados de las altas montañas de México, distribuyéndose entre los 1150 y 3200 msnm. El clado II conformado por *T. bourgaei*, *T. prodigiosa* y *T. carlos-hankii* se distribuye principalmente en el Eje Volcánico Transversal de México, con algunas extensiones en Guerrero y Oaxaca de la Sierra Madre del Sur; en Durango y Guanajuato de la Sierra Madre Occidental; y en Sinaloa de la Sierra Madre Oriental. La especie hermana del complejo, *T. achyrostachys*, se distribuye además en los estados de Sonora y Zacatecas de la Sierra Madre Occidental.

Al interior del complejo, *Tillandsia erubescens* presenta la distribución más amplia. Se localiza prácticamente en toda la Sierra Madre Occidental, el Eje Volcánico Transversal de México, la Sierra Madre del Sur y parte de la Sierra Madre Oriental, con excepción de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas. En contraste, *T. arroyoensis* es endémica del norte de la Sierra Madre Oriental en los estados de Coahuila, Nuevo León, San Luís Potosí y Tamaulipas, y *T. quaquaflorifera* es endémica de la Sierra Madre del Sur, en el estado de Guerrero. El clado de las especies de flores moradas se distribuye principalmente en el Eje Volcánico Transversal de México, la Sierra Madre del Sur y parte de la Sierra Madre Occidental. *Tillandsia* sp. 2 es endémica del estado de Oaxaca; *T. andrieuxii* se distribuye en el centro y suroeste de México; *Tillandsia* sp. 1 se distribuye en el centro

de México, en los estados de Hidalgo, Estado de México, Puebla, Tlaxcala y Veracruz; *T. oaxacana* en la Sierra Madre del Sur, en los estados de Guerrero y Oaxaca; y *T. macdougallii* principalmente en el Eje Volcánico Transversal de México, aunque también puede ser encontrada en los estados de Oaxaca y Guerrero de la Sierra Madre del Sur, e Hidalgo y Tlaxcala de la Sierra Madre Oriental.

La extensa distribución de *Tillandsia erubescens* en comparación con el resto de las especies del complejo pudiera deberse a que es la única especie del complejo epífita y saxícola, característica que pudo haberle permitido colonizar nuevos nichos, en contraste, el resto de las especies del complejo son exclusivamente epífitas. *T. arroyoensis* se caracteriza porque presenta un crecimiento muy abundante, cubriendo ramas completas de encinos. Cada colonia produce una gran cantidad de frutos y, consecuentemente, semillas que son dispersadas por el viento. La gran cantidad de semillas disponibles para la dispersión en comparación con las del resto de las especies del complejo pudo haber promovido la migración de *T. arroyoensis* al norte de la Sierra Madre Oriental a los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, donde no se distribuye ninguna otra especie del complejo de *Tillandsia macdougallii*. La restricción de *T. quaquaflorescens* a los bosques de encinos húmedos del estado de Guerrero pudiera estar asociada al tipo y densidad de su indumento, ya que a diferencia de *T. erubescens* y *T. arroyoensis*, que habitan en encinares menos húmedos, *T. quaquaflorescens* se caracteriza por presentar rosetas con hojas tomentosamente-lepidotas, similares a las que presentan las tillandsias tipo tanque. Las únicas especies observadas en el campo creciendo en simpatria fueron *T. macdougallii* y *T. oaxacana*, sin embargo, estas dos especies difieren, entre otras cosas, en su fenología, pues *T. macdougallii* florece en los meses de mayo a agosto, y *T. oaxacana* en enero y diciembre.

## **UTILIDAD FILOGENÉTICA DE LOS GRUPOS DE DATOS ANALIZADOS**

De entre las tres regiones del cloroplasto, el análisis de la región *matK-trnK* mostró el mayor número de caracteres informativos (29; Tabla 6) y los valores más altos de índices de consistencia y retención (CI= 0.72, RI= 0.91), sin embargo, el árbol de consenso estricto mostró menor

resolución (CFI= 0.23; Fig. 12A) que el del análisis del espaciador *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (CFI= 0.43; Fig. 12C) cuya matriz presentó un menor número de caracteres informativos (27; Tabla 6). Lo anterior pudiera deberse a que en el análisis de *matK-trnK* varios de los caracteres informativos son sinapomorficos para unos cuantos clados, como el clado III y IV con valores bootstrap superiores a los obtenidos en el análisis del espaciador *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (contrastar figs. 12A y 12C), mientras que en el análisis de la matriz *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* una mayor proporción de los caracteres informativos son homoplásicos (CI= 0.67, RI= 0.84) de manera que algunos de ellos pueden apoyar varios clados a la vez, proporcionando así una mayor resolución.

La matriz del espaciador *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* presentó el menor número de caracteres informativos (14; Tabla 6) y el árbol de consenso estricto fue el de menor resolución (CFI= 0.16) de todos los análisis realizados. No obstante, el árbol de consenso estricto del espaciador *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* recuperó al complejo de *Tillandsia macdougallii* como grupo monofilético que, por ejemplo, no fue recuperado en el árbol de consenso estricto del análisis de la región *matK-trnK* de mayor resolución. Lo anterior nos sugiere que el espaciador *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* presenta heterogeneidad de tasas de evolución entre linajes y que contiene mayor señal filogenética para el reconocimiento del complejo como grupo monofilético en comparación con la región de *matK-trnK*. Algunos autores han señalado para otros grupos de plantas que distintas regiones del genoma del cloroplasto pueden presentar señal filogenética para diferentes grupos monofiléticos (Soltis *et al.*, 1998; Savolainen *et al.*, 2000).

Mientras que el 100% de la variación observada en la matriz de *matK-trnK* fue del tipo mutaciones por sustitución, las matrices de las regiones *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* y *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* presentaron un 71 % y 47 %, respectivamente, de mutaciones por sustitución y el porcentaje restante correspondió a variaciones de longitud entre las secuencias (Tabla 6). Varios autores han reportado la presencia de variaciones de longitud en dichos espaciadores (Azuma *et al.*, 1999; Chandler *et al.*, 2001; Mast y Givnish, 2002; Fukuda *et al.*, 2003; Friesen *et al.*, 2000; Hahn, 2002). Como ya se

mencionó, los índices de consistencia del análisis de la región de *matK-trnK* fueron los más altos (CI= 0.72), seguidos los del análisis de la región *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* (CI= 0.67) y los de la región de *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* (CI= 0.60), sugiriendo que la variación debida a diferencias de longitud presenta mayores niveles de homoplasia que la variación debida a mutaciones por sustitución, ya que se observó que a mayor porcentaje de variación debida a diferencias de longitud, menores fueron los índices de consistencia obtenidos. El nivel de homoplasia de cada una de las matrices también se vio reflejado en el número de cladogramas más parsimoniosos obtenidos, ya que en el análisis de la región de *trnH<sup>GUG</sup>-psbA* se encontraron 17 607 cladogramas más parsimoniosos, 456 en el análisis del espaciador *trnD<sup>GUC</sup>-trnT<sup>GGU</sup>* y 180 en el de la región *matK-trnK* (Tabla 6).

El mayor número de caracteres variables e informativos fue obtenido del análisis combinado de las tres regiones del cloroplasto y los caracteres morfológicos (96; Tabla 6). Consecuentemente, el consenso estricto de todos los cladogramas más parsimoniosos obtenidos de dicho análisis presentó mayor resolución (CFI= 0.83; Tabla 6) y BP para los clados recuperados que cualquiera de los análisis por separado o el análisis combinado molecular.

Aunque el análisis combinado de las tres regiones del cloroplasto produjo un árbol de consenso estricto de menor resolución (CFI= 0.56) que el análisis combinado molecular y morfológico, los índices de consistencia y retención (CI= 0.63, RI= 0.85) fueron superiores. Lo anterior sugiere, por un lado, que buena parte de la homoplasia presente en la matriz combinada de la evidencia molecular y morfológica fue debida a los caracteres morfológicos y, por otro, que dicha homoplasia contribuyó en la mayor resolución del análisis combinado molecular y morfológico. Otro ejemplo de ello es que el consenso estricto del análisis morfológico está igualmente resuelto (CFI= 0.23; Tabla 6) que el de la región *matK-trnK* con mayor número de caracteres informativos (29; Tabla 6). El poder resolutivo presente en la matriz morfológica pudiera deberse a que aunque la mayoría de los caracteres son homoplásicos (CI= 0.35) éstos apoyan varios clados a la vez.



Aunque el consenso estricto del análisis de los caracteres morfológicos fue de menor resolución al obtenido del análisis combinado de las tres regiones del cloroplasto, el complejo de *Tillandsia macdougallii* fue recuperado como monofilético, aunque sin resolución interna y con apoyo bootstrap inferior (Fig. 13 B). Los índices de consistencia y de retención del análisis morfológico fueron los más bajos obtenidos de cualquiera de los análisis realizados, indicando que la matriz morfológica presentó los niveles más altos de homoplasia y la más baja proporción de sinapomorfías (Tabla 6). No obstante, la combinación de los caracteres morfológicos con los moleculares resultó en un incremento en la resolución en relación a los análisis separados de dichas fuentes de información. El análisis combinado molecular recuperó varios grupos monofiléticos aunque la mayoría de ellos sin resolución interna (Fig. 13A). Dicha resolución fue incrementada en el análisis combinado morfológico y molecular, así como el apoyo bootstrap para dichos clados (Figs. 14 y 15). Lo anterior nos indica que la evidencia morfológica y molecular presenta señal filogenética en diferentes niveles jerárquicos, de manera que la evidencia molecular fue informativa para el reconocimiento de grupos de especies y la morfología aportó señal filogenética dentro de dichos grupos. La complementariedad de la información aportada por datos moleculares y morfológicos ha sido señalada por varios autores (Hillis, 1987; Pennington, 1996; Friesen *et al.*, 2000; Scotland *et al.*, 2003).

## CONSIDERACIONES FINALES

Con la finalidad de incrementar en un futuro el número de caracteres informativos para resolver más claramente las relaciones al interior del complejo y a su vez poner a prueba las hipótesis filogenéticas aquí obtenidas, podría incorporarse evidencia proveniente de otros genomas, como los genes de proteínas nucleares de pocas copias y los genes mitocondriales. El uso de genes nucleares sería deseable debido a que se ha reportado que en plantas el genoma nuclear presenta mayor variación que el genoma del cloroplasto (Soltis *et al.*, 1998). La selección de genes con bajas copias evitaría, o al menos disminuiría, el riesgo del uso de copias parálogas en los análisis filogenéticos (Mort *et al.*, 2007). El estudio de las relaciones filogenéticas dentro del género *Tillandsia* requiere que los trabajos futuros incluyan un mayor número de caracteres macro y micromorfológicos, que en adición a los caracteres moleculares antes mencionados incrementen el número de caracteres informativos. La hipótesis de reducción de la inflorescencia de las especies del complejo podría ser abordada por medio de estudios ontogenéticos o, en un nivel más fino, estudios de genética del desarrollo.

## LITERATURA CITADA

- Azuma, H., L. B. Thien y S. Kawano. 1999. Molecular phylogeny of *Magnolia* (Magnoliaceae) inferred from cpDNA sequences and evolutionary divergence of the floral scents. *Journal of Plant Research* 112 (3): 291-306.
- Backlund, A. y K. Bremer. 1998. To be or not to be- principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47 (2): 391-400.
- Barfuss, M. H. J., 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 of Botany* 92 (2): 337-351.
- Benzing, D. H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1 (1): 330-249.
- Benzing, D. H. 1980. The biology of the Bromeliads. Mad River Press Inc. California. E. U.
- Benzing, D. H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74 (2): 183-204.
- Benzing, D. H. y A. Renfrow. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 135 (4): 281-288.
- Benzing, D. H. y D. W. Ott. 1981. Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: its origin and significance. *Biotropica* 13 (2): 131-140.
- Benzing, D. H., K. Henderson, B. Kessei y J. Sulak. 1976. The absorptive capacities of Bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63 (7): 1009-1014.

- Brown, G. K. y A. J. Gilmartin. 1989. Stigma types in Bromeliaceae- a systematic survey. *Systematic Botany* 14 (1): 110-132.
- Chandler, G. T., R. J. Bayer y M. D. Crisp. 2001. A molecular phylogeny of the endemic Australian genus *Gastrolobium* (Fabaceae: Mirbelieae) and allied genera using chloroplast and nuclear markers. *American Journal of Botany* 88 (9): 1675-1687.
- 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. Hills, 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. Hedrén, B. S. Gaut, R. K. Jansen, K-J. Kim, C. F. Wimpee, J. F. Smith, G. R. Furnier, S. H. Strauss, Q-Y. Xiang, G. M. Plunkett, P. S. Soltis, 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 gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 (3): 528-580.
- Chase, M. W., D. W. Stevenson, P. Wilkin y P. J. Rudall. 1995a. Monocot systematics: a combined analysis. En: Rudall, P. J., P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Vol. 2, pp. 685-730. The Royal Botanic Gardens. Kew. Londres. Reino Unido.
- Chase, M. W., M. R. Duvall, H. G. Hillis, J. G. Conrad, A. V. Cox, L. E. Eguiarte, J. Hartwell, M. F. Fay, L. R. Caddick, K. M. Cameron y S. Hoot. 1995b. Molecular phylogenetics of Liliales. En: Rudall, P. J., P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Vol. 1, pp. 109-137. The Royal Botanic Gardens. Kew. Londres. Reino Unido.

- Chuang, T. I. y L. R. Heckard. 1976. Morphology, evolution, and taxonomy significance of the inflorescence in *Cordylanthus* (Scrophulariaee). *American Journal of Botany* 63 (3): 272-282.
- Clark, W. D. y M. T. Clegg. 1990. Phylogenetic comparisons among *rbcl* sequences in the Bromeliaceae. *American Journal of Botany*. 77 (6 Suplemento): 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* sequence comparisons. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80 (4): 987-998.
- Colless, D. H. 1980. Congruence between morphometric and allozyme data for *Menidia* species: A reappraisal. *Systematic Zoology* 29 (3): 288-299.
- Crayn, D. M., K. Winter y J. A. C. Smith. 2004. Multiple origins of the crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (10):3703-3708.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. E. U.
- Cuénoud, P., V. Savolainen, L. W. Chatrou, M. Powell, R. J. Grayer y M. W. Chase. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcl*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *American Journal of Botany* 89 (1): 132-144.
- de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7 (4): 367-394.
- Demesure, B., N. Sodzi y R. J. Petit. 1995. A set of universal primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants. *Molecular Ecology* 4 (1): 129- 131.

- Diego, M. 2005. El género *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco. México.
- Doyle, J. J. y J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19 (1): 11-15.
- 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.
- Ehlers, R. 1989. A comparison of *Tillandsia macdougallii* with *T. oaxacana*. *Journal of the Bromeliad Society* 39 (6): 247-250, 272.
- Ehlers, R. 2006. *Tillandsia pseudooaxacana* Ehlers, spec. nov. *Die Bromelie* 3 (2006): 92-95.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari e I. Ramírez-Morillo. 2005. Bromeliaceae. En: *Flora de Veracruz*. Fasc. 136. Instituto de Ecología A. C. Xalapa. México.
- Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B. K. Holst, H. E. Luther y W. Till. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25 (1): 33-86.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39 (4): 783-791.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20 (4): 406-416.

- Flores, M. 1998. Flora genérica de la familia Bromeliaceae en el Estado de México. Manual para la identificación de las especies de la familia Bromeliaceae presentes en el estado. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.
- Freeman, C. E., R. D. Worthington y R. D. Corral. 1985. Some floral nectar-sugar compositions from Durango and Sinaloa, México. *Biotropica* 17 (4): 309-313.
- Friesen, N., R. M. Fritsch, S. Pollner y F. R. Blattner. 2000. Molecular and morphological evidence for an origin of the aberrant genus *Milula* within Himalayan species of *Allium* (Alliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17 (2): 209-218.
- Fukuda, T., J. Yokoyama y H. Tsukaya. 2003. Phylogenetic relationships among species in the genera *Chisocheton* and *Guarea* that have unique indeterminate leaves as inferred from sequences of chloroplast DNA. *International Journal of Plant Science* 164 (1): 13-24.
- Gardner, C. S. 1982. A systematic study of *Tillandsia* subgenus *Tillandsia*. Tesis de doctorado. Graduate College of Texas A&M University. Texas. E. U.
- 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 (1): 76-87.
- 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 Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165 (4 Suplemento): S35-S54.

- Givnish, T. J., K. J. Sytsma y J. F. Smith. 1990. A re-examination of phylogenetic relationships among bromeliad subfamilies using cpDNA restriction site variation. *American Journal of Botany* 77 (6 Suplemento): 133.
- Granados, C. 2005. Estudio taxonómico del género *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) en la Sierra de Juárez (Oaxaca, México). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.
- Hahn, W. J. 2002. A phylogenetic analysis of the Arecoid Line of palms based on plastid DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23 (2): 189-204.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag. Berlín. Alemania.
- Hamilton, M. B. 1999. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* 8 (3): 521-523.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 (1): 23-42.
- Hilu, K. W., T. Borsch, K. Müller, D. E. Soltis, P. S. Soltis, V. Savolainen, M. W. Chase, M. P. Powell, L. A. Alice, R. Evans, H. Sauquet, C. Neinhuis, T. A. B. Slotta, J. G. Rohwer, C. S. Campbell y L. W. Chatrou. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *American Journal of Botany* 90 (12): 1758-1776.
- Holmgren, P. K., W. Keuken y E. K. Schofield. 2004. Index Herbariorum. International Association for Plant Taxonomy. The New York Botanical Garden. Nueva York. E. U.
- Kelchner, S. A. 2000. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87 (4): 482-498.



- Kress, W. J., K. J. Wurdack, E. A. Zimmer, L. A. Weigt y D. H. Janzen. 2005. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (23): 8369-8374.
- Lewin, R. 1985. Molecules vs. morphology: of mice and men. *Science. New Series* 229 (4715): 743-745.
- Maddison, R. D. y W. P. Maddison. 2001. MacClade 4, version 4.02. Sinauer Associates. Sunderland. Reino Unido.
- Mast, A. R. y T. J. Givnish. 2002. Historical biogeography and the origin of stomatal distribution in *Banksia* and *Dryandra* (Proteaceae) based on their cpDNA phylogeny. *American Journal of Botany* 89 (8): 1311–1323.
- McWilliams, E. L. 1974. Evolutionary ecology. En: Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. No. 14, Part. 1. pp. 40-55. Hafner Press. Nueva York.
- Molvray, M. P., P. J. Kores y M. W. Chase. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters. En: Wilson, K. L. y D. A. Morrison (eds.), *Monocots: systematics and evolution*, 441-448. CSIRO. Australia.
- Mort, M. E., J. K. Archibald, C. P. Randle, N. D. Levens, T. R. O'Leary, K. Topalov, C. M. Wiegand y D. J. Crawford. 2007. Inferring phylogeny at low taxonomic levels: utility of rapidly evolving cpDNA and nuclear *ITS* loci. *American Journal of Botany* 94 (2): 173-183.
- Nandi, O. I., M. W. Chase y P. K. Endress. 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcl* and non-molecular data sets. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85 (1): 137-212.

- Olmstead, R. G. y J. D. Palmer. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany* 81 (9): 1205-1224.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. En: Joysey, K. A. y A. E. Friday (Eds). Problems of phylogenetic reconstruction. pp. 21-74. Academic Press. Londres. Reino Unido.
- Pennington, R. T. 1996. Molecular and morphological data provide phylogenetic resolution at different hierarchical levels in *Andira*. *Systematic Biology* 45 (4): 496-515.
- Potter, D., F. Gao, S. Baggett, J. R. McKenna y G. H. McGranahan. 2002. Defining the sources of paradox: DNA sequence markers for North American walnut (*Juglans* L.) species and hybrids. *Scientia Horticulturae* 94 (1): 157-170.
- Ranker, T. A., D. E. Soltis, P. S. Soltis y A. J. Gilmartin. 1990. Subfamilial phylogenetic relationships of the Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. *Systematic Botany* 15 (3): 425-434.
- Sandoval-Bucio, E. N., M. Flores-Cruz y A. Martínez-Bernal. 2004. Bromelias útiles de México. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* XLIX (4): 100-115.
- Sang, T., D. J. Crawford y T. F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84 (9): 1120-1136.
- Savolainen, V., M. W. Chase, S. B. Hoot, C. M. Morton, D. E. Soltis, C. Bayer, M. F. Fay, A. Y. de Bruijn, S. Sullivan y Y-L., Qiu. 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcl* gene sequences. *Systematic Biology* 49 (2): 306-362.

- Scotland, R. W., R. G. Olmstead y J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology* 52 (4): 539-548.
- Shaw, J., E. B. Lickey, J. T. Beck, S. B. Farmer, W. Liu, J. Miller, K. C. Siripun, C. T. Winder, E. E. Schilling y R. L. Small. 2005. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92 (1): 142-166.
- Shinozaki, K., M. Ohme, M. Tanaka, T. Wakasugi, N. Hayashida, T. Matsubayashi, N. Zaita, J. Chunwongse, J. Obokata, K. Yamaguchi-Shinozaki, C. Ohto, K. Torazawa, B. Y. Meng, M. Sugita, H. Deno, T. Kamogashira, K. Yamada, J. Kusuda, F. Takaiwa, A. Kato, N. Tohdoh, H. Shimada y M. Sugiura. 1986. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression. *The EMBO Journal* 5 (9): 2043-2049.
- Simmons, M. P. y H. Ochoterena. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49 (2): 369-381.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. No. 14, Part 1. Hafner Press. Nueva York. E. U.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. No. 14, Part 2. Hafner Press. Nueva York. E. U.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*. No. 14, Part 3. The New York Botanical Garden. Nueva York. E. U.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis y J. J. Doyle. (eds.) 1998. Molecular systematics of plants II. DNA sequencing. Kluwer Academic Publishers. Boston. E. U.

- Steele, K. P. y R. Vilgalys. 1994. Phylogenetic analyses of Polemoniaceae using nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Systematic Botany* 19 (1): 126-142.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4. Sinauer Associates. Massachussetts. E. U.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. E. U.
- Tate, J. A. y B. B. Simpson. 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany* 28 (4): 723-737.
- Terry, R. G., G. K. Brown y R. G. Olmstead. 1997a. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. *Systematic Botany* 22 (2): 333-345.
- Terry, R. G., G. K. Brown y R. G. Olmstead. 1997b. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal of Botany* 84 (5): 664-670.
- Tomlinson, P. B. 1969. Anatomy of the monocotyledons III. Commelinales-Zingiberales. Clarendon Press. Oxford. Reino Unido.
- Vite, J. A. 2005. Caracterización anatómica y estudio farmacológico de *Tillandsia imperialis* C. J. Morren Ex Roezl (Bromeliaceae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.
- Webster, R. D. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Systematic Botany* 13 (4): 576-609.

Yang, Y. W., P. Y. Tai, Y. Chen y W. H. Li. 2002. A study of the phylogeny of *Brassica rapa*, *B. nigra*, *Raphanus sativus*, and their related genera using noncoding regions of chloroplast DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23 (2): 268-275.