



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Revisión de la variación morfológica del estigma en *Tillandsia* subg.
Tillandsia (Bromeliaceae, Poales)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

INGRID MAGALI TINOCO BERRIOS



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. CAROLINA GRANADOS MENDOZA
Ciudad Universitaria, Ciudad de México
2021**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	6
ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS.....	7
INTRODUCCIÓN.....	9
Historia taxonómica de la familia Bromeliaceae	9
Diversidad, historia natural y clasificación del género <i>Tillandsia</i>	9
Morfología del género <i>Tillandsia</i>	14
Morfología vegetativa	14
Morfología reproductiva.....	14
Variación morfológica del estigma en la subfamilia Tillandsioideae	16
Distribución taxonómica de los tipos de estigma en el género <i>Tillandsia</i>	23
JUSTIFICACIÓN.....	25
OBJETIVOS.....	26
MATERIALES Y MÉTODOS	27
Revisión bibliográfica	27

Selección y revisión de términos relativos a la morfología del estigma en <i>Tillandsia</i>	27
Muestreo taxonómico	27
Colecta e identificación de ejemplares botánicos.....	28
Microscopía electrónica de barrido	28
RESULTADOS	30
Uso de términos en la literatura relativos a la morfología del estigma en Tillandsioideae	30
Glosario de términos relativos al estigma en <i>Tillandsia</i>	39
Variación morfológica del estigma en especies selectas de <i>Tillandsia</i> subgénero <i>Tillandsia</i>	42
Estigma simple-erecto	43
Estigma simple-patente	44
Estigma conduplicado-espiralado contorto	46
Estigma conduplicado-espiralado imbricado	47
Estigma conduplicado-espiralado valvado	48
Estigma conduplicado coclear	49
Estigma conduplicado flabeliforme.....	51
Variación intraespecífica detectada en los tipos de estigmas	52
DISCUSIÓN	56
Revisión de términos relativos a la morfología del estigma en Tillandsioideae	57
Glosario de términos relacionados con la descripción morfológica del estigma en <i>Tillandsia</i>	58

Variación morfológica del estigma en especies selectas de <i>Tillandsia</i> subgénero <i>Tillandsia</i>	61
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	66
ANEXO 1. Muestreo taxonómico	75

AGRADECIMIENTOS

La presente investigación recibió financiamiento de los proyectos SEP-CONACYT, Investigación Científica Básica, No. 286249 y Proyecto PAPIIT-DGAPA-UNAM, No. IA202319 (responsable técnico: Carolina Granados Mendoza) y CONACYT, Fronteras de la Ciencia, No. 2016-01-1867 (responsable técnico: Susana A. Magallón Puebla).

A la Dra. Carolina Granados Mendoza que me guio y acompañó durante todo el camino para hacer posible esta tesis, compartiéndome su conocimiento y su entusiasmo por este bello grupo de plantas.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias por brindarme siempre un servicio profesional de calidad y un buen trato para obtener mis resultados.

Al Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (I) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México perteneciente al Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO) por ser tan accesible y brindarme su equipo e instalaciones.

A M. en C. Nora Berenice Vázquez Hurtado por su calidez, su disposición a ayudar en todo momento y por la dedicación a su trabajo con bromelias.

Al Centro Universitario de Investigación y Conservación de Bromelias Mexicanas (CUCIBROM) que sin su labor no podríamos obtener información tan valiosa proveniente de una colección viva.

Al Herbario Nacional de México (MEXU) y a los técnicos del herbario que sin su disposición y dedicación no sería posible tener acceso a la información tan valiosa almacenada en MEXU.

A la Biblioteca del Instituto de Biología por abrirme sus puertas y permitirme enriquecer mi trabajo con todo el material de consulta relacionado a mi tema de tesis.

Al M. en C. Rafael Torres Colín por su entusiasmo, apoyo y amabilidad como guía de campo y técnico de herbario.

A Luz Natalia García Juárez, Gilberto Vargas Salas y Marco Antonio Rodríguez que al compartir brevemente este camino conmigo me permitieron aprender de ellos y mejorar mi trabajo.

Este trabajo no fue hecho sólo por mí y las personas mencionadas anteriormente sino también por el esfuerzo de todas aquellas personas que me apoyaron a lo largo de la vida para lograr este objetivo, a todas ellas, gracias por su calidez como seres humanos.

RESUMEN

El presente trabajo consiste en una revisión de la variación morfológica del estigma en *Tillandsia* subg. *Tillandsia* (Bromeliaceae). Se realizó una revisión bibliográfica sobre el uso de términos y descripciones morfológicas relativas al estigma en la subfamilia Tillandsioideae donde se encontraron inconsistencias debido a descripciones heterogéneas dentro y entre las publicaciones. Se compiló un glosario de 33 términos, de los cuales 21 se proponen aquí, para describir homogéneamente la variación morfológica del estigma encontrada en un muestreo representativo de especies de *Tillandsia* subg. *Tillandsia*. Se proponen cinco subtipos morfológicos de estigma distintos a los encontrados en la literatura citada con la principal característica diferencial del arreglo en conjunto de los lóbulos estigmáticos. Por último, se observó variación morfológica intraespecífica del estigma en ciertos casos donde las especies compartían ser de amplia distribución y con híbridos naturales reportados.

ABSTRACT

The present work is a review of the stigma morphological variation in *Tillandsia* subg. *Tillandsia* (Bromeliaceae). A bibliographic revision of the use of terms and morphological descriptions related to the stigma in subfamily Tillandsioideae was made, where inconsistencies were found due to heterogeneous descriptions within and among publications. A glossary of 33 terms was compiled of which 21 terms are herein proposed to homogeneously describe the morphological variation of the stigma found in a representative sampling of species of *Tillandsia* subg. *Tillandsia*. Five different morphological stigma subtypes are proposed from those found in the cited literature being the main difference their stigmatic lobes arrangement as a whole. Finally, intraspecific morphological variation of the stigma was observed in some cases where the species shared being of wide distribution and with reported natural hybrids.

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Tabla 1. Comparación de la clasificación taxonómica actual y previa para la subfamilia Tillandsioideae.	12
Figura 1. Árboles filogenéticos que muestran algunos de los clados principales de la subfamilia Tillandsioideae y del género <i>Tillandsia</i>	13
Figura 2. Flor disecada de <i>Tillandsia circinnatioides</i>	15
Figura 3. Representación esquemática de un estigma tipo simple-erecto.....	18
Figura 4. Representación esquemática de un estigma tipo conduplicado-espinalado	18
Figura 5. Representación esquemática de un estigma tipo lámina-convoluta.....	19
Tabla 2. Tipos de estigma descritos por diversos autores retomados por Barfuss <i>et al.</i> (2016). .	22
Figura 6. Tipos de estigmas presentes en <i>Tillandsia</i>	24
Figura 7. Estigmas tipo conduplicado-espinalado según tres autores distintos.	34
Figura 8. Comparación entre estigmas conduplicado-patentes y simple-patentes.....	34
Figura 9. Estigmas tipo simple-erecto según tres autores distintos.....	35
Figura 10. Comparación entre la representación del estigma de <i>Tillandsia malzinei</i> según dos autores distintos	36
Figura 11. Estigmas tipo lámina-convoluta según tres autores distintos	36
Tabla 3. Términos utilizados en la descripción y caracterización de estigmas de <i>Tillandsia</i> por Barfuss <i>et al.</i> (2016).	38

Tabla 4. Glosario de términos utilizados en estudios previos para la descripción de estigmas de especies pertenecientes a <i>Tillandsia</i> y términos propuestos.....	40
Figura 12. Estigma simple-erecto de <i>Tillandsia juncea</i>	44
Figura 13. Estigma simple-patente de <i>Tillandsia limbata</i>	45
Figura 14. Estigma conduplicado-espiralado contorto de <i>Tillandsia fasciculata</i>	46
Figura 15. Estigma conduplicado-espiralado imbricado de <i>Tillandsia brachycaulos</i>	47
Figura 16. Estigma conduplicado-espiralado imbricado de <i>Tillandsia roseoscapa</i>	48
Figura 17. Estigma conduplicado-espiralado valvado de <i>Tillandsia gymnobotrya</i>	49
Figura 18. Estigma conduplicado coclear de <i>T. joel-mandinboensis</i>	50
Figura 19. Estigma conduplicado flabeliforme de <i>Tillandsia schiedeana</i>	51
Figura 20. Variación morfológica observada en distintas muestras de <i>Tillandsia juncea</i>	52
Figura 21. Variación morfológica observada en distintas muestras de <i>Tillandsia caput-medusae</i>	53
Figura 22. Variación morfológica observada en distintas muestras de <i>Tillandsia schiedeana</i>	54
Figura 23. Variación morfológica observada en distintas muestras de <i>Tillandsia carlos-hankii</i>	55
Figura 24. Variación morfológica observada de un posible híbrido.....	56

INTRODUCCIÓN

Historia taxonómica de la familia Bromeliaceae

La familia Bromeliaceae, a la cual pertenecen la piña y el heno, es un grupo monofilético de 3,684 especies de plantas herbáceas monocotiledóneas que se distribuyen a lo largo del Neotrópico (Givnish *et al.*, 2011; Gouda *et al.*, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021).

Dichas especies se encuentran distribuidas en una amplia gama de elevaciones, latitudes y climas.

Su clasificación taxonómica está en constante modificación. Originalmente la familia se subdividió según características morfológicas de la flor, el fruto y la semilla en tres subfamilias: Bromelioideae, Tillandsioideae y Pitcairnioideae (Smith y Downs, 1974; 1977; 1979). Sin embargo, al utilizar caracteres moleculares se reveló que sólo Bromelioideae y Tillandsioideae eran grupos monofiléticos, mientras que Pitcairnioideae era parafilético por lo que fue dividida en seis subfamilias (Brocchiniodeae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae s.s., y Puyoideae). Por ende, Bromeliaceae quedó con un total de ocho subfamilias actualmente reconocidas (Givnish *et al.*, 2007; 2011).

En la actualidad las subfamilias han sido divididas en tribus y Tillandsioideae, la subfamilia más diversa de las bromelias, cuenta con cuatro tribus: Catopsidae, Glomeropitcairnieae, Vrieseae y Tillandsieae. Esta última tribu incluye al género *Tillandsia* junto con otros seis géneros (Tabla 1; Barfuss *et al.*, 2005; 2016).

Diversidad, historia natural y clasificación del género *Tillandsia*

El género *Tillandsia* es el más diverso de la familia Bromeliaceae con un total de 764 especies (Gouda *et al.*, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021) y representa una de las radiaciones evolutivas más notables del Neotrópico (Benzing, 2000). En México están registradas 230

especies, entre las cuales se presentan algunos complejos de difícil delimitación y reconocimiento taxonómico (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018). Asimismo, es el tercer género de plantas vasculares más diverso a nivel nacional y el que posee el mayor número de especies con algún uso ornamental, medicinal y cultural dentro de la familia Bromeliaceae (Mondragón *et al.*, 2011; Villaseñor, 2016).

Las tillandsias poseen diversas adaptaciones fisiológicas y ecológicas que se ven reflejadas en la enorme variedad anatómica, morfológica y ecológica del grupo (Palma-Silva *et al.*, 2016). Algunos ejemplos de adaptaciones son el epifitismo, los tricomas capaces de absorber agua y nutrientes, y la fotosíntesis CAM (Por sus siglas en inglés de *Crassulacean Acid Metabolism*; Givnish *et al.*, 2014).

Las flores del género *Tillandsia* son hermafroditas y su sistema reproductivo puede ser alógamo (xenogamia) o autógamo (cleistogamia). En las especies alógamas se considera a los colibríes como los principales polinizadores, aunque también se ha reportado que dichas especies atraen un rango más amplio de polinizadores incluyendo abejas, polillas y murciélagos (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2014; Gardner, 1986; Benzing, 2000; Mosti *et al.*, 2013; Kessler *et al.*, 2020). Se considera que la polinización por insectos, aves y murciélagos ha surgido repetidamente y de forma independiente en *Tillandsia* (Kessler *et al.*, 2020).

Características florales tales como lóbulos estigmáticos conduplicados, compactos y densamente papilados; corolas zigomórficas tubulares de colores vivos con abundante néctar y una antesis diurna se asocian con aves como polinizadoras. Mientras que flores actinomorfas que producen olores fuertes durante la noche con lóbulos semicompactos o sin papilas estigmáticas sugieren a murciélagos como polinizadores al menos en la subfamilia Pitcairnioideae según Varadarajan y Brown (1988).

La delimitación taxonómica del género ha cambiado constantemente conforme se han integrado, no sólo características morfológicas, sino también datos moleculares (Tabla 1; Barfuss *et al.*, 2016; Palma-Silva *et al.*, 2016). Smith y Downs (1977) dividieron a *Tillandsia* en siete subgéneros: *Allardtia*,

Anoplophytum, *Phytarrhiza*, *Diaphoranthema*, *Tillandsia*, *Pseudalcantarea* y *Pseudo-Catopsis* de acuerdo con características de la corola y del androceo. La clasificación subgenérica actual de *Tillandsia* corresponde a aquella propuesta por Barfuss *et al.* (2016) en la que distingue siete subgéneros: *Aerobia*, *Anoplophytum*, *Diaphoranthema*, *Phytarrhiza*, *Pseudovriesea*, *Tillandsia* y *Viridantha*. Además, en ella se destaca que existen siete complejos de especies sin asignación taxonómica formal.

El subgénero *Tillandsia* es el más diverso con más de 270 especies (Barfuss *et al.*, 2016), se distribuye principalmente en México y Centroamérica. A través de análisis biogeográficos se ha propuesto a México y Centroamérica como centro de diversificación para este subgénero (Barfuss *et al.*, 2005; Granados Mendoza *et al.*, 2017). Actualmente, dentro del subgénero se ha identificado un clado con un gran soporte filogenético denominado clado K (Figura 1) que está subdividido en los clados K.1 y K.2 (Figura 1B; Granados Mendoza, *et al.* 2017), donde se encuentra una gran proporción de las especies de este subgénero (Barfuss *et al.*, 2005; Granados Mendoza *et al.*, 2017).

Tabla 1. Comparación de la clasificación taxonómica actual y previa para la subfamilia Tillandsioideae. Modificado de Barfuss *et al.*, 2016.

Mez (1935)	Smith y Downs (1977)	Grant y Zijlstra (1998), Smith y Till (1998)	Barfuss <i>et al.</i> (2005)	Barfuss <i>et al.</i> (2016)			
<i>Catopsis</i>	<i>Catopsis</i>	<i>Catopsis</i>	<i>Catopsis</i>	<i>Catopsis</i>	Catopsidae	-	
<i>Glomeropitcarnia</i>	<i>Glomeropitcarnia</i>	<i>Glomeropitcarnia</i>	<i>Glomeropitcarnia</i>	<i>Glomeropitcarnia</i>	Glomeropitcarnieae	-	
<i>Tillandsia</i>	<i>Tillandsia</i>	<i>Racinaea</i>	<i>Racinaea</i>	<i>Tillandsia</i>	<i>Racinaea</i>	"Core" Tillandsieae	
		<i>Tillandsia</i>	<i>Viridantha?</i>		<i>Tillandsia</i>		<i>Tillandsia</i>
			<i>Barfussia</i>		<i>Tillandsia</i>		<i>Barfussia</i>
			<i>Lemeltonia</i>		<i>Tillandsia</i>		<i>Lemeltonia</i>
			<i>Pseudoalcantarea</i>		<i>Tillandsia</i>		<i>Pseudoalcantarea</i>
			<i>Wallisia</i>		<i>Tillandsia</i>		<i>Wallisia</i>
<i>Guzmania</i>	<i>Guzmania</i>	<i>Guzmania</i>	<i>Guzmania</i>	<i>Guzmania</i>	"Non-core" Tillandsieae		
<i>Sodiroa</i>							
<i>Thecophyllum</i>							
-	<i>Mezobromelia</i>	<i>Mezobromelia</i>	<i>Mezobromelia</i>	<i>Mezobromelia</i>	<i>Mezobromelia</i>	Cipuropsideinae	
<i>Vriesea</i>	<i>Tillandsia*</i>	<i>Tillandsia*</i>	<i>Tillandsia*</i>	<i>Josemania</i>			
<i>Cipuropopsis</i>	<i>Vriesea</i>	<i>Werauhia</i>	<i>Werauhia</i>	<i>Werauhia</i>			
<i>Vriesea</i>		<i>Vriesea</i>	<i>Vriesea</i>	<i>Vriesea</i>	<i>Cipuropopsis</i>		
					<i>Goudaea</i>		
					<i>Jagrantia</i>		
					<i>Lutheria</i>		
					<i>Zizkaea</i>		
				<i>Stigmatodon</i>			
				<i>Vriesea</i>			
		<i>Alcantarea</i>	<i>Alcantarea</i>	<i>Alcantarea</i>	<i>Alcantarea</i>	Vrieseinae	

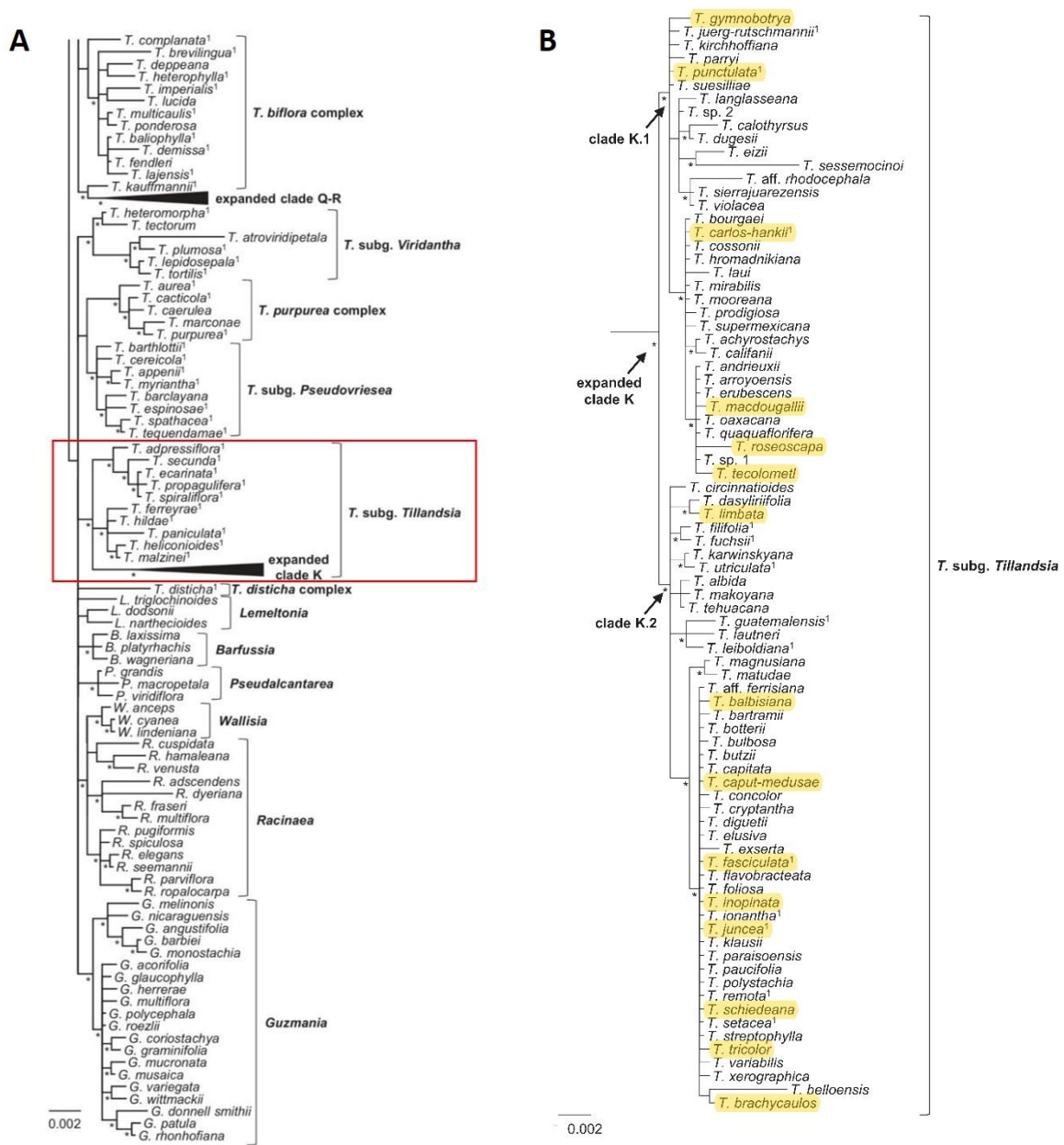


Figura 1. Árboles filogenéticos que muestran algunos de los clados principales de la subfamilia Tillandsioideae y del género *Tillandsia*. (A) Posición filogenética de *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* y el clado K expandido (*sensu* Granados Mendoza *et al.*, 2017; recuadro rojo) en un contexto filogenético general de la tribu Tillandsieae. (B) Detalle del clado K expandido donde se encuentra una gran proporción de las especies del subgénero *Tillandsia* y algunas de las especies del muestreo taxonómico del presente trabajo (resaltadas en amarillo). Modificado de Granados Mendoza *et al.*, 2017.

Morfología del género *Tillandsia*

A continuación, se presenta la definición morfológica actual del género *Tillandsia* propuesta por Barfuss *et al.* (2016).

Morfología vegetativa

Hierbas epífitas o epilíticas, raramente terrestres, muy variables en tamaño y hábito, caulescentes o acaulescentes, formando en su mayoría rosetas no almacenantes a ocasionalmente almacenantes, a veces rosetas pseudobulbosas. Hojas en su mayoría xeromórficas y, a menudo, muy suculentas, ocasionalmente mesomórficas o semi-xeromórficas; láminas foliares estrechamente triangulares, filiformes o liguladas.

Morfología reproductiva

Inflorescencia simple o compuesta, hasta tres veces ramificada, rara vez de una sola flor; flores dísticas, rara vez dispuestas en espiral. Sépalos generalmente simétricos o subsimétricos, los sépalos de la cara adaxial o adaxiales a veces connados (y por lo tanto pareciendo asimétricos) y carinados; pétalos violetas, rosas, rojos, naranjas, amarillos, verdes o blancos, raramente bicolors, libres, de 1.5–7 (–13) cm de largo, generalmente formando una corola tubular y conspicua, con láminas erectas y a menudo márgenes de ápice revolutos o ligeramente cuculados, o a veces con láminas extendidas o recurvadas, o raramente constreñidas basalmente en una uña con láminas ensanchadas y extendidas formando una corola hipocrateriforme, generalmente sin o rara vez con apéndices basales. La mayoría de las características pueden observarse en la Figura 2.

Estambres más cortos a más largos que los pétalos, incluidos dentro o exsertos de la corola; filamentos libres y generalmente rectos, a menudo emparejados, ocasionalmente plicados; polen amarillo a

blanquecino, sulcado, exina reticulada o raramente no reticulada, con un sulco de subtipos complejos, en su mayoría del tipo difuso (subtipo c), insular (subtipo d), u opérculo (subtipo e), rara vez del tipo *Alcantarea* (subtipo f), a veces con transición suave entre los tipos (*sensu* Halbritter, 1992).

El gineceo (Figura 2) está conformado por tres carpelos fusionados (gineceo tricarpelar) con ovario usualmente 1/8–1/3 inferior, raramente hasta 1/2 inferior y óvulos generalmente apendiculados más cortos o tan largos que el rafe, rara vez más largos, obtusos o subobtusos (Barfuss *et al.*, 2016). Su estilo evidente, generalmente largo, raramente tan largo o más corto que el ovario, incluido dentro o exerto de la corola. El estigma es generalmente del tipo conduplicado-espinalado o del tipo simple-erecto, ocasionalmente del tipo de simple-patente o del tipo simple-truncado, rara vez del tipo de conduplicado-patente o del tipo lámina-convoluta I. Sus semillas tienen un apéndice de corto a largo en su extremo apical.

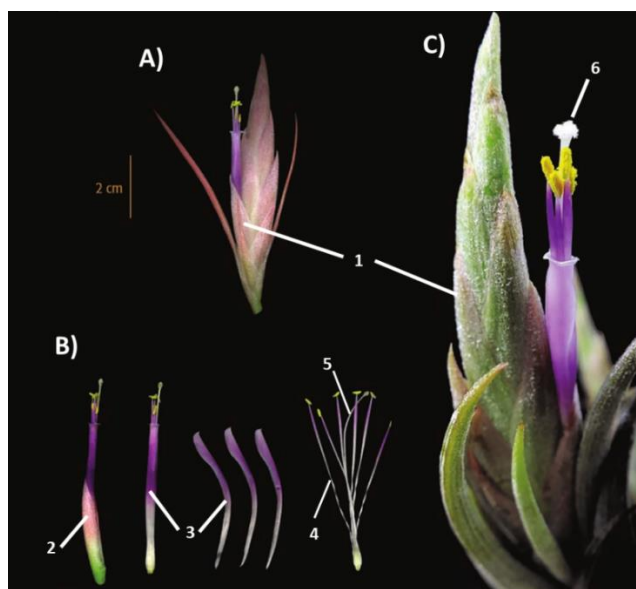


Figura 2. Flor disecada de *Tillandsia circinnatioides*. (A) Espiga. 1. Bráctea floral (B) Flor disecada. 2. Sépalo. 3. Pétalo. 4. Estambre. 5. Estilo (C) Detalle de la flor y espiga. 6. Estigma Modificado de González-Rocha *et al* (2016).

Variación morfológica del estigma en la subfamilia Tillandsioideae

El estigma es la porción del pistilo receptiva para el polen que se encuentra por encima del estilo, (Beentje y Williamson, 2010). En Bromeliaceae, el estigma está conformado por tres lóbulos estigmáticos, los cuales portan papilas estigmáticas, estructuras especializadas en la recepción del polen (Dahlgren *et al.*, 2012) usualmente multiseriadas (Shivanna, 2019).

Brown y Gilmartin (1984) realizaron un estudio acerca de la variación morfológica del estigma en Bromeliaceae donde se refirieron algunas veces al conjunto de tres lóbulos estigmáticos como aparato estigmático; y como superficie estigmática a la región donde se distribuyen las papilas estigmáticas, que por lo general es una línea estigmática localizada en los márgenes (laterales o distales) de los lóbulos estigmáticos. Por debajo de cada lóbulo estigmático se encuentra una lámina del estilo (Figura 3-5). En el presente trabajo se descarta el uso del término lóbulo del estilo, usado algunas veces como sinónimo de lóbulo estigmático (e.g. Brown y Gilmartin, 1984), ya que los lóbulos corresponden al estigma.

Actualmente se reconocen 16 tipos de estigma para la subfamilia Tillandsioideae (Barfuss *et al.*, 2016). A continuación, se describen cada uno de estos tipos como fueron descritos en orden cronológico.

Brown y Gilmartin (1984) propusieron formalmente tres tipos principales de estigma en la familia Bromeliaceae: 1) simple-erecto o tipo I (Figura 3), 2) conduplicado-espinalado o tipo II (Figura 4), y 3) lámina-convoluta o tipo III (Figura 5). Su caracterización morfológica se basó principalmente en términos que hacen referencia al arreglo, orientación y postura de los lóbulos estigmáticos, entendiéndose por arreglo a la disposición de un lóbulo respecto a otro (i.e. convoluto), orientación a la disposición de los lóbulos en relación con un ángulo de divergencia o torcimiento respecto a un eje central (i.e. erecto y espinalado), y postura a la disposición de los lóbulos en relación a su propio eje longitudinal (i.e. conduplicado). Sin embargo, en el caso del término de arreglo convoluto, los autores

no lo usaron para referirse a que los lóbulos se encuentren enrollados entre sí o que sus extremos se encuentren uno sobre el otro, sino más bien a que los márgenes de los lóbulos se encuentran fuertemente plegados.

Estos tres tipos se diferencian también por la distribución de la línea estigmática. Para Brown y Gilmartin (1984) el concepto línea estigmática se refiere a una zona donde se encuentran dispuestas o delimitadas las papilas estigmáticas. En el tipo simple-erecto se encuentra localizada a lo largo del margen distal de cada lóbulo estigmático y queda dispuesta de manera interna en orientación oblicua (Figura 3). En el estigma conduplicado-espinalado se encuentra a lo largo de los márgenes laterales y distales de los lóbulos estigmáticos, los cuales están conduplicados y dispuestos en espiral, y por ende su orientación es variable (Figura 4). Por último, en el tipo lámina-convoluta la línea estigmática se encuentra a lo largo de al menos la porción distal del lóbulo estigmático en forma ondulante, algunas veces con extensiones menores a los márgenes laterales (Figura 5). Además, el tipo lámina-convoluta suele presentar una gran cantidad de papilas estigmáticas que le dan la apariencia de tener una sola superficie estigmática continua en todo el aparato estigmático, capitada, distinta a las superficies de los otros dos tipos de estigmas que parece discontinua, ya que en ellos suele verse la separación de cada lóbulo estigmático (no ilustrado).

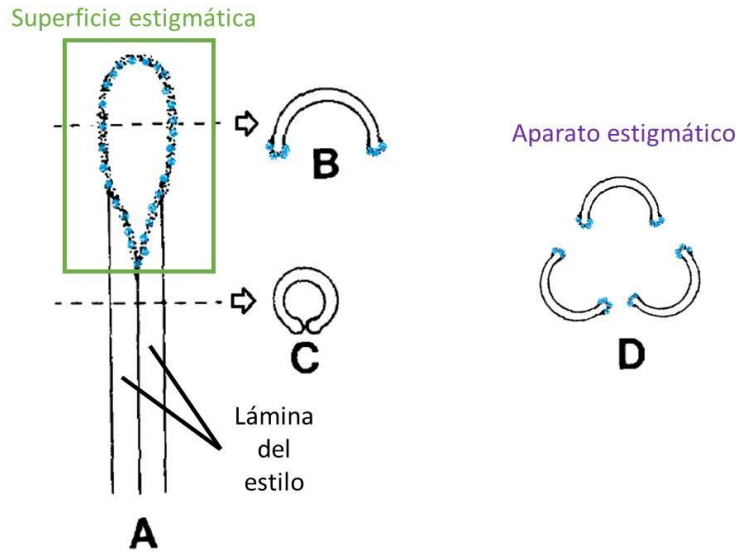


Figura 3. Representación esquemática de un estigma tipo simple-erecto. (A) Lámina del estilo, superficie estigmática (recuadro verde) y línea estigmática (línea punteada azul) a lo largo del margen distal del lóbulo. (B) Corte transversal del lóbulo estigmático donde se muestra la línea estigmática (línea punteada azul). (C) Corte transversal de la lámina del estilo. (D) Corte transversal de un aparato estigmático donde se observa la disposición interna de las líneas estigmáticas (línea punteada azul). Modificado de Brown y Gilmartin (1984).

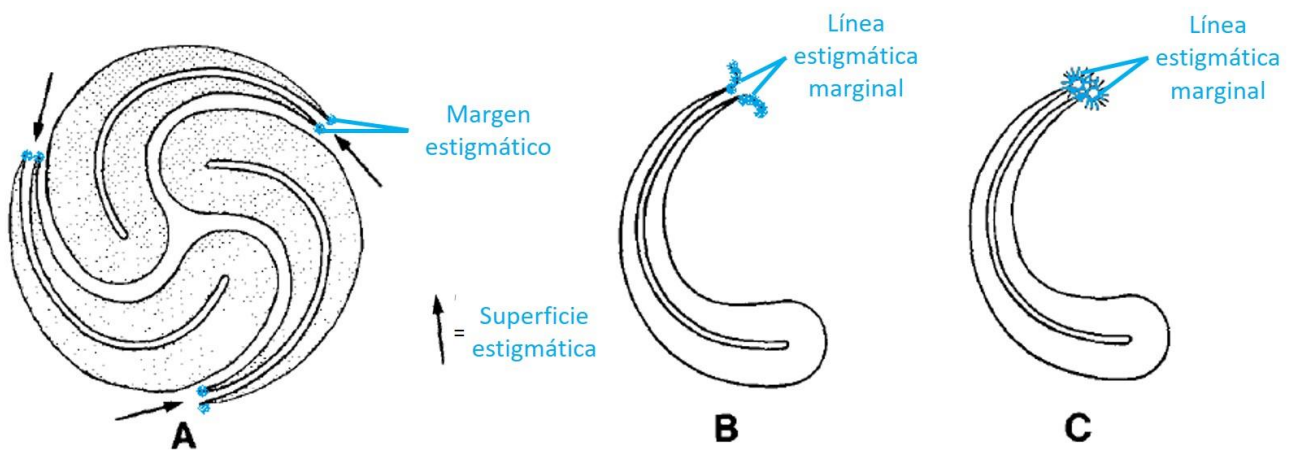


Figura 4. Representación esquemática de un estigma tipo conducuplicado-espiralado. (A) Aparato estigmático en corte transversal, conformado por los tres lóbulos estigmáticos conducuplicados y dispuestos en espiral. La superficie estigmática (flechas negras) está conformada por los tres pares de

líneas estigmáticas (líneas punteadas azules) correspondientes a cada uno de los lóbulos estigmáticos. (B) Lóbulo estigmático en corte transversal con línea estigmática amplia en forma de labio (líneas punteadas azules). (C) Lóbulo estigmático en corte transversal en donde el margen no puede observarse por la gran cantidad de papilas estigmáticas (línea punteada azul). Modificado de Brown y Gilmartin (1984).

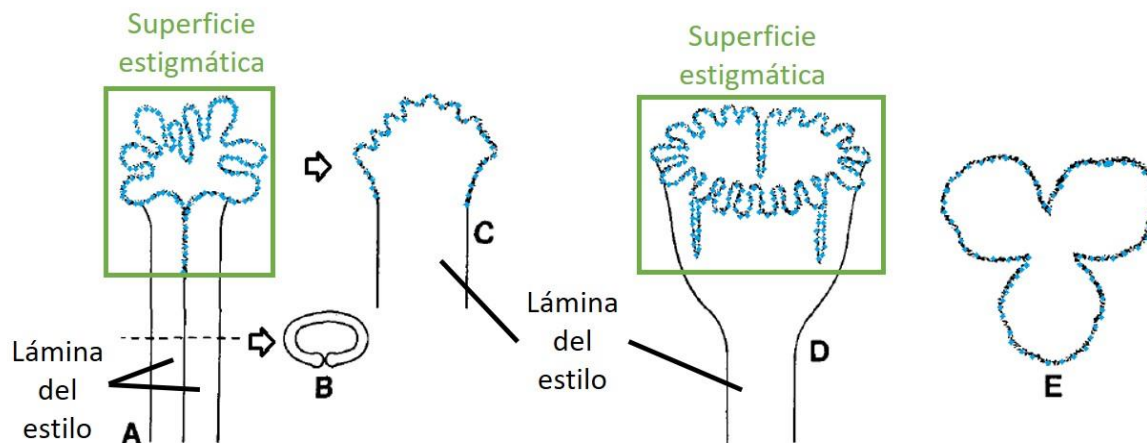


Figura 5. Representación esquemática de un estigma tipo lámina-convoluta. (A) Vista adaxial de la lámina del estilo involuta, la superficie estigmática (recuadro verde) y la línea estigmática (línea punteada azul). (B) Corte transversal de la lámina del estilo. (C) Vista adaxial de la lámina del estilo y la superficie estigmática que ha sido extendida y aplanada para mostrar la línea estigmática en posición distal (línea punteada azul). (D) Fusión de tres láminas del estilo con forma de copa, la gran cantidad de papilas estigmáticas que suele presentar este tipo de estigma (detalle no mostrado) suele cubrir la estructura en forma de copa. Se muestra la superficie (recuadro verde) y línea (línea punteada azul) estigmáticas. (E) Vista superior de (D) en donde las láminas del estilo han sido extendidas y aplanadas. Modificado de Brown y Gilmartin (1984).

Posteriormente, Brown y Gilmartin (1989) añadieron a sus trabajos otros dos tipos de estigma. El primero, nombrado cupular (“cupulate”), fue basado en los dibujos y descripción de Utley (1983) haciendo referencia a su forma de cúpula. El segundo fue descrito por ellos mismos y llamado coraliforme, caracterizado por un crecimiento irregular (vermiforme) de la línea estigmática marginal de

cada lóbulo estigmático y, al igual que con el tipo lámina-convoluta, presenta papilas estigmáticas densamente compactadas que no permiten distinguir la forma de la superficie estigmática.

Brown y Gilmartin (1989) y Gilmartin *et al.* (1989) describieron un tipo particular de estigma para *Glomeropitcairnia penduliflora*, que ellos asociaron al tipo lámina-convoluta de Brown y Gilmartin (1984), pero con la particularidad de que existía una connación completa de los tres lóbulos en sus márgenes para formar una lámina “estilar” membranácea en forma de paraguas invertido, carente de papilas, ondulada y doblada de manera irregular.

Más adelante Till *et al.* (1997) hacen la precisión de que los tres lóbulos del estigma de *G. penduliflora* no están torcidos y que en su lugar tienen forma de copa, que están en posición horizontal y que sus márgenes ondulados se doblan intensamente. Adicionalmente, señalan que los estigmas en *Glomeropitcairnia* presentan papilas bien desarrolladas. Till *et al.* (1997) concluyeron que los estigmas de *Glomeropitcairnia* correspondían al tipo lámina-convoluta de Brown y Gilmartin (1989). Barfuss *et al.* (2016), en su lugar, reconocen a este tipo de estigma como uno nuevo y lo nombran convolutoumbraculiforme, carácter diagnóstico de *Glomeropitcarnia*.

Leme y Brown (2004; citado por Barfuss *et al.*, 2016) describieron un nuevo tipo de estigma, tubolaciniado, para especies de *Vriesea* que actualmente Barfuss *et al.* (2016) reconocen como exclusivo del género *Stigmatodon* (antes considerado parte de *Vriesea*). Para Barfuss *et al.* (2016) el estigma tubolaciniado se define por ser fuertemente cupular con un diámetro similar de base a ápice, tener sus lóbulos estigmáticos más o menos fusionados, erectos y tubulares con márgenes denticulados a laciniados.

Leme (2007) utilizó el estigma para mejorar el conjunto de caracteres que apoyen el reconocimiento y delimitación a nivel genérico de *Alcantarea* y sus divisiones infragenéricas. Contrario a lo que había

reportado Grant (1995), que el tipo de estigma para este género es del tipo lámina-convoluta, Leme (2007) encontró que el tipo es más bien similar a uno conduplicado-espiralado y que los lóbulos estigmáticos podían tener una disposición subrecta a extendida, que es un carácter compartido con varias especies de *Tillandsia* y una condición predominante en la subfamilia Bromelioideae, por ende es nombrado posteriormente como conduplicado-patente o conduplicado-extendido por Barfuss *et al.* (2016).

En la descripción de *Alcantarea roberto-kautskyi* (Leme, 2009) se menciona la presencia de un estigma conduplicado-espiralado con forma elipsoidal-capitada y abundantes papilas. Posteriormente, se reconoció a este tipo como nuevo y se nombró conduplicado-erecto (Barfuss *et al.*, 2016).

Como se mencionó anteriormente, hoy en día existen 16 (sub)tipos de estigma que Barfuss *et al.* (2016) describen al realizar una revisión taxonomica de la subfamilia Tillandsioideae por medio de caracteres moleculares y la re-evaluación de caracteres morfológicos, entre ellos, el estigma. Cabe destacar que la morfología del estigma sirvió como un indicativo taxonómico superespecífico en la subfamilia (Barfuss *et al.*, 2016).

Además de retomar, y en algunos casos renombrar, los 10 tipos de estigma arriba descritos, Barfuss *et al.* (2016) describieron seis tipos de estigmas nuevos: conduplicado-pinatisecto, convoluto-obcónico, simple-patente, simple-pinatisecto, simple-truncado y urceolado. La diferencia entre estos seis tipos nuevos se encuentra en el grado de fusión de los lóbulos estigmáticos, su disposición, la proporción entre el largo y ancho de los lóbulos, la forma de sus márgenes y la densidad de papilas estigmáticas.

En resumen, los 16 tipos de estigmas actualmente reconocidos para Tillandsioideae (*sensu* Barfuss *et al.*, 2016) son: 1) lámina-convoluta I (guzmanoide), 2) lámina convoluta II (vrieseoide), 3) conduplicado-erecto, 4) coraliforme, 5) convoluto-obcónico, 6) conduplicado-patente, 7) conduplicado-

pinnatisecto, 8) conduplicado-espiralado, 9) convoluto-umbraculiforme, 10) cupular, 11) simple-erecto, 12) simple-patente, 13) simple-pinnatisecto, 14) simple-truncado, 15) tubo-laciniado y 16) urceolado.

La Tabla 2 muestra el cambio entre los nombres de los tipos de estigmas asignados por Barfuss *et al.* (2016) en comparación con el de sus descripciones originales y/o cambios en la distribución taxonómica de los tipos de estigmas incluidos en su estudio.

Tabla 2. Tipos de estigma descritos por diversos autores retomados por Barfuss *et al.* (2016). En algunos casos Barfuss *et al.* (2016) retomaron el mismo nombre asignados en las descripciones originales, mientras que en otros asignaron nombres nuevos. En cada caso se indica la ocurrencia de cada tipo en los géneros actualmente reconocidos para Tillandsioideae.

Nombre asignado por Barfuss <i>et al.</i> 2016	Nombre en la descripción original	Presencia en géneros actualmente reconocidos
conduplicado-erecto	conduplicado-espiralado (Leme, 2009)	<i>Alcantarea</i> y <i>Pseudalcantarea</i>
conduplicado-patente/ conduplicado-extendido	conduplicado-espiralado (Leme, 2007)	<i>Alcantarea</i> , <i>Pseudalcantarea</i> y <i>Tillandsia</i>
conduplicado-espiralado	conduplicado-espiralado (Brown y Gilmartin 1984, 1989)	<i>Racinaea</i> (antes <i>Tillandsia</i>), <i>Jagrantia</i> , <i>Lutheria</i> (antes <i>Vriesea</i>) y <i>Gregbrownia</i> (antes <i>Mezobromelia</i>)
lámina convoluta I (guzmanioide)	lámina convoluta (Brown y Gilmartin 1984, 1989)	<i>Guzmania</i> y <i>Tillandsia</i>
lámina convoluta II (vrieseoide)	lámina convoluta (Brown y Gilmartin 1984, 1989)	<i>Vriesea</i>
convoluto-umbraculiforme	lámina convoluta (Brown y Gilmartin, 1989; Till <i>et al.</i> 1997)	<i>Glomeropitcarnia</i>
coraliforme	coraliforme (Brown y Gilmartin, 1989)	<i>Lemeltonia</i> y <i>Racinaea</i> (antes <i>Tillandsia</i>)
cupular	cupular (Brown y Gilmartin 1984, 1989)	<i>Werauhia</i> (antes <i>Vriesea</i>)
simple-erecto	simple-erecto (Brown y	<i>Cipuropsis</i> , <i>Goudaea</i> (antes <i>Vriesea</i>), <i>Josemania</i> y <i>Racinaea</i> (antes

	Gilmartin, 1984, 1989)	<i>Tillandsia</i>)
simple-truncado	simple-erecto (Till, 2000)	<i>Tillandsia</i>
tubo-laciniado	tubo-laciniado (Leme y Brown 2004)	<i>Stigmatodon</i> (antes <i>Vriesea</i>)

Distribución taxonómica de los tipos de estigma en el género *Tillandsia*

Dados los cambios taxonómicos propuestos por Barfuss *et al.* (2016), en el género *Tillandsia* se reconocen actualmente seis tipos de estigma (Figura 6): 1) conduplicado-espiralado, 2) conduplicado-patente, 3) lámina-convoluta I, 4) simple-erecto, 5) simple-patente y 6) simple-truncado. Se describen como comunes los estigmas tipo simple-erecto y conduplicado-espiralado, como ocasionales a los tipos simple-patente y simple truncado, y como raros a los tipos conduplicado patente y lámina-convoluta I (Barfuss *et al.*, 2016). Cabe destacar que los distintos tipos de estigma varían menos entre menor sea la categoría taxonómica (Benzing, 2000).

A nivel de subgénero la distribución conocida de tipos de estigma es la siguiente: *Tillandsia* subg. *Aerobia*: simple-erecto y simple-patente; *Tillandsia* subg. *Anoplophytum* s.s: simple-erecto y simple-patente; *Tillandsia* subg. *Diaphoranthema*: simple-truncado; *Tillandsia* subg. *Phytarrhiza* s. str: conduplicado-espiralado; *Tillandsia* subg. *Pseudovriesea*: conduplicado-espiralado y simple-erecto; *Tillandsia* subg. *Tillandsia*: conduplicado-espiralado, conduplicado-patente (= conduplicado extendido), simple-erecto y simple-patente; y *Tillandsia* subg. *Viridantha* s.l.: lámina-convoluta I (guzmanoide) y simple-erecto (Barfuss *et al.* 2016).

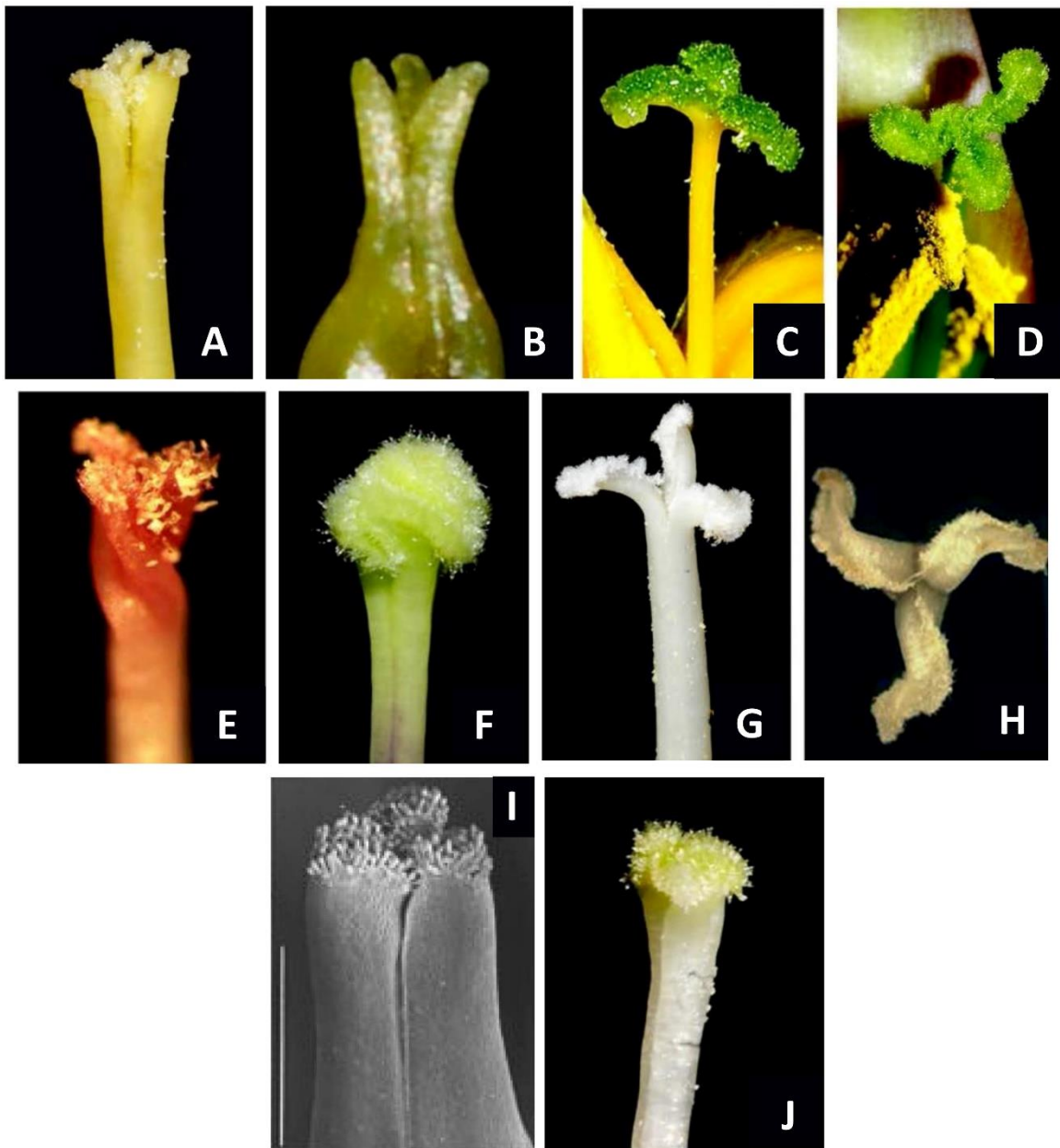


Figura 6. Tipos de estigmas presentes en *Tillandsia* (algunos de ellos ilustrados por especies de otros géneros de Tillandsioideae). A–B. Estigma simple-erecto de (A) *Goudaea chrysostachys* (E.Morren) W.Till y Barfuss, vista lateral y (B) *Catopsis floribunda* (Brongn.) L.B.Sm., vista lateral. C–D. Estigma simple-patente de (C) *Guzmania sprucei* (André) L.B.Sm., vista lateral y (D) *Tillandsia malzinei* E.Morren., vista superior. E–F. Estigma conduplicado-espiralado de (E) *Tillandsia gardneri* Lindl., vista lateral y (F) *Tillandsia fasciculata* s.l. Sw., vista lateral. G–H Estigma conduplicado-patente/conduplicado-extendido de (G) *Alcantarea heloisae* J.R.Grant, vista lateral y (H) *Alcantarea heloisae*, vista superior. I. Estigma simple-truncado de *T. castellanii* L.B.Sm, vista lateral. J. Estigma

lámina-convoluta I (guzmanoide) de *Guzmania patula* Mez y Wercklé., vista lateral. A-H y J tomado y modificado de Barfuss *et al.* (2016). I tomado y modificado de Benzing (2000).

La distribución conocida de los tipos de estigma en los complejos taxonómicos de *Tillandsia* sin asignación taxonómica formal por Barfuss *et al.* (2016) es como sigue: complejo *Tillandsia gardneri*: conduplicado-espinalado; complejo *T. biflora*: simple-erecto y conduplicado-espinalado; complejo *T. rauhii*: conduplicado-espinalado; complejo *T. australis*: conduplicado-espinalado; complejo *T. sphaerocephala*: simple-erecto; complejo *T. purpurea*: lámina-convoluta I (guzmanoide) y simple-erecto y complejo *T. disticha*: simple-erecto y conduplicado-espinalado.

García (2018) determinó el tipo de estigmas de nueve especies de *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* siguiendo la clasificación de Barfuss *et al.* (2016), sin hacer una descripción detallada de los mismos. La autora destaca algunos aspectos metodológicos necesarios para obtener micrografías de alta calidad y la observación de dos tipos distintos de estigmas, conduplicado-espinalado y simple-erecto, los más comunes dentro del subgénero. Su publicación fue realizada como parte de un servicio social en apoyo al presente trabajo.

JUSTIFICACIÓN

A pesar de los esfuerzos por caracterizar los distintos tipos y subtipos de estigma, continúan sin compararse de manera sistemática características tales como las diferencias en la disposición de los lóbulos estigmáticos, el grado de fusión en la parte basal del estigma, variaciones en la forma de las papilas estigmáticas, entre otras, que han sido mencionadas inconsistentemente como variación morfológica desde la publicación de Brown y Gilmartin (1984). El estigma es considerado por Barfuss *et al.* (2016) como uno de los caracteres diagnósticos más importantes para la taxonomía de la subfamilia y probablemente para la taxonomía de la familia completa, como ya había sido sugerido por

Brown y Gilmartin (1984). Barfuss *et al.* (2016) además mencionan que el reconocimiento de tipos y subtipos adicionales de estigmas necesita una investigación cuidadosa de las especies. Algunos autores como Varadarajan y Brown (1988) proponen que el estudio de ciertos caracteres por separado, como el grado de compactación de los lóbulos estigmáticos y la disposición de las papilas en el estigma, en conjunto con el tipo de inflorescencia, tiempos de floración y simetría y color de las flores sugieren más confiablemente los síndromes florales que la forma general del estigma, por lo que un estudio comparativo de la variación morfológica del estigma podría facilitar el entendimiento de los síndromes florales de este grupo. Un consenso en la descripción de la variación morfológica, en el cual los tipos y subtipos del estigma sean descritos de manera homogénea a través de un conjunto de caracteres informativos sería de gran importancia tanto a nivel taxonómico, como en el entendimiento de los sistemas reproductivos y de cómo se relaciona la evolución de la morfología del estigma con la diversificación del grupo.

OBJETIVOS

1. Realizar una revisión bibliográfica comparativa de términos y descripciones sobre el estigma propuestos en estudios previos para la subfamilia Tillandsioideae.
2. Generar un glosario de términos relacionados con la descripción morfológica del estigma en *Tillandsia*.
3. Describir la variación morfológica del estigma en un muestreo representativo de especies de *Tillandsia* subg. *Tillandsia* utilizando términos revisados en el presente trabajo y un formato homogéneo de descripción.

MATERIALES Y MÉTODOS

Revisión bibliográfica

Se hizo una revisión bibliográfica, incluyendo tesis nacionales e internacionales, artículos y libros publicados, enfocada en la morfología del estigma en Bromeliaceae que incorporara especies pertenecientes a Tillandsioideae. En total, se revisó la información contenida en cuatro tesis, más de 40 artículos científicos y 14 libros, todos ellos publicados entre 1934 y 2019. Se revisaron las descripciones y los términos utilizados para definir a los distintos tipos de estigma, así como la variación morfológica discutida en sus trabajos con el fin de evaluar si existía homogeneidad entre sus observaciones.

Selección y revisión de términos relativos a la morfología del estigma en *Tillandsia*

Se analizaron y contrastaron los términos utilizados en la descripción de estigmas en el género *Tillandsia* con literatura de angiospermas en general para generar un consenso de términos en forma de glosario. Debido a que la mayoría de la literatura consultada está escrita en inglés, en la mayoría de los casos, se utilizó la traducción en español de términos que emplea Moreno (1984).

Muestreo taxonómico

Se realizó un muestreo representativo de las especies de *Tillandsia* subg. *Tillandsia* representando a los principales linajes recuperados por Barfuss *et al.*, (2016) y Granados Mendoza *et al.*, (2017). Se analizaron 14 especies (véase Anexo 1), seis de ellas pertenecientes al clado K.1 y nueve al clado K.2. De una especie, *Tillandsia joel-mandinboensis* (Flores-Cruz, C. Granados y Vázquez-Hurtado, 2020), se desconoce su ubicación dentro de estos clados debido a que no han sido muestreadas en estudios filogenéticos, sin embargo, por su morfología general aquí son consideradas como pertenecientes al subgénero *Tillandsia*.

Colecta e identificación de ejemplares botánicos

Los estigmas se obtuvieron de flores frescas provenientes de colectas realizadas en campo durante junio y agosto de 2018, de una colección de flores preservadas en líquido pertenecientes a colectas anteriores realizadas por Carolina Granados Mendoza, así como de plantas cultivadas en el Centro Universitario de Investigación y Conservación de Bromelias Mexicanas (CUCIBROM). Las flores frescas se fijaron y almacenaron en etanol al 70% para su posterior procesamiento.

La identificación se realizó a través de los ejemplares herborizados con ayuda de trabajos taxonómicos de bromelias incluyendo floras de distintos estados del país (Pulido-Esparza *et al.*, 2004; Espejo-Serna *et al.*, 2005; Rzedowski y Rzedowski, 2010; Diego-Escobar *et al.*, 2013; Espejo-Serna y López-Ferrari, 2014; González-Rocha *et al.*, 2016). Se elaboraron tarjetas florales de las flores disectadas para observar caracteres florales necesarios para la identificación a nivel de especie.

Microscopía electrónica de barrido

Se separaron de uno a dos estigmas por ejemplar bajo un microscopio estereoscópico con un escalpelo. Los estigmas ya escindidos se deshidrataron en una serie de lavados en etanol de diez minutos cada uno a concentraciones de 10, 30, 50, 70, 90 y 100% para su posterior secado a punto crítico con CO₂. Las muestras se colocaron encima de un portamuestras de forma perpendicular con cinta de carbono especial para su posterior recubrimiento en oro.

La observación de los estigmas se realizó en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (I) del Instituto de Biología de la UNAM perteneciente al Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO). Las imágenes se tomaron a 10 kV usando un microscopio electrónico Hitachi SU1510. Se observó la forma general del estigma, el arreglo de los lóbulos estigmáticos, así

como detalles de las papilas estigmáticas, se tomaron micrografías en al menos tres ángulos distintos: dos laterales y uno superior, usando enfoques desde 30X hasta 250X.

Se creó una colección del registro fotográfico de las observaciones realizadas. La comparación de la variación morfológica de los estigmas procesados se realizó a partir de estas imágenes al comparar su correspondencia morfológica con las figuras y descripciones más recientes para *Tillandsia* utilizadas por Barfuss *et al.* (2016), intentando clasificar a los estigmas según su tipo más cercano (simple-erecto, lámina-convoluta I, simple-patente, conduplicado-espinalado, conduplicado-patente y simple-truncado).

Además, se realizaron descripciones morfológicas homogéneas utilizando los términos revisados en el presente trabajo (glosario). Términos como “densamente papilado” fueron omitidos de la comparación por falta de una definición o delimitación clara de dichas características.

RESULTADOS

Uso de términos en la literatura relativos a la morfología del estigma en Tillandsioideae

Se encontraron 16 publicaciones entre 1934 y 2019 que al menos en alguna parte de su contenido fue discutida la descripción o caracterización de estigmas de especies de la subfamilia Tillandsioideae y 11 publicaciones con información de especies del género *Tillandsia*.

Entre las primeras descripciones morfológicas de estigmas de bromelias se encuentran las de Mez (1935), quien no definió tipos de estigma como tal, sino que utilizó algunos términos como infundibuliforme-conchado, obtuso, corto y estipitifforme para describir la morfología de esta estructura en Tillandsioideae. Solo a partir de la clasificación de Brown y Gilmartin (1984; 1989), basada en sus propias observaciones y la recopilación de trabajos anteriores, es que comenzaron a reconocerse diferentes tipos de estigmas.

De toda la literatura consultada, sólo en los trabajos de Brown y Gilmartin (1984; 1989) y Barfuss *et al.*, (2016) se realizó una revisión o caracterización más enfocada a la morfología de estigmas. Comparando ambos trabajos se encontró que el uso de la mayor parte de la terminología ha sido consistente, con algunas excepciones descritas a continuación.

Barfuss *et al.*, (2016) no utilizan los términos línea y superficie estigmática como sí lo hacen Brown y Gilmartin (1984, 1989), pero agregan a sus descripciones nociones de tamaño relativo para los lóbulos estigmáticos al usar términos como elongado, ensanchado y acortado. Además, Barfuss *et al.*, (2016) describen de una manera más minuciosa los detalles de la forma de los lóbulos y los márgenes estigmáticos, mientras que Brown y Gilmartin (1984, 1989) se enfocan más en la disposición de los lóbulos estigmáticos.

Se encontraron publicaciones donde se retoman los nombres utilizados por Brown y Gilmartin (1984; 1989) para describir los estigmas de sus grupos de estudio (Gardner, 1986; Till y Barfuss, 2006; Leme, 2007; 2008a; 2008b; 2012; Flores-Cruz y Diego-Escobar, 2008; Leme y Kollmann, 2009; 2013; Luther, 2009; Donadío 2013) y trabajos en los que se emplean solo algunos de los términos utilizados por Brown y Gilmartin (1984, 1989), sin mencionar un tipo específico de estigma (Ehlers y Till, 2008; Pinzón *et al.*, 2011; Pinzón, 2012).

Algunas publicaciones no sólo describen los estigmas sino también discuten la variación morfológica observada (Varadarajan y Brown, 1988; Brown y Gilmartin, 1989; Gilmartin *et al.*, 1989; Till *et al.*, 1997; Benzing, 2000; Vervaeke *et al.*, 2003; Barfuss *et al.*, 2005; Leme, 2009; Barfuss, 2012; Carvalho *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2016), la posible relación entre la morfología del estigma y las relaciones filogenéticas con otros grupos o patrones de distribución taxonómica de los tipos de estigma (Brown y Gilmartin, 1989; Benzing, 2000; Vervaeke *et al.*, 2003; Barfuss *et al.*, 2005; Till y Barfuss, 2006; Leme, 2009; Barfuss, 2012; Carvalho *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2016).

Algunos autores utilizan nuevos términos en relación a Brown y Gilmartin (1984 y 1989) para describir la forma general del estigma (elipsoide, subcilíndrico, extendido-contorto y subextendido-recurvado), los lóbulos estigmáticos (infundibuliforme, crenulado, subentero y anchamente espatulado) y los márgenes de dichos lóbulos (pinnatisecto, undulado, festoneado, festoneado-lacerado y crenulado). Esto denotaba diferencias relevantes con respecto a los tipos de estigma caracterizados anteriormente (Barfuss, 2012; Leme y Kollmann, 2009; 2013).

Al analizar dichas fuentes bibliográficas y contrastar los términos morfológicos y las imágenes de cada autor se detectaron algunas inconsistencias (Figuras 7-11). En algunos casos se observó que la descripción morfológica difería de la representación gráfica presentada en los trabajos. En la Figura 7A se muestra la fotografía del estigma de *Wallisia cyanea* (antes *Tillandsia lindeni*), clasificado por

Brown y Gilmartin (1989) como conduplicado-espinalado. Aunque la postura conduplicada es difícil de observar si las papilas son muy abundantes, no se observa una orientación espinalada con respecto al estilo como eje de referencia sino, más bien, una orientación erecta. Solamente en el ápice de cada lóbulo individual hay indicios de espinalización, pero nótese que en este caso el eje de referencia no es el aparato estigmático sino cada lóbulo por separado en sí.

Según las descripciones hechas por los mismos autores en una publicación anterior (Brown y Gilmartin, 1984), el estigma tiene características más similares a un tipo simple-erecto (línea estigmática localizada a lo largo del margen distal de cada lóbulo estigmático que queda dispuesta de manera interna en orientación oblicua donde se observan las papilas estigmáticas; Figura 7A). Además, se observa que existe una diferencia en el sentido de la espinalización entre los estigmas de *W. cyanea* (Figura 7A) que es dextrorso (gira de izquierda a derecha) y los otros dos ejemplos (Figuras 7B y C) que son sinistrorsos (giran de derecha a izquierda).

Barfuss *et al.* (2016) incluyeron a dos estigmas del género *Wallisia* (no mostrado), que morfológicamente son muy similares a la Figura 7A, pero son considerados como un nuevo tipo de estigma llamado conduplicado-pinnatisecto que además sirve como carácter diagnóstico del género *Wallisia*.

En otras ocasiones la distinción de dos categorías en una característica fue ambigua como la densidad de papilas estigmáticas entre los estigmas tipo conduplicado-patente y simple-patente (Barfuss *et al.*, 2016; Figura 8). Para Barfuss *et al.* (2016) existen dos categorías, densamente papilado (Figuras 8 C-D) y papilado (Figuras 8 A-B). Sin embargo, no existe un criterio cuantitativo para distinguir una de otra por lo que su división resulta ambigua.

En el caso de los estigmas tipo simple-erecto es más evidente la amplia variación morfológica aceptada por distintos autores o un mismo autor, tanto en la forma de los lóbulos y su arreglo, como la forma de las papilas estigmáticas (Figura 9). Por ejemplo, en el caso del estigma de *T. bergeri* clasificado por Benzing (2000) como simple-erecto (Figura 9E), la orientación de casi 90° respecto a un eje central correspondería más bien al tipo simple-patente de Barfuss *et al.* (2016). Barfuss *et al.* (2016) reclasificaron una de las variaciones reconocidas por Benzing (2000) como simple-erecto (Figura 9F) a un nuevo tipo denominado simple-truncado.

Se encontró una incongruencia representada visualmente por dos autores distintos para el estigma de *Tillandsia malzinei* (Figura 10). Mientras que Brown y Gilmartin (1989) clasifican su estigma como simple-erecto, Barfuss *et al.*, (2016) lo clasifican como simple-patente. A pesar de que ambos son tipos simples, los lóbulos estigmáticos en Brown y Gilmartin (1989) tienen una apariencia involuta, respecto al eje central dado por el estilo (Figura 10A), mientras que el de Barfuss *et al.* (2016) es lo contrario, una postura revoluta y evidentemente extendida (Figura 10B).

El tipo lámina-convoluta fue considerado inicialmente como uno solo (Figura 11) hasta que Barfuss *et al.* (2016) separan dicha variación en los tipos lámina-convoluta I (guzmanioide; Figura 11G) y lámina-convoluta II (vrieseoide; Figuras 11H-I) por diferencias en la fusión (libre vs. ± fusionados), orientación respecto a un eje central (erecto a subextendidos vs. extendidos), amplitud (± ensanchados vs. fuertemente ensanchados) diferentes grados de plegamiento respecto a un eje longitudinal (ligeramente convoluto vs. convoluto) de los lóbulos estigmáticos, así como la forma general del estigma (capitado a estrechamente infundibuliforme vs. infundibuliforme a umbraculiforme o “forma de paraguas”).

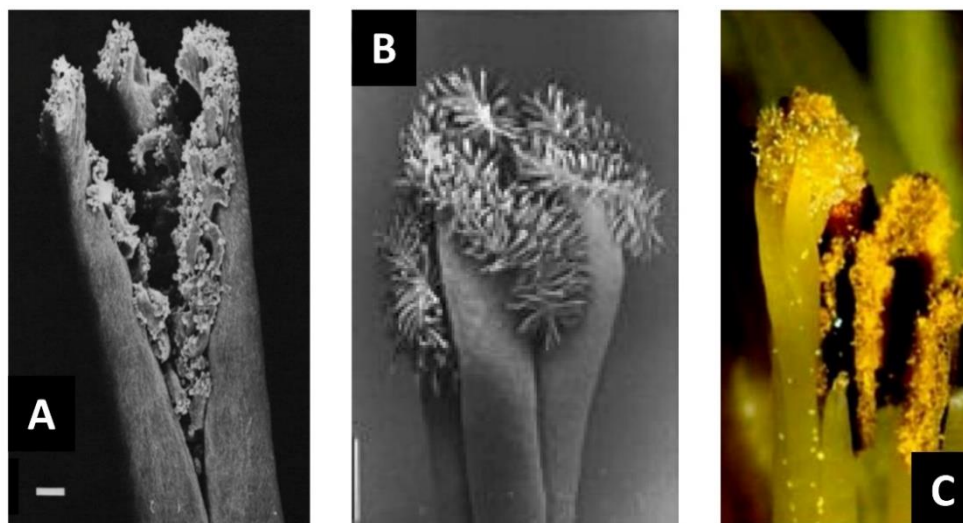


Figura 7. Estigmas tipo conduplicado-espiralado según tres autores distintos. (A) *Wallisia cyanea* (antes *Tillandsia lindenii*), vista lateral. (B) *Tillandsia x polita* L.B.Sm., vista lateral (C) *Gregbrownia lyman-smithii* (Rauh y Barthlott) W.Till y Barfuss, vista lateral. A. tomado de Brown y Gilmartin (1989). B. tomado de Benzing (2000) y C. tomado de Barfuss *et al.* (2016).

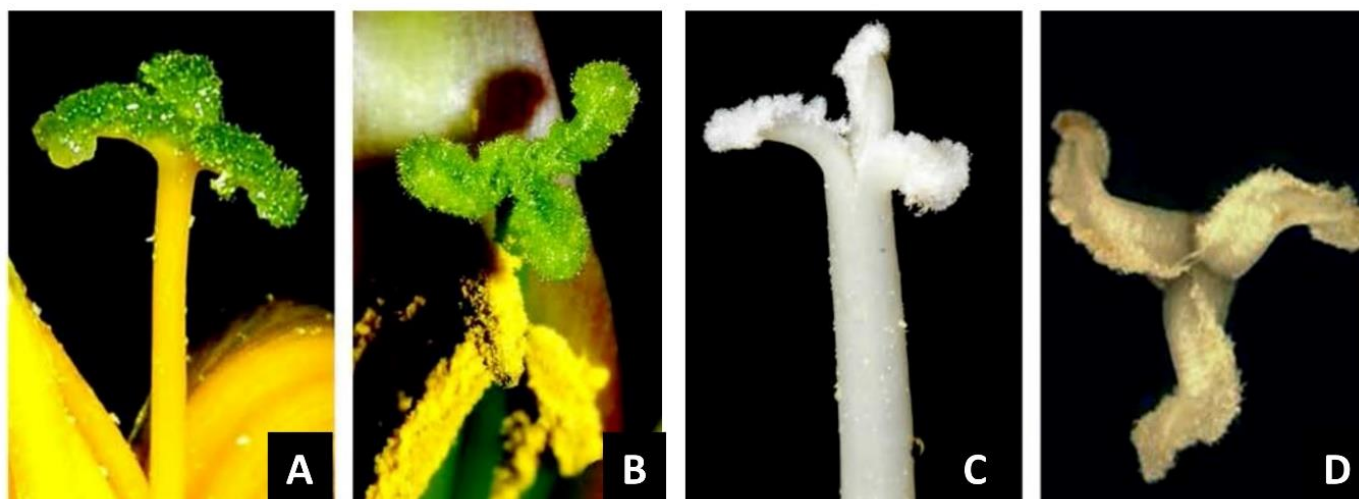


Figura 8. Comparación entre estigmas conduplicado-patentes y simple-patentes. A y B. simple-patente: (A) *Guzmania sprucei*, vista lateral y (B) *Tillandsia malzinei*, vista superior. C y D. conduplicado-patente de *Alcantarea heloisae*: (C) vista lateral y (D) vista superior. Tomado de Barfuss *et al.* (2016).

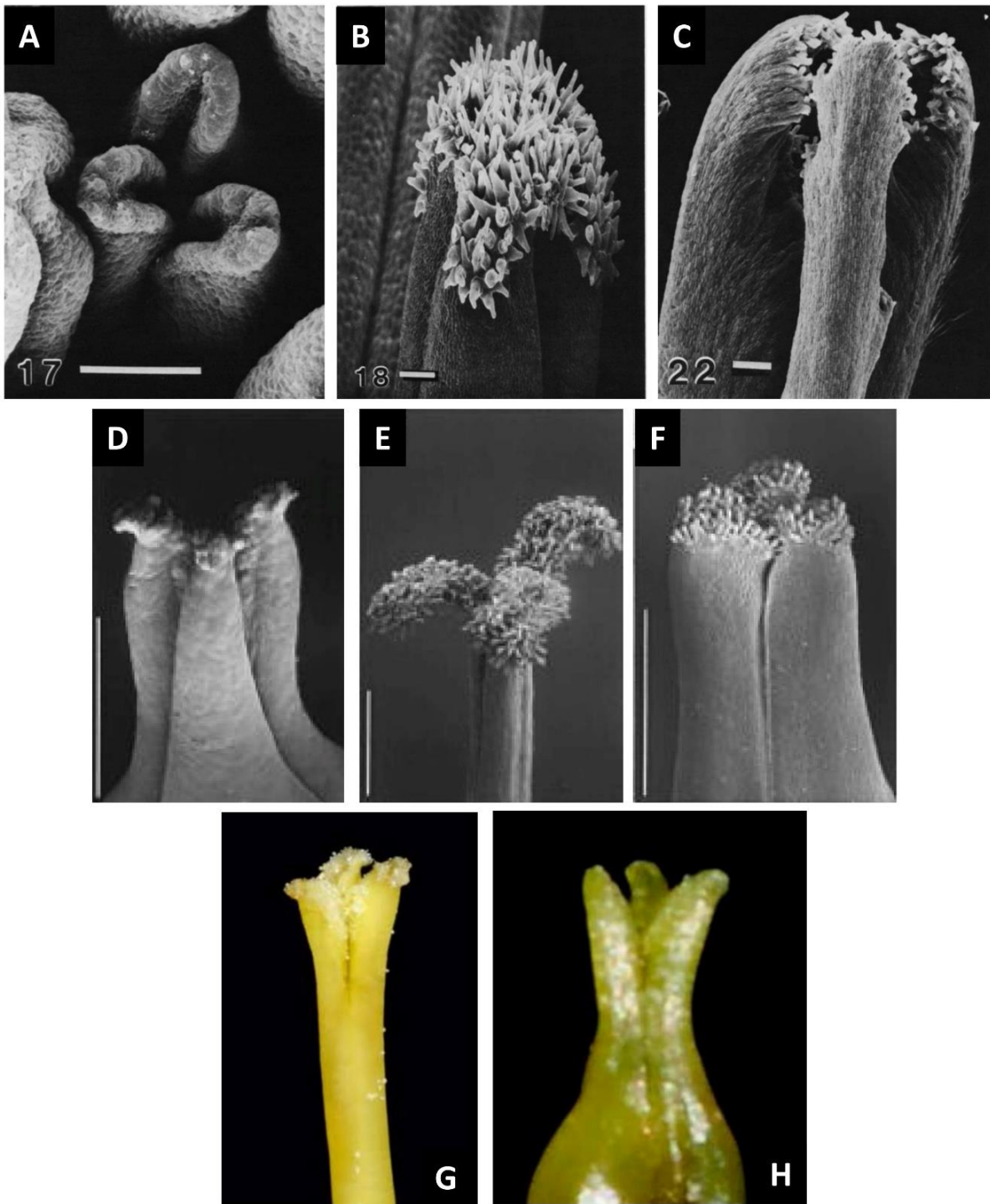


Figura 9. Estigmas tipo simple-erecto según tres autores distintos. (A) *Catopsis nitida* (Hook.) Griseb., vista superior. (B) *Tillandsia duratii* Vis., vista lateral. (C) *T. malzinei*, vista lateral. (D) *C. nutans* (Sw.) Griseb., vista lateral. (E) *T. bergeri* Mez., vista lateral. (F) *T. castellanii*, vista lateral. (G) *Goudea*

chrysostachys, vista lateral. (H) *C. floribunda*, vista lateral. A-C tomado de Brown y Gilmartin (1989). D-F tomado de Benzing (2000). G y H tomado de Barfuss *et al.* (2016).



Figura 10. Comparación entre la representación del estigma de *Tillandsia malzinei* según dos autores distintos. (A) Vista lateral, tomado de Brown y Gilmartin (1989). (B) Vista superior, tomado de Barfuss *et al.* (2016).

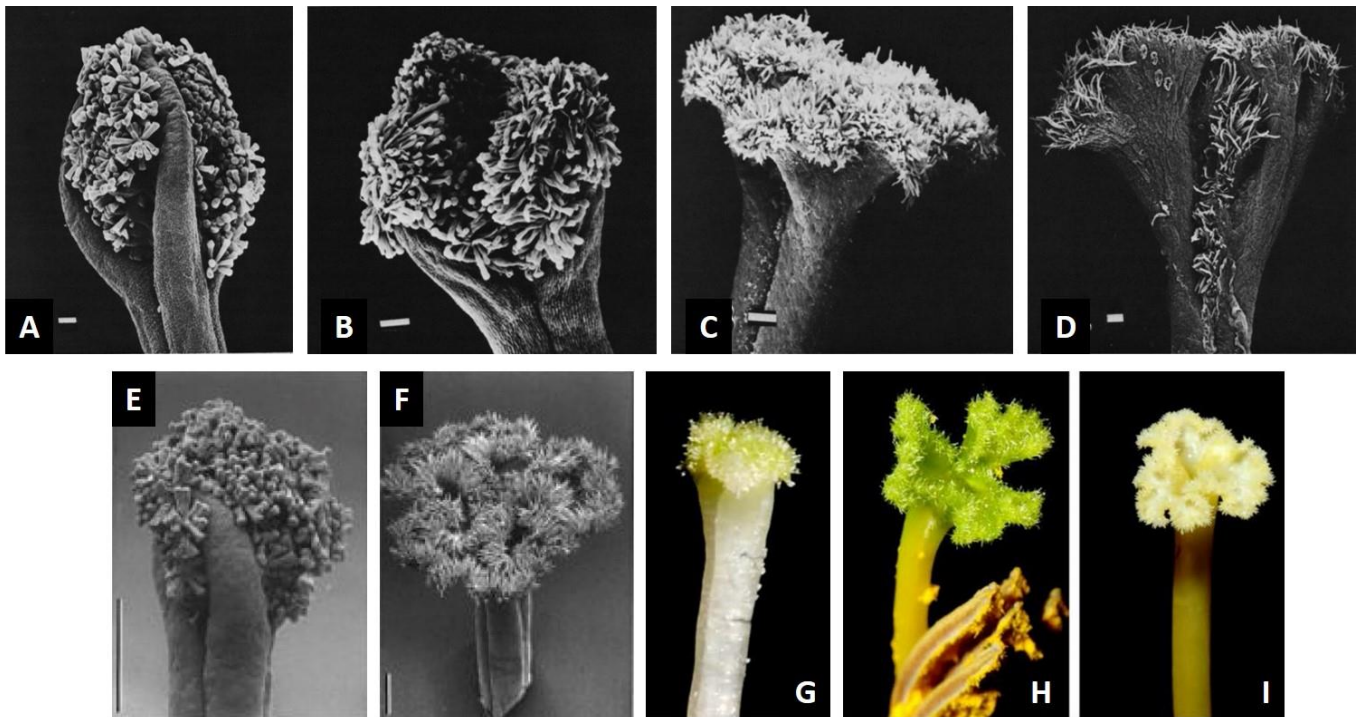


Figura 11. Estigmas tipo lámina-convoluta según tres autores distintos. (A) *Guzmania dissitiflora* (André) L.B.Sm., vista lateral (B) *G. patula*, vista superior. (C) *Vriesea geniculata* (actualmente

Alcantarea geniculata (Wawra) J.R.Grant), vista lateral. (D) *V. incurvata* Gaudich., vista lateral. (E) *G. sanguinea*, (André) André ex Mez, vista lateral. (F) *V. simplex* (Vell.) Beer., vista superior. (G) lámina convoluta I (guzmanoide): *G. patula*, vista lateral. H-I. lámina convoluta II (vrieseoide): (H) *V. psittacina* (Hook.) Lind, vista lateral e (I) *V. jonghei* (K. Koch) E. Morren, vista lateral. A-D tomado de Brown y Gilmartin (1989). E-F tomado de Benzing (2000). G-I tomado de Barfuss *et al.* (2016).

Además de la heterogeneidad que puede encontrarse entre distintos autores para describir morfológicamente a los estigmas del mismo grupo taxonómico, también existe una falta de homogeneidad en las descripciones dentro de una misma publicación como ocurre en el caso de Barfuss *et al.* (2016; Tabla 3). Se observa que entre los distintos tipos de estigma existen características identificadas como “-” sin un equivalente que permita contrastar la misma característica en todos los tipos.

Tabla 3. Términos utilizados en la descripción y caracterización de estigmas de *Tillandsia* por Barfuss *et al.* (2016). Los términos se clasifican en dos categorías de acuerdo con la estructura a la cual se aplican: aparato estigmático y lóbulos estigmáticos.

		Simple-erecto	Conduplicado- espiralado	Lámina-convoluta I (guzmanoide)	Conduplicado- patente/extendido	simple-patente	simple- truncado
Aparato estigmático	<u>Forma general</u>	-	-	Capitado a estrechamente infundibuliforme	-	-	-
	<u>Margen</u>	Entero a crenulado Recto a ligeramente ondulado	-	Ondulado	-	Entero a crenulado Recto a ligeramente ondulado	Enteros
Lóbulos estigmáticos	<u>Forma</u>	Plana a navicular	± ensanchados	± ensanchados	Elongados	Elongados Plana a navicular	“curtate” (acortados) ± horizontalmente truncados En forma de “U”
	<u>Fusión</u>	Libres	Libres	Libres	Libres	Libres	Libres
	<u>Orientación (ángulo de divergencia)</u>	Erecta a sub-extendida	Erectos a sub-extendidos	Erectos a sub-extendidos	Extendidos	Extendidos	± erectos
	<u>Orientación (giro respecto al eje central)</u>	-	espiralada apretado a ± abiertamente contortos	-	± espiralados	-	-
	<u>Postura</u>	-	Conduplicada	Ligeramente convolutos	Conduplicados	-	-
	<u>Densidad de papilas</u>	Papilado	Papilado	Densamente papilado	Densamente papilado	Papilado	Densamente papilado

Glosario de términos relativos al estigma en *Tillandsia*

Se utilizaron siete estudios, diccionarios y glosarios especializados y no especializados en bromelias (Padilla, 1977; Moreno, 1984; Font Quer, 2000; Beentje y Williamson, 2010; Allaby, 2015; Barfuss *et al.*, 2016) para obtener el consenso de los términos empleados en estudios previos en la descripción de estigmas de especies de *Tillandsia* y para definir otras características observadas en las fotografías de microscopía electrónica de barrido de la siguiente sección.

Se identificaron 33 términos relativos a la descripción morfológica de estigmas útiles para la caracterización del muestreo realizado en este trabajo. Los términos se clasificaron en ocho categorías distintas en su mayoría basadas en los criterios de Radford y Caddell (1986). El consenso de las definiciones se muestra en la Tabla 4. Para una referencia visual clara de la mayoría de los términos puede consultarse a Moreno (1984).

Se retomó un total de 12 términos de las descripciones bibliográficas consultadas en la sección anterior (capitado, obovoide, infundibuliforme, entero, ondulado, libre, conduplicado, contorto, convoluto, espiralado, patente y erecto) mientras que los otros 21 términos propuestos son los términos botánicos aceptados más similares a lo que morfológicamente se observó y que aquí se proponen como los más adecuados para la descripción detallada de los estigmas de *Tillandsia*.

La categoría de disposición individual o en conjunto de los lóbulos estigmáticos se distribuye en tres divisiones: arreglo, postura y orientación. Cada división hace referencia a la posición de los lóbulos tomando en cuenta una referencia distinta. Es decir, cómo se dispone un lóbulo estigmático con respecto a otro (arreglo), cómo se dispone un lóbulo estigmático con respecto a su propio eje longitudinal (postura) o cómo se encuentran los lóbulos en conjunto respecto a un eje central de referencia (orientación).

El término *ápice* en lóbulos estigmáticos se refiere a la parte más distal de la estructura que pueda observarse y el término *margin* hace referencia al borde del lóbulo estigmático que usualmente puede distinguirse porque delimita la distribución de las papilas estigmáticas.

Tabla 4. Glosario de términos utilizados en estudios previos para la descripción de estigmas de especies pertenecientes a *Tillandsia* y términos propuestos. Definiciones modificadas de Padilla, 1977; Moreno, 1984; Radford y Caddell, 1986; Font Quer, 2000; Beentje y Williamson, 2010; Allaby, 2015 y Barfuss *et al.*, 2016.

Aparato estigmático	
Formas tridimensionales	
Capitado “capitate”	Con forma de cabeza
Coclear “cochlear”	Retorcido como el caparazón de un caracol
Cupuliforme “cupuliform”	Con forma de copa con el borde distal más o menos truncado, no lobulado
Elipsoide	Figura más larga que ancha, de mayor diámetro en el punto medio de la estructura
Flabeliforme “flabelliform”	En forma de abanico
Turbinada “turbinate”	En forma de cono invertido, estrecho en su base y ancho en su ápice
Umbraculiforme “umbraculiform”	En forma de paraguas
Margen	
Entero “entire”	Sin ningún tipo de diente o incisiones
Crenulado (<i>sensu</i> Barfuss <i>et al.</i> 2016)	finamente de dientes redondos o festoneados
Ondulado “undulate”	Con una serie de curvas verticales en ángulo recto con el eje central
Orientación (giro)	
Espiralado	Retorcido alrededor de un eje central
Recto	Sin curva o ángulo
Lóbulos estigmáticos	
Fusión	
Cohesionado “coherent”	Con los órganos o las partes unidas, pero sólo superficialmente sin continuidad histológica

Libre “free”	Con los órganos o partes no unidos, separados uno de otros
Ángulo de divergencia respecto al eje central del aparato estigmático	
Adpreso “adpressed”	Estructura dirigida hacia el ápice de un eje vertical de referencia con un ángulo de divergencia de 15° aproximadamente
Ascendente “ascending”	Dirigido hacia arriba con un ángulo de divergencia de 16-45° respecto al eje vertical de referencia
Difuso “diffuse”	Dirigido hacia arriba con un ángulo de divergencia de 46 a 75° con el eje vertical o de referencia
Divaricado/divergente/patente “divaricate/divergent/patent”	Más o menos extendido horizontalmente con un ángulo de divergencia de 75° a 105° respecto al eje vertical de referencia
Erecto “erect”	Vertical, dirigido directamente hacia arriba
Arreglo en conjunto	
Contorto “contort” (Orientación)	Cada unidad de un verticilo con su margen oblicuo y sobrepuesto sobre la siguiente
Convoluta “convolute” (Arreglo)	Con las partes enrolladas longitudinalmente, o con los extremos sobrelapados. Excepto para Brown y Gilmartin (1984) que lo ocuparon para referirse a que los lóbulos se encuentran densamente plegados
Imbricado “imbricate” (Arreglo)	Con los márgenes o bordes sobrepuestos
Sinistrovoluble “twining” (orientación)	Que crece en forma espiralada de la derecha hacia la izquierda alrededor de un eje de referencia
Valvado “valvate” (Arreglo)	Con los márgenes de los miembros apenas unidos o en contacto entre sí, sin que ninguna de ellas se coloque encima o debajo de la inmediata
Orientación respecto al eje del propio lóbulo estigmático	
Recta	Sin ninguna curva o ángulo evidente
Decurvado “recurved”	Curvado hacia atrás
Postura individual	
Conduplicado “conduplicate”	Doblado a lo largo del eje central longitudinal de manera que las caras ventrales o dorsales están una frente a la otra
Ápice	
Agudo “acute”	Con márgenes rectos o convexos que terminan en ángulo de 45 a 90°.
Cordiforme	En forma de corazón
Obtuso “obtuse”	Con el margen distal recto a convexo, formando un ángulo terminal de más de 90°.

Truncado “truncate”	Que remata en un borde transversal, como si se hubiera cortado
Papilas estigmáticas	
Forma tridimensional	
Lageniforme “lageniforme”	Con forma de botella
Cilíndrica “cylindric”	Con forma de cilindro

Variación morfológica del estigma en especies selectas de *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*

Se procesaron y observaron estigmas de 17 taxa y un posible híbrido pertenecientes a *Tillandsia* subg. *Tillandsia*. En algunos casos se incluyó más de un individuo por especie debido a que se observó variación morfológica al interior de la especie [i.e. *Tillandsia caput-medusae* (E.Morren), *Tillandsia juncea* (Ruiz & Pav.) y *Tillandsia schiedeana* (Steud.)]. Para describir la variación morfológica encontrada se retomaron algunos términos usados en estudios previos (Tabla 4), en particular aquellos con definiciones precisas, y se adoptaron términos revisados en el presente trabajo (Tabla 3).

Las descripciones se homogeneizaron, incluyendo detalles sobre la forma general del estigma, lóbulos estigmáticos, márgenes estigmáticos y papilas estigmáticas (Tabla 4).

Parte de la variación morfológica observada se encontró en las papilas estigmáticas (forma tridimensional) y la porción basal de los lóbulos estigmáticos (orientación y fusión) y, por ende, fue agregada en las descripciones finales ya que ha sido pobremente descrita según lo sugiere la revisión bibliográfica realizada. Debe aclararse que la variación morfológica del estigma que se describe en el presente documento sólo corresponde a la observada en el muestreo taxonómico descrito en Materiales y Métodos y no pretende ser una descripción exhaustiva de toda la variación existente en *Tillandsia* subg. *Tillandsia* sino más bien una referencia para homogeneizar las descripciones de esta estructura en el grupo.

Se caracterizó un total de siete tipos de estigmas dentro del grupo de estudio, dos de ellos corresponden a los tipos de estigma descritos por Barfuss *et al.* (2016) como simple-erecto y simple-patente, mientras que los otros cinco estigmas se proponen en este trabajo como variaciones del tipo conduplicado-espinalado *sensu* Barfuss *et al.* 2016 (i.e. conduplicado-espinalado contorto, conduplicado-espinalado imbricado, conduplicado-espinalado valvado, conduplicado coclear y conduplicado flabeliforme). A continuación, se describen las características de los siete tipos de estigmas observados.

Estigma simple-erecto

Aparato estigmático cupuliforme con márgenes enteros, también crenulados (*sensu* Barfuss *et al.*, 2016) y una orientación recta. Lóbulos cohesionados, con una orientación erecta respecto al eje central del estigma, un arreglo valvado entre lóbulos, una orientación recta respecto al propio eje del lóbulo, una postura individual adpresa y un ápice obtuso. Las papilas estigmáticas tienen una forma cilíndrica y su distribución es central con respecto al eje central del aparato estigmático (Figura 12). Se identificó a *Tillandsia juncea* y a *T. ionantha* (Planch.) con este tipo de estigma.

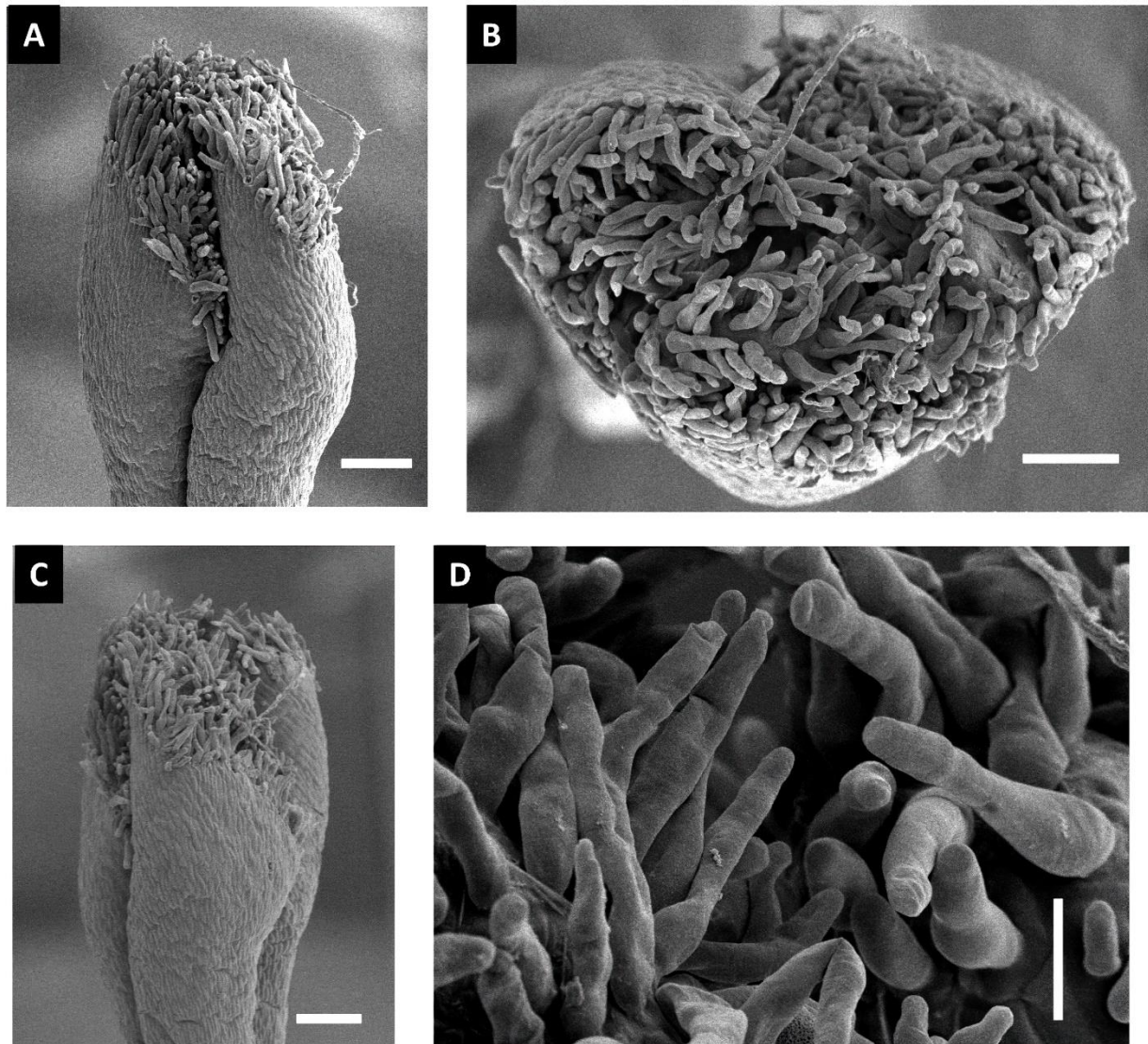


Figura 12. Estigma simple-erecto de *Tillandsia juncea* (Granados Mendoza, 818). Vista lateral (A y C) y superior (B) de aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Estigma simple-patente

Aparato estigmático elipsoide, con márgenes enteros a crenulados (*sensu* Barfuss *et al.*, 2016) con una orientación recta. Lóbulos libres con una orientación difusa respecto al eje central del estigma, un arreglo indefinido, una orientación decurvada respecto al propio eje del lóbulo, una postura adpresa de cada

lóbulo y un ápice cordiforme. Las papilas estigmáticas tienen una forma cilíndrica y una distribución indefinida (Figura 13). Se identificó a *Tillandsia limbata* (Schltdl.) con este tipo de estigma.

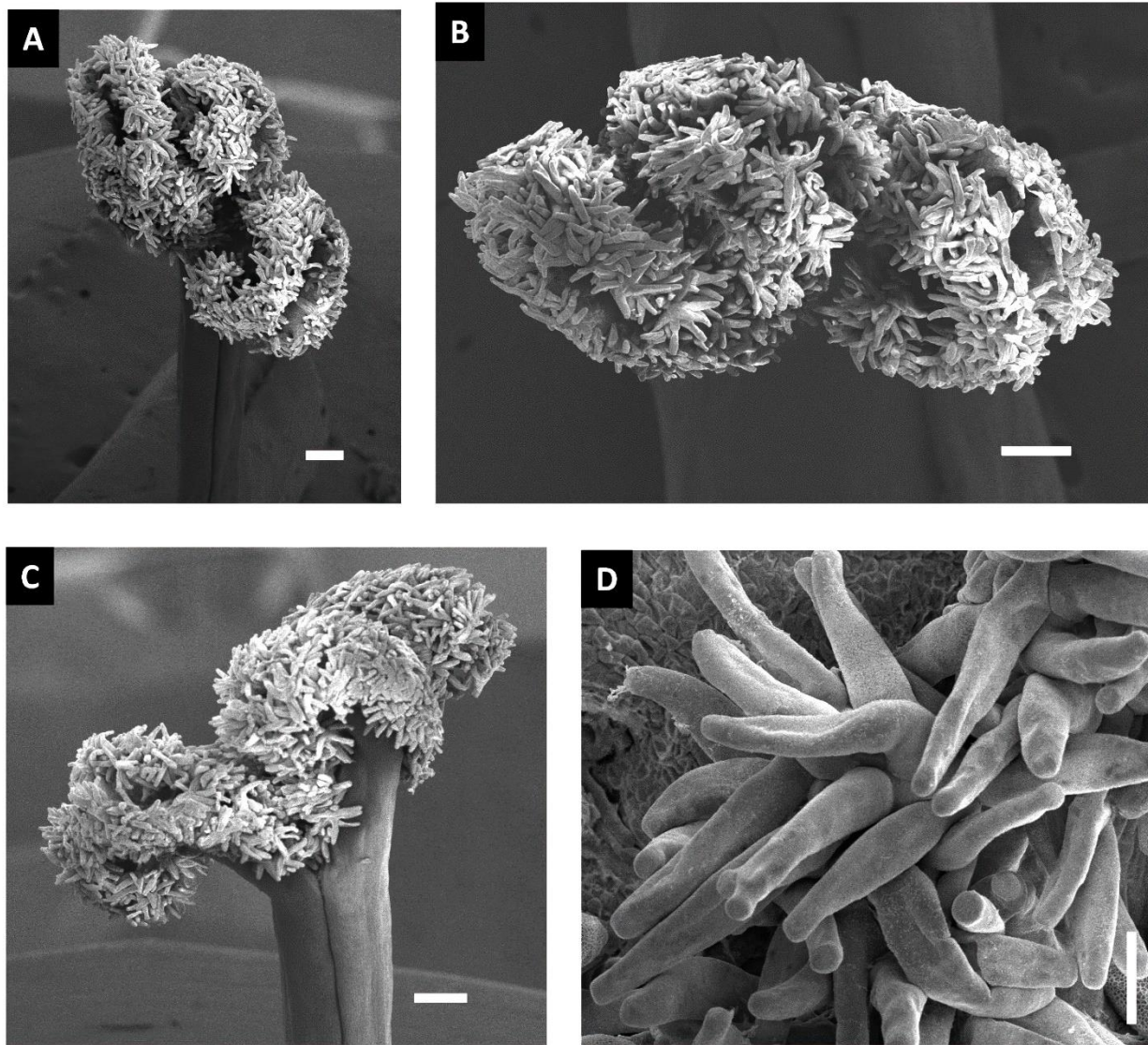


Figura 13. Estigma simple-patente de *Tillandsia limbata* (Granados Mendoza, 824). Vista lateral (A y C) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Estigma conduplicado-espiralado contorto

Aparato estigmático turbinado, rara vez capitado, con márgenes enteros y una orientación espiralada. Lóbulos cohesionados, con una orientación erecta a ascendente respecto al eje central del estigma, con un arreglo contorto y una orientación recta respecto al propio eje del lóbulo; lóbulos individuales con arreglo conduplicado y ápices obtusos. Las papilas estigmáticas son cilíndricas y tienen una distribución indefinida (Figura 14). Se identificó a *Tillandsia tricolor* (Schltdl. & Cham.), *T. fasciculata*, *T. caput-medusae*, *T. inopinata* (Espejo, Lopez-Ferrari & W Till) y *T. schiedeana* x *T. juncea* con este tipo de estigma.

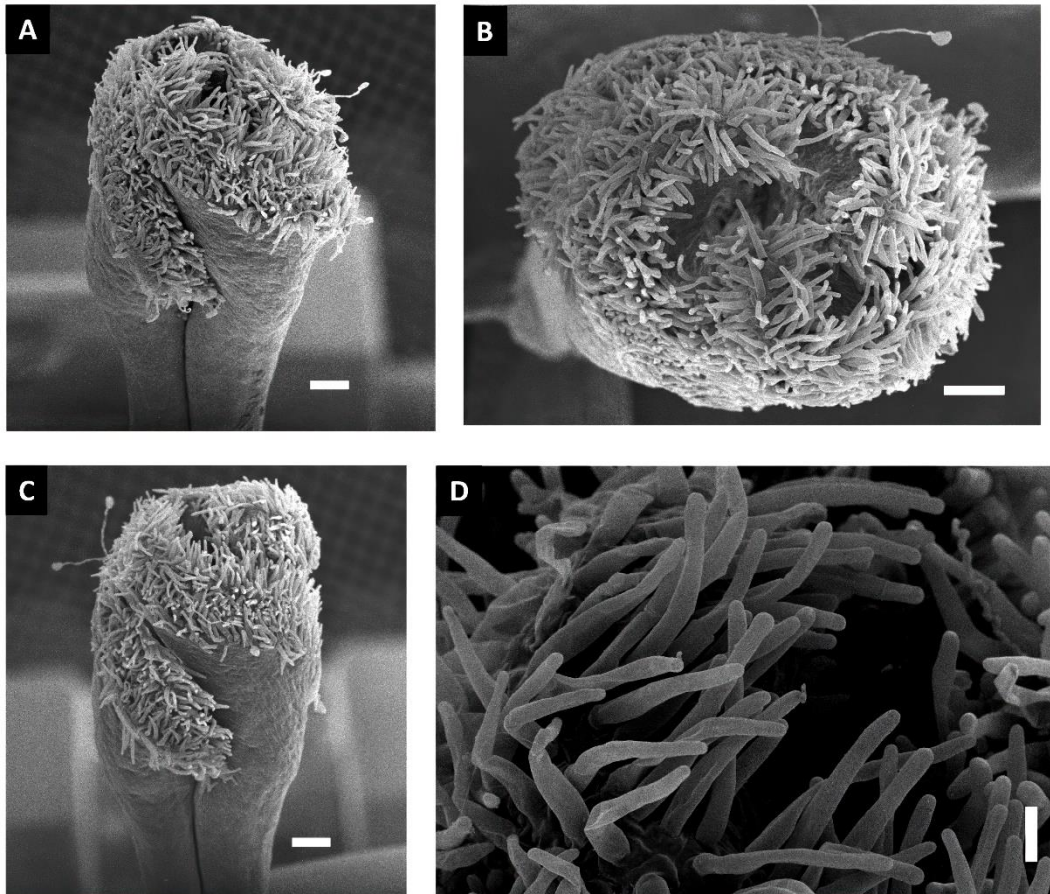


Figura 14. Estigma conduplicado-espiralado contorto de *Tillandsia fasciculata* (Granados Mendoza, 868). Vista lateral (A y C) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Estigma conduplicado-espiralado imbricado

Aparato estigmático cupuliforme con márgenes enteros u ondulados, con una orientación espiralada. Lóbulos libres, con una orientación erecta a difusa respecto al eje central del estigma, un arreglo imbricado y una orientación recta respecto al propio eje del lóbulo; lóbulos individuales conduplicados con ápices agudos a obtusos. Las papilas estigmáticas son de forma cilíndrica y su distribución es indefinida (Figura 15-16). Se identificó a *Tillandsia balbisiana* (Schult. & Schult.f.), *T. brachycaulos* (Schltdl.), *T. caput-medusae*, *T. punctulata* (Schltdl. & Cham.) y *T. roseoscapa* (Matuda) con este tipo de estigma.

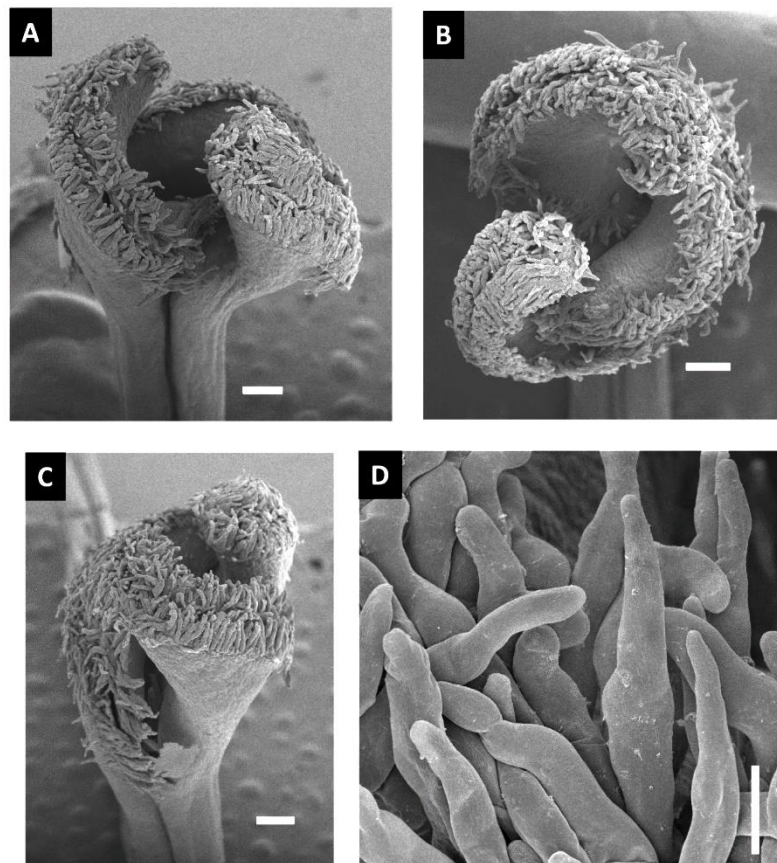


Figura 15. Estigma conduplicado-espiralado imbricado de *Tillandsia brachycaulos* (Flores-Cruz, 1758). Vista lateral (A y C) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

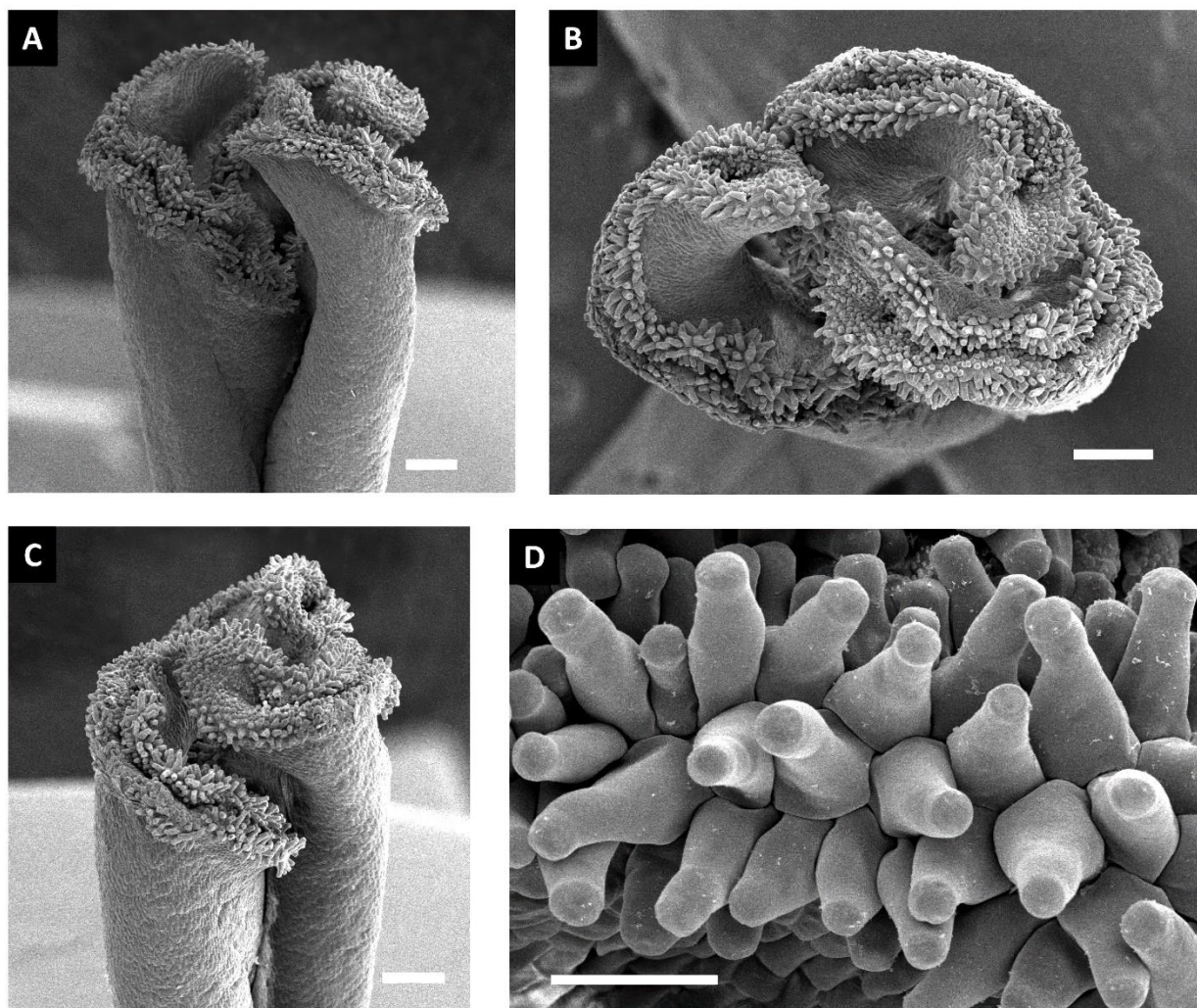


Figura 16. Estigma conduplicado-espiralado imbricado de *Tillandsia roseoscapa* (Salazar, 9487). Vista lateral (A y C) y superior del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Estigma conduplicado-espiralado valvado

Aparato estigmático sin una forma definida, márgenes enteros y con una orientación espiralada. Lóbulos cohesionados, con una orientación erecta respecto al eje central del estigma, un arreglo valvado y una orientación recta respecto al propio eje del lóbulo; lóbulos conduplicados con sus ápices truncados. Las

papilas estigmáticas tienen una forma cilíndrica y una distribución indefinida (Figura 17). Se identificó a *Tillandsia gymnobotrya* (Baker) y a *T. macdougallii* (L.B.Sm.) con este tipo de estigma.

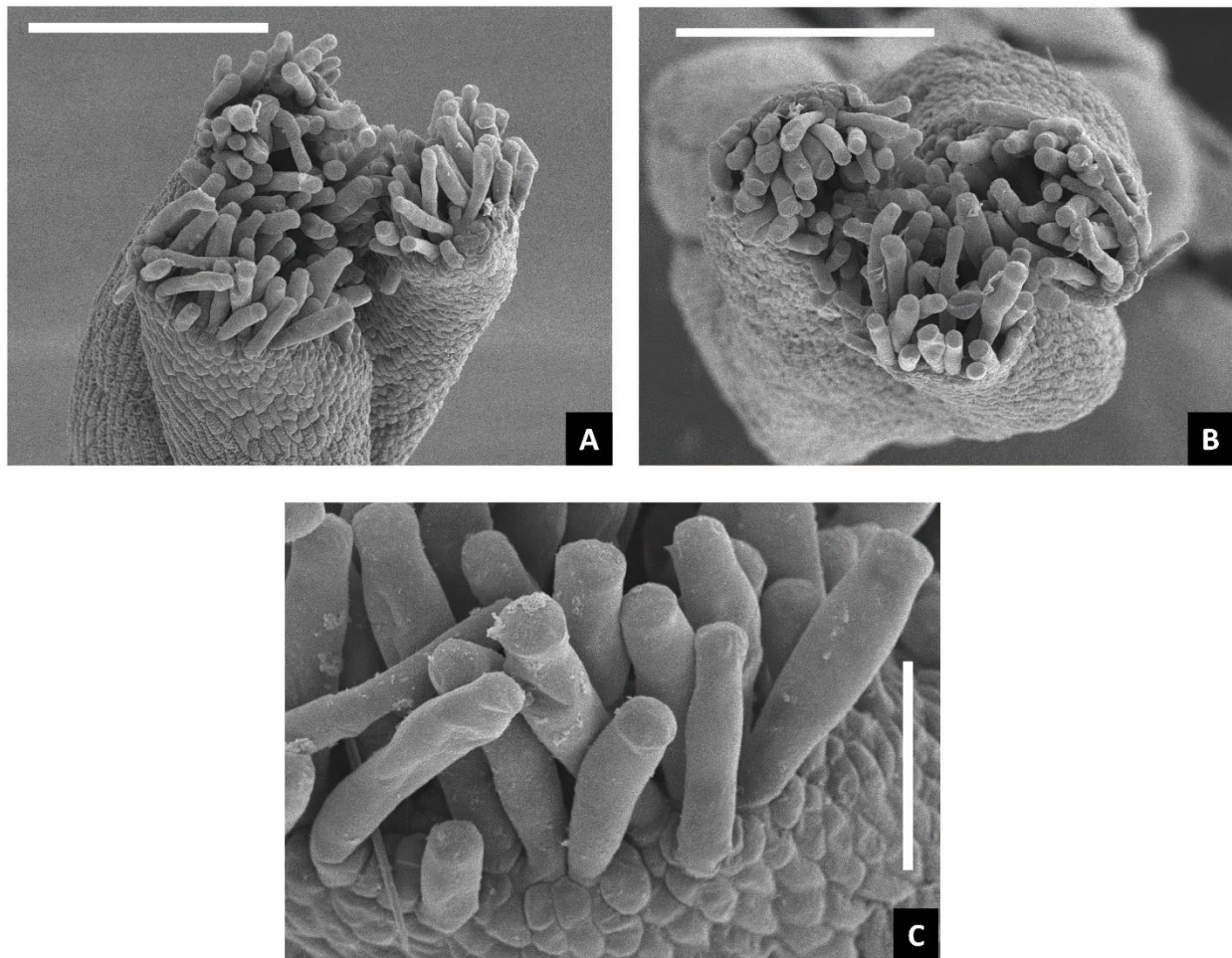


Figura 17. Estigma conduplicado-espiralado valvado de *Tillandsia gymnobotrya* (Granados Mendoza, 873). Vista lateral (A) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (C; escala 0.05 mm).

Estigma conduplicado coclear

Aparato estigmático con forma coclear, márgenes enteros y orientación espiralada. Lóbulos cohesionados, con una orientación de erecta a ascendente respecto al eje central del estigma, el arreglo de los lóbulos es sinistroluble con una orientación espiralada respecto al propio eje del lóbulo, una postura

conduplicada y un ápice agudo. Las papilas estigmáticas tienen forma cilíndrica y su distribución es indefinida (Figura 18). Se identificó a *Tillandsia juncea*, *T. carlos-hankii*, *T. joel-mandinboensis* y *T. tecolometl* (C. Granados) con este tipo de estigma.

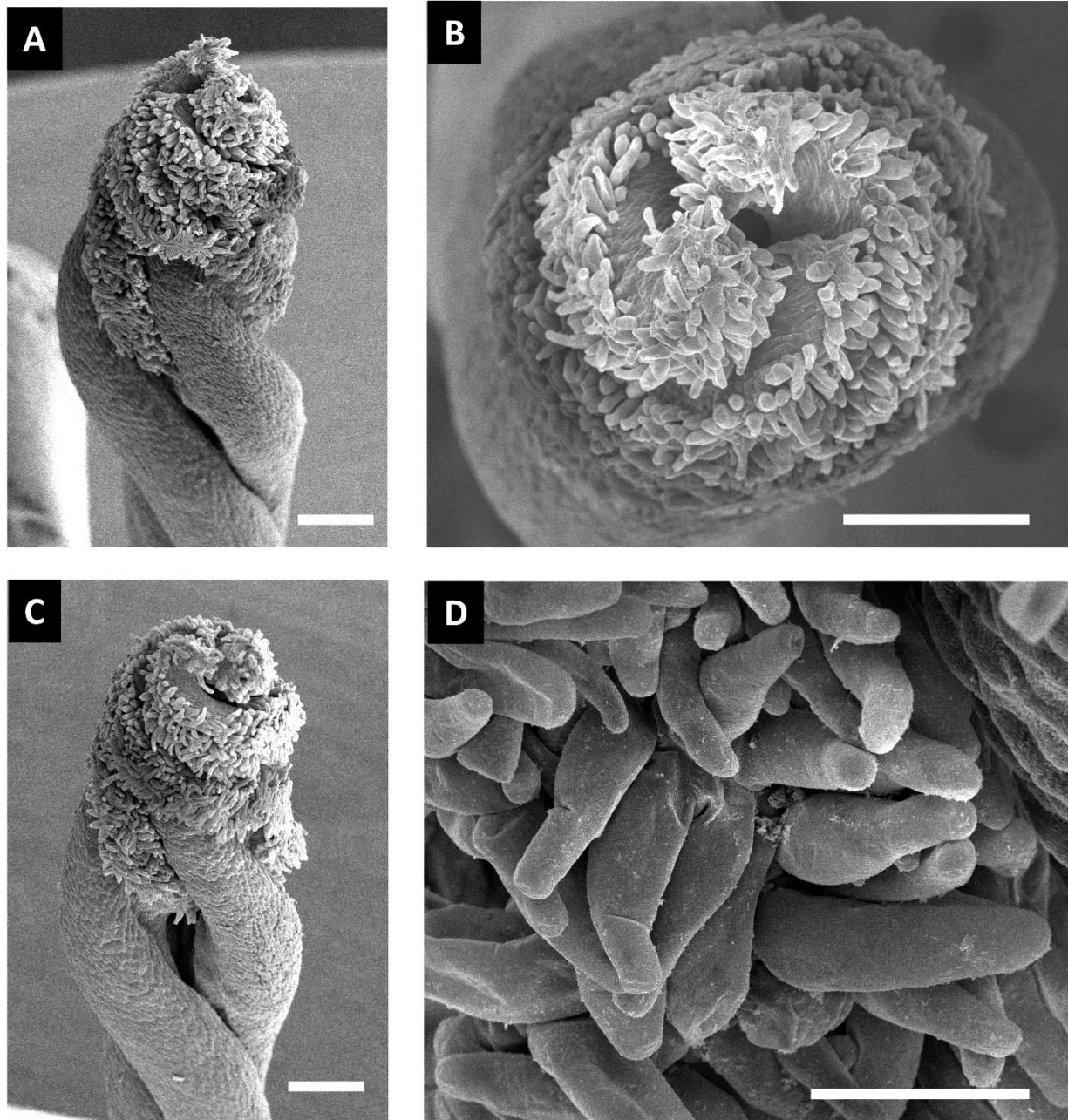


Figura 18. Estigma conduplicado coclear de *T. joel-mandinboensis* (Flores-Cruz, 2286). Vista lateral (A y C) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Estigma conduplicado flabeliforme

Aparato estigmático flabeliforme con márgenes enteros y una orientación recta. Lóbulos libres, con una orientación erecta a difusa respecto al eje central del estigma, un arreglo indefinido y una orientación recta respecto al propio eje del lóbulo; lóbulos individuales con arreglo conduplicado; sus ápices son obtusos. Las papilas estigmáticas tienen forma lageniforme y su distribución es indefinida (Figura 19). Se identificó a *Tillandsia schiedeana* con este tipo de estigma.

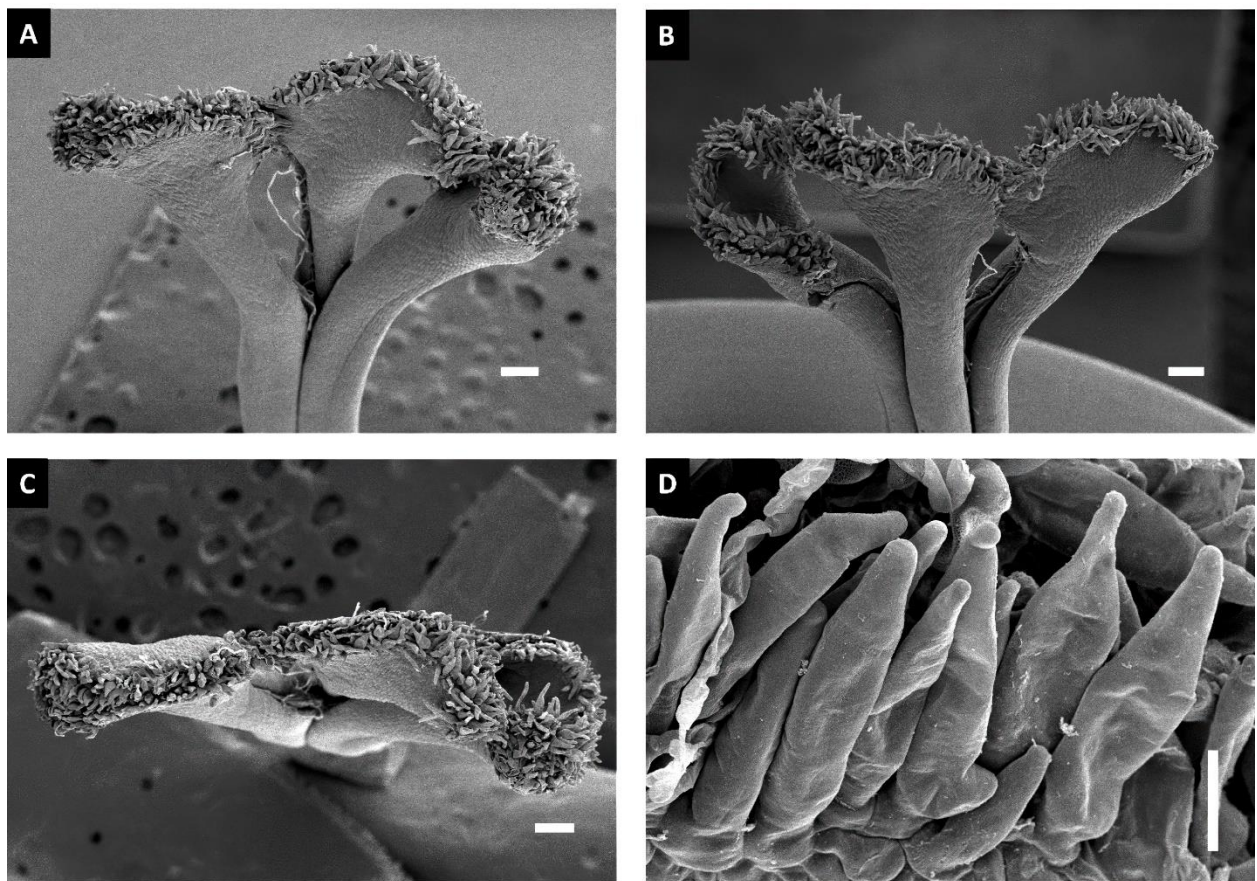


Figura 19. Estigma conduplicado flabeliforme de *Tillandsia schiedeana* (Flores-Cruz, 1705). Vista lateral (A y C) y superior (B) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (D; escala 0.05 mm).

Variación intraespecífica detectada en los tipos de estigmas

Se observó variación morfológica al interior de cuatro especies distintas.

En la Figura 20 se presentan dos muestras identificadas como *Tillandsia juncea* pero clasificadas en distintos tipos de estigmas, espiralado-coclear y simple-erecto. Las principales diferencias observables para esta clasificación son el giro del aparato estigmático (espiralado vs. recto), el arreglo en conjunto de los lóbulos estigmáticos (sinistrovoluble vs. valvado) y la orientación de los lóbulos respecto a su propio eje (espiralada vs. recta).

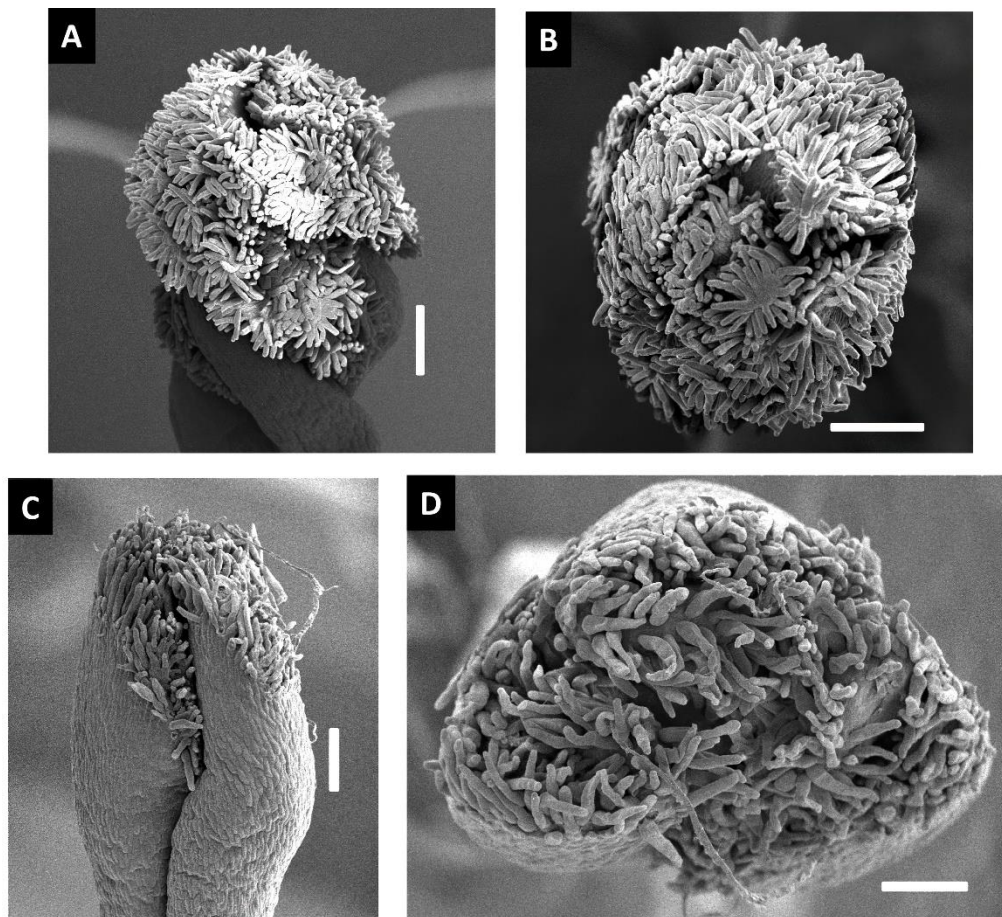


Figura 20. Variación morfológica observada en distintas muestras de *Tillandsia juncea* (A-B. Estigma conduplicado coclear y C-D. Estigma simple-erecto. Tomado de García, 2018). Vista lateral (A y C) y superior (B y D) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). A-B: *Granados Mendoza, 842* y C-D: *Granados Mendoza, 818*.

La segunda especie fue *Tillandsia caput-medusae*. La primera muestra (Figuras 21 A-C) se caracterizó como un estigma conduplicado-espiralado imbricado y la segunda (Figuras 21 D-F) como un tipo conduplicado-espiralado contorto. La principal diferencia que define a cada muestra como distinta a la otra es el arreglo en conjunto de sus lóbulos estigmáticos (imbricado vs. contorto). Los estigmas comparten la orientación espiralada del aparato estigmático y una postura conduplicada.

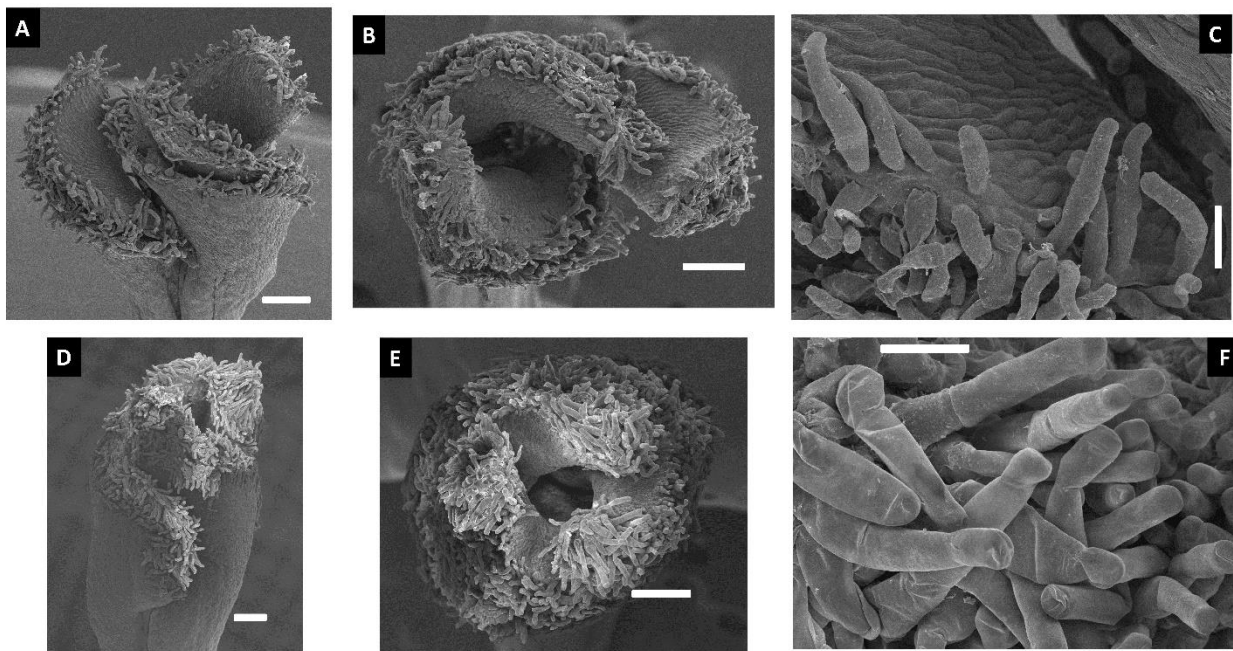


Figura 21. Variación morfológica observada en distintas muestras de *Tillandsia caput-medusae* (A-C. Estigma conduplicado-espiralado imbricado y D-F. Estigma conduplicado-espiralado contorto). Vista lateral (A, D) y superior (B, E) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (C, F; escala 0.05 mm). A-C: *Vazquez-Hurtado, 01* y D-F: *Granados Mendoza, 979*.

Tillandsia schiedeana presentó uno de los estigmas más característicos por su forma flabeliforme, el ancho de sus lóbulos y la forma de sus papilas estigmáticas. Una segunda muestra identificada como la misma especie (Figuras 22 C y D) presentó un arreglo entre sus lóbulos mucho más compacto que de manera general es muy semejante a la forma tridimensional obcónica que Barfuss *et al.* (2016) asignan a un estigma de tipo convoluto-obcónico exclusivo del género *Barfussia*.

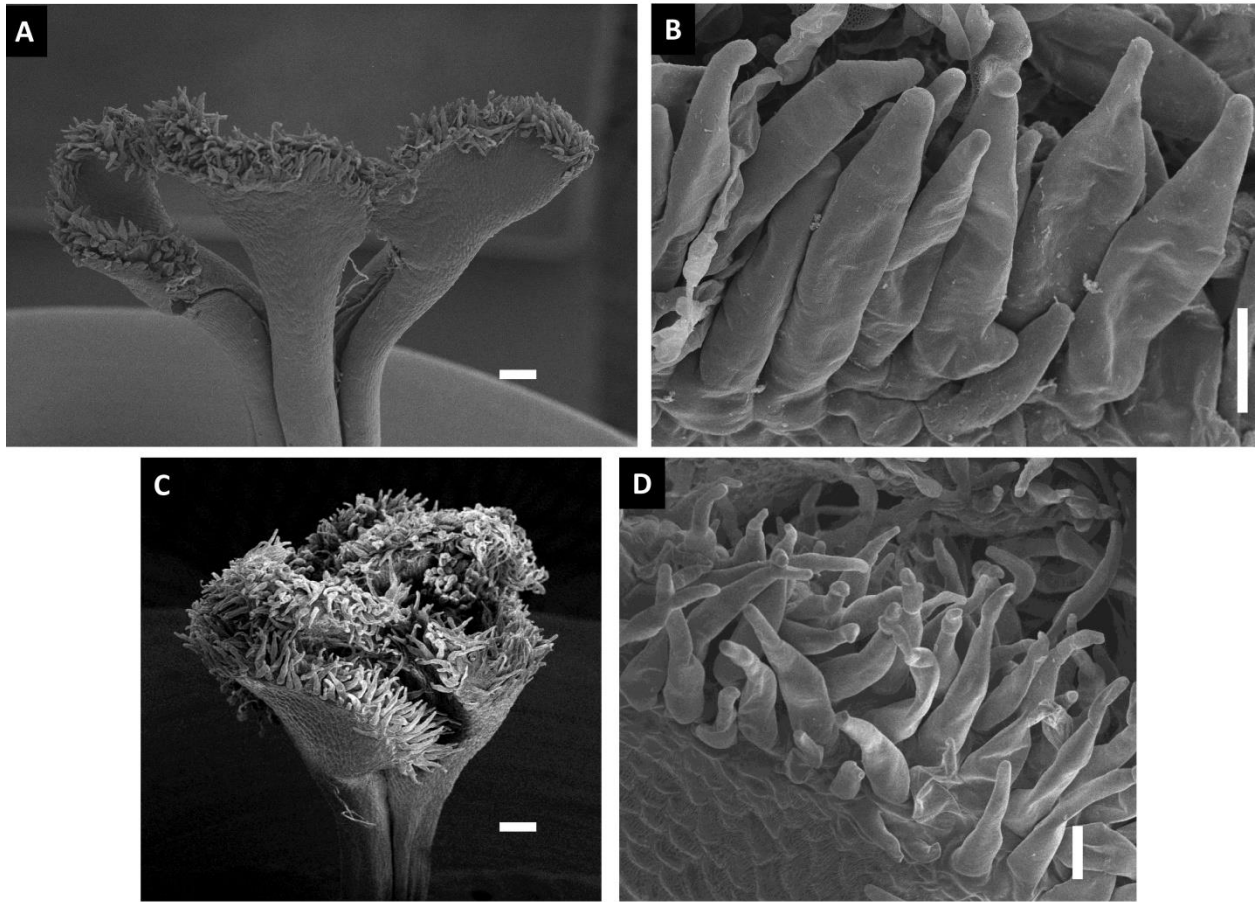


Figura 22. Variación morfológica observada en distintas muestras de *Tillandsia schiedeana* (A-B. Estigma conduplicado-flabeliforme y C-D. Estigma convoluto-obcónico). Vista lateral (A y C) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (B y D; escala 0.05 mm). A-B: Flores-Cruz, 1705 y C-D: Granados Mendoza, 980.

Para el caso de *Tillandsia carlos-hankii* (Matuda) uno de los estigmas fue clasificado como conduplicado coclear mientras que el otro se consideró como conduplicado contorto (Figura 23). Dichos tipos difieren en la forma tridimensional del aparato estigmático (coclear vs. turbinada), el arreglo en conjunto de los lóbulos (sinistrovoluble vs. contorto) y la orientación de los lóbulos respecto a su propio eje (espiralada vs. recta).

Las dos muestras difieren en el tiempo de colecta, la primera fue realizada en 2018 mientras que la segunda corresponde a 2006.

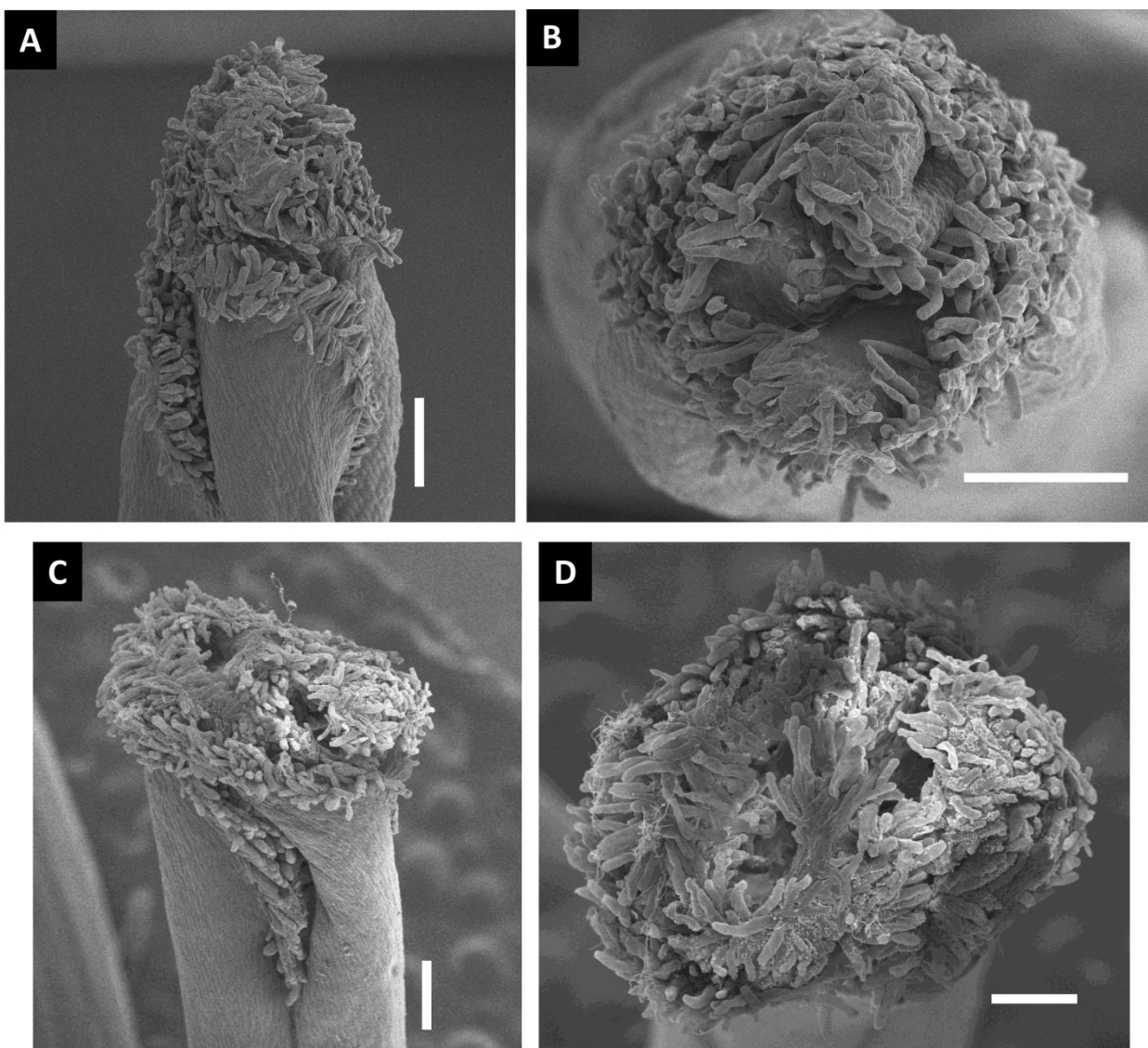


Figura 23. Variación morfológica observada en distintas muestras de *Tillandsia carlos-hankii* (A-B. Estigma conduplicado-coclear y C-D. Estigma conduplicado-espinalado contorto). Vista lateral (A y C) y superior (B y D) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). A-B: *Granados Mendoza, 864* y C-D: *Granados Mendoza, 327*.

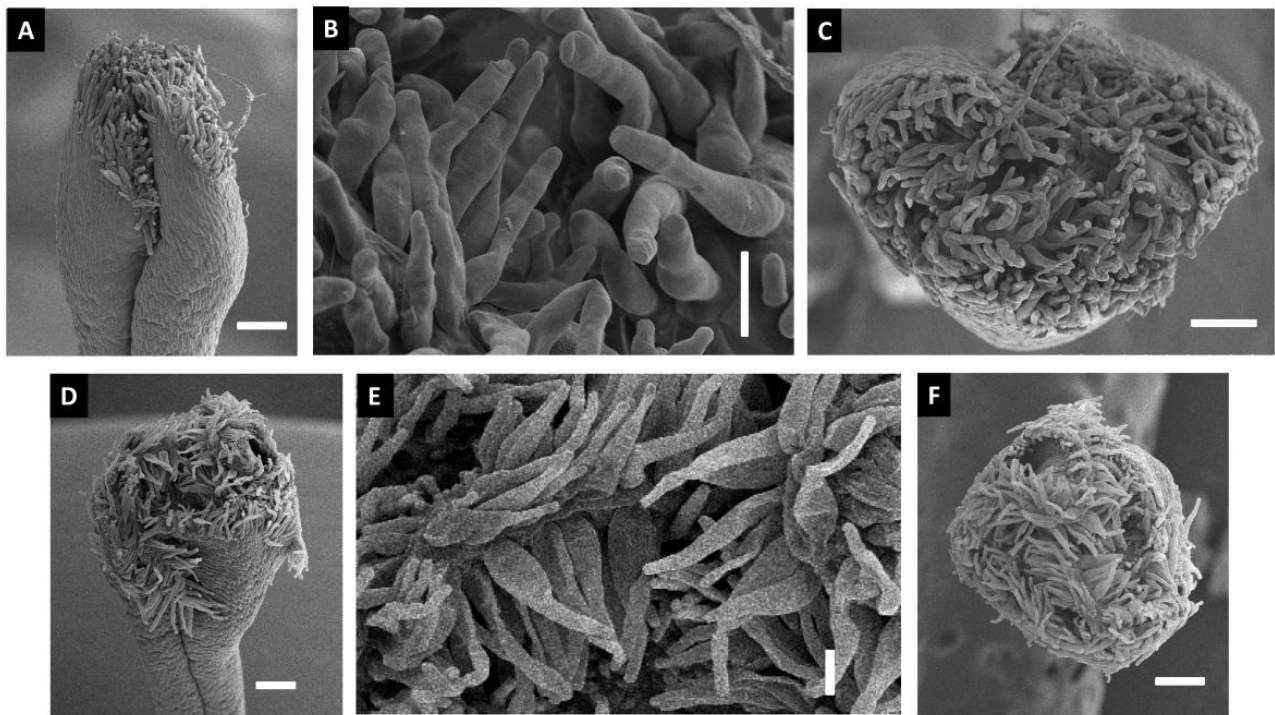


Figura 24. Variación morfológica observada de un posible híbrido (D-F. Estigma conduplicado-espiralado contorto. Tomado de García, 2018) entre *Tillandsia juncea* (A-C. Estigma simple-erecto) y *T. schiedeana* (no mostrado). Vista lateral (A y D) y superior (C y F) del aparato estigmático (escala 0.2 mm). Acercamiento de las papilas estigmáticas (B y E; escala 0.05 mm). A-C: *Granados Mendoza*, 818 y D-F: *Granados Mendoza*, 819.

DISCUSIÓN

Este trabajo contribuye al conocimiento sobre la variación morfológica del estigma de *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*, y representa un esfuerzo en la homogeneización del contenido y términos usados en las descripciones morfológicas de dicha estructura. Se presenta un sistema de descripción uniforme, apoyado por un glosario que facilita el consenso en la interpretación y aplicación de términos morfológicos. Finalmente, los alcances y limitaciones del sistema de descripción morfológica del estigma aquí propuesto para *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* son discutidos.

Revisión de términos relativos a la morfología del estigma en Tillandsioideae

Posterior a la revisión de términos puede notarse que existen diferentes esfuerzos aislados a lo largo de casi un siglo para la descripción de los estigmas en este grupo. Sin embargo, esto mismo refleja que existe una falta de esfuerzo conjunto para complementar esta labor descriptiva y hallar un consenso a través de la reevaluación de lo ya establecido con el objetivo de obtener descripciones lo más homogéneas y completas posibles.

Como ya se mencionó, el término “convoluto” utilizado por Brown y Gilmartin (1984), no refiere a que los lóbulos se encuentren enrollados entre sí o que sus extremos se encuentren uno sobre el otro, sino a que los márgenes de los lóbulos son fuertemente plegados. La aplicación de dicho término no ha sido discutida por autores previos y fue adoptado en publicaciones posteriores (e.g. Barfuss *et al.*, 2016).

Aunque una solución práctica podría ser un cambio en la nomenclatura, usando por ejemplo el término induplicado (con los márgenes doblados o curvados hacia dentro y en contacto con los márgenes de la estructura a cada lado), dicho cambio podría generar conflicto ya que el término convoluto ha sido usado por más de 30 años. Un cambio en la nomenclatura podría causar confusión durante revisiones bibliográficas de trabajos que no hagan una referencia explícita al cambio mismo, por ello, la necesidad de crear un consenso actual de términos morfológicos que indique claramente sus antecedentes y el porqué de los cambios en la nomenclatura.

Las inconsistencias en la asignación de cierto tipo de estigma para un mismo taxón que sufrió alguna reasignación o delimitación taxonómica, como se observó en *Wallisia cyanea* (véase Resultados, Figura 6), hace evidente por un lado el valor taxonómico de los tipos de estigma y por otro la necesidad de realizar observaciones críticas que no descarten *a priori* variabilidad morfológica que pudiera estar presente en las especies. Al respecto, Brown y Gilmartin (1984) probablemente clasificaron únicamente el estigma de *W. cyanea* con las categorías que ya tenían predefinidas, descartando las diferencias

mencionadas anteriormente, contrario a Barfuss *et al.* (2016) que filogenéticamente estaba separando a dicho grupo.

Además de la necesidad del uso correcto de términos para el aparato estigmático y los lóbulos estigmáticos como estructuras globales, aún existen partes del estigma que no son usualmente descritas y que pueden aportar información valiosa. Un ejemplo de lo anterior son los márgenes de los lóbulos (e.g. pinnatisecto, undulado, festoneado) y la forma de las papilas estigmáticas (e.g. lageniforme, cilíndrica). Esta última característica es inconsistentemente descrita por autores previos que aún no cuentan con términos que las describan ni la categoricen como tal, sólo se ha descrito su cantidad relativa sobre la superficie estigmática (e.g. abundante, escasa) por autores tales como Brown y Gilmartin (1989); Leme (2009); Barfuss et al. (2016); entre otros.

Glosario de términos relacionados con la descripción morfológica del estigma en *Tillandsia*

El glosario aquí propuesto tiene como finalidad compilar un conjunto de términos y su significado útiles para describir los detalles morfológicos de los estigmas en *Tillandsia*. Con esto, se pretende facilitar el entendimiento común para toda persona interesada en esta estructura por medio de definiciones accesibles que ayuden a reducir la subjetividad de los términos morfológicos. Sin embargo, es importante resaltar que este glosario sólo contempla variación morfológica dentro de nuestro muestreo taxonómico (i.e. *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*), lo cual es su principal limitación.

La categoría con la mayor cantidad de términos fue la que describe la disposición de los lóbulos estigmáticos entre sí (arreglo en conjunto) debido a que se consideró que la posición de estos puede describirse de manera más específica que sólo decir que tienen un arreglo conduplicado (e.g. sus márgenes se sobreponen, se unen o forman una figura en particular) resultando en subtipos del estigma conduplicado-espinalado. Aunque es discutible si algunos de los términos son los más adecuados para ciertos tipos (e.g.

convoluto y valvado), lo más relevante es permitir la posibilidad de describir otros aspectos de la misma estructura de manera más precisa (e.g. orientación, postura individual).

En el glosario se incorporó la característica de arreglo de los lóbulos estigmáticos entre sí. Si bien es una característica mencionada por Varadarajan y Brown (1988) como variación morfológica, en el presente trabajo se le considera como un atributo relevante que ayuda a distinguir entre los distintos subtipos del tipo conduplicado-espinalado.

Algunas limitantes con respecto a la descripción de la disposición (arreglo, orientación y postura) de los lóbulos estigmáticos ha sido discutida por Varadarajan y Brown (1988). La compactación de los lóbulos puede llegar a ser subjetiva porque depende de su tamaño y forma individual, así también en el caso de estigmas con espiralización, el grado de torsión y compactación entre lóbulos varía a lo largo del desarrollo de la flor.

También puede llegar a ser subjetiva la asignación de las formas tridimensionales del aparato estigmático, ya que en ocasiones la superficie estigmática es discontinua. No obstante, se realizó un esfuerzo por asignar la forma tridimensional más similar posible según la disposición del conjunto de lóbulos.

La descripción de la forma tridimensional de las papilas estigmáticas se ve complicada por el hecho de que comparten una forma básicamente cilíndrica al menos en su base. Sin embargo, la variación morfológica de las papilas estigmáticas en *Tillandsia* no ha sido descrita en trabajos previos, por lo que consideramos importante incluirla en el presente trabajo.

En el caso de los estigmas simple-erecto y simple-patente (Figuras 11 y 12, respectivamente), las observaciones del presente trabajo y aquellas de Barfuss *et al.* (2016) se complementan. Dado que el muestreo taxonómico de Barfuss y colaboradores (2016) es considerablemente más amplio respecto al del presente trabajo, algunas descripciones como la del estigma simple-erecto presentan detalles

adicionales a los aquí observados como la presencia de márgenes crenulados además de enteros o que la orientación de los lóbulos respecto al aparato estigmático puede ser además de recta, subextendida. En el caso del estigma simple-patente es difícil saber si difuso y extendido (término utilizado por Barfuss *et al.*, 2016) podrían ser complementarios al término difuso (definido cuantitativamente en grados de inclinación según nuestro glosario), debido a que el término tiene una aplicación generalizada como “ángulo muy abierto” sin ser cuantitativo.

Las descripciones en este trabajo también difieren en uso de términos para la fusión de los lóbulos. Barfuss *et al.* (2016) utilizan solo “libre” y aquí se hace la distinción entre “cohesionado” y “libre”, pues *cohesionado* describe que las estructuras están al menos unidas superficialmente (sin continuidad histológica) y *libre* que las partes claramente no se tocan y son independientes.

Para complementar este aspecto es necesario que en el futuro en la caracterización de estigmas se contemplen cortes anatómicos (principalmente transversales) que puedan corroborar el tipo de fusión que existe entre lóbulos y en algunos casos la disposición individual de los lóbulos estigmáticos para mejorar la descripción y clasificación actual de estigmas. Un ejemplo son los estudios de Souza *et al.* (2016; 2020).

Aún es necesario generar una serie de criterios morfológicos claros, preferentemente cuantitativos para poder clasificar las diferencias morfológicas que se observan en las papilas estigmáticas y su distribución en la región estigmática (cantidad relativa, disposición espacial) o la ultraestructura de las papilas (Souza *et al.*, 2016; 2020). Esto denota que las metodologías para la observación de estigmas también podrían contemplar este aspecto.

Variación morfológica del estigma en especies selectas de *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*

Se identificaron siete morfologías estigmáticas distintas en la selección de especies pertenecientes a *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*. Dos de estas morfologías correspondieron a los tipos simple-erecto (dos especies, Figura 12) y simple-patente (una especie, Figura 13) de Barfuss *et al.* (2016), mientras que otras cinco morfologías, presentes en 13 especies (Figuras 14-19), corresponden a subtipos del tipo conduplicado-espinalado descrito por Brown y Gilmartin (1984) donde la característica más distintiva es el arreglo en conjunto de sus lóbulos, de ahí que los nombres de los subtipos comiencen con conduplicado-espinalado. Existen trabajos donde se menciona el hallazgo de variabilidad morfológica entre variedades de una misma especie que llevaron a clasificar su estigma en más de un tipo (Varadarajan y Brown, 1988; Vervaeke *et al.*, 2003).

En los subtipos correspondientes a la categoría de estigma conduplicado-espinalado (Figuras 14-19), las muestras diferían en al menos algunas de las siguientes características: 1) la forma tridimensional del aparato estigmático, 2) la fusión entre lóbulos estigmáticos, 3) el ángulo de divergencia respecto al eje central del aparato estigmático, 4) arreglo en conjunto de los lóbulos (característica importante para el estigma conduplicado-espinalado de Barfuss *et al.* (2016), 5) orientación del lóbulo respecto a su propio eje, 6) postura individual de los lóbulos y 7) ápice de los lóbulos estigmáticos.

Brown y Gilmartin (1989) identifican algunos “subtipos modificados” de estigmas conduplicados-espinalados mientras que para los otros tipos de estigmas no mencionan una variabilidad tan clara. Entre las modificaciones mencionadas por ellos se encuentran la forma del aparato estigmático, el grado de entrelazamiento y torsión de los lóbulos (características que definen la disposición de lóbulos) y modificaciones que incluyen el tipo de papilas, todas ellas características que definen a los subtipos propuestos en este trabajo.

Los estigmas del tipo conduplicado-espinalado imbricado (Figuras 15 y 16) y conduplicado-espinalado contorto (Figura 14) tienen una definición de arreglo de los lóbulos estigmáticos que puede ser confusa, ya que los lóbulos de ambos subtipos están sobrepuestos unos sobre otros. Sin embargo, la diferencia clave entre estos dos es que los lóbulos imbricados son oblicuos, la superposición de sus márgenes es “escaso” (apreciable en vista superior); mientras que en los lóbulos contortos la superposición es considerable, el margen es entero y se observa cómo cada lóbulo ciñe/envuelve a otro (apreciable en una vista lateral).

Las variaciones observadas dentro de estos mismos subtipos fueron el grado de superposición entre sus lóbulos, la forma relativa de las papilas estigmáticas y la forma de los márgenes, que eran enteros u ondulados. En el estigma conduplicado-espinalado valvado (Figura 17) los márgenes de los lóbulos apenas tenían contacto entre sí sin que un margen quedara encima o por debajo del otro (sin superposición).

Algunas de las variaciones más importantes que no tuvieron una gran similitud aparente con otros estigmas ilustrados por Barfuss *et al.* (2016) son las de los estigmas tipo conduplicado-coclear (Figura 18) y conduplicado-flabeliforme (Figura 19). En el caso del tipo conduplicado-coclear es evidente un alto grado de espiralización en sus lóbulos estigmáticos que además se extendía al estilo.

Por otra parte, en el estigma conduplicado-flabeliforme los lóbulos se encontraban libres y espiralados, características que no se encuentran juntas en los otros subtipos además de tener una forma flabeliforme en conjunto. También la forma de sus papilas estigmáticas presentaba una base más ensanchada en comparación con las demás muestras (véase Figuras. 14-19).

Como se mencionó previamente, Brown y Gilmartin (1989) clasifican a un estigma como conduplicado-espinalado (Figura 6) cuando no presenta las características que ellos mismos utilizan para definir dicho tipo. No obstante en la misma publicación discuten que en un reducido número de muestras de estigmas,

durante su desarrollo se “desenrollan” sus lóbulos durante o después de la antesis por lo que un estigma conduplicado-espiralado observado antes de la antesis podía parecer posteriormente simple-erecto y ser clasificado erróneamente. Esto denota la relevancia de observar y describir las características morfológicas de los estigmas en un mismo período justo después de la antesis.

Para Brown y Gilmartin (1989) el que existieran indicios de un curvamiento en los lóbulos indicaba que el estigma posiblemente era conduplicado-espiralado durante su desarrollo. Lo anterior puede explicar que clasificaran al estigma de *Wallisia cyanea* (antes *Tillandsia lindenii*) como conduplicado-espiralado. Este tipo de casos denota la falta de observaciones para entender el proceso completo de la conformación morfológica de los estigmas que ayudaría, entre otras cosas, a definir un criterio de evaluación morfológica equiparable entre muestras de interés a través de estudios de desarrollo floral.

Con respecto a la variación intraespecífica encontrada en el presente trabajo, todas las especies compartían el hecho de tener una amplia distribución geográfica y contar con registros de híbridos naturales. En la actualidad se han registrado 199 híbridos naturales en 10 géneros de Bromeliaceae (Ramírez-Rosas *et al.*, 2020).

Tillandsia juncea es una especie de amplia distribución en México, Centroamérica, Las Antillas y el norte de Sudamérica (Espejo-Serna *et al.*, 2005; Espejo-Serna y López-Ferrari, 2014; González-Rocha *et al.*, 2016). Los ejemplares de esta especie se recolectaron en el estado de Puebla a una distancia menor a 50 km entre ellos. Se presume que el segundo ejemplar (Figuras 20 C y D) puede ser parte de un gradiente morfológico derivado de la hibridación con la especie *T. schiedeana* (Vargas, 2018; Figura 24), razón que podría explicar sus diferencias morfológicas.

En el caso de *Tillandsia caput-medusae*, otra especie de amplia distribución de México y Centroamérica (Diego-Escobar *et al.*, 2013), se observaron dos muestras, una proveniente de Morelos (*Granados Mendoza*, 979) y una de Puebla (*Vázquez-Hurtado*, 01). Entre las dos muestras se observaron diferencias morfológicas

(Figura 21). Se sabe que *T. caput-medusae* tiene una amplia distribución en Morelos (González-Rocha *et al.*, 2016) y se tienen registros de al menos cuatro híbridos naturales (Gouda *et al.*, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021), mientras que para el estado de Puebla se sabe poco acerca de su distribución en la región y detalles de su reproducción (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2014). Lo anterior puede sugerir que estas diferencias morfológicas estén influidas por su distribución geográfica e hibridación natural con otras especies.

Para los ejemplares de *Tillandsia schiedeana*, el estigma “flabeliforme” se observó en ejemplares provenientes de Veracruz (Figuras 22 A-B), mientras que el estigma “obcónico” se observó en muestras de Morelos (Figuras 22 C y D). Nuevamente, se observa el patrón de una amplia distribución geográfica (México, Las Antillas, Centroamérica y norte de Sudamérica) y al menos algunos híbridos naturales registrados (cinco según Gouda *et al.*, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre).

De los cinco híbridos naturales registrados sólo uno, *Tillandsia x rectifolia* C.A.Wiley ex Rauh, está descrito como frecuentemente en simpatría de poblaciones de las especies *T. ionantha* y *T. schiedeana*, sus especies parentales (Bromeliad Society International. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021) en el “área central de México” (Bromeliads in Australia, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021). Este es otro posible caso de hibridación en nuestros resultados debido a que ambas especies parentales (*T. schiedeana*, Granados Mendoza, 980 y *T. ionantha*, 981) se colectaron en la misma localidad.

En el caso de las diferencias entre muestras de la especie *Tillandsia carlos-hankii*, ambas son del estado de Oaxaca (Figura 23), dicha especie es endémica del país y sólo se ha registrado en Oaxaca y Guerrero (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2014 y Diego-Escobar *et al.*, 2013). Sólo se ha reportado un híbrido natural, *Tillandsia x “San Martín”*, y el único parental identificado es *Tillandsia carlos-hankii* (Gouda *et al.*, actualizado continuamente. Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021).

Por último, existe la posibilidad de que el único híbrido registrado en México para *Tillandsia juncea*, *Tillandsia* x 'Little Star', sea parte de nuestro muestreo (Figura 24) debido a la observación de ejemplares en campo que presentaban una morfología intermedia entre *Tillandsia juncea* y *T. schiedeana*. La principal diferencia entre los estigmas es el arreglo en conjunto de sus lóbulos (valvado vs. contorto).

Epifitas como las tillandsias son conocidas por formar grupos densos con especies mixtas donde muchas de estas muestran superposición en la fenología de su floración y una morfología floral similar (al menos en cuanto a tamaño relativo). Por ende, existe la posibilidad de que se compartan los mismos grupos de polinizadores y se posibiliten hibridaciones inter e intra-específicas (Ramírez-Rosas *et al.*, 2020).

La hibridación es fundamental para la evolución de las plantas ya que promueve la variación genética y contribuye con la especiación y radiación adaptativa permitiendo la colonización de nuevos hábitats (Ramírez-Rosas *et al.*, 2020).

Es probable que el grado de hibridación natural en Bromeliaceae sea un valor subestimado debido, entre otras cosas, a las dificultades para reconocer híbridos en un grupo donde la variabilidad morfológica es notable (Gardner 1984; Schulte *et al.* 2010). El estudio del proceso de hibridación y la frecuencia de híbridos naturales en *Tillandsia* y Tillandsioideae podría ayudar a entender la variación morfológica observada, tanto reproductiva (e.g. estigmas) como vegetativa en el grupo.

Una herramienta potencialmente útil para la identificación de híbridos es la morfometría geométrica, una herramienta que utiliza puntos clave o *landmarks* de cualquier estructura para identificar diferencias en tamaños y formas de manera estadística. Vargas (2018) realizó un estudio de morfometría geométrica de sépalos para evaluar si una colecta identificada como un híbrido potencial entre *T. schiedeana* y *T. juncea* podría considerarse como un híbrido entre estas dos especies. Futuros estudios podrían utilizar morfometría geométrica del estigma para ayudar a definir las distintas entidades taxonómicas, sean éstas de origen híbrido o no.

Hasta el día de hoy la longitud del estigma con respecto a otras estructuras florales, su posición durante la antesis, así como su tiempo de receptividad ha sido utilizado como un indicador para sugerir un posible intercambio de polen interespecífico (Ramírez-Rosas *et al.*, 2020). Sin embargo, no ha sido estudiado a profundidad si la morfología del estigma puede facilitar la hibridación.

Por ejemplo, Brown y Gilmartin (1988) proponen que el estigma de tipo conduplicado-espiralado es una condición ancestral. Los otros tipos de estigmas son más especializados y con un área o superficie estigmática mayor debido a las papilas estigmáticas que mejoran la unión de los granos de polen. Esta hipótesis de ser puesta a prueba formalmente en un contexto filogenético.

La morfología del estigma es un carácter conservado y relevante en estudios taxonómicos, filogenéticos y evolutivos de Bromeliaceae (Barfuss *et al.* 2016; Souza *et al.*, 2016). También se ha relacionado con el entendimiento de la biología floral y reproductiva (específicamente la interacción entre el estigma y granos de polen) para la conservación de especies de *Tillandsia* a través de un cruzamiento controlado que genere semillas (Souza *et al.*, 2020).

La homogeneidad y el consenso en las descripciones morfológicas de los estigmas van de la mano con la propuesta de nuevos tipos y subtipos que reúnan el conocimiento actual con el conocimiento pasado de una manera coherente y útil, aún es un gran reto este objetivo pero debido a sus alcances en las otras áreas ya mencionadas es algo necesario para el entendimiento del grupo de estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar-Rodríguez P. A., MacSwiney González M.C., Krömer T., García-Franco J.G., Knauer A. y Kessler M. (2014). First record of bat-pollination in the species-rich genus *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Annals of Botany*, 113, 1047-1055.

Allaby, M. (2015). *The Dictionary of Science for Gardeners: 6000 scientific terms explored and explained*. Portland: Timber Press.

Barfuss M.H.J., Samuel R., Till W., Stuessy T.F. (2005). Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, 92, 337-351.

Barfuss, M.H.J. (2012). *Molecular studies in Bromeliaceae: Implications of plastid and nuclear DNA markers for phylogeny, biogeography, and character evolution with emphasis on a new classification of Tillandsioideae*. Tesis doctoral. University of Vienna.

Barfuss M.H.J., Till W., Leme E.M.C., Pinzón J.P., Manzanares J.M., Halbritter H., Samuel R. y Brown G.K. (2016). Taxonomic revision of Bromeliaceae subfamily Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa*, 279, 1-97.

Beentje, H. y Williamson, J. (2010). *The Kew Plant glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Surrey: Kew Publishing.

Benzing, D.H. (2000). *Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Bromeliad Society International. *Bromeliad Cultivar Register, Tillandsia 'Green Zebra'*.

<https://registry.bsi.org/?genus=tillandsia&id=12653> (Fecha de consulta 18 de septiembre de 2021).

Bromeliads in Australia (actualizado continuamente). *Tillandsia X rectifolia*.

<http://www.bromeliad.org.au/pictures/Tillandsia/Xrectifolia.htm> (Fecha de consulta [18 de septiembre de 2021]).

Brown, G.K. y Gilmartin, A.J. (1984). Stigma structure and variation in Bromeliaceae: neglected taxonomic characters. *Brittonia*, 36, 364–374.

- Brown, G. K. y Gilmartin, A. J. (1988). Comparative ontogeny of bromeliaceous stigmas. En: Leins, P., Tucker S., Endress P. y Erbar C. (eds), *Aspects of floral development*. (pp. 191-204.) Stuttgart,
- Brown, G.K. y Gilmartin, A.J. (1989). Stigma types in Bromeliaceae: a systematic survey. *Systematic Botany*, 14, 110–132.
- Carvalho J.D.T., Essi L., Oliveira J.M.S. (2017) Flower and floral trichome morphology of species of *Dyckia* Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae), and their importance to species characterization and genus taxonomy. *Acta Botanica Brasílica*, 31, 29–41.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T. y Yeo, P. F. (2012). *The Families of the Monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy*. Berlin: Springer.
- Diego-Escobar M.V., Flores-Cruz M. y Koch S.D. (2013). Flora de Guerrero No.56 *Tillandsia* L. (Bromeliaceae). Ciudad de México: Las prensas de ciencias.
- Donadío, S. (2013). Filogenia de *Tillandsia* subgen. *Diaphoranthema* y evolución de la autogamia y la poliembrionía. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Ehlers R. y Till W. (2008). *Tillandsia minasgeraisensis* Ehlers & W. Till spec. nov. *Journal of the Bromeliad Society*, 58(6), 245-249.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y Ramírez- Morillo, I. (2005). Bromeliaceae. Flora de Veracruz, fascículo 136. Xalapa: Instituto de Ecología, A.C.
- Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A. R. (2014). Bromeliaceae. En Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (122:1-142). Ciudad de México: Instituto de Biología, departamento de Botánica.
- Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, A. R. (2018). La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96 (3), 533-554.

- Flores-Cruz, M. y Diego-Escobar, M. V. (2008). Una especie nueva de *Tillandsia* (Bromeliaceae) de Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 82, 15-20.
- Flores-Cruz, M., Vázquez-Hurtado N. B., Torres-Colín R., Tinoco-Berrios I. M. y Granados M. C. (2020). A New *Tillandsia* (Tillandsioideae, Bromeliaceae) Species from the Copalita River Canyon, Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa*, 459 (4), 276-284.
- Font Quer, P. (2000). Diccionario de Botánica. Barcelona: Ediciones Península.
- García, J. L. N. (2018). Caracterización del tipo de estigma en especies selectas de *Tillandsia* subg. *Tillandsia* (Bromeliaceae, Poales). Tesis Nivel Técnico Superior. Universidad Tecnológica de Xicotepec de Juárez.
- Gardner, C. S. (1984). Natural hybridization in *Tillandsia* subgenus *Tillandsia*. *Selbyana*, 7, 380-393.
- Gardner, C. S. (1986). Inferences about pollination in *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Selbyana*, 9 (1), 76-87.
- Gilmartin, A.J., Brown, G.K., Varadarajan, G.S. & Neighbors, M. (1989) Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. *Systematic Botany*, 14, 339–348.
- Givnish T. J., Millam K. C., Berry P. E., Sytsma K. J. (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso*, 23, 1–26.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H.J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A.C., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E. & Sytsma, K.J. (2011) Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98, 872–895.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Ee, B. V., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily R. S., Crayn D. M., Smith J. A., Winter K., Brown G. K., Evans T. M., Holst B. K., Luther H., Till W.,

- Zizka G., Berry P. E., Sytsma K. J. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 71, 55–78.
- González-Rocha E., Espejo-Serna A., López-Ferrari A.R., Cerros-Tlatilpa R. (2016). Las Bromeliaceae del Estado de Morelos. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Gouda, E.J., Butcher, D. y Gouda, C.S. (actualizado continuamente) *Encyclopaedia of Bromeliads*, Versión 4. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> University Botanic Gardens, Utrecht (Fecha de consulta [18 de septiembre de 2020]).
- Granados, M. C., Granados-Aguilar, X., Donadío, S., Salazar, G.A., Flores-Cruz, M., Hágsater, E., Starr, J. R., Ibarra-Manríquez, G., Fragoso-Martínez, I., Magallón, S. (2017). Geographic structure in two highly diverse lineages of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Botany*, 95(7), 641-651.
- Grant, J. (1995). Bromelienstudien. The resurrection of *Alcantarea* and *Werauhia*, a new genus. *Tropische und subtropische Pflanzenwelt*, 91, 1-57.
- Halbritter, H. (1992). Morphologie und systematische Bedeutung des Pollens der Bromeliaceae. *Grana* 31, 197-212.
- Kessler, M., Abrahamczyk, S. y Krömer, T. (2020). The role of hummingbirds in the evolution and diversification of Bromeliaceae: unsupported claims and untested hypotheses. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192 (4), 592-608.
- Leme, E.M.C. y Brown, G.K. (2004) Four new lithophytic *Vriesea* species (Tillandsioideae) from southeastern Brazil. *Vidalia*, 2, 3–11.
- Leme, E.M.C. (2007). Improving taxa and character sampling to support generic and infrageneric status of *Alcantarea*. *Journal of the Bromeliad Society*, 57, 208–215.

- Leme, E.M.C. (2008a). Studies on *Orthophytum* - Part IX. The “subcomplex *mello-barretoii*” and another new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 58 (6), 257-267.
- Leme, E.M.C. (2008b). A new *Quesnelia* Species from Bahia. *Journal of the Bromeliad Society*, 58 (6), 269-271.
- Leme, E.M.C. (2009). Notes on *Alcantarea*: A new medium-sized species and additions to *A. roberto-kautskyi*. *Journal of the Bromeliad Society*, 59, 19–27.
- Leme, E. M. C. y Kollmann L. J. C. (2009). Two New Giant Bromelioids from the Atlantic Forest of Espírito Santo, Brazil. *Journal of the Bromeliad Society*, 59 (2), 55-65.
- Leme, E.M.C. (2012). Revision of the Lithophytic *Vriesea* Species from Minas Gerais (and vicinities), Brazil - Part V: Two tubolaciniate stigma-type new species. *Journal of the Bromeliad Society*, 62(1), 10-19.
- Leme E.M.C. y Kollmann L.J.C. (2013). Miscellaneous New species of Brazilian Bromeliaceae. *Phytotaxa*, 108 (1), 1–40.
- Luther, H. E. (2009). Cupulate Stigma in the Genus *Werauhia*. *Journal of the Bromeliad Society*, 59 (2), 54.
- Mez, C. (1935) Bromeliaceae. En: Engler, A. (Ed.) *Das Pflanzenreich*. (pp. 362–667) Vol. 4. W. Engelmann, Leipzig.
- Mondragón C. D. M., Ramírez M. I. M, Flores C. M. y Garcia F. J. G. (2011). La familia Bromeliaceae en México. Texcoco: Universidad Autónoma Chapingo.
- Moreno, N. P. (1984). Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. Versión electrónica: <http://reservaeleden.org/plantasloc/>

- Mosti S., Friedman R. C., Pacini E., Brighigna L. y Papini A. (2013). Nectary ultrastructure and secretory modes in three species of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) that have different pollinators. *Botany* 91, 786-798.
- Padilla, V. (1977). A Bromeliad Glossary. The Bromeliad Society, Inc. Kerr Printing Co. United States of America.
- Palma-Silva C., Leal, B.S.S., Chaves C.J.N., Fay M.F. (2016). Advances in and perspectives on evolution in Bromeliaceae. *Botanical Journal of Linnean Society*, 181, 305–322.
- Pinzón, J.P., Ramírez-Morillo, I. y Fernández-Concha, G. C. (2011). Morphometric analyses within the *Tillandsia utriculata* L. complex (Bromeliaceae) allow for the recognition of a new species, with notes on its phylogenetic position. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 138, 353-365.
- Pinzón, J.P. (2012) Sistemática del complejo *Tillandsia utriculata* L.: filogenia, evolución y taxonomía. Tesis doctoral. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
- Pulido-Esparza, V. A., López-Ferrari, A. R., Espejo-Serna, A. (2004). Flora bromeliológica del estado de Guerrero, México: riqueza y distribución (parte B). Ciudad de México: Boletín de la Sociedad Botánica de México.
- Radford, A. E. y Caddell G. M. (1986). Fundamentals of plant systematics. New York: Harper & Row.
- Ramírez-Rosas K., Aguirre-Jaimes A., Ramírez-Morillo I. M., García-Franco J. G. (2020). Floral biology and potential hybridization of three sympatric epiphytic bromeliads in Veracruz, Mexico, *Plant Species Biology*, 35 (3), 197-209.
- Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski. (2010). Flora fanerogámica del Valle de México. Pátzcuaro: Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Schulte K., Silvestro D., Kiehlmann E., Vesely S., Novoa P. and Zizka G. (2010). Detection of recent hybridization between sympatric Chilean *Puya* species (Bromeliaceae) using AFLP markers and reconstruction of complex relationships. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 57, 1105-1119.
- Shivanna K. R. (2019). Pollen biology and biotechnology. Boca Raton: CRC Press.
- Smith, L.B. y R. J. Downs. (1974). Bromeliaceae (Pitcairnioideae), Parte I. Flora Neotropica Monograph 14(1): 1-658.
- Smith, L.B. y R. J. Downs. (1977). Bromeliaceae (Tillandsioideae), Parte II. Flora Neotropica Monograph 14(2): 663-1492.
- Smith, L.B. y R. J. Downs. (1979). Bromeliaceae (Bromelioideae), Parte III. Flora Neotropica Monograph 14(3): 1493-214.
- Souza, E. H., Carmello-Guerreiro, S. M., Souza, D. F. V., Rossi, M. L., y Martinelli, A. P. (2016). Stigma structure and receptivity in Bromeliaceae. *Scientia horticultrae*, 203, 118-125.
- Souza, S.d.O., de Oliveira, R.S., Souza, F.V.D., Aona, L.Y.S., Rossi, M.L. and de Souza, E.H. (2020), Morphoanatomy and stigma receptivity in *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) occurring in Bahia, Brazil. *Nordic Journal of Botany*, 38.
- Till, W., Halbritter, H. y Gortan, G. (1997). Some notes on the remarkable bromeliad genus *Glomeropitcairnia*. *Journal of the Bromeliad Society*, 47, 65–72.
- Till, W. y Barfuss, M.H.J. (2006) Progress towards a new classification of Tillandsioideae. *Journal of the Bromeliad Society*, 56, 253–259.
- Uteley, J. (1983). A revision of the Middle American Thecophylloid Vrieseas (Bromeliaceae). *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 24, 1-81.

- Varadarajan, G. S. y Brown, G. K. (1988). Morphological variation of some floral features of the subfamily Pitcairnioidae (Bromeliaceae) and their significance in pollination biology. *Botanical Gazette*, 149 (1), 82-91.
- Vargas S., G. (2018). Morfometría geométrica del cáliz de especies selectas de *Tillandsia* subg. *Tillandsia* (Bromeliaceae, Poales). Tesis Nivel Técnico Superior. Universidad Tecnológica de Xicotepec de Juárez.
- Vervaeke, I., Parton, E., Deroose, R. & De Proft, M. P. (2003). Flower biology of six cultivars of the Bromeliaceae I. Pollen, pistil and petal appendages. *Selbyana*, 24, 78–86
- Villaseñor J.L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 559-902.

ANEXO 1. Muestreo taxonómico

Nombre científico	Origen (Estado)	Voucher	Herbario/Colección viva
<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. f.	Veracruz	Torres-Cantú, 1390	CUCIBROM
<i>T. brachycaulos</i> Schltdl.	Oaxaca	Flores-Cruz, 1758	CUCIBROM
<i>T. caput-medusae</i> E.Morren	Puebla	Vázquez-Hurtado, 01	CUCIBROM
<i>T. caput-medusae</i> E.Morren	Morelos	Granados Mendoza, 979	MEXU
<i>T. carlos-hankii</i> Matuda	Oaxaca	Granados Mendoza, 864	MEXU
<i>T. carlos-hankii</i> Matuda	Oaxaca	Granados Mendoza, 327	MEXU
<i>T. fasciculata</i> Sw.	Oaxaca	Granados Mendoza, 868	MEXU
<i>T. gymnobotrya</i> Baker	Oaxaca	Granados Mendoza, 873	MEXU
<i>T. inopinata</i> Espejo, Lopez-Ferrari & W Till	Puebla	Castañeda-Zárate, 737	MEXU
<i>T. ionantha</i> Planch.	Morelos	Granados Mendoza, 981	MEXU
<i>T. juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.	Puebla	Granados Mendoza, 818	MEXU
<i>T. juncea</i> (Ruiz & Pav.) Poir.	Puebla	Granados Mendoza, 842	MEXU
<i>T. limbata</i> Schltdl.	Puebla	Granados Mendoza, 824	MEXU
<i>T. macdougallii</i> L.B.Sm.	Oaxaca	Granados Mendoza, 871	MEXU
<i>T. punctulata</i> Schltdl. & Cham.	Puebla	Granados Mendoza, 833	MEXU
<i>T. schiedeana</i> Steud.	Veracruz	Flores-Cruz, 1705	CUCIBROM

<i>T. schiedeana</i> Steud.	Morelos	<i>Granados Mendoza,</i> 980	MEXU
<i>T. schiedeana</i> x <i>T. juncea</i>	Puebla	<i>Granados Mendoza,</i> 819	MEXU
<i>T. joel-mandimboensis</i> Flores-Cruz, C. Granados & Vazquez-Hurtado	Oaxaca	<i>Granados Mendoza,</i> 984	MEXU
<i>T. roseoscapa</i> Matuda	Puebla	<i>Salazar, 9487</i>	MEXU
<i>T. tecolometl</i> C. Granados, Flores-Cruz & Salazar	Tlaxcala	<i>Salazar, 9495</i>	MEXU
<i>T. tricolor</i> Schldl. & Cham.	Veracruz	<i>Salazar, 9375</i>	MEXU

CUCIBROM= Centro Universitario de Investigación y Conservación de Bromelias Mexicanas

MEXU= Herbario Nacional de México