



**Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.**  
**Posgrado en Ciencias Biológicas**

**Sistemática de Bromelioideae (Bromeliaceae) en  
Megaméxico, con énfasis en la Alianza *Androlepis***

**Tesis que presenta**  
**Claudia Janeth Ramírez Díaz**  
**En opción al título de**  
**MAESTRA EN CIENCIAS**  
(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

**Mérida, Yucatán, México**  
**Mayo, 2019**



CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



**RECONOCIMIENTO**

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de **Claudia Janeth Ramírez Díaz** titulado “**Sistemática de Bromelioideae (Bromeliaceae) en Megaméxico, con un énfasis en la Alianza Androlepis**” fue realizado en la línea de Sistemática y Florística, en el laboratorio de Marcadores Moleculares del **Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.** bajo la dirección de la **Dra. Ivón M. Ramírez Morillo**, dentro de la opción de **Recursos Naturales**, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente:



---

Dra. Clélia De la Peña Seaman  
Directora de Docencia

Mérida, Yucatán, México, 20 mayo de 2019



## DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma:  \_\_\_\_\_

Claudia Janeth Ramírez Díaz



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca Nacional No. 462885, otorgada durante la realización del presente trabajo, así como por la Beca Mixta No. 201820016 para la realización de una estancia en la Universidad Federal de Río de Janeiro, Brasil.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., (CICY) por las instalaciones prestadas y comodidades brindadas. Particularmente, al Posgrado en Ciencias Biológicas por el apoyo otorgado para la participación en el 6th International Conference on Comparative Biology of Monocotyledons, en Natal, Brasil, y a la Unidad de Recursos Naturales por el apoyo económico brindado para la realización de un viaje de colecta a Chiapas, México.

A la Sociedad Internacional de Bromelias (BSI por sus siglas en inglés) por la beca Harry E. Luther-Bromeliad Society International para la realización de una estancia de investigación en Marie Selby Botanical Garden, Sarasota, Florida, USA.

Al comité de tesis, por sus valiosas observaciones y aportaciones al documento, y por su valioso tiempo brindado a lo largo de este trabajo. A Ivón Ramírez Morillo, por alentarme siempre a cumplir mis objetivos, por el apoyo y la confianza brindada en todo momento. A Germán Carnevali, por las enseñanzas y el invaluable tiempo otorgado a lo largo de este tiempo. A ambos les agradezco por abrirme las puertas de su casa y su jardín. A Juan Pablo Pinzón, por sus valiosos comentarios y por su asesoría en análisis filogenéticos. A Georg Zizka, por su tiempo y por las observaciones que enriquecieron enormemente este trabajo. A todos, muchas gracias.

A quienes compartieron bases de datos de herbarios y colecciones botánicas: MSBG, Oaxaca, MO, Silvia Hernández, Mary Merello.

A Eric Gouda, Pablo Carrillo, Pedro Ruíz y Gustavo Romero por el envío de tejido de especies de interés, procedente de diferentes partes de América.

A Francisco Hernández Najarro, Katya Romero, Marco Anguiano, Karina Machuca, José Luis Tapia, Nestor Raigoza, Ivón Ramírez, por su apoyo y compañía durante el trabajo de campo.

A todas esas personas que compartieron valiosa información, conocimientos y observaciones de manera desinteresada, cuyas aportaciones que enriquecieron y facilitaron la realización de este trabajo: Arturo De Nova, Chodon Sass, Raquel Fernandes Monteiro, Eduardo Ruiz Sánchez, Raul Ramírez Ulloa, Rodrigo Duno, Gregory Brown.

A quienes amablemente compartieron fotografías en campo o de ejemplares de herbario, que fueron de enorme utilidad para la realización de esta investigación: Alfredo Cascante, Andy Siekkinen, Carlos Trejo, Derek Butcher, Julián Aguirre, Pedro Ruíz y al personal de Marie Selby por compartir fotografías de su galería. Gracias especiales a Pablo Carrillo Reyes, por las excelentes fotografías que fueron de enorme utilidad para este trabajo, además del tejido para extracción de ADN y ejemplares de herbario correspondientes.

Al personal del Marie Selby Botanical Garden, por su amable recibimiento y apoyo durante mi estancia: Shawn McCourt, Antonio Toscano de Brito, Jeannie Perales y Wade Collier. Particularmente, a Bruce Holst por su recibimiento y apoyo logístico durante mi estancia en Florida.

A Lilia Can Itzá por su apoyo en la preparación y observación de muestras florales en el microscópio electrónico de barrido.

A Silvia Hernández por su apoyo y paciencia en el procesamiento e incorporación de ejemplares de herbario.

A todas las personas que me apoyaron en múltiples maneras durante mi estancia en Río de Janeiro. A Tania Wendt por su recibimiento, apoyo y enseñanzas, que enriquecieron mi conocimiento sobre Bromeliaceae. A Claudinhe Mynssen, por todo el apoyo brindado, su apoyo facilitó enormemente mi estadía en la ciudad y en el Jardín Botánico de Río de Janeiro (JBRJ). Al personal del JBRJ, por su apoyo y recibimiento en jardín y la colección de bromelias, así como el personal del herbario RJ. A Elton Leme por recibirme en su



colección de plantas vivas, y por el intercambio de observaciones e iconografía. A Andrea Ferreira da Costa, por recibirme amablemente en el herbario R.

Al personal del Laboratorio de Marcadores Moleculares, del CICY, por tantas dudas resultas, por el apoyo y el maravilloso ambiente laboral que siempre ofrecieron: Nestor Raigoza, Matilde Hernández, Lilia Can-Itza y Jaime Muñoz.

Al personal de los herbarios visitados: MEXU, IBUG, CICY, por su atención y recibimiento durante la consulta de los mismos, y al personal de los herbarios EAP y TEFH, por la digitalización de ejemplares de herbario.

A los profesores de la Unidad de Recursos Naturales de CICY, por sus enseñanzas.

Al personal de jardín Botánico del CICY, Clarissa Jiménez y Lilia Carrillo, por abrirme las puertas del jardín y por su apoyo.

A mis compañeros de la Unidad de Recursos Naturales, por su apoyo moral y buenos momentos. Gracias especiales a Dinosca Rondón, Gabriela Reyes, Helena Huechacona, Iván Tamayo, Irina Llamas, Julio Salas, Katya Romero, Maripaz Medina y Pedro Ruíz.

A Stephanie George, por su apoyo en la revisión del idioma en múltiples documentos, y por su asesoría en la elaboración de mapas. Gracias por su paciencia, comprensión y apoyo incondicional durante este proceso. Gracias por ser mi brazo derecho, gracias por tanto amor, gracias por todo.

Finalmente y no menos importante, a mis amigos que aún en la distancia estaban cerca, haciendo más ameno este camino, especialmente a Lilia Camberos, Regina Cuevas y Victor Renteria.



## **DEDICATORIA**

*A mi familia.*

*Por que su apoyo y cariño son la fuerza y motivación que impulsa mi vida. Gracias por su paciencia y comprensión desde la distancia.*



*Androlepis* sp. nov. (Bromelioideae, Bromeliaceae).

Imagen por Regina Cuevas Chapa.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
ÍNDICE DE CUADROS.....	vi
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN.....	1
<b>CAPÍTULO I</b> .....	<b>3</b>
ANTECEDENTES.....	3
1.1 BROMELIACEAE EN MEGAMÉXICO.....	3
1.2 BROMELIOIDEAE EN MEGAMÉXICO.....	5
1.3 ALIANZA <i>ANDROLEPIS</i> .....	10
1.4 ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS EN BROMELIOIDEAE Y SU POSIBLE UTILIDAD TAXONÓMICA.....	14
1.5 LA DIVERSIFICACIÓN RECIENTE DEL NÚCLEO BROMELIOIDEAE: IMPLICACIONES EN LAS ESTIMACIONES FILOGENÉTICAS.....	17
HIPÓTESIS.....	18
OBJETIVO GENERAL.....	18
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	19
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	19
<b>CAPÍTULO II</b> .....	<b>21</b>
FILOGENIA MOLECULAR DE LA SUBFAMILIA BROMELIOIDEAE (BROMELIACEAE) EN MEGAMÉXICO, Y EXPLORACIÓN DE LA UTILIDAD TAXONÓMICA DE CARACTERES FLORALES EN LA ALIANZA <i>ANDROLEPIS</i> .....	21
2.1 INTRODUCCIÓN.....	21
2.2 MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
2.2.1 Muestreo taxonómico.....	23
2.2.2 Selección de caracteres moleculares.....	24
2.2.3 Extracción, amplificación y secuenciación de ADN.....	24
2.2.4 Codificación de caracteres morfológicos.....	26
2.2.5 Análisis filogenéticos.....	28
2.2.6. Reconstrucción de estados de carácter ancestrales.....	29

2.3. RESULTADOS .....	29
2.3.1 Análisis amplio .....	29
2.3.1.1 Informatividad y congruencia de los marcadores moleculares. ....	29
2.3.1.2 Relaciones filogenéticas. ....	33
2.3.2 Análisis restringidos.....	38
2.3.2.2. Monofilia de la Alianza <i>Androlepis</i> , relaciones internas y monofilia de las especies .....	41
2.3.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales.....	41
2.4. DISCUSIÓN.....	46
2.4.1 Análisis amplio .....	46
2.4.1.2. Linajes de divergencia temprana en Megaméxico.....	47
2.4.1.3 Núcleo Bromelioideae.....	47
2.4.1.4 Alianza <i>Androlepis</i> . ....	49
2.4.2 Análisis restringidos.....	52
2.4.2.1 Consideraciones metodológicas. ....	52
2.4.2.2 Monofilia de la Alianza <i>Androlepis</i> , relaciones internas y monofilia de las especies. ....	53
2.4.2.3 Incongruencia topológica entre los árboles de ADNcp y ADNnr.....	53
2.4.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales.....	54
<b>CAPÍTULO III .....</b>	<b>57</b>
A NEW SPECIES OF <i>ANDROLEPIS</i> (BROMELIOIDEAE; BROMELIACEAE), ENDEMIC FROM SOUTHERN MEGAMEXICO .....	57
Abstract .....	57
3.1 INTRODUCCIÓN .....	57
3.2 MATERIALS AND METHODS .....	58
3.3 TAXONOMY .....	59
3.4 DISTRIBUTION AND HABITAT .....	63
3.5 ETYMOLOGY .....	63
3.4 PHENOLOGY .....	63
3.8 CONSERVATION STATUS .....	64
3.6 DISCUSSION .....	65
3.7 KEY FOR THE <i>ANDROLEPIS</i> SPECIES.....	67

---



---

Acknowledgments.....	67
<b>CAPÍTULO IV.....</b>	<b>69</b>
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	69
4.1 CONCLUSIONES.....	69
4.2 PERSPECTIVAS.....	70
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>71</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>85</b>
ANEXO 1. Lista de taxones, número de espécimen, y número de accesiones en Genbank incluidos en los análisis amplios. ....	85
ANEXO 2. Lista de genotipos, datos de colecta y regiones amplificadas para los análisis restringidos. ....	92
ANEXO 3. Matriz de codificación de caracteres morfológicos utilizada para la reconstrucción de estados de carácter ancestrales.....	94
ANEXO 4. Comparación de caracteres morfológicos entre especies de <i>Androlepis</i> y <i>Aechmea</i> subgenus <i>Podaechmea</i> de Megaméxico. ....	95





ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.1** Límite de Megaméxico en América (líneas rojas), de acuerdo con la propuesta de Rzedowski (1991). ..... 4

**Figura 1.2** Miembros representativos de Bromelioideae en Megaméxico. A-B Miembros representativos de linajes de divergencia temprana, A) *Gregia juareziana*, B) *Bromelia palmeri*; C-D) Integrantes del núcleo Bromelioideae C) *Wittmackia mesoamericana*, D) *Aechmea tillandsioides*, E) *A. nudicaulis*, F) *A. matudae*, G) *A. pubescens*, H) *A. bracteata*, I) *Billbergia pallidiflora*. Créditos: A) F. Hernández-Najarro, B-H) C.J. Ramírez-Díaz, I) P. Carrillo-Reyes. .... 7

**Figura 1.3** Miembros representativos de la Alianza *Androlepis*, según la propuesta de Sass y Specht, 2010. A) *Aechmea mexicana*, B) *Ursulaea macvaughii*, C) *U. tuitensis*, D) *Androlepis skinneri*, E) *Hohenbergiopsis guatemalensis*, F) *Billbergia viridiflora*, G) *Aechmea mariae-reginae* (izquierda, inflorescencia masculina, derecha, inflorescencia femenina, y H) inflorescencia femenina de *Androlepis skinneri*, note cómo las anteras están presentes pero atrofiadas. Créditos: A y C) P. Carrillo-Reyes, B y F) C.J. Ramírez-Díaz, E) I. Ramírez-Morillo, F) Cortesía de Marie Selby Botanical Gardens, G) A. Cascante-Marín, H) K. Romero-Soler. .... 9

**Figura 1.4** Hipótesis filogenética de la Alianza *Androlepis*, de acuerdo con Sass y Specht (2010). A) Fragmento del árbol de consenso de mayoría resultante del análisis bayesiano de dos regiones de ADNnr (*ETS* y *g3pdh*) y dos de ADNcp (*rpb2* y *trnL-F*), con 150 especies del núcleo Bromelioideae incluidas. La probabilidad posterior se muestra por arriba de las ramas, los valores de apoyo de bootstrap de máxima verosimilitud (izquierda) y máxima parsimonia (derecha) por debajo de las ramas, B) Distribución de la Alianza *Androlepis*, basada en colectas de herbario. .... 10

**Figura 2.1** Algunos caracteres morfológicos seleccionados para la reconstrucción de estados ancestrales. Inflexión de los pétalos A) reflexos, B) cuculados, C) erectos; Tipo de estigma D) conduplicado-patente, E) espiral-conduplicado; Ápice de los filamentos F) con apéndices, G) sin apéndices. .... 27

---



---

**Figura 2.2** Árboles del 50% de mayoría resultantes de los análisis de Inferencia Bayesiana, con el uso de los conjuntos de caracteres de ADNnr y ADNcp. La línea punteada y los cuadros al final de las ramas señalan la posición de los miembros putativos de la Alianza *Androlepis*..... 32

**Figura 2.3** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana al combinar evidencia de ADNnr (*ETS*, *g3pdh* y *rpb2*) y ADNcp (*trnL-F*). Se muestran los valores de bootstrap >70 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior >0.7 por debajo de las ramas. Las barras de colores representan los principales clados conformados, los nombres asignados no necesariamente coinciden con la circunscripción taxonómica. .... 34

**Figura 2.4** Fragmento del árbol de consenso del 50% de la mayoría con el uso de evidencia total resultante del análisis de inferencia bayesiana, en donde se muestra la hipótesis filogenética de las especies de la Alianza *Androlepis* y se señalan los clados principales. .... 37

**Figura 2.5** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana utilizando evidencia de ADNcp. Se muestran los valores de bootstrap >80 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior por debajo de las ramas. .... 39

**Figura 2.6** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana utilizando evidencia de ADNnr. Se muestran los valores de bootstrap >80 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior por debajo de las ramas. .... 40

**Figura 2.7** Reconstrucción de los estados de caracter ancestrales basada en el criterio de parsimonia del color de los pétalos, grado de inflexión de los pétalos, exposición de los órganos sexuales y tipo de estigma en la Alianza *Androlepis*. .... 44

**Figura 2.8** Reconstrucción de los estados de caracter ancestrales basada en el criterio de parsimonia del indumento de la inflorescencia, apariencia de las brácteas del pedúnculo en antesis, ápice de los filamentos y tipo de expresión sexual en la Alianza *Androlepis*..... 45

**Figure 3.1** *Androlepis najarrae* C. Ramírez-Díaz & I. Ramírez. A. Habitat. B. *A. najarrae* in habitat. C. Male flowers, notice the change of petal color throught flowering. D. Male

inflorescence. E. Longitudinal section of a male flower. F. Petal appendages. G. Anther. H. Pollen. Photographs: Claudia Ramírez-Díaz (A, D), Katya Romero Soler (B) and Lilia Cantza (C, E, F). Abbreviations: An=Anther, Fi=Filament, Aa=Anther appendage. .... 62

**Figure 3.2** Distribution of *Androlepis najarrae*. A. Distribution of *A. najarrae*, based in herbarium specimens. B. Extent of Megamexico (red lines) in America. .... 64

ÍNDICE DE CUADROS

**Cuadro 1.1** Especies de Bromelioideae presentes en Megaméxico y su presencia en otras regiones de Centroamérica y Sudamérica. Abreviaciones: Mm=Megaméxico, CR= Costa Rica, P=Panamá, SA=Sudamérica. .... 8

**Cuadro 1.2** Estudios filogenéticos en donde se han incluido especies de la Alianza *Androlepis* y se observa una relación evolutiva entre ellas. Se muestra la evidencia utilizada, las especies incluidas en el análisis y el apoyo estadístico de dichas hipótesis. Abreviaciones: A= *Aechmea*, An= *Androlepis*, B= *Billbergia*, H= *Hohenbergiopsis* y U= *Ursulaea*. .... 11

**Cuadro 2.1** Cebadores utilizados, condiciones de PCR implementadas y modelos de evolución nucleotídica seleccionado para cada una de las regiones de ADN utilizadas en los distintos análisis realizados. Bibliografía de referencia: 1) Sass y Specht (2010), 2) Aguirre-Santoro *et al.* (2016), 3) Strand *et al.* (1997), 4) Li *et al.* (2008), 5) Matuszak-Reger *et al.* (2018), 6) Shawn *et al.* (2007), y 7) Romero-Soler (2017). .... 25

**Cuadro 2.2** Tamaño, variabilidad, nivel de información y homoplasia de las matrices analizadas en los diferentes tipos de análisis. Abreviaciones: A= Análisis amplios, R= Análisis restringidos, SC=Sitios conservados, SV=Sitios variables, SPI=Sitios parsimoniosamente informativos, IC=Índice de consistencia, IR=Índice de retención, RC=Índice de consistencia rescalada. .... 30

**Cuadro 2.3** Valores de Bootstrap (BS) y Probabilidad Posterior (PP) que apoyan la monofilia de la Alianza *Androlepis* en los análisis realizados con cada una de las regiones. .... 43

---

---

## RESUMEN

La subfamilia Bromelioideae es el linaje de diversificación más reciente dentro de Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2011; 2014). Con ca. 1, 000 especies, es la segunda subfamilia más diversa, y su principal centro de diversidad se ubica en la región de la Mata Atlántica, Brasil (Benzing, 2000; Butcher y Gouda, 2019). Solo el 3% de la diversidad se concentran en la región fitogeográfica de Megaméxico, el límite norte de su distribución, en donde al menos dos linajes diversificaron (Sass y Specht, 2010). La Alianza *Androlepis* es un linaje casi endémico de Megaméxico que exhibe una amplia variación floral, integrado por al menos nueve especies clasificadas en cinco géneros, entre ellos los géneros polifiléticos *Aechmea* y *Billbergia*. Con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies de Bromelioideae megamexicanas, con particular interés en la Alianza *Androlepis*, se realizó una reconstrucción filogenética a partir de evidencia molecular de núcleo (ADNnr: *ETS*, *g3pdh*, *rpb2*) y cloroplasto (ADNcp: *trnL-F*). Se realizó un análisis restringido con nuevas regiones de ADNnr (*agt1*) y ADNcp (*rpl32* e *ycf1*). Además, se realizó la reconstrucción de los estados de carácter ancestrales para ocho caracteres florales con el fin de explorar su potencial taxonómico al interior del grupo. Los resultados principales sugieren que las especies endémicas de Megaméxico están estrechamente relacionadas con especies del norte de Sudamérica y Centroamérica, mientras que especies de amplia distribución forman parte de linajes sudamericanos. La monofilia de la Alianza *Androlepis* fue apoyada al incorporar un mayor muestreo taxonómico y también con evidencia de las nuevas regiones estudiadas. La hipótesis filogenética sugiere que *Aechmea aenigmatica*, *Androlepis fragrans* y una especie nueva de *Androlepis*, también forman parte de este linaje. Las relaciones internas no fueron resueltas, sin embargo es posible distinguir un clado núcleo que incluye la mayor diversidad de especies, y tres especies con posición inestable en los diferentes árboles de genes. La combinación de caracteres como indumento de la inflorescencia densamente lepidoto, pétalos reflexos, estambres y estigma exertos y estigma conduplicado-patente, son caracteres diagnósticos de *Ursulaea*, el único clado apoyado con evidencia molecular, morfológica y geográfica. Finalmente, se presenta la descripción taxonómica de una especie nueva de *Androlepis*, que incluye una clave de identificación taxonómica para el género, mapa de distribución, comparaciones morfológicas e ilustraciones.

---

---

---

## ABSTRACT

The Bromelioideae subfamily is the most recently diversified lineage in Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2011; 2014). With nearly 1,000 species, it is the second most diverse subfamily and its main center of diversity is concentrated in the Atlantic Forest, Brazil (Benzing, 2000; Butcher and Gouda, 2019). Only 3% of the diversity of its species are concentrated in the phytogeographical region of Megamexico, the northern limit of the distribution of the subfamily. According to Sass and Specht (2010), at least two Bromelioideae lineages have diversified in Megamexico, while other species have been related to South American or Central American lineages. The *Androlepis* Alliance is a clade that has been supported with molecular and geographic evidence, however it exhibits a wide floral variation, which has led to the circumscription of these species in five genera in the core of Bromelioideae. The main objectives of this work are to reconstruct the evolutionary history of the Bromelioideae of Megamexico from molecular evidence from nucleus (*ETS*, *g3pdh*, *rpb2*) and chloroplast (*trnL-F*), to widen the knowledge of the species which are a part of the *Androlepis* Alliance, and subsequently resubmit the monophyly of this lineage and its species through the analysis of a different set of DNA regions (*agt1*, *rp132* and *ycf1*). In addition, a reconstruction of character states for eight floral character with the intention of exploring the taxonomic potential within the group. The results suggest that the species endemic to Megamexico are closely related with northern South American and Central American species, while the more widely distributed species are a part of South American lineages. The monophyly of *Androlepis* Alliance was supported when incorporating a higher taxonomic sampling and also with the evidence of the studied regions. The resulting hypothesis suggests that *Aechmea aenigmatica*, *Androlepis fragrans* and a new *Androlepis* species are a part of this lineage. The internal relationships are not resolved, however it is possible to distinguish a central clade which includes the highest diversity of species, and three species in an unstable position in the different trees genes. The combination of characters such as densely lepidote inflorescence, reflexed petals, exerted stamens and stigma and conduplicate-patent stigma, is diagnostic for *Ursulaea*, the only clade with molecular, morphological and geographical support. Finally, the taxonomic description of a new *Androlepis* species, including a taxonomic identification key, distribution map, morphologic comparisons and illustrations, is presented.

---

### INTRODUCCIÓN

La familia Bromeliaceae es uno de los ejemplos de radiación adaptativa más sobresalientes del Neotrópico (Givnish *et al.*, 2010, 2014). Comprende más de 3,600 especies y 73 géneros reconocidos (Butcher y Gouda, 2019). Con más del 50% de sus miembros de hábito epífita, es la segunda familia más diversa de plantas epífitas, después de Orchidaceae (Gentry y Dodson; 1987; Luther y Northon, 2008; Zotz, 2013). Clasificaciones basadas en evidencia molecular y morfológica, reconocen la existencia de ocho subfamilias monofiléticas: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Pitcairnioideae, Navioideae, Puyoideae y Bromelioideae (Givnish *et al.*, 2004, 2007).

La subfamilia Bromelioideae, con más de 970 especies y 35 géneros, es la segunda más diversa de Bromeliaceae (Butcher y Gouda, 2019), y la de más reciente diversificación (Givnish *et al.*, 2007, 2011). Se distingue del resto de las subfamilias por presentar ovario completamente ínfero (semi-ínfero en *Acanthostachys* Link, Klotzsch & Otto), frutos que son una baya indehiscente, semillas desnudas y márgenes foliares espinoso-serrados (Smith y Downs, 1979; Smith y Till, 1998). El esclarecimiento de las relaciones evolutivas y de los límites genéricos ha sido particularmente difícil en esta subfamilia. Históricamente, las delimitaciones taxonómicas están basadas en caracteres morfológicos convergentes (homoplasias o reversiones) a lo largo de la subfamilia, lo que ha llevado a la conformación de grupos no naturales (Schulte *et al.*, 2005, 2009; Schulte y Zizka, 2007; Sass y Specht, 2010; Evans *et al.*, 2015). Por otro lado, la escasa divergencia molecular en las regiones de ADN analizadas, la baja resolución obtenida en las estimaciones filogenéticas y el escaso muestreo taxonómico incluido en trabajos anteriores, han dificultado el entendimiento de las relaciones evolutivas (Givnish *et al.*, 2004, 2007; Schulte *et al.*, 2005, 2009; Schulte y Zizka, 2008; Sass y Specht, 2010; Evans *et al.*, 2015).

En la región fitogeográfica de Megaméxico, que coincide con el límite norte de la distribución de Bromelioideae, la diversidad de especies es baja en comparación con otras partes de Sudamérica (ca. 32 especies). De acuerdo con estimaciones filogenéticas, algunas de estas especies están relacionadas con linajes sudamericanos (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). Otras, forman parte de dos linajes que han diversificado en Megaméxico, y que para fines de estudio prácticos son nombrados en este trabajo: Alianza

*Androlepis* y Complejo *Aechmea bracteata* (Clados Centroamericanos I y II en Sass y Specht, 2010). Ambos clados exhiben patrones morfológicos contrastantes. El complejo *Aechmea bracteata* está integrado por cinco especies morfológicamente similares y clasificadas dentro de *Aechmea* subgénero *Aechmea*, mientras que la Alianza *Androlepis* está integrada por nueve especies morfológicamente disímiles, y por tanto, clasificadas en cinco género distintos (*Aechmea* Ruiz & Pav., *Androlepis* Brongn. ex Houlet, *Billbergia* Thunb., *Hohenbergiopsis* L.B. Sm. & Read y *Ursulaea* Read & Baensch). Otras especies de Bromelioideae megamexicanas, nunca han sido incluidas en estimaciones filogenéticas.

La Alianza *Androlepis* es un linaje sustentado con evidencia molecular y geográfica, pero carece de sinapomorfías morfológicas evidentes (Sass y Specht, 2010; Sass, 2011). Sin embargo, existen caracteres únicos en la subfamilia, como el diocismo y las anteras ornamentadas, que solamente ocurren dentro de este linaje. Otros caracteres reproductivos posiblemente asociados con mecanismos y/o síndromes de polinización, como el nivel de exposición de los órganos reproductivos o la ausencia de brácteas del pedúnculo vistosas durante la antesis, requieren de una evaluación en un contexto filogenético.

El objetivo de este trabajo fue dilucidar las relaciones evolutivas de las especies de Bromelioideae presentes en Megaméxico, particularmente de las especies de la Alianza *Androlepis*, mediante el uso de evidencia molecular. Además, se explora la posible significancia evolutiva o taxonómica de algunos caracteres reproductivos anteriormente ignorados. El **Capítulo I** contiene una síntesis con antecedentes sobre el grupo de estudio; en el **Capítulo II** se presenta una filogenia molecular de la subfamilia Bromelioideae con un muestreo exhaustivo de especies megamexicanas, y un segundo análisis filogenético enfocado en especies de la Alianza *Androlepis*. Se realizó la reconstrucción de ocho caracteres morfológicos ancestrales, a fin de explorar su potencial taxonómico. En el **Capítulo III** se presenta la descripción taxonómica de una especie nueva para la Ciencia, un descubrimiento derivado del trabajo de campo. Finalmente, en el **Capítulo IV** se abordan las conclusiones generales y perspectivas del trabajo.



## CAPÍTULO I

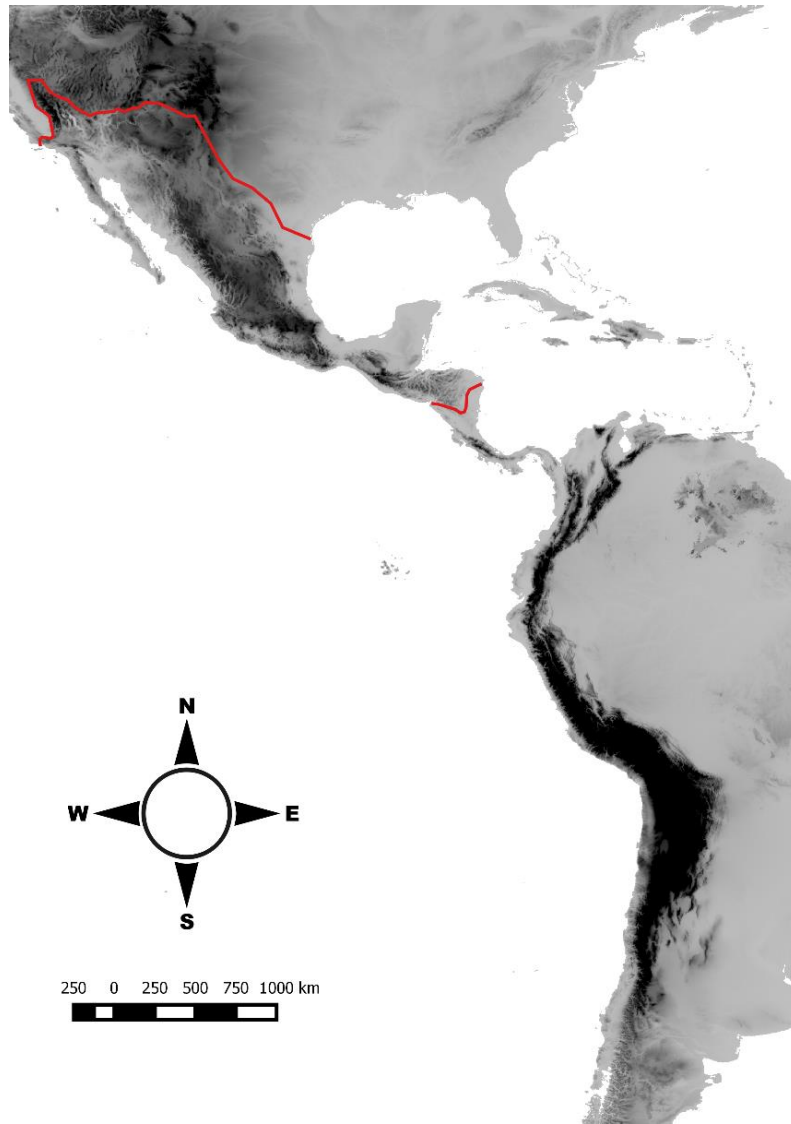
### ANTECEDENTES

#### 1.1 BROMELIACEAE EN MEGAMÉXICO

Megaméxico (en el sentido amplio de Megaméxico I, II y III) es un área fitogeográfica con gran cantidad de endemismos a nivel de familias (17%) y géneros (72%) de plantas espermatofitas (Rzedowski, 1991). Las discontinuidades orográficas generadas por las depresiones del extremo meridional de las Rocallosas en Nuevo México, en Estados Unidos de América, y la depresión de Nicaragua, conforman los límites norte y sur, respectivamente, de esta región (Rzedowski, 1991)(Figura 1.1). Esta porción del continente es el centro de origen y diversidad de varios linajes dentro de la familia Bromeliaceae (Benzing, 2000; Givnish *et al.*, 2007, 2009). La subfamilia Hechtioideae, con 75 especies endémicas, es un ejemplo de radiación en Megaméxico (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018). Otros linajes de Tillandsioideae, como *Catopsis* Griseb., *Tillandsia* subgénero *Tillandsia*, *T.* subgénero *Viridantha* (Espejo) Barfuss & W. Till y *Pseudoalcantarea* (Mez) Pinzón & Barfuss, han diversificado en esta región del continente (Pinzón *et al.*, 2016; Granados *et al.*, 2017). En Pitcairnioideae, la presencia de 40 especies de *Pitcairnia* L. endémicas a México y 20 microendémicas restringidas a pocas localidades (Espejo-Serna *et al.*, 2018), sugieren especiación en esta región. Dentro de Bromelioideae, dos pequeños linajes, los Clados Centroamericanos I y II *sensu* Sass y Specht (2010), han diversificado en este lugar del continente (Sass, 2011).

La diversificación de Bromeliaceae en Megaméxico, derivada de múltiples invasiones, es un evento reciente en términos evolutivos. Se estima que miembros de Tillandsioideae y Hechtioideae diversificaron en Megaméxico hace menos de 15 m.a., mientras que Bromelioideae y Pitcairnioideae debieron diversificar en durante los últimos 6 m.a. (Givnish *et al.*, 2011). Un patrón interesante en la evolución de Bromeliaceae, es que los clados con sistema sexual dioico están concentrados en Megaméxico y Centroamérica (Benzing, 2000; Ramírez-Morillo *et al.*, 2008): todos los miembros de Hechtioideae, la mayoría de las especies de *Catopsis* (Tillandsioideae) y dos especies de Bromelioideae, *Aechmea mariae-reginae* H. Wendl. y *Androlepis skinneri* Brongn. ex Houliet (Benzing,

2000). En otros grupos sudamericanos como *Cryptanthus* Otto & A. Dietr., *Cottendorfia* Schult. & Schult. f., y *Lindmania* Mez, existen una o más especies con flores unisexuales pero sistema sexual andromonoico o monoico (Benzing, 2000).



**Figura 1.1** Límite de Megaméxico en América (líneas rojas), de acuerdo con la propuesta de Rzedowski (1991).

---

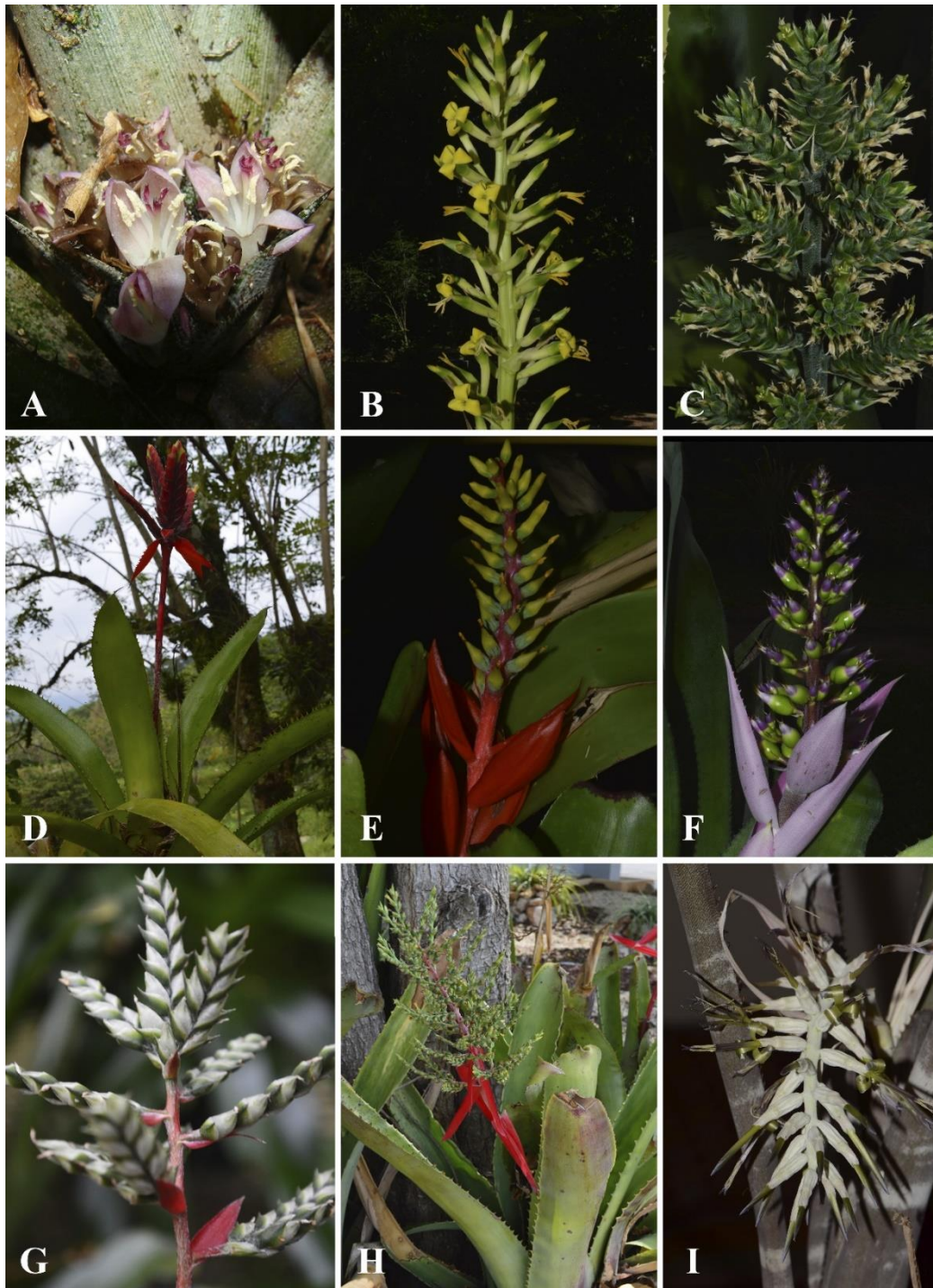
## 1.2 BROMELIOIDEAE EN MEGAMÉXICO

Se ha visto que los patrones de distribución de Bromelioideae atienden a eventos de colonización de nuevos nichos, seguidos de radiaciones evolutivas en áreas geográficas reducidas (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Leme *et al.*, 2017; Maciel *et al.*, 2018). Se estima que la divergencia entre el ancestro común de Bromelioideae y su grupo hermano, Puyoideae, ocurrió hace ca. 10 m.a. en el sur de los Andes (Givnish *et al.*, 2011). El origen del núcleo Bromelioideae, debió ocurrir en la región de la Mata Atlántica hace ca. 7.1–5.6, m.a., durante el Mioceno Tardío (Givnish *et al.*, 2011; 2014; Silvestro *et al.*, 2014). Diversificaciones secundarias posteriores tanto de linajes de divergencia temprana, como *Ananas* Mill., *Bromelia* L., *Greigia* Regel, *Ochagavia* Phil., así como de integrantes del núcleo Bromelioideae, incluido el género polifilético *Aechmea* Ruiz & Pav., ocurrieron en otras regiones de Sudamérica, Las Antillas, Centroamérica y Megaméxico (Sass y Specht, 2010; Sass, 2011; Aguirre-Santoro *et al.*, 2015; Fernández *et al.*, 2015).

El principal centro de diversidad de Bromelioideae se localiza en la región de la Mata Atlántica, Brasil, donde habitan más del 50% de las especies (Benzing, 2000; Martinelli *et al.*, 2009). En Megaméxico, la diversidad de especies decrece considerablemente, con 32 taxones conocidos en el rango de especie (ca. 3% de especies de Bromelioideae), dos subespecies, y ocho géneros (Figura 1.2, Cuadro 1.1). En términos de endemismo, 17 especies están restringidas a este territorio, incluyendo las únicas cuatro especies presentes de *Greigia*. Los géneros *Hohenbergiopsis* (1 sp.) y *Ursulaea* (2) son endémicos a esta región biogeográfica.

Las relaciones filogenéticas de las especies de Bromelioideae megamexicanas han sido abordadas escasamente y de manera parcial. Monteiro *et al.* (2015), incluyeron tres especies de *Bromelia* de amplia distribución (*B. hemispherica* Lam., *B. karatas* L. y *B. pinguin* L.), sin embargo *B. palmeri* Mez., endémica de Megaméxico, no fue incluida. Con respecto al núcleo Bromelioideae, la mayoría de las estimaciones filogenéticas han incluido menos de 15 especies (Horres *et al.*, 2007; Schulte *et al.*, 2005, 2009; Schulte y Zizka, 2008; Silvestro *et al.*, 2013; Evans *et al.*, 2015; Heller *et al.*, 2015; Maciel *et al.*, 2018), excepto los dos trabajos más relevantes, que incluyen 20 especies cada uno, pero difieren en el muestreo taxonómico (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016).

Estos dos últimos trabajos incluyen una amplia representación de miembros del núcleo Bromelioideae, sin embargo, la posición filogenética de las especies descritas en años recientes (como *Aechmea aenigmatica* López-Ferrari, Espejo, Ceja & A. Mendoza y *Androlepis fragrans* Leme y Luther), no ha sido evaluada. Con base en evidencia molecular de núcleo (*ETS*, *g3pdh* y *rpb2*) y cloroplasto (*trnL-F*), Sass y Specht (2010) reconocen dos clados cuya diversificación ocurrió en la región central de América, nombrados Clados Centroamericanos I y II. Posteriormente, Aguirre-Santoro *et al.* (2016) rescatan la monofilia de estos mismos linajes al incluir dos regiones adicionales de cloroplasto (*matK-trnK* y *rps16-trnK*). Estos dos linajes presentan patrones de diversificación morfológica muy contrastantes entre sí. El Clado Centroamericano I está integrado por especies con una amplia gama de variación floral (Figura 1.2), clasificadas en cinco géneros distintos. El Clado Centroamericano II incluye a especies morfológicamente similares, que comparten inflorescencias ampliamente ramificadas, flores dísticas y brácteas del pedúnculo rojo brillante, clasificadas dentro de *Aechmea* subgénero *Aechmea* (Figura 1.1, G-H). Con base en dichos patrones morfológicos y taxonómicos, y con el fin de facilitar la distinción de dichos clados, en este trabajo se proponen los nombres informales de Alianza *Androlepis* (= Clado Centroamericano I) y Complejo *Aechmea bracteata* (= Clado Centroamericano II), y serán nombrados así en lo sucesivo.

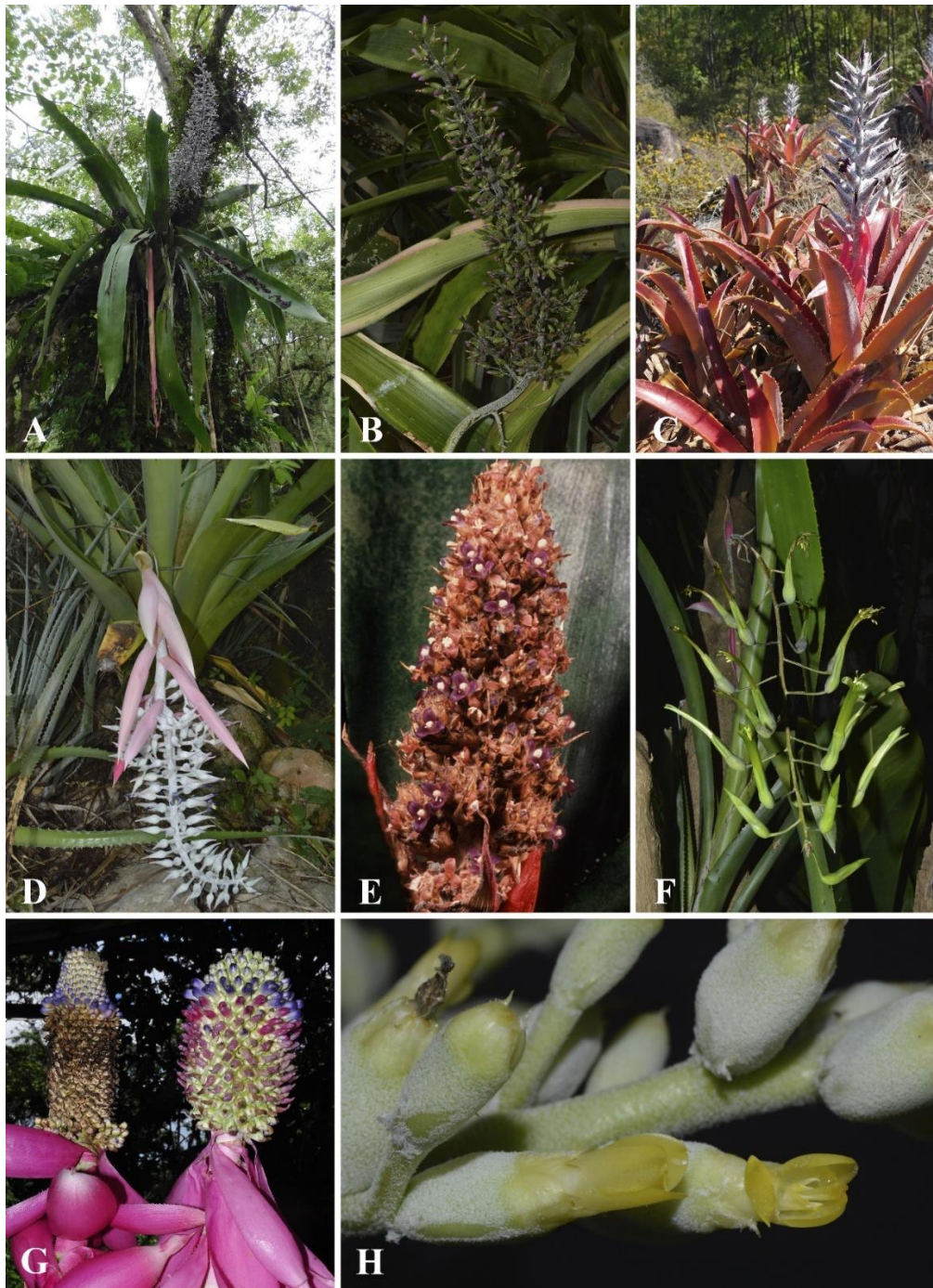


**Figura 1.2** Miembros representativos de Bromelioideae en Megaméxico. A-B Miembros representativos de linajes de divergencia temprana, A) *Gregia juareziana*, B) *Bromelia palmeri*; C-D) Integrantes del núcleo Bromelioideae C) *Wittmackia mesoamericana*, D) *Aechmea tillandsioides*, E) *A. nudicaulis*, F) *A. matudae*, G) *A. pubescens*, H) *A. bracteata*, I) *Billbergia pallidiflora*. Créditos: A) F. Hernández-Najarro, B-H) C.J. Ramírez-Díaz, I) P. Carrillo-Reyes.

**Cuadro 1.1** Especies de Bromelioideae presentes en Megaméxico y su presencia en otras regiones de Centroamérica y Sudamérica. Abreviaciones: Mm=Megaméxico, CR= Costa Rica, P=Panamá, SA=Sudamérica.

<b>Especie</b>	<b>Distribución</b>
<i>Aechmea aenigmatica</i> López-Ferrari, Espejo, Ceja & A. Mendoza	Mm
<i>Aechmea angustifolia</i> Poepp. & Endl.	Mm, CR, P
<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb.	Mm, CR, SA
<i>Aechmea bracteata</i> var. <i>pacifica</i> Beutelssp.	Mm
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	Mm, SA
<i>Aechmea dactylina</i> Baker	Mm, CR, P, SA
<i>Aechmea iguana</i> Wittmack	Mm
<i>Aechmea lueddemanniana</i> (K. Koch) Brongn. ex Mez	Mm, CR
<i>Aechmea magdalena</i> (André) André ex Baker	Mm, CR, P, SA
<i>Aechmea mariae-reginae</i> H. Wendl.	Mm, CR
<i>Aechmea matudae</i> L.B. Sm.	Mm
<i>Aechmea mexicana</i> Baker	Mm, CR, P, SA
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.	Mm, CR, P, SA
<i>Aechmea penduliflora</i> André	Mm, CR, SA
<i>Aechmea pubescens</i> Baker	Mm, CR, P, SA
<i>Aechmea tillandsioides</i> (Mart. ex Schult. & Schult. F.) Baker	Mm, CR, P, SA
<i>Androlepis fragrans</i> Leme & Luther	Mm
<i>Androlepis skinneri</i> Brongn. ex Houliet	Mm, CR
<i>Billbergia pallidiflora</i> Liebm.	Mm
<i>Billbergia viridiflora</i> H.L. Wendl.	Mm
<i>Bromelia hemisphaerica</i> Lam.	Mm, CR, P
<i>Bromelia karatas</i> L.	Mm, CR, P, SA
<i>Bromelia palmeri</i> Mez	Mm, CR, P, SA
<i>Bromelia pinguin</i> L.	Mm
<i>Greigia juareziana</i> L.B. Sm.	Mm
<i>Greigia rohweri</i> L.B. Sm.	Mm
<i>Greigia steyermarkii</i> L.B. Sm.	Mm
<i>Greigia van-hyningii</i> L.B. Sm.	Mm
<i>Hohenbergiopsis guatemalensis</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm. & Read	Mm
<i>Ursulaea macvaughii</i> (L.B. Sm.) Read & Baensch	Mm
<i>Ursulaea tuitensis</i> (L.B. Sm.) Read & Baensch	Mm
<i>Wittmackia mesoamericana</i> (I. Ramírez, Carnevali & Cetzal-Ix)	Mm
Aguirre-Santoro	

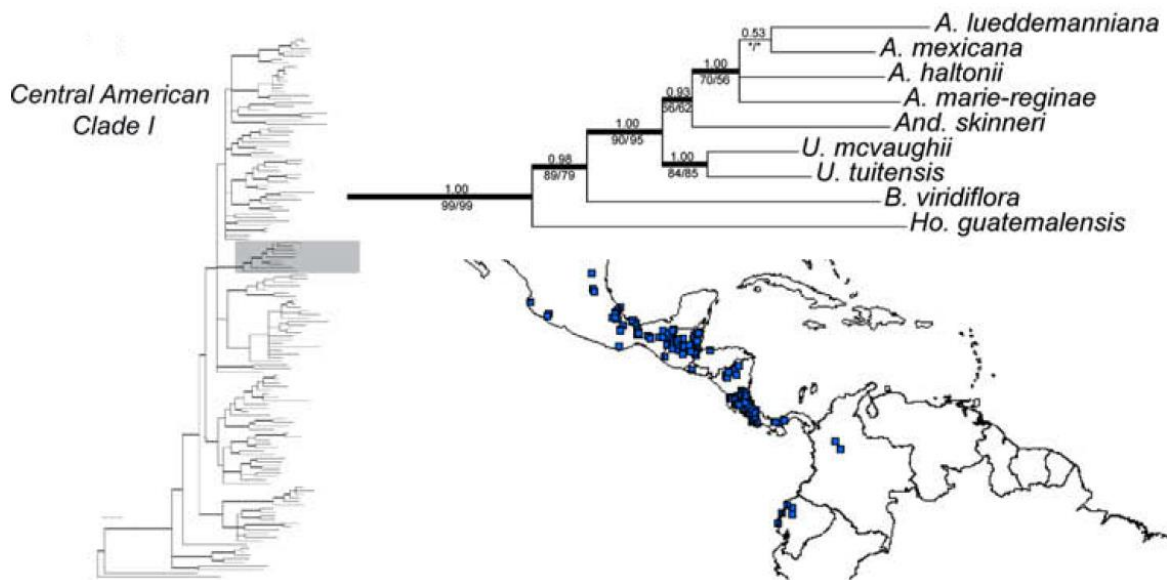




**Figura 1.3** Miembros representativos de la Alianza *Androlepis*, según la propuesta de Sass y Specht, 2010. A) *Aechmea mexicana*, B) *Ursulaea macvaughii*, C) *U. tuitensis*, D) *Androlepis skinneri*, E) *Hohenbergiopsis guatemalensis*, F) *Billbergia viridiflora*, G) *Aechmea mariae-reginae* (izquierda, inflorescencia masculina, derecha, inflorescencia femenina, y H) inflorescencia femenina de *Androlepis skinneri*, note cómo las anteras están presentes pero atrofiadas. Créditos: A y C) P. Carrillo-Reyes, B y F) C.J. Ramírez-Díaz, E) I. Ramírez-Morillo, F) Cortesía de Marie Selby Botanical Gardens, G) A. Cascante-Marín, H) K. Romero-Soler.

### 1.3 ALIANZA *ANDROLEPIS*

La Alianza *Androlepis* es un clado del núcleo Bromelioideae integrado por al menos nueve especies, que ha sido apoyado con evidencia molecular y geográfica (Figura 1.3) (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Maciel *et al.*, 2018). Reconstrucciones filogenéticas con menor representación taxonómica y diferentes fuentes de evidencia molecular también sugieren una estrecha relación evolutiva (Cuadro 1.2). Estas especies co-ocurren en Megaméxico y zonas aledañas como el Istmo de Panamá y noroeste de Sudamérica. Sin embargo, la carencia aparente de sinapomorfias morfológicas (Sass, 2011) y la similitud fenotípica de algunas especies con taxones evolutivamente relacionados con linajes Sudamericanos (ej; *Billbergia viridiflora* con otras *Billbergia* subgénero *Billbergia*), sugieren historias evolutivas distintas.



**Figura 1.4** Hipótesis filogenética de la Alianza *Androlepis*, de acuerdo con Sass y Specht (2010). A) Fragmento del árbol de consenso de mayoría resultante del análisis bayesiano de dos regiones de ADNnr (*ETS* y *g3pdh*) y dos de ADNcp (*rpb2* y *tmL-F*), con 150 especies del núcleo Bromelioideae incluidas. La probabilidad posterior se muestra por arriba de las ramas, los valores de apoyo de bootstrap de máxima verosimilitud (izquierda) y máxima parsimonia (derecha) por debajo de las ramas, B) Distribución de la Alianza *Androlepis*, basada en colectas de herbario.



**Cuadro 1.2** Estudios filogenéticos que incluyen especies de la Alianza *Androlepis*. Se muestra la evidencia utilizada, las especies incluidas en el análisis y el apoyo estadístico de dichas hipótesis. Los números entre paréntesis indican número de especies por grupo taxonómico. Abreviaciones: A= *Aechmea*, An= *Androlepis*, B= *Billbergia*, H= *Hohenbergiopsis* y U= *Ursulaea*; MP=Máxima Parsimonia, IB=Inferencia Bayesiana.

Criterio de reconstrucción/ Evidencia	BS /PP	Especies incluidas en el análisis	Referencia
<b>MP</b> <i>matK</i> , 3' <i>trnK</i> intrón, <i>trnL</i> intrón y <i>trnL-trnF</i> espaciador.	71/?	<i>A. mexicana</i> <i>A. lueddemanniana</i> <i>H. guatemalensis</i>	Schulte <i>et al.</i> , 2005
<b>MP</b> <i>trnL</i> intrón y <i>trnL-trnF</i>	<80 (nodos colapsan en el árbol de consenso estricto).	<i>A. subg. Podaechmea</i> (2) <i>An. skinneri</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>Ursulaea</i> (2)	Horres <i>et al.</i> , 2007
<b>IB</b> Espaciador <i>atpB-rbcL</i> , <i>matk</i> , intrón 3' <i>trnK</i> , intrón <i>trnL</i> , espaciador <i>trnL-trnF</i>	100/?	<i>A. subg. Podaechmea</i> (2) <i>An. skinneri</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>U. tuitensis</i>	Schulte y Zizka, 2008
<b>MP</b> <i>PRK</i>	83/1	<i>A. subg. Podaechmea</i> (2) <i>An. skinneri</i> <i>U. tuitensis</i>	Schulte <i>et al.</i> , 2009
<b>IB</b> <i>ETS</i> , <i>g3pdh</i> , <i>rpb2</i> , <i>trnL-F</i>	?/1	<i>A. subg. Podaechmea</i> (4) <i>An. skinneri</i> <i>B. viridiflora</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>Ursulaea</i> (2)	Sass y Specht, 2010
<b>IB</b> Espaciador <i>atpB-rbcL</i> , <i>matk</i> , intrón 3' <i>trnK</i> , intrón <i>trnL</i> , espaciador <i>trnL-trnF</i> , <i>phyC</i>	*Probabilidad relativa	<i>A. subg. Podaechmea</i> (2) <i>An. skinneri</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>U. tuitensis</i>	Silvestro <i>et al.</i> , 2013
<b>IB</b> <i>ETS</i> , <i>g3pdh</i> , <i>rpb2</i> , <i>trnL-F</i> , <i>matK-trnK</i> , <i>rps16-trnK</i>	<60/1	<i>A. subg. Podaechmea</i> (3) <i>An. skinneri</i> <i>B. viridiflora</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>Ursulaea</i> (2)	Aguirre-Santoro <i>et al.</i> , 2016
<b>IB</b> <i>matK</i> , <i>ETS</i> , <i>phyC</i>	<75/<0.9	<i>A. subg. Podaechmea</i> (3) <i>An. skinneri</i> <i>H. guatemalensis</i> <i>U. tuitensis</i>	Maciel <i>et al.</i> , 2018

Su distribución se concentra en las costas y cadenas montañosas de la porción tropical de Megaméxico, hasta Panamá, excepto *Aechmea mexicana* y *Androlepis skinneri*, que extienden su rango hasta Ecuador (Smith y Downs, 1979) y la región central de Perú, respectivamente (*Rauh 25 640*, en Rauh, 1983). Estas especies habitan en el dosel de distintos tipos de vegetación, desde bosques tropicales perennifolios y subperennifolios (0–700 m s.n.m.) como es el caso de *A. mexicana*, *A. haltonii* y *B. viridiflora*; bosques nublados en elevaciones medias a altas (270–1800 m s.n.m.) en donde ocurren especies como *A. lueddemanniana*, *A. mariae-reginae*, *A. mexicana*, *A. skinneri* y *H. guatemalensis*; *U. macvaughii* habita en bosques tropicales subcaducifolios (500-600 m s.n.m.), mientras que *U. tuitensis* crece como rupícola en ambientes riparios de bosques de *Pinus-Quercus* (ca. 1000 m s.n.m.) (Smith y Downs, 1979; Read y Baensch, 1994).

Todas las especies de la Alianza *Androlepis* son plantas en forma de roseta, epífitas, excepto *U. tuitensis* que es rupícola, y exhiben una amplia variación floral. En la búsqueda de similitudes morfológicas que reflejen la estrecha relación filogenética sugerida por la evidencia molecular, Sass (2011) encontró que estas especies comparten sépalos libres, brácteas del pedúnculo rosas o rojas, y pedúnculo con indumento densamente lepidoto. Sin embargo, existen datos faltantes en dicho análisis, y al realizar una reevaluación morfológica preliminar, es notable la presencia de sépalos connados e inflorescencia casi totalmente glabra en *B. viridiflora*. Además, la variación observada en el indumento del resto de las especies, aún no se ha estudiado a detalle. Existen algunos caracteres compartidos entre grupos de dos o tres especies que podrían ser de utilidad para entender las relaciones evolutivas al interior del grupo, así como para proponer posibles recircunscripciones taxonómicas. A continuación se exponen las similitudes morfológicas observadas entre especies.

*Androlepis* Brongn. ex Houliet (1870) fue considerado un género monotípico por un largo tiempo, con *An. skinneri* como la única especie reconocida. Baker (1889), propuso su reconocimiento como un subgénero de *Aechmea* y describió a *A. donnell-smithii* Baker y *A. leucostachys* Baker, como parte del mismo. Sin embargo, ambas especies actualmente son consideradas sinónimos de *A. skinneri* (Smith y Downs, 1979; The Plant List, 2019). El género se caracteriza principalmente por tres caracteres distintivos y casi únicos dentro de la subfamilia: expresión sexual dioica, anteras ornamentadas con prolongaciones

---

apicales de los filamentos y polen arreglado en tétradas. Una segunda especie, *Androlepis fragrans* Leme & Luther, fue descrita en este género por presentar anteras ornamentadas, a pesar de sus flores hermafroditas y polen simple, biporado (Leme y Luther, 2011). Dentro de la Alianza *Androlepis*, *H. guatemalensis* posee polen en tétradas, y *A. mariae-reginae* presenta expresión floral dioica. Además, *An. skinneri* presenta indumento lepidoto e inflorescencia ramificada, como las especies de *A.* subgénero *Podaechmea*.

Tres especies actualmente consideradas miembros de *Aechmea* subgénero *Podaechmea* forman parte de la Alianza *Androlepis*: *Aechmea lueddemanniana* (K. Koch) Brongn. ex Mez, *A. mexicana* Baker, y *A. haltonii* H. Luther. Este subgénero se caracteriza por presentar inflorescencias lepidotas, ampliamente compuestas, flores pediceladas y apéndices en los pétalos (Smith y Downs, 1979). De las especies incluidas en la última revisión de Bromelioideae, solamente *A. ferruginea* L.B. Sm., una especie endémica de Perú, no ha sido incluida en estimaciones filogenéticas. Otras especies que por sus características morfológicas han sido propuestas como parte de este subgénero, como *A. aenigmatica* López-Ferrari, Espejo, Ceja & A. Mendoza (Oaxaca, México) y *Aechmea baudoensis* Aguirre-Santoro & Betancur (Chocó, Colombia) (Aguirre-Santoro y Betancur, 2011; López-Ferrari *et al.*, 2011), no han sido incluidas en estimaciones filogenéticas.

*Ursulaea* Read & Baensch, un género endémico del Oeste de México, comprende dos especies, *U. tuitensis* y *U. macvaughii*. Esta última especie fue segregada de *Aechmea* subgénero *Podaechmea* principalmente por tener sépalos simétricos (vs. asimétricos), y el género fue ampliado con la descripción de *U. tuitensis* (Read y Baensch, 1994). La monofilia de *Ursulaea* ya ha sido apoyada con evidencia molecular y geográfica. (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). Sin embargo, evidencia fenotípica de marcadores enzimáticos sugiere que *U. tuitensis* es más similar a *A. mexicana* y *A. lueddemanniana*, que a *U. macvaughii* (Izquierdo y Piñero, 1997). Por otro lado, las especies de *Ursulaea* tienen frutos similares en forma, color y tamaño a los de *B. viridiflora*, aunque difieren notablemente en la pubescencia, pues los frutos de *Ursulaea* son densamente pubescentes, mientras que en *B. viridiflora* son casi glabros. Además, comparten caracteres como flores grandes de ca. 5 cm, pétalos reflexos y estambres exertos. En contraste, las especies de *Podaechmea* presentan frutos blancos a azulados,

ovoides a oblongos, sépalos persistentes, inconspicuos, pungentes, de 6 – 8 mm de largo; sus flores son pequeñas, de <2 cm de largo, pétalos reflexos y estambres totalmente insertos. *Aechmea mariae-reginae* H. Wendl., la única especie del clado clasificada en *Aechmea* subgénero *Pothuava*, también presenta caracteres semejantes a *A.* subgénero *Podaechmea*, pero difiere en su inflorescencia simple de flores densamente arregladas, sésiles y expresión sexual dioica (Smith y Downs, 1979). La relevancia evolutiva y taxonómica de estos caracteres no ha sido suficientemente explorada.

Los miembros del género *Billbergia* se caracterizan por ser plantas rosetófilas que forman un cilindro alargado; pétalos grandes (33 – 65 mm), zigomórficos; estambres y estilo exertos (Smith y Downs, 1979). Tradicionalmente se reconocen dos subgéneros, *Billbergia* subgénero *Billbergia*, con pétalos recurvados, inflorescencia casi siempre compuesta y glabra, y el *B.* subgénero *Helicoideae*, con pétalos espiralados, inflorescencia simple e indumento farinoso. *Billbergia* subgénero *Billbergia* es un grupo con distribución disyunta, donde la mayoría de las especies se concentran en la región de la Mata Atlántica, al Este de Brasil, y una sola especie, *Billbergia viridiflora*, crece en Megaméxico. La evidencia molecular y geográfica sugiere una estrecha relación con especies de la Alianza *Androlepis* (Sass y Spetch, 2010), a pesar de su evidente disimilitud morfológica, al ser la única especie con flores verdes e inflorescencia glabra excepto en las brácteas florales, donde exhibe un indumento lepidoto inconspicuo.

*Hohenbergiopsis guatemalensis* (L.B. Sm.) L.B. Sm. & Read fue descrita dentro de *Hohenbergia* Schult.f., y posteriormente transferida a su propio género monotípico. La peculiaridad de esta especie se debe a la presencia de apéndices en los pétalos, ausentes en *Hohenbergia*, y los filamentos de las anteras fusionados en la base (vs. libres) (Read, 1982). Dentro de la Alianza *Androlepis*, esta especie presenta caracteres compartidos con algunas especies, como las flores sésiles de *A. mariae-reginae* y el polen en tétradas de *Androlepis skinneri*. Hasta la fecha, no se ha descrito otra especie considerada parte de *Hohenbergiopsis*, y ninguna especie hermana ha sido identificada, recuperándose en los análisis filogenéticos en las ramas basales de los mejores árboles (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016).

### 1.4 ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS EN BROMELIOIDEAE Y SU POSIBLE UTILIDAD TAXONÓMICA

Las flores en Bromelioideae son principalmente actinomorfas, trímeras, y con perianto bien diferenciado en sépalos y pétalos (Smith y Downs, 1974). Las inflorescencias son racimos o panículas terminales, arregladas en distintos grados de compresión. Los pétalos son más o menos homogéneos en forma, varían de lineares a ovados, con ápice redondo, obtuso, apiculado o mucronado, y en una gama de colores que va desde el blanco, rosa, rojo, amarillo, verde y azul. Muchas especies poseen dos apéndices basales en el interior de los pétalos, cuya presencia/ausencia ha sido un carácter diagnóstico muy utilizado en la delimitación genérica de la subfamilia (Smith y Downs, 1979).

Las clasificaciones tradicionales a nivel genérico en Bromelioideae (*sensu* Smith y Downs, 1979) están basadas en grupos no naturales (e.g. Schulte y Zizka, 2008; Schulte *et al.*, 2009; Sass y Specht, 2010). Se ha visto que los apéndices en los pétalos y otros caracteres florales tradicionalmente utilizados, como la ramificación de la inflorescencia y la presencia o ausencia de pedicelos florales, han aparecido múltiples veces a lo largo de la subfamilia debido a convergencias evolutivas, por homoplasias o reversiones (Smith y Kress, 1989; Smith y Spencer, 1992; Faria *et al.*, 2004; Brown y Leme, 2005; Schulte y Zizka, 2008; Schulte *et al.*, 2009; Sass y Specht, 2010). No obstante, la evaluación de caracteres morfológicos ignorados en clasificaciones tradicionales, como el tipo de estigma o tipo de polen, así como la re-evaluación de la variación de estructuras como los apéndices en los pétalos, ha permitido el reconocimiento de grupos monofiléticos morfológicamente distinguibles (e.g. Ramírez-Morillo, 1991; Barfuss *et al.*, 2016; Leme, 2017). Sin embargo, la codificación de la variación de estas estructuras representa un reto metodológico, ya que muchas estructuras son extremadamente delicadas y suelen deteriorarse en los ejemplares de herbario.

Los síndromes de polinización animal son un conjunto de características florales compartidas por un grupo de especies, filogenéticamente relacionadas o no, y que son polinizadas por un grupo particular de animales (Wilmer, 2011). En Bromeliaceae, se han asociado algunas características morfológicas con síndromes de polinización, pero no se han identificado patrones claros para todos los tipos de flores presentes en la familia. Las flores nocturnas, blancas y fragantes, se han asociado con síndrome de polinización por quiropterofilia, mientras que las flores diurnas, rojas o rosas, no fragantes, han sido asociadas con polinización por ornitofilia (Wendt, 2002). Las corolas anchas se asocian

con la polinización por murciélagos, mientras que las corolas angostas posiblemente estén asociadas con polinización por aves (Christianini *et al.*, 2013). Se estima que la mayoría de los polinizadores en Bromelioideae son colibríes (Benzing, 2000), pero también se ha documentado la visita de otros grupos biológicos, como insectos (Smith y Downs, 1974; Wendt *et al.*, 2008; Varassin y Sazima, 2012) y murciélagos, en *Billbergia horrida* Regel (Marques *et al.*, 2015). Una gran cantidad de especies en Bromelioideae presenta flores pequeñas (<2 cm de largo), pétalos inflexos o cuculados que envuelven a los órganos reproductivos, y donde muchas veces no existen barreras físicas entre estigma y estambres, lo que sugiere una condición cleistógama (Wendt *et al.*, 2002; Cascante-Marín *et al.*, 2006). Aunque no existe información detallada de la biología reproductiva de muchas especies en Bromeliaceae, la morfología floral puede ser útil para inferir el tipo de polinizador (Spencer, 2010; Rosas-Guerrero *et al.*, 2014), o reconocer especies potencialmente autógamas (Cascante-Marín *et al.*, 2006). Dado que la accesibilidad de los polinizadores hacia el polen o el néctar depende en gran medida de la arquitectura de la flor, como la inflexión de los pétalos y la posición de los órganos reproductivos, estos podrían dar señales sobre la evolución del grupo.

Otras características florales presentes casi exclusivamente en la Alianza *Androlepis*, como la expresión sexual dioica y las anteras ornamentadas, no han sido exploradas desde un punto de vista taxonómico, y podrían ser útiles a nivel de subgrupos en el interior de la Alianza *Androlepis*, particularmente del género *Androlepis*.

---

## 1.5 LA DIVERSIFICACIÓN RECIENTE DEL NÚCLEO BROMELIOIDEAE: IMPLICACIONES EN LAS ESTIMACIONES FILOGENÉTICAS

Elucidar las relaciones filogenéticas y los límites de especies en grupos de divergencia reciente, es uno de los principales retos en sistemática de plantas (Flores-Rentería *et al.*, 2013). Existen numerosos fenómenos intrínsecos (e.g. separación incompleta de linajes, hibridación, captura de plastoma) y extrínsecos (e.g. metodología) que dificultan el entendimiento de las relaciones evolutivas en este tipo de grupos (Soltis y Soltis, 2009; Naciri y Linder, 2011; Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2015).

En Bromelioideae, se han hecho múltiples intentos por dilucidar las relaciones evolutivas, y con frecuencia las reconstrucciones filogenéticas carecen de resolución y apoyos adecuados para proponer cambios taxonómicos. Se ha utilizado información de ADN de plastidio (Schulte *et al.*, 2005; Horres *et al.*, 2007 Sousa *et al.*, 2007; Schulte y Zizka, 2008; Aguirre-Santoro *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2015), morfología (Faria *et al.*, 2004; Almeida *et al.*, 2009; Monteiro *et al.*, 2015; Santos-Silva *et al.*, 2017; de Oliveira *et al.*, 2018), AFLP's (Amplified Fragment Length Polymorphism, por sus siglas en inglés) (Duval *et al.*, 2003; Horres *et al.*, 2007; Goetze *et al.*, 2016; Cruz *et al.*, 2017) y combinaciones de fuentes de información (Horres *et al.*, 2007; Matuszak-Renger *et al.*, 2018). Estos problemas se atribuyen a tasas bajas de divergencia molecular (Gaut *et al.*, 1997; Horres *et al.*, 2000; Schulte *et al.*, 2005), a la reciente diversificación del linaje (Givnish *et al.*, 2004) y la dificultad de reunir una buena representación de taxones en los análisis (Givnish *et al.*, 2004, 2007; Schulte *et al.*, 2005, 2009; Horres *et al.*, 2007; Leme, 2007; Evans *et al.*, 2015).

La hibridación es un fenómeno común en plantas, con fuertes implicaciones evolutivas como la generación de variación genética, novedades funcionales y especies nuevas (Seehausen, 2004; Soltis y Soltis, 2009). La importancia de la hibridación en la diversificación de Bromeliaceae ha sido resaltada en diversos estudios. Se ha documentado que las barreras reproductivas precigóticas y postcigóticas son débiles en muchas especies (Wendt *et al.*, 2001, 2008; Schulte *et al.*, 2010; Zanella *et al.*, 2016; Ribeiro *et al.*, 2018). Aunque los híbridos naturales están escasamente documentados (Schulte *et al.*, 2010; Matos *et al.*, 2016; Neri *et al.*, 2017; Souza *et al.*, 2017), una gran cantidad de híbridos intergenéricos, fértiles, son generados de manera artificial con fines

ornamentales (Smith y Downs, 1974; Lawn, 2011). La detección, estimación y cuantificación de la ocurrencia de este tipo de fenómenos mediante un árbol filogenético tradicional es difícil y poco adecuado para la evaluación de grupos con historias evolutivas reticuladas (Linder y Rieseberg, 2004). Sin embargo, la comparación topologías obtenidas con los diferentes conjuntos de caracteres (e.g. ADNnr vs ADNcp) es una herramienta útil para detectar señales de hibridación (Linder y Rieseberg, 2004; Barber *et al.*, 2007).

### **HIPÓTESIS**

1. Se ha visto que patrones biogeográficos de diversificación de linajes dentro de la subfamilia Bromelioideae han ocurrido en áreas geográficas reducidas. Se espera que, al incrementar el muestreo taxonómico de especies de Bromelioideae presentes en Megaméxico, estas formen parte de la Alianza *Androlepis*.
2. La Alianza *Androlepis* es un linaje con una extraordinaria diversidad morfológica, apoyado con evidencia molecular de diversas regiones de ADN. Al incorporar otras regiones de ADNnr y ADNcp y más genotipos por especie, se espera rescatar la monofilia del grupo y de sus especies.
3. *Androlepis* es un género reconocido por la presencia de anteras ornamentadas y expresión sexual dioica, caracteres exclusivos dentro de la subfamilia Bromelioideae. Debido a la rareza de los caracteres, presente exclusivamente en especies en la Alianza *Androlepis*, se espera que aparecieran una sola vez en la historia evolutiva de este linaje, y por tanto, sean sinapomorfias para el género.

### **OBJETIVO GENERAL**

Proponer una hipótesis filogenética de las especies del núcleo de Bromelioideae presentes en Megaméxico basada en evidencia molecular, y reconstruir la historia evolutiva de caracteres reproductivos con potencial taxonómico dentro de la Alianza *Androlepis*.



### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Conocer la posición filogenética de las especies de Bromelioideae megamexicanas, particularmente de la Alianza *Androlepis* en el contexto de la subfamilia, a través de una filogenia molecular.

Evaluar la monofilia de la Alianza *Androlepis*, sus relaciones internas y la monofilia de las especies que lo integran, utilizando diferentes conjuntos de caracteres moleculares e incorporando diversos genotipos por especie.

Reconstruir la evolución de algunos caracteres morfológicos florales que han sido ignorados en las clasificaciones taxonómicas tradicionales, a fin evaluar su significancia evolutiva y taxonómica.

### ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

Para conocer la posición filogenética de las especies de Bromelioideae megamexicanas, así como la conformación de especies y posición filogenética de la Alianza *Androlepis*, se realizó un análisis filogenético que incluye una representación casi total de las especies con distribución en Megaméxico descritas hasta hoy, así como un muestreo amplio de taxones sudamericanos y del Istmo de Panamá. Este análisis, denominado análisis amplio (AA), incluye tres regiones de ADN nuclear (ADNnr; *ETS*, *g3pdh* y *rpb2*) y una región de ADN de cloroplasto (ADNcp; *trnL-F*), cuyas accesiones fueron obtenidas, principalmente, de dos trabajos previos (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). Con el fin de re-someter a prueba la monofilia de la Alianza *Androlepis* y de las especies que la integran, se realizó un análisis filogenético restringido (AR) con otro conjunto de marcadores moleculares (ADNcp: *rpl32*, *ycf1*; ADNnr: *agt1*, *g3pdh*), menor número de especies incluidas, pero una mayor representación de genotipos por especie.

Con el fin de evaluar la relevancia evolutiva y taxonómica de algunos caracteres morfológicos de la Alianza *Androlepis*, se utilizó el árbol filogenético resultante del análisis amplio de evidencia total, para reconstruir el estado ancestral de un conjunto de caracteres selectos (e.g. dioicismo, inflexión de los pétalos).



---

---

## CAPÍTULO II

### FILOGENIA MOLECULAR DE LA SUBFAMILIA BROMELIOIDEAE (BROMELIACEAE) EN MEGAMÉXICO, Y EXPLORACIÓN DE LA UTILIDAD TAXONÓMICA DE CARACTERES FLORALES EN LA ALIANZA ANDROLEPIS

#### 2.1 INTRODUCCIÓN

La subfamilia Bromelioideae, exclusivamente Neotropical, es la segunda más diversa de Bromeliaceae (ca. 1000 spp. / 35 géneros; Butcher y Gouda, 2019). Su monofilia está fuertemente apoyada con evidencia morfológica y molecular (Horres *et al.*, 2000; Crayn *et al.*, 2004; Givnish *et al.*, 2004, 2007, 2011; Schulte *et al.*, 2005, 2009). Se distinguen dos principales grupos dentro de la familia: 1) los linajes de divergencia temprana, conformado por plantas terrestres sin roseta en forma de tanque, y 2) el núcleo Bromelioideae, donde la mayoría de las especies son epífitas y presentan tanque, dos caracteres que han influido en la diversificación del grupo (Givnish *et al.*, 2014; Silvestro *et al.*, 2012). Particularmente en este último grupo, la resolución de las relaciones filogenéticas a nivel infra e intergenéricas son un desafío (Schulte *et al.*, 2005, 2009). Las principales dificultades están relacionadas con las tasas de divergencia molecular bajas (Horres *et al.*, 2000, 2007; Crayn *et al.*, 2004) asociadas a la extremadamente reciente diversificación del grupo, además de la gran cantidad de convergencias evolutivas a nivel morfológico y molecular (Schulte y Zizka, 2008; Schulte y Zizka, 2008; Schulte *et al.*, 2009) que dificultan el entendimiento de las relaciones evolutivas. Los avances en el entendimiento de la evolución del grupo, han resaltado la tendencia de los linajes a diversificar en áreas geográficas limitadas (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Leme *et al.*, 2017).

La región biogeográfica de Megaméxico alberga una gran cantidad de géneros de plantas endémicos (Rzedowski, 1991). Su área comprende desde el límite de los desiertos Chihuahuense, Sonorense y Tamaulipeco (EUA) hasta la región montañosa del norte de Nicaragua (Rzedowski, 1991). Diversos grupos de angiospermas tienen su centro de diversidad en las zonas montañosas de México y Centroamérica (e.j. Carnevali *et al.*, 2018; Rodríguez *et al.*, 2018). Algunos autores han considerado a esta región como un

---

centro de diversidad secundario de diversos linajes de Bromeliaceae, como *Tillandsia* subgénero *Tillandsia* (Tillandsioideae) (Barfuss *et al.*, 2005; Granados-Mendoza *et al.*, 2017), *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae) (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018) y la Alianza *Androlepis* (Bromelioideae) (Benzing, 2000; Givnish *et al.*, 2004, 2011; Sass y Specht, 2010). Al menos 24 especies y ocho géneros de Bromelioideae crecen en esta región del continente, con *Ursulaea* Read & Baensch y *Hohenbergiopsis* L.B. Sm. & Read como los únicos géneros endémicos.

La Alianza *Androlepis* es un linaje del núcleo Bromelioideae (Central American Clade I en Sass y Specht, 2010) apoyado con evidencia geográfica (casi restringido a Megaméxico) y molecular de ADN de núcleo (*ETS*, *g3pdh*, *rpb2*) y cloroplasto (*matk-trnK*, *rps16*, *trnL-F*) (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). Sin embargo, la carencia aparente de sinapomorfías macromorfológicas (Sass, 2011), así como la enorme variación floral observada en este grupo, dificulta su reconocimiento taxonómico como grupo natural. Las especies que lo integran han sido clasificadas en seis grupos taxonómicos distintos, algunos restringidos (*Hohenbergiopsis*: *H. guatemalensis* (L.B. Sm.) L.B. Sm. & Read]; y *Ursulaea*: *U. macvaughii* (L.B. Sm.) Read & Baensch y *U. tuitensis* (Magana & E.J. Lott) Read & Baensch), o casi restringidos a Megaméxico (*Aechmea* subgénero *Podaechmea*: *A. haltonii* H. Luther, *A. lueddemanniana* (K. Koch) Brongn. ex Mez y *A. mexicana* Baker), y otros principalmente sudamericanos, con solo una especie miembro de la Alianza *Androlepis* (*Aechmea* subgénero *Pothuava*: *A. mariae-reginae* H. Wendl.; *Androlepis*: *An. skinneri* Brongn. ex Houlet; y *Billbergia* subgénero *Billbergia*: *B. viridiflora* H.L. Wendl.)(Sass y Specht, 2010).

Un punto de partida para estudiar la evolución de este linaje, es robustecer la hipótesis filogenética mediante una representación amplia de especies megamexicanas y la reevaluación de su monofilia mediante la inclusión de otras regiones de ADN. Por ello, el objetivo de este trabajo es ampliar nuestro conocimiento de la historia evolutiva de las especies de Bromelioideae en el contexto de Megaméxico, particularmente de la evolución de la Alianza *Androlepis*. Algunas de las preguntas que se pretenden responder son ¿Se mantiene la monofilia de la Alianza *Androlepis* al incluir más taxones megamexicanos y diferentes regiones de ADN? ¿Cuáles son las relaciones evolutivas de las especies de la Alianza *Androlepis*? ¿Pueden ciertos caracteres ofrecer alguna señal

---

sobre su evolución y ser útiles desde un punto de vista taxonómico? ¿cuántos grupos morfológicos, geográficos y molecularmente distinguibles se podrían reconocer desde un punto de vista taxonómico?

## 2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.2.1 Muestreo taxonómico

El análisis amplio incluye en total 213 terminales (210 spp.), donde ca. 8.5% (18) corresponden a especies de linajes de divergencia temprana como *Ananas* Mill. (4 spp.), *Bromelia* L. (8), *Fascicularia* Mez (1), *Orthophytum* Beer (2), *Acanthostachys* Link, Klotzsch & Otto (2) y *Disteganthus* Lem. (1). La mayoría de las especies (91.5%/ 195) corresponden a miembros del núcleo Bromelioideae, agrupadas en los géneros *Aechmea* [subgéneros *Aechmea* (39), *Chevaliera* (7), *Lamprococcus* (7), *Macrochordion* (3), *Ortgiesia* (7), *Platyaechmea* (13), *Podaechmea* (4), *Pothuava* (5)], *Androlepis* (2), *Araeococcus* Brongn.(5), *Billbergia* Thunb. (10), *Canistrum* E. Morren (1), *Edmundoa* Leme (1), *Hohenbergia* Schult. f. (7), *Hohenbergiopsis* (1), *Lymania* Read (6), *Neoregelia* L.B. Sm. (1), *Nidularium* Lem. (1), *Portea* Brongn. ex K. Koch (6), *Quesnelia* Gaudich. (3), *Ronnbergia* E. Morren & André (16) y *Wittmackia* Mez (42). Con el fin de realizar un análisis filogenético con alta representación de taxones megamexicanos y de zonas adyacentes (Istmo de Panamá, Norte de Sudamérica y Las Antillas), se compiló información de dos trabajos filogenéticos (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016), obtenida a través de la plataforma digital GenBank ([www.ncbi.nlm.nih.gov](http://www.ncbi.nlm.nih.gov)). Se amplió el muestreo taxonómico y el muestreo de genotipos de especies megamexicanas mediante colectas de campo y en colecciones botánicas (CICY, Selby, y colecciones personales de I. Ramírez y E. Gouda). Debido a la dificultad de amplificar las regiones correspondientes para especies de *Puyoideae*, la subfamilia más cercanamente relacionada a Bromelioideae (Givnish *et al.*, 2007, 2011; Jabaily y Systma, 2010), se seleccionó a *Bromelia flemingii* I. Ramírez & Carnevali para enraizar los árboles. El muestreo taxonómico del análisis restringido incluye de dos a cinco genotipos por especie de los miembros putativos de la Alianza *Androlepis*, excepto *Aechmea aenigmatica*, *A. haltonii* y *Androlepis* sp. nov. 316, con solo un genotipo, debido a la dificultad de muestreo (Anexo 1). El grupo externo funcional está conformado principalmente por especies megamexicanas de los géneros *Aechmea* (16), *Billbergia* (2), *Bromelia* (6) y *Hohenbergia*

---

(2). En este caso, se seleccionó a *Bromelia karatas* L. para enraizar los árboles.

### 2.2.2 Selección de caracteres moleculares

El análisis amplio incluye tres regiones nucleares, el gen nuclear ribosomal Espaciador Transcrito Externo (*ETS*), la región entre los exones 8vo y 10mo del gliceraldehído-3-fosfato-dehidrogenasa (*g3pdh*), y el intrón 23vo de la subunidad II de la beta polimerasa (*rpb2*), y la región de cloroplasto que comprende el intrón *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnL* y *trnF* (*trnLF*). El criterio de selección de regiones para este análisis se basó principalmente en el trabajo de Sass y Specht (2010) debido a: 1) los niveles altos de resolución y apoyo estadístico obtenidos a partir de la combinación de regiones de ADN nuclear y ADN de cloroplasto, y 2) la representación alta de especies de Bromelioideae para las regiones utilizadas.

Para el análisis restringido, se utilizaron cuatro regiones de ADN cuya informatividad ha sido resaltada en estimaciones filogenéticas de la familia Bromeliaceae (Matuszak-Renger *et al.*, 2018; Romero-Soler, 2017; Ramírez-Morillo *et al.*, 2018). Con el fin de comparar evidencia de diferente tipo de herencia, se seleccionaron dos marcadores nucleares, la región codificante para la enzima peroxisomal fotorespiratoria *agt1 alanina-glioxilato transaminasa* (Li *et al.*, 2008; Nauman *et al.*, 2011) y la región nuclear ribosomal *g3pdh*, y dos marcadores de cloroplasto, el espaciador intergénico *rpl32-trnL* (Shawn *et al.*, 2007) y los fragmentos correspondientes a la posición 3 y 4 de la región codificante para la proteína Tic214, *ycf1* (Dong *et al.*, 2015).

### 2.2.3 Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Las regiones analizadas, condiciones de amplificación y cebadores utilizados en los análisis se muestran en el Cuadro 2.1. Para la amplificación de regiones faltantes, se utilizaron muestras de tejido foliar fresco o deshidratado con gel de sílice. La extracción de ADN se realizó mediante el método CTAB (X2) y/o el kit de extracción Quiagen. Para todas las regiones se utilizaron reacciones universales que consisten de 2.5 µl buffer (10x) (Kit Quiagen), 1 µl de BSA, 0.5 µl dNTP (10 mM), 0.25 µl de cada par de iniciador (10 mM), 1 µl MgCl<sub>2</sub> (25 mM), 0.125 µl *Taq* Polimerasa (1 U), 0.5 µl dilución de ADN, completando un volumen final de 25 µl con dH<sub>2</sub>O (18. 875 µl). La extracción de DNA y las

reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) se llevaron a cabo en el Laboratorio de Marcadores Moleculares del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Los productos de PCR fueron enviados a Macrogen Corea para su secuenciación por el método de Sanger. Para las regiones nucleares *rpb2* y *ETS*, ninguna secuencia propia fue generada. Las secuencias generadas para los AA y AR, se muestran en los Anexos 1 y 2, respectivamente.

**Cuadro 1.1** Cebadores utilizados, condiciones de PCR implementadas y modelos de evolución nucleotídica seleccionado para cada una de las regiones de ADN utilizadas en los distintos análisis realizados. Bibliografía de referencia: 1) Sass y Specht (2010), 2) Aguirre-Santoro *et al.* (2016), 3) Strand *et al.* (1997), 4) Li *et al.* (2008), 5) Matuszak-Reger *et al.* (2018), 6) Shawn *et al.* (2007), y 7) Romero-Soler (2017).

Región / Análisis	Cebadores	Condiciones PCR	Referencias	Modelo de evolución nucleotídica
<i>ETS</i> / AA	No amplificada en este trabajo	-	1, 2	HKY + G
<i>g3pdh</i> / AA y AR	F' CAT CTA GCA AGG ACT GGA GAG G R' GCT GAA GAT ACC TGC TGT CAC C	94°C x 3 min, 35 ciclos (95°C x 1 min, 54°C x 1 min, 64°C x 1 min), 72° x 5 min	1, 2, 3	GTR + G (AA) HKY + G (AR)
<i>rpb2</i> / AA	No amplificada en este trabajo	-	1, 2	JC
<i>trnL-F</i> / AA	F' CGA AAT CGG TAG ACG CTA CG R' ATT TGA ACT GGT GAC ACG AG	94°C x 2 min, 29 ciclos (94°C x 30 seg, 52°C x 40 seg, 72°C x 40 seg), 72° x 5 min	1, 2, 4	GTR + G
<i>agt1</i> / AR	F' GAT TTC CGH ATG GAT GAN TGG GG R' CCA YTC CTC CTT CTG HGT GCA GTT	95°C x 2 min, 35 ciclos (94°C x 40 seg, 55°C x 30 seg, 72°C x 40 seg), 72° x 5 min	5, 6	K80 + I
<i>rpl32-trnL</i> / AR	F' CGA TTC CAA AAA AAC GTA CTT C R' CTG CTT CCT AAG AGC AGC GT	95°C x 2 min, 30 ciclos (95°C x 30 seg, 53°C x 30 seg, 65°C x 1.5 min), 65° x 7 min	7	HKY + G
<i>ycf1(4)</i> /AR	F' CGTATGTTATTATTCCAATTCCCCGA R' GAACAATCACAATCAGGAATCAAATA GAA	95°C x 2 min, 35 ciclos (95°C x 30 seg, 58°C x 30 seg, 70°C x 1.5 min), 70° x 7 min	8	GTR + G

---

### 2.2.4 Codificación de caracteres morfológicos

Se seleccionaron ocho caracteres florales, algunos asociados con síndromes de polinización y otros previamente ignorados en las clasificaciones taxonómicas de la subfamilia. Los datos morfológicos fueron obtenidos a partir de la examinación de muestras de herbario, flores preservadas en líquido, fotografías, iconografía, literatura e individuos vivos cuando fue posible. La codificación de caracteres se realizó como sigue:

**1. Color de los pétalos:** Existe una amplia gama de colores de pétalos en Bromelioideae, que van desde no pigmentados o blancos hasta púrpura oscuro. Codificación: (0) rosas a púrpura, (1) blanco, (2) amarillo, (3) verde.

**2. Inflexión de los pétalos:** En Bromelioideae es común encontrar especies con pétalos conspicuamente reflexos, a veces llegando a ser espiralados (e.g. *Billbergia* subgénero *Helicoideae*), sin embargo, muchas especies presentan pétalos inflexos que envuelven por completo a los órganos reproductivos. Codificación: (0) reflexos, (1) erectos a suberectos, (2) cuculados (Figura 2.1).

**3. Exposición de los órganos reproductivos:** La mayoría de las especies con pétalos cuculados también presentan estambres y estilo por debajo del nivel de los pétalos, no obstante, especies con pétalos reflexos o erectos, pueden presentar variaciones en el grado de exposición. Codificación: (0) por encima del nivel de los pétalos (1) al mismo nivel que los pétalos, (2) por debajo del nivel de los pétalos (Figura 2.1).

**4. Tipo de estigma:** De acuerdo con las clasificaciones de los tipos de estigma presentes en Bromelioideae, el tipo de estigma más común es espiral-conduplicado. Sin embargo, existe una amplia gama de tipos reconocidos. Dentro de la Alianza *Androlepis* solo se distinguen dos tipos. Codificación: (0) espiral-conduplicado, (1) conduplicado-patente (Figura 2.1).

**5. Indumento de la inflorescencia:** La presencia de escamas absorbentes es una sinapomorfía de la familia Bromeliaceae. *Aechmea* subgénero *Podaechmea* es un grupo que presenta un indumento lepidoto conspicuo, que da una apariencia blanca a la inflorescencia. Otras especies aparentan ser glabras y presentan un indumento escaso e inconspicuo. Codificación: (0) densamente lepidoto, (1) glabro a esparcidamente lepidoto.





**Figura 2.1** Algunos caracteres morfológicos seleccionados para la reconstrucción de estados ancestrales. Inflexión de los pétalos A) reflexos, B) cuculados, C) erectos; Tipo de estigma D) conduplicado-patente, E) espiral-conduplicado; Ápice de los filamentos F) con apéndices, G) sin apéndices.

**6. Brácteas del pedúnculo en antesis:** Muchas especies en Bromelioideae presentan brácteas del pedúnculo color rosas a rojas brillantes, que permanecen adpresas al pedúnculo aún después de la antesis. Otras especies, como *Aechmea lueddemanniana*, solo conservan sus brácteas del pedúnculo durante los primeros estadíos de floración, tornándose papirácea y café durante la antesis. Codificación: (0) conspicuas, (1) caducas.

**7. Ápice de los filamentos:** En Bromelioideae, la mayoría de las especies presentan filamentos teretes o laminares, sin callosidades apicales prominentes (apéndices), sin ornamentaciones excepto en algunas especies que sí las presentan, en cuyo caso estas son variables en forma y tamaño. Codificación: (0) sin apéndices, (1) con apéndices (Figura 2.1).

**8. Expresión sexual:** Las plantas con flores hermafroditas, como la mayoría de las Bromelioideae, presentan estigma y estambres en la misma flor. Algunas especies, denominadas dioicas o funcionalmente dioicas, poseen únicamente uno de estos

---

verticilos en cada flor, o bien, presenta ambos pero uno de ellos se encuentra reducido y no funcional. Codificación: (0) hermafrodita, (1) dioica.

### 2.2.5 Análisis filogenéticos

El ensamblaje y edición de secuencias se llevó a cabo en el programa *Sequencher* 4.1.4 (Gene Codes Corporation). La alineación del ADN se ejecutó en *PhyDE*® (Phylogenetic Data Editor), con la implementación del algoritmo *MUSCLE* 3.8.3. (Edgar, 2004). Se realizó una revisión y corrección manual posterior para evaluar los supuestos de homología identificados por el algoritmo, así como detectar inversiones o duplicaciones que puedan ofrecer más información filogenética. Se eliminaron las homologías dudosas, en particular aquellas de sitios con bases repetidas que generan *indels* de múltiples longitudes en la misma posición. Se realizaron análisis de matrices individuales y en distintas combinaciones, utilizando la máxima parsimonia (MP) y la inferencia bayesiana (IB) como criterios de reconstrucción filogenética. Se evaluó el modelo de evolución nucleotídica más adecuado para cada región de ADN con el programa *JModelTest* 2.1.7 (Guindon y Gascuel, 2003; Darriba *et al.*, 2012) y conforme al criterio de información de Akaike (AIC), mismo que fue seleccionado para la matriz individual y particionada. Los análisis de parsimonia fueron ejecutados en el programa PAUP 4.a164 (Swofford, 1991). Se generó un árbol de consenso estricto a partir de búsquedas heurísticas de 10,000 iteraciones, adicionando réplicas con el método de intercambio de ramas “tree bisection and reconnection” (TBR). El apoyo de las ramas fue evaluado con 100 réplicas de bootstrap, cada una con 10 adiciones al azar, método de intercambio TBR y no más de 10,000 árboles guardados por pseudoréplica. Los análisis de IB se realizaron en MrBayes V3.2.5 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Ambos métodos de reconstrucción filogenética fueron implementados a través de la plataforma CIPRES Portal 2.0 (Miller *et al.*, 2009). Se realizaron cuatro análisis MCMC (Cadenas de Markóv) independientes de 30,000,000 generaciones, cada uno con tres cadenas frías y una caliente, con muestreos de árboles cada 1,000 generaciones y descartando el 25% de los árboles como burn-in. Se generaron árboles de consenso del 50% de la mayoría para cada uno de los análisis. Se realizaron análisis estadísticos (bootstrap y probabilidad posterior) para evaluar la probabilidad de ocurrencia de las topologías obtenidas de los análisis de IB (probabilidad posterior) y MP (bootstrap). La convergencia entre cada análisis independiente y la

inspección de los parámetros en cada reconstrucción fue evaluada con *Tracer* versión 1.5 (Rambaut y Drummond, 2003). Con el fin de evaluar si existen incongruencias topológicas entre los árboles de genes de núcleo y cloroplasto, se realizó una revisión topológica visual pareada, en donde se consideraron incongruencias fuertes aquellas nodos con valores de bootstrap >70 BS y >0.95 PP (Mason-Gamer y Kellog, 1996; Barber *et al.*, 2007). La edición de árboles se llevó a cabo a través de la plataforma en línea Tree Of Life 1.0. (<https://itol.embl.de>).

### 2.2.6 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales

Se construyó una matriz de datos de la variación codificada para ocho caracteres morfológicos reproductivos (ver sección 2.2.4). Se utilizó el árbol obtenido en el análisis amplio de evidencia total, generado mediante un análisis de Inferencia Bayesiana como topología base para la reconstrucción de la evolución de caracteres. Se implementó el criterio de reconstrucción de máxima parsimonia con los estados de carácter desordenados en el programa Mesquite 3.10. (Maddison y Maddison, 2016).

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Análisis amplio

#### 2.3.1.1 Informatividad y congruencia de los marcadores moleculares

Para las 214 terminales incluidas en el análisis, el alineamiento total de las secuencias analizadas constó de 3240 pares de bases (pb). Del total de caracteres analizados, 1319 (39.56%) fueron sitios variables, de los cuales 753 (22.58%) fueron caracteres parsimoniosamente informativos. El conjunto de datos más informativo fue la región nuclear *ETS*, mientras los niveles más bajos de informatividad se observaron en *trnL-F*. El Cuadro 2.2 muestra las estadísticas generales de los datos de alineamiento, informatividad e índices de consistencia de las matrices, tanto para regiones individuales como combinadas. Los valores más altos de consistencia de los caracteres los presentaron las matrices de ADNcp, mientras que la región nuclear *ETS* presenta altos niveles de homoplasia esperada.

**Cuadro 2.2** Tamaño, variabilidad, nivel de información y homoplasia de las matrices analizadas en los diferentes tipos de análisis. Abreviaciones: A= Análisis amplios, R= Análisis restringidos, SC=Sitios conservados, SV=Sitios variables, SPI=Sitios parsimoniosamente informativos, IC=Índice de consistencia, IR=Índice de retención, RC=Índice de consistencia rescalada.

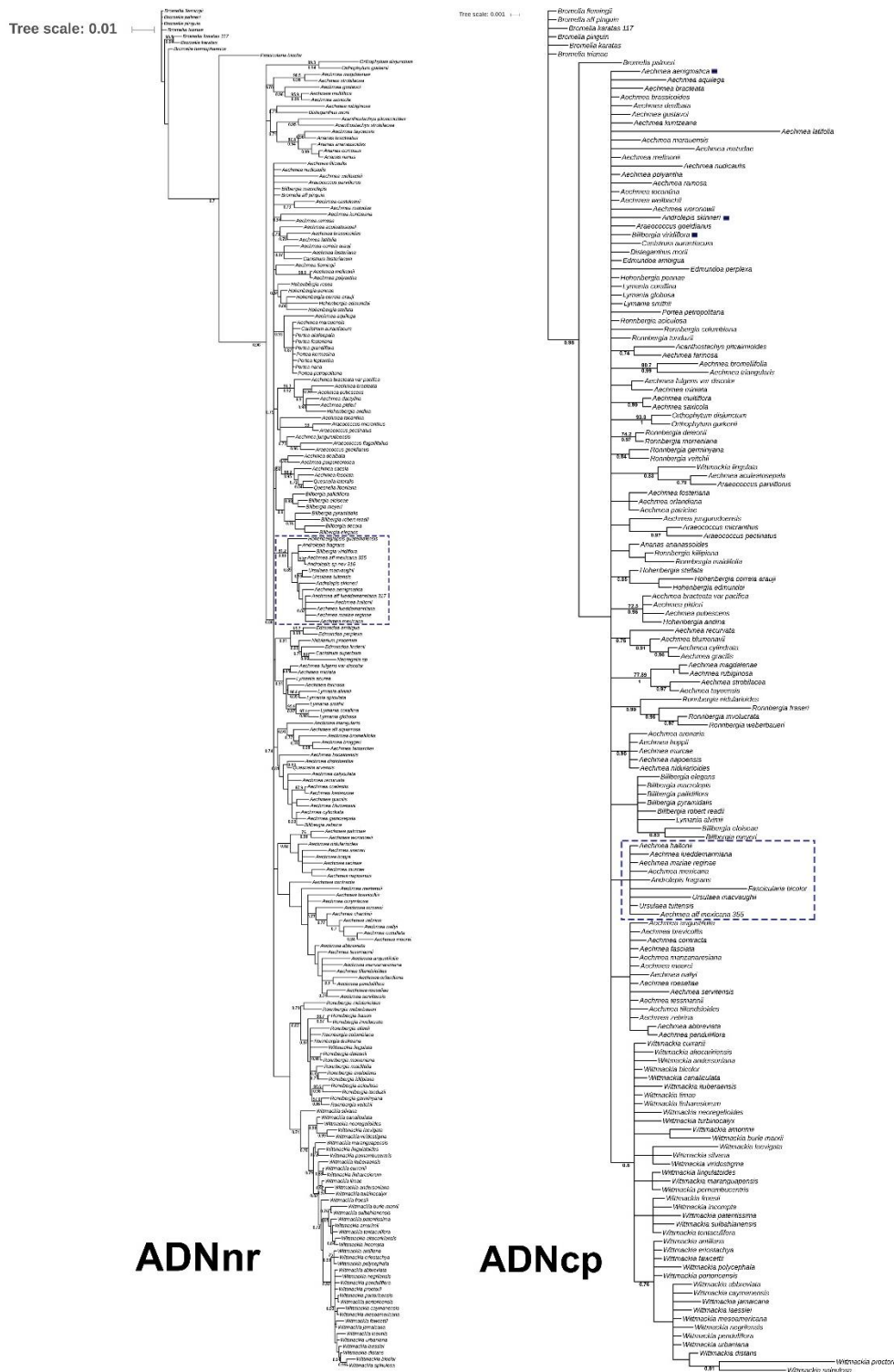
Análisis	Matriz	Tamaño (pb)	SC(%)	SV(%)	SPI(%)	IC	IR	RC	Long. Árbol	Terminales
A	<i>ETS</i>	643	282(43.38)	361(56.14)	255(39.65)	0.47	0.80	0.38	1020	183
A	<i>g3pdh</i>	1209	606(50.12)	603(49.87)	333(27.54)	0.60	0.76	0.46	1329	172
A	<i>rpb2</i>	371	241(64.95)	130(35.04)	69(18.59)	0.73	0.92	0.67	218	160
A	<i>trnL-F</i>	1107	895(80.8)	212(19.15)	96(8.67)	0.73	0.82	0.60	319	160
A	Núcleo	2223	1092(49.12)	1131(50.87)	657(29.55)	0.53	0.75	0.40	3018	214
A	Evidencia total	3334	2015(60.43)	1319(39.56)	753(22.58)	0.52	0.75	0.39	3240	214
R	<i>g3pdh</i>	1152	815(70.74)	337(29.25)	182(15.79)	0.82	0.89	0.73	551	48
R	<i>agt1</i>	567	501(88.35)	66(11.64)	20(3.52)	0.86	0.71	0.61	79	18
R	<i>rpl32-trnL</i>	1026	895(80.84)	197(19.20)	76(7.40)	0.88	0.91	0.80	246	66
R	<i>ycf1</i> (3-4)	1543	1344(87.10)	199(12.89)	105(6.8)	0.91	0.87	0.80	242	25
R	Núcleo	1728	1398(80.90)	330(19.09)	182(10.53)	0.84	0.88	0.74	428	51
R	Cloroplasto	2577	2180(84.59)	397(15.40)	181(7.02)	0.88	0.88	0.78	486	67

Los análisis IB y MP de los marcadores individuales resultaron en topologías con diferentes grados de resolución y apoyo estadístico. La mayoría de las incongruencias observadas corresponden a nodos profundos donde la resolución topológica es escasa, y no se detectaron incongruencias topológicas con apoyos estadísticos mayores a 70% de BS. La monofilia de la Alianza *Androlepis* fue recuperada con los marcadores nucleares *ETS* (0.9 IB/ 91.2 MP) y *g3pdh* (1.0 IB/ 34.2 MP), mientras que el resto de los marcadores no presentan el nivel de resolución suficiente para corroborar la hipótesis de monofilia del clado.

El análisis filogenético derivado de la región de plastidio (*trnL-F*) presentó niveles bajos de resolución en casi todos los niveles del árbol, con dos únicos clados bien diferenciados: el primero incluye solo especies del género *Bromelia*, y el otro, al resto de las especies incluidas. Los apoyos estadísticos obtenidos son extremadamente bajos para casi todos los nodos, principalmente en el análisis de MP (la mayoría <50 de BS).

Los análisis realizados con los datos combinados de regiones nucleares (*ETS*, *g3pdh* y *rpb2*) resultaron en topologías con resolución y apoyos estadísticos mejores que en los conjuntos de datos individuales. Los árboles obtenidos con ADNnr presentan apoyos estadísticos menores a 0.9 PP en las ramas profundas del árbol, mientras las relaciones por encima de nivel de especie presentan mejores apoyos estadísticos. Se distinguen

cinco linajes de divergencia temprana con bajo apoyo estadístico, y el núcleo Bromelioideae (0.88 PP). Al interior de este último, se reconocen 14 clados con apoyos estadísticos bajos y cuyas relaciones filogenéticas entre ellas no fueron resueltas. La monofilia de la Alianza *Androlepis* fue recuperada aunque con apoyo estadístico (0.88 IB/ 81.3 MP) menor al obtenido con las regiones individuales *ETS* y *g3pdh*. Al interior de la Alianza *Androlepis*, la especie de más temprana divergencia resultó ser *Hohenbergiosis guatemalensis*, hermana del resto de las especies incluidas en un clado débilmente apoyado. Dado que la hipótesis filogenética con mejor resolución y apoyo estadístico fue obtenida al combinar todas las matrices de datos, aunado a la ausencia de incongruencias topológicas fuertes, la discusión de las relaciones filogenéticas está basada en dicho árbol.



---

### 2.3.1.2 Relaciones filogenéticas

En la Figura 2.2 se muestra la hipótesis filogenética generada a partir de datos combinados, y representada en un árbol de consenso de 50% de la mayoría del análisis de IB. En esta hipótesis, las especies pertenecientes a linajes de divergencia temprana (*Bromelia*, *Fascicularia*, *Orthophytum*, *Acanthostachys*, *Disteganthus*, *Ananas*) y algunas especies de *Aechmea* subg. *Chevaliera*, quedaron excluidas del núcleo Bromelioideae. Este último fue recobrado con altos valores de probabilidad posterior en el IB (1.0), y recobrado en el análisis de MP aunque con escaso apoyo estadístico. Dentro del núcleo Bromelioideae, se distinguen dos clados con excelente apoyo en el análisis IB pero escaso en MP. El primero de ellos rescata la monofilia de los géneros recientemente recircunscritos: *Ronnbergia* s.s. y *Wittmackia* (Aguirre-Santoro 2017, 2018), anteriormente nombrados Clado C (Sass y Specht, 2010) o Alianza *Ronnbergia* (Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). El núcleo Bromelioideae (clados A-B en Sass y Specht, 2010) incluye al resto de las especies incluidas, en una politomía conformada por 12 clados con apoyo estadístico >0.8 en PP, y dos especies cuya posición no fue resuelta (*Aechmea bocainensis* E. Pereira & Leme y *A. brassicoides* Baker).

Las especies megamexicanas están ubicadas entre siete y diez linajes diferentes a lo largo del árbol filogenético obtenido, pero es difícil definirlo debido a la posición incierta de pequeños linajes con dos especies, los casos de [(*A. castelnavii*)(*A. matudae*)] y [(*B. palmeri*)(*B. hemispherica*)]. Estas dos últimas especies se ubican entre los linajes de divergencia temprana, igual que el resto de las especies de *Bromelia*, pero no conforman un grupo monofilético. *Aechmea magdalenae* es otra especie megamexicana ubicada en los grupos de temprana divergencia, y estrechamente relacionada con *A. strobilacea*, y a su vez relacionadas con el linaje de *Ananas* y taxones relacionados en un clado con alto apoyo de PP (0.98). Dentro del núcleo Bromelioideae, en el clado C se localiza *Wittmackia mesoamericana*, relacionada con el resto de las especies de *Wittmackia* antillanas. En el Clado A-B se encuentra el resto de las especies, relacionadas con linajes sudamericanos, o bien, como parte de la Alianza *Androlepis* y el Complejo *Aechmea bracteata*, los clados con mayor número de especies endémicas de Megaméxico.

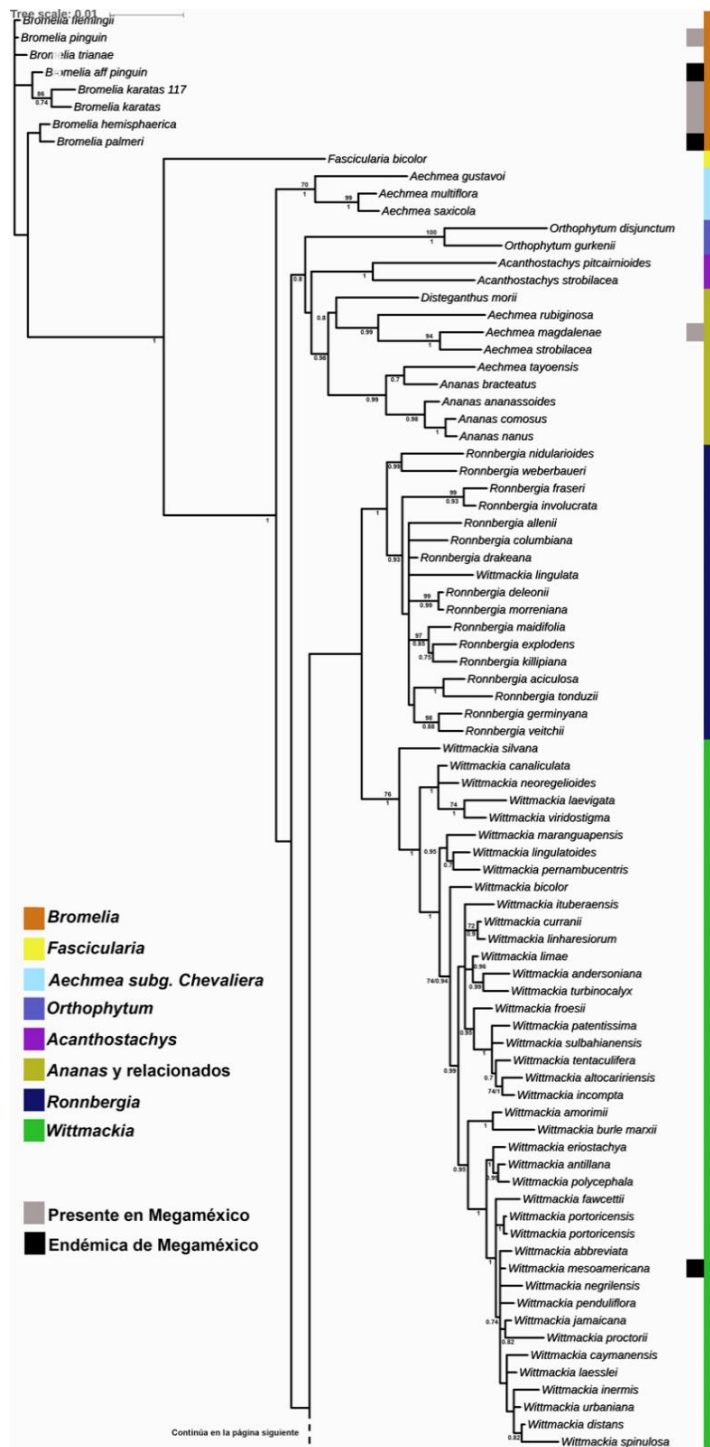


Figura 2.3 Leyenda en la página 37.



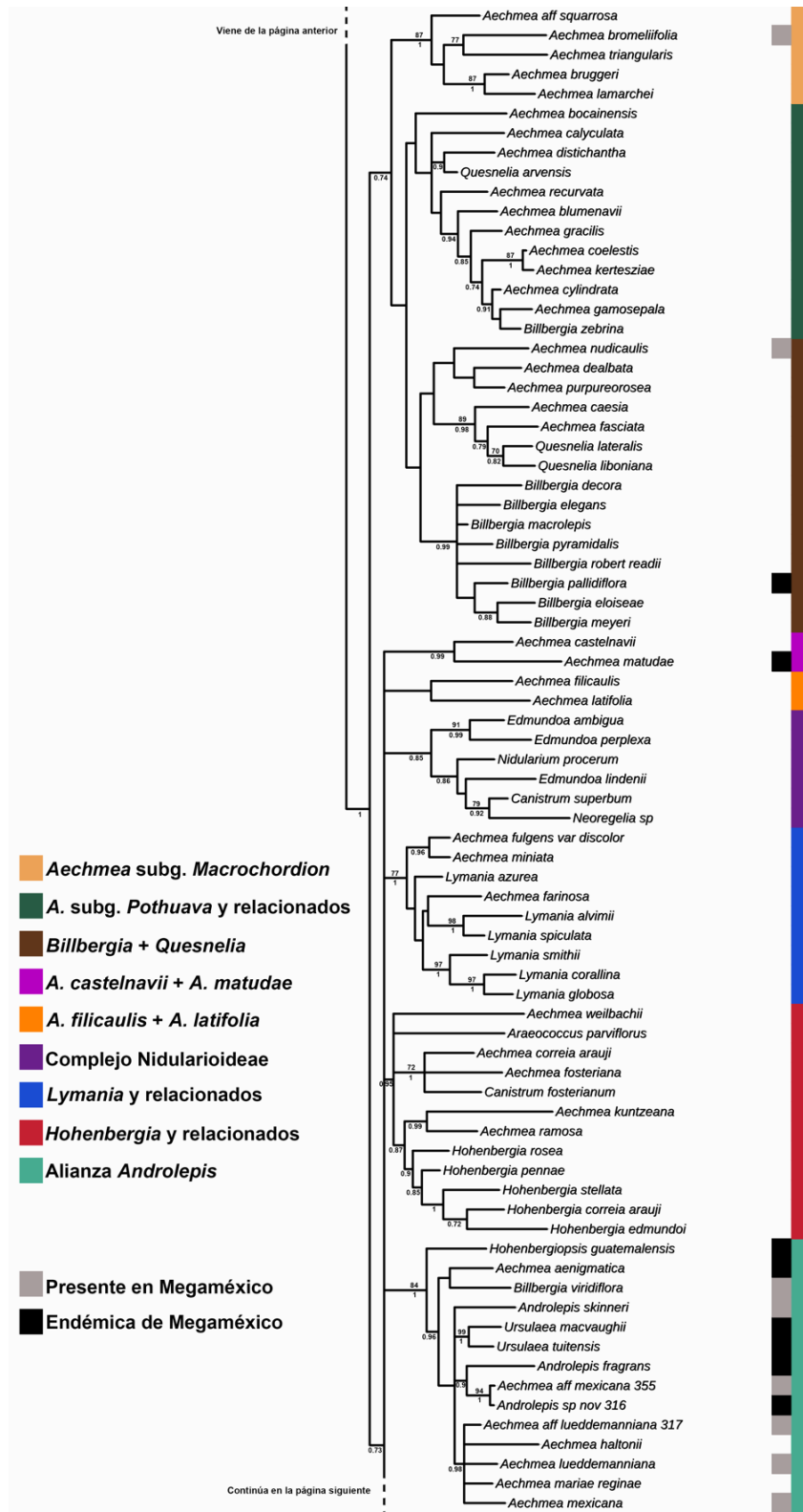
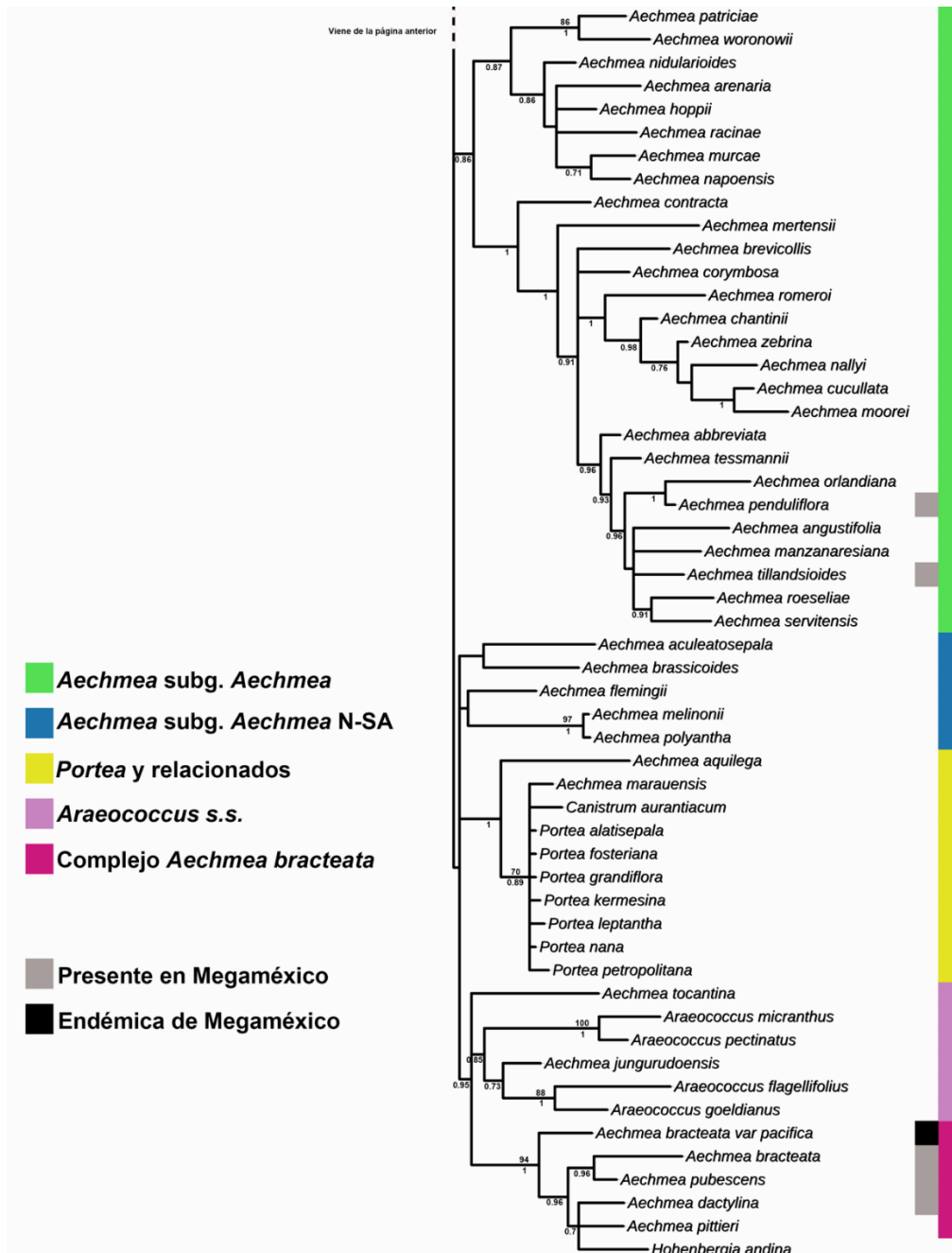
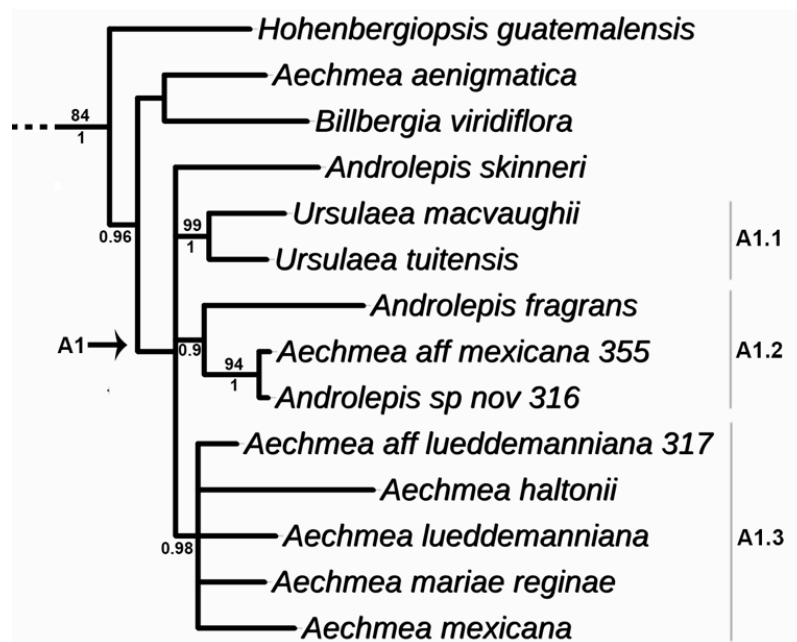


Figura 2.3 Leyenda en la página 36.



**Figura 2.3** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana al combinar evidencia de ADNnr (*ETS*, *g3pdh* y *rpb2*) y ADNcp (*trnL-F*). Se muestran los valores de bootstrap >70 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior >0.7 por debajo de las ramas. Las barras de colores representan los principales clados conformados, los nombres asignados no necesariamente coinciden con la circunscripción taxonómica.

Se rescató la monofilia de la Alianza *Androlepis* con buen a regular apoyo estadístico (1.0 PP/ 84.5 BS). Las relaciones filogenéticas al interior del clado no están bien resueltas, sin embargo, los clados conformados exhiben alto apoyo estadístico. Un clado principal (Clado A1) con bajo apoyo estadístico contiene a la mayoría de las especies de la Alianza *Androlepis*, a su vez, agrupadas en tres clados bien apoyados (Figura 2.3): el Clado A1.1 que rescata la monofilia de *Ursulaea* (1.0 IB/93.7 MP), el Clado A1.2 integrado por *Androlepis fragrans*, *Androlepis sp. nov.* y un genotipo identificado como *Aechmea aff. mexicana* 355 procedente del este de Hidalgo, México. El Clado A1.3 incluye las especies de *Podaechmea* (1.0 PP) y *A. mariae-reginae* (*A. subg. Pothuava*). *Hohenbergiopsis guatemalensis* se ubica como el taxón de más temprana divergencia, y hermano de *A. aenigmatica* y *B. viridiflora*, dos taxones que conforman una politomía excluida del Clado A1. La monofilia de *Androlepis* no fue rescatada debido a la posición no resuelta de *Androlepis skinneri*, incluida en el clado A1. El Complejo *Aechmea bracteata* presenta un alto apoyo estadístico (1.0 PP/ 94.8 BS) e incluye a *Hohenbergia andina*, una especie de la región de Antioquia, Colombia.



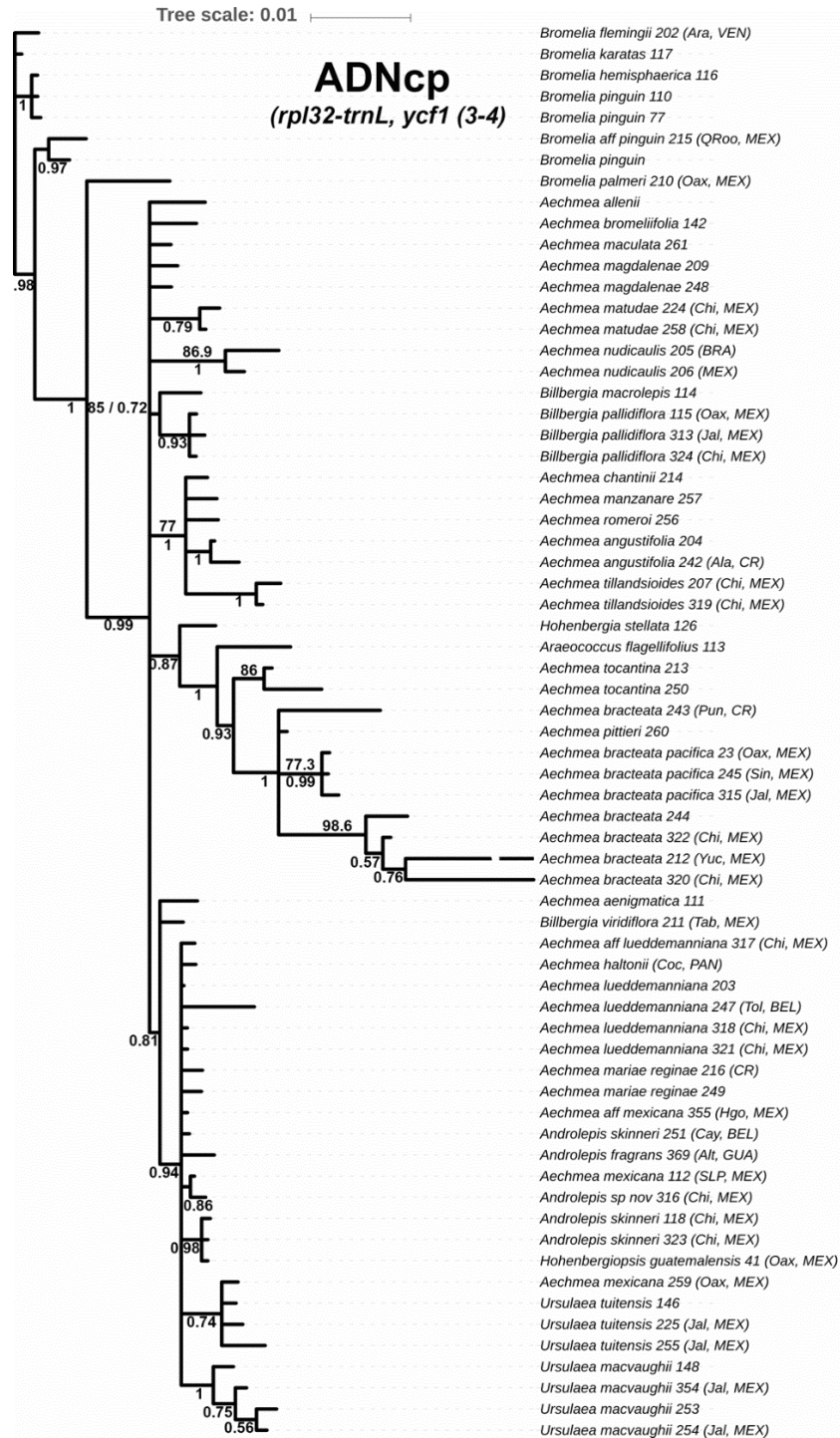
**Figura 2.4** Fragmento del árbol de consenso del 50% de la mayoría con el uso de evidencia total resultante del análisis de inferencia bayesiana, en donde se muestra la hipótesis filogenética de las especies de la Alianza *Androlepis* y se señalan los clados principales.

---

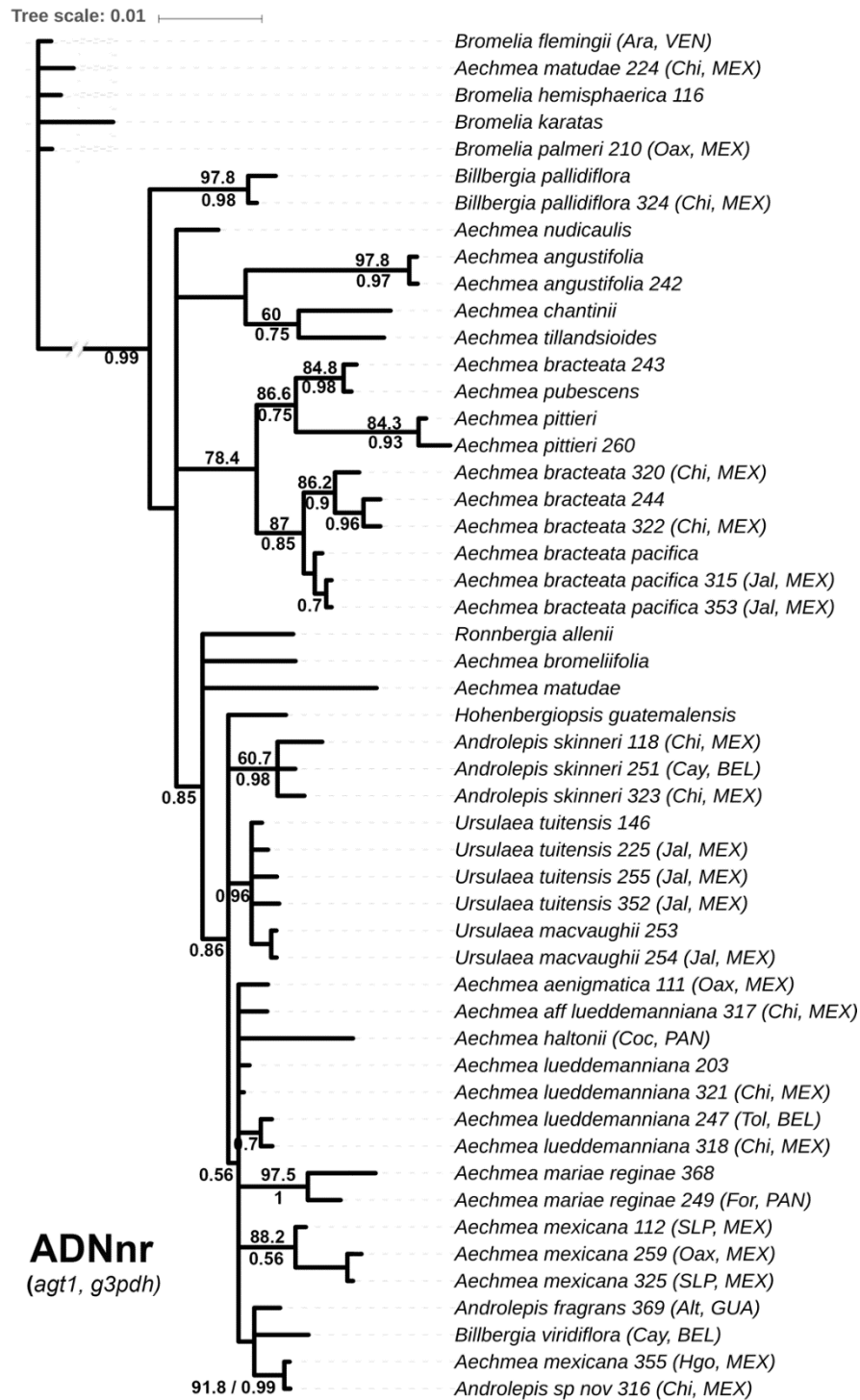
### 2.3.2 Análisis restringidos

#### 2.3.2.1 Informatividad y congruencia de los marcadores moleculares

Los análisis incluyeron un total de 51 terminales para ADNnr y 67 para ADNcp, y una longitud de alineamiento de 1728 pb y 2577 pb, respectivamente. Las regiones más informativas fueron *g3pdh* y *rpl32-trnL-F* (Cuadro 2.1). A pesar de la escasa informatividad obtenida en el gen nuclear *agt1*, los datos de ADNnr ofrecieron la mejor resolución topológica y una mayor concordancia de las relaciones obtenidas con la clasificación taxonómica tradicional. Las topologías resultantes de los datos de ADNnr son visualmente incongruentes con las obtenidas con evidencia de ADNcp. En los análisis combinados, la evidencia de herencia materna sugiere que *A. aenigmatica* y *Billbergia viridiflora* son las dos especies de divergencia temprana, y el resto, conforman un linaje bien apoyado (0.94 PP) (Figura 2.4). En contraste, la herencia biparental sugiere que estas dos especies forman parte de un clado interno que alberga a la mayoría de las especies de la Alianza *Androlepis*, en donde la posición de *A. aenigmatica* no fue resuelta y *B. viridiflora* resultó parte de un clado fuertemente apoyado (0.99 PP/91.8 BS) e integrado por *Androlepis fragrans*, *Androlepis sp. nov. 316* y *A. mexicana 355*. Además, la evidencia de ADNnr sugiere la divergencia temprana de *Hohenbergiopsis guatemalensis*, *Androlepis skinneri* y las especies del género *Ursulaea*, mientras que el resto de las especies conforman un clado débilmente apoyado (0.56 PP) (Figura 2.5). Se observan otras incongruencias topológicas que presentan apoyos estadísticos bajos, o bien, representan casos de especies aparentemente no monofiléticas. En el árbol de ADNcp, dos genotipos de *A. mexicana* (112 y 259) y uno de *Hohenbergiopsis guatemalensis* forman parte de clados conformados únicamente por genotipos asignados a especies de los géneros *Androlepis* y *Ursulaea*. En el árbol de ADNnr, todos los clados conformados sugieren la monofilia recíproca de las especies, excepto por que *A. mexicana 355* conforma un clado con *Androlepis sp. nov. 316*, y no con el resto de *A. mexicana*. La matriz con valores más altos de consistencia de los caracteres corresponde a evidencia de ADNcp.



**Figura 2.5** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana utilizando evidencia de ADNcp. Se muestran los valores de bootstrap >80 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior por debajo de las ramas.



**Figura 2.6** Árbol de consenso de la mayoría resultante del análisis de Inferencia Bayesiana utilizando evidencia de ADNnr. Se muestran los valores de bootstrap >80 por encima de las ramas, y los valores de probabilidad posterior por debajo de las ramas.

---

### 2.3.2.2. Monofilia de la Alianza *Androlepis*, relaciones internas y monofilia de las especies

Todas las regiones de ADN analizadas, tanto individuales como combinadas, apoyan la monofilia de la Alianza *Androlepis* con diferentes valores estadísticos, excepto la región de ADNcp, *ycf1*, en donde la posición de *A. aenigmatica* está incluida en un clado no resuelto del núcleo Bromelioideae (0.61 PP/ <50 BS) (Cuadro 2.4). Al interior de la Alianza *Androlepis*, las relaciones están poco resueltas en ambos análisis, sin embargo, se observa la conformación de algunos clados con regular a bueno apoyo estadístico, que corresponden total o parcialmente con las especies reconocidas. En el análisis con ADNcp, la mayoría de los clados conformados están integrados por genotipos asignados a más de una especie, excepto el clado de *Ursulaea macvaughii*, la única especie para la que se rescata su monofilia (1.0 PP). La evidencia biparental, en cambio, apoya la monofilia de *A. mariae-reginae*, *An. skinneri*, *U. macvaughii* y *U. tuitensis*. La monofilia de *Ursulaea* fue apoyada con ADNnr, pero la divergencia entre ambas especies no fue resuelta. Un clado débilmente apoyado (0.51 PP) está conformado por dos especies de *Androlepis* (*A. fragrans* y *A. sp. nov 316*), *Aechmea mexicana 355* y *Billbergia viridiflora*.

### 2.3.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales

Los resultados de la reconstrucción de caracteres morfológicos ancestrales se resumen en la Figura 2.5. El color ancestral de pétalos es rosa a púrpura, y otras variaciones hacia el blanco y el verde, han aparecido en el clado de divergencia temprana conformado por *A. aenigmatica* y *B. viridiflora*, respectivamente. Dentro del Clado A1, la pigmentación amarilla y ausencia de pigmentos aparecieron en dos especies cuya relación filogenética es incierta, *An. skinneri* y *An. fragrans*. Los pétalos reflexos resultaron el estado ancestral de la inflexión de los pétalos en la Alianza *Androlepis*, y los pétalos cuculados aparentemente aparecieron una o dos veces en el grupo, en los clados A1.2 y A1.3, mientras que los pétalos erectos están presentes en dos especies filogenéticamente distantes dentro del grupo, *A. aenigmatica* en los grupos de divergencia temprana y *An. skinneri* incluida en el clado A1. La reconstrucción para el grado de exposición de los órganos sexuales es incierto, pero podría ser al mismo nivel de los pétalos o por debajo de éstos, con la mayoría de las especies presentando este último estado de carácter. Los estambres y estigma totalmente expuestos parece ser un carácter que apareció dos veces

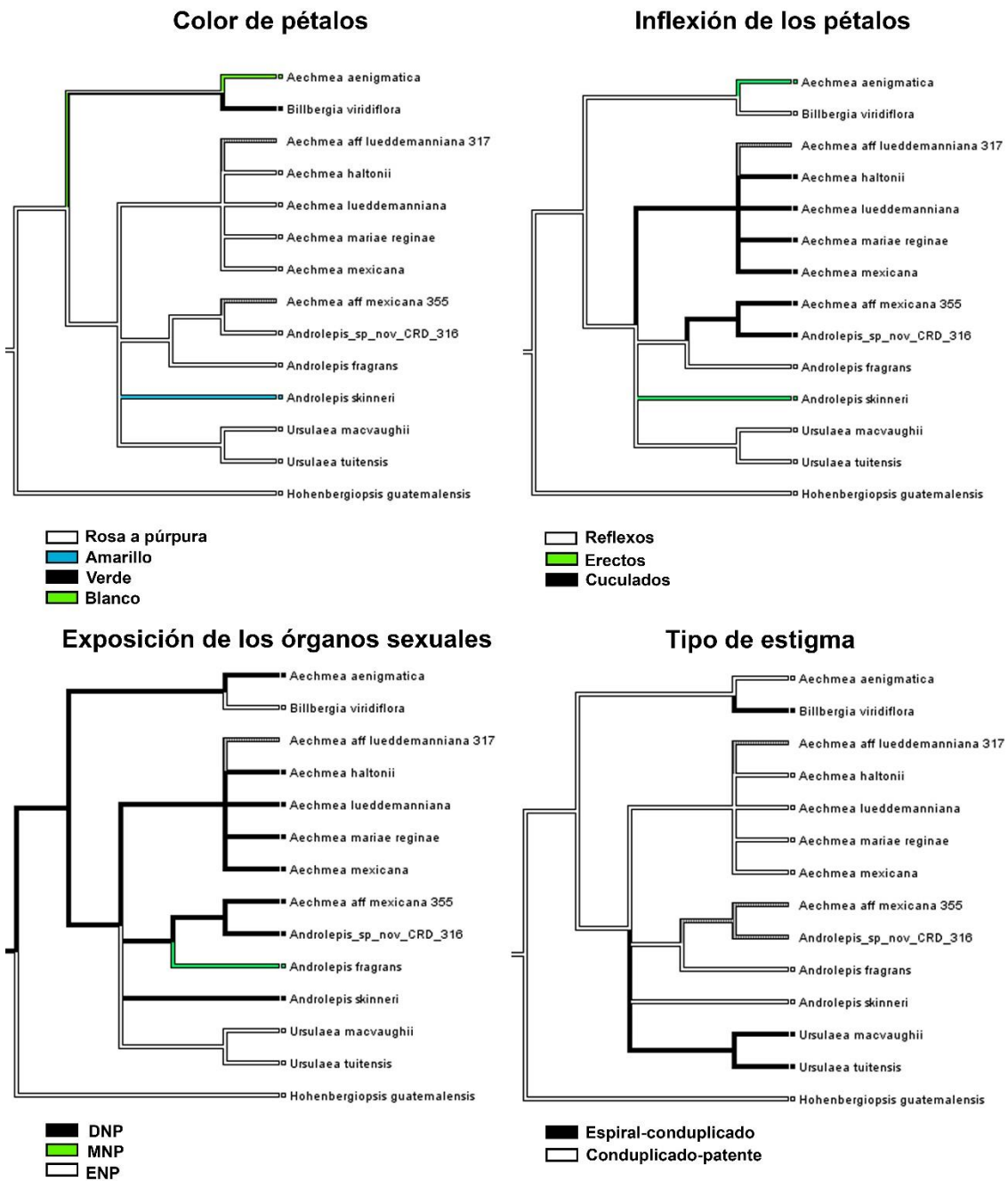
en la historia evolutiva del grupo, una vez en *B. viridiflora*, una especie considerada de divergencia temprana, y otra vez como una sinapomorfia del género *Ursulaea*, al interior del clado A1. Este mismo patrón de aparición ocurrió para el carácter del tipo de estigma, ya que las mismas especies que presentan estigma exerto, poseen el tipo conduplicado-patente, el resto de las especies presenta estigma espiral-conduplicado, hasta donde se sabe. De acuerdo con los resultados de la reconstrucción, el ancestro común hipotético podría haber presentado inflorescencias con indumento densamente lepidoto, como la mayoría de las especies. El indumento glabro o casi glabro hipotéticamente apareció una sola vez en el clado de divergencia temprana conformado por *A.aenigmatica* y *B.viridiflora*. Las brácteas del pedúnculo conspicuas en anthesis es el carácter ancestral hipotético y más común, solo algunas especies del clado A1.3 como *A. lueddemanniana* y *A. mexicana* presentan brácteas caducas.

Los caracteres diagnósticos del género *Androlepis* parecen haber aparecido más de una vez en la historia del grupo. La posición filogenética no resuelta de *An. skinneri*, la especie tipo del género, afecta las estimaciones sobre el origen de estos caracteres. De acuerdo con la reconstrucción obtenida, las callosidades apicales de los filamentos aparecieron una vez en el clado A1.2 y otra vez al exterior del clado A1, en *An. skinneri*. La expresión sexual dioica parece ser un carácter homoplásico, al expresarse en tres especies que no comparten un ancestro común inmediato.

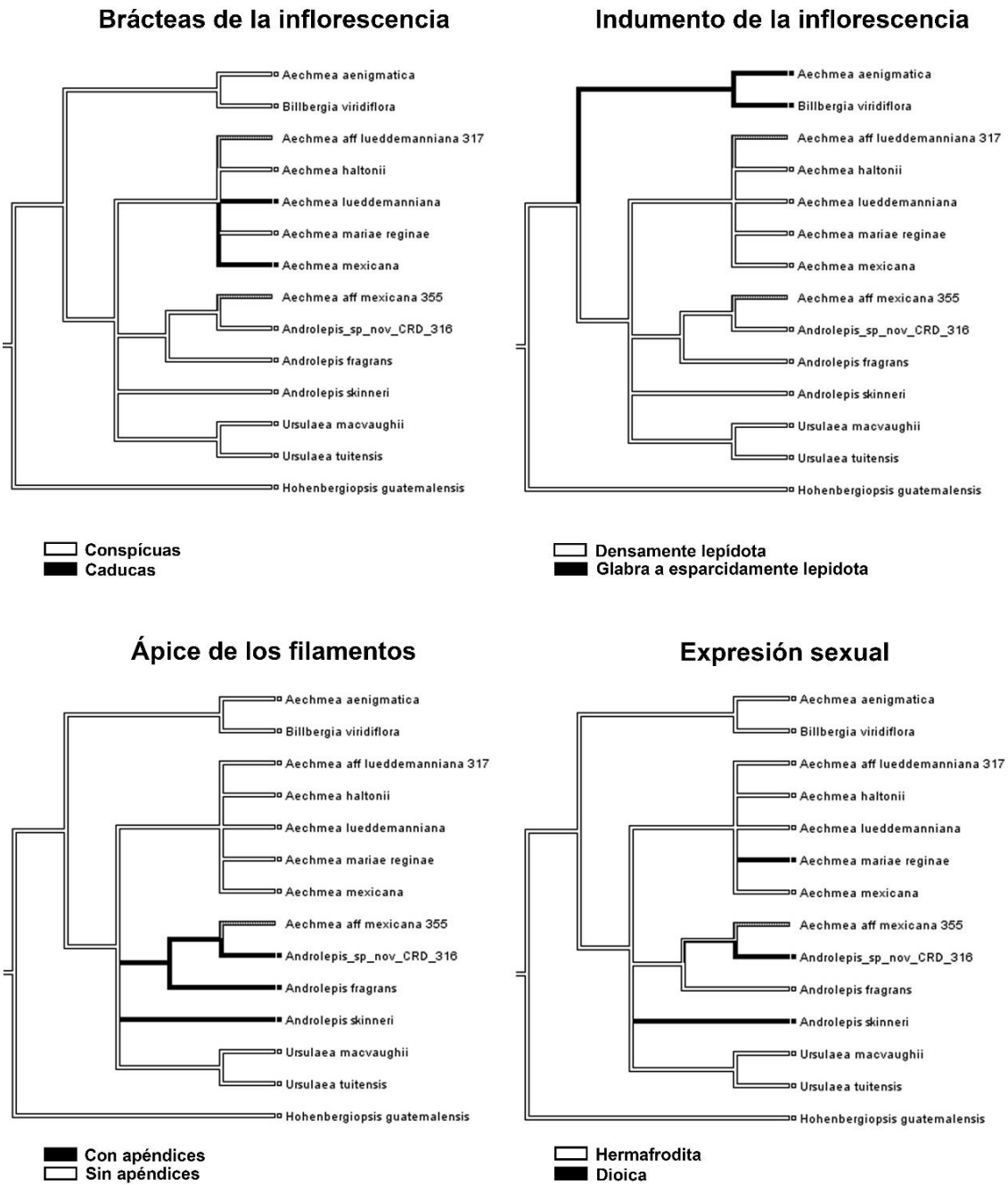


**Cuadro 2.3** Valores de Bootstrap (BS) y Probabilidad Posterior (PP) que apoyan la monofilia de la Alianza *Androlepis* en los análisis realizados con cada una de las regiones. Abreviaciones: AA=Análisis amplio, AR= Análisis restringido, NM=No monofilético.

Análisis	Región	BS / PP	Observaciones
AA	<i>ETS</i>	91.2 / 0.9	
AA	<i>g3pdh</i>	<60 / 1.0	
AA	<i>rpb2</i>	NM	Baja resolución ( <i>A. lueddemanniana</i> + <i>A. mexicana</i> , */ 0.98) ( <i>Ursulaea</i> , 62.2 / 0.97)
AA	ADNnr	81.3 / 0.88	Grupo hermano <i>A. castelnavii</i> + <i>A. matudae</i> (68/*)
AA	ADNcp	NM	Ninguna relación observada
AR	<i>agt1</i>	64 / 0.88	
AR	<i>g3pdh</i>	* / 0.97	No monofilético en parsimonia
AR	ADNnr	* / 0.86	
AR	<i>rpl32-trnL</i>	<60/0.78	En parsimonia no incluye a <i>B. viridiflora</i> y <i>A. aenigmatica</i>
AR	<i>ycf1</i> (3-4)	NM	Casi todas las especies incluidas (0.61) excepto: <i>B. viridiflora</i> 211, <i>U. tuitensis</i> 146 y <i>A. aenigmatica</i> 111)
AR	ADNcp	<60 / 0.81	



**Figura 2.7** Reconstrucción de los estados de carácter ancestrales basada en el criterio de parsimonia del color de los pétalos, grado de inflexión de los pétalos, exposición de los órganos sexuales y tipo de estigma en la Alianza *Androlepis*.



**Figura 2.8** Reconstrucción de los estados de caracter ancestrales basada en el criterio de parsimonia del indumento de la inflorescencia, apariencia de las brácteas del pedúnculo en antesis, ápice de los filamentos y tipo de expresión sexual en la Alianza *Androlepis*.

---

## 2.4. DISCUSIÓN

### 2.4.1 Análisis amplio

#### 2.4.1.1 Consideraciones metodológicas

Este es el primer estudio filogenético que incluye la representación total de especies del núcleo Bromelioideae megamexicanas descritas hasta hoy. Solo *A. iguana* no fue incluida, una especie solo conocida de la localidad tipo, en Guatemala, y que está escasamente colectada y documentada. Aunque en análisis filogenéticos previos el muestreo fue casi completo, la adición de tres especies (*Aechmea aenigmatica* y *Androlepis fragrans*, *Androlepis sp. nov.* 316) cuyas características morfológicas no encajan totalmente con ninguno de los géneros reconocidos de Bromelioideae, resultó en una hipótesis ampliada de las relaciones filogenéticas de la Alianza *Androlepis*. Sin embargo, es importante evaluar la posición filogenética de especies que han sido asignadas a *Aechmea* subgénero *Podaechmea* de acuerdo con sus características morfológicas (*A. ferruginea* y *A. baudoensis*), pero que tienen una distribución restringida a Sudamérica. Se observó una fuerte concordancia entre las relaciones obtenidas en nuestros análisis y los resultados obtenidos en Sass y Specht, (2010) y Aguirre-Santoro *et al.* (2016), al menos en las secciones en donde el muestreo taxonómico permitiera la comparación. En particular, el trabajo de Sass y Specht (2010), enfocado en las relaciones del núcleo Bromelioideae, incluye un muestreo taxonómico escaso en especies de la Alianza *Ronnbergia*, mientras que el muestreo en Aguirre-Santoro *et al.*, (2016) es robusto para dicha alianza de especies y reducido en el núcleo Bromelioideae. La combinación de estas matrices de especies, más la inclusión de otros taxones presentes en Megaméxico, resultó en diferentes niveles de resolución de relaciones filogenéticas a en distintas profundidades del árbol. Por un lado, la resolución entre la divergencia de los Clados A y B (*sensu* Sass y Specht, 2010) se pierde en este análisis, quedando incluidas en un clado único no resuelto. Este es un fenómeno que puede ocurrir al adicionar determinados taxones conflictivos que podrían generar incongruencias entre los diferentes conjuntos de datos génicos, y resultar en nodos colapsados (Mitchell *et al.*, 2000). En contraste con los resultados de los trabajos mencionados, la posición filogenética de especies como *A. rubiginosa*, *A. filicaulis*, *A. latiflora* es relativamente resuelta en el análisis de evidencia total (Figura 2.2).

---

#### 2.4.1.2 Linajes de divergencia temprana en Megaméxico

La monofilia de *Bromelia* no fue resuelta con la evidencia analizada. Dos de las especies megamexicanas de *Bromelia* conforman un clado de bajo soporte estadístico (0.5 PP), *B. hemispherica* que se distribuye desde México hasta Panamá, y *B. palmeri* que es endémica de la Costa Pacífica de México. Sin embargo, en la filogenia molecular más completa del género (Fernandes-Monteiro, 2015), la posición de *B. palmeri* permanece no resuelta, y *B. hemispherica* no fue incluida. Por su parte, un análisis filogenético realizado con información morfológica (Fernandes-Monteiro *et al.*, 2015), incluye a *B. hemispherica* (posición no resuelta) pero no a *B. palmeri*, lo que dificulta una comparación más detallada. Las especies de amplia distribución como *B. pinguin*, y *B. karatas* han resultado relacionadas con especies sudamericanas (Fernandes-Monteiro *et al.*, 2015), lo que explica la escasa resolución de sus relaciones filogenéticas en este análisis con escasa representación del género.

En estimaciones filogenéticas recientes (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Matuszak-Renger *et al.*, 2018), especies de *Aechmea* subg. *Chevaliera* han resultado relacionadas con especies de *Ananas* y *Disteganthus*, más que al resto de las especies de *Aechmea* del núcleo Bromelioideae. Esta relación es confirmada en este trabajo (0.9 PP). La relación de especies hermanas de *Aechmea magdalenae* y *A. strobilacea* (1.0 PP/94.3 BS) solo había sido rescatada en el trabajo de Aguirre-Santoro *et al.* (2016), y es corroborada en este estudio. En este trabajo, *A. rubiginosa*, una especie cuya posición filogenética no fue resuelta en trabajos previos (Sass y Specht, 2010), resultó la especie hermana de ambas (Figura 1). La afinidad morfológica y geográfica entre estas especies ya ha sido observada en el trabajo de Smith y Downs (1979). *A. rubiginosa* y *A. strobilacea* restringen su distribución a la cuenca del Amazonas, mientras que *A. magdalenae*, extiende su rango de distribución hasta las selvas húmedas del sur de México.

#### 2.4.1.3 Núcleo Bromelioideae

Las especies presentes en Megaméxico que exhiben una distribución amplia como *A. bromeliifolia*, *A. tillandsioides* y *A. nudicaulis* resultaron estrechamente relacionadas con especies sudamericanas. Estimaciones filogenéticas de la subfamilia han concordado con

---

estas relaciones (Sass y Specht, 2010; Evans *et al.*, 2015; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). *Aechmea bromeliifolia* resultó relacionada con especies de *A.* subg. *Macrochordion* y *A.* subg. *Pothuava*, todas ellas restringidas al sureste y este central de Brasil, excepto *A. bromeliifolia* que es de amplia distribución. *Aechmea tillandsioides* resultó anidada en un clado conformado por otras especies de *Aechmea* subgéneros *Aechmea*, *Platyaechmea* y *Lamprococcus*, principalmente de las selvas de la cuenca Amazónica y la región del Chocó. *Aechmea nudicaulis*, la bromelia con más amplio rango de distribución (Benzing, 2000) y con una enorme variación fenotípica a lo largo de su rango de distribución, forma parte de un clado amazónico que contiene a *A. purpureorosea* y *A. dealbata*, sin embargo, los apoyos de PP y BS son demasiado bajos.

Sass (2011) propuso a Centroamérica como un centro de diversificación secundario de Bromelioideae, donde la Alianza *Androlepis* y el Complejo *Aechmea bracteata* diversificaron. Sin embargo, una evaluación de la distribución de estas especies desde una perspectiva fitogeográfica (Rzedowski, 1991) más que desde un punto de vista político (México y Centroamérica en Sass y Specht, 2010), resultó en que la mayoría de los miembros del Complejo *Aechmea bracteata* se distribuyen desde las tierras bajas del sur de Nicaragua hasta la región lluviosa del Chocó, fuera de Megaméxico. Solo especies como *A. bracteata* y *A. bracteata* var. *pacifica* se distribuyen ampliamente en este territorio, y en donde, el endemismo de *A. bracteata* var. *pacifica* sugiere su origen. Por ello, es posible que Megaméxico no sea el centro de origen del Complejo *Aechmea bracteata*. Una reconstrucción de áreas ancestrales a nivel de provincias biogeográficas, por ejemplo siguiendo la propuesta de Morrone (2014), permitirá tener una mejor aproximación al rol de Megaméxico como centro de diversificación secundario de Bromelioideae, y posiblemente reconocer áreas clave para la diversificación de pequeños grupos de especies al interior de Megaméxico.

Tres especies endémicas de Megaméxico están relacionadas con especies endémicas de Sudamérica y las Antillas Menores. *Wittmackia mesoamericana* es un elemento endémico de México cuyas especies hermanas son endémicas de Las Antillas Menores. Esta relación fue fuertemente apoyada previamente, y su posición filogenética y afinidades geográficas fueron discutidas a detalle (Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Aguirre-Santoro, 2017). *Aechmea matudae* ha resultado estrechamente relacionada con *A.*

---

*castelnavii* en las filogenias donde se han incluido ambas especies, pero en ningún caso ha sido posible identificar la posición filogenética con respecto al resto del grupo (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016). En nuestro análisis, corroboramos su estrecha relación, aunque con un apoyo estadístico bajo (0.5 PP/ 65.6 BS). En el análisis realizado con el criterio de MP, estas especies resultaron el grupo hermano de Alianza *Androlepis*. Aunque esta hipótesis filogenética estaría también sustentada con evidencia geográfica, el apoyo estadístico que sustenta esta relación es extremadamente bajo. Por último, *Billbergia pallidiflora*, resultó la especie hermana de otras especies de *Billbergia* subgénero *Helicodea* endémicas de Sudamérica: *B. eloiseae* y *B. meyeri*. Aunque las relaciones filogenéticas parecen indicar múltiples eventos de colonización en Megaméxico, es necesario estimar las rutas de dispersión mediante un enfoque biogeográfico.

La conformación de especies del Complejo *Aechmea bracteata* coincide con la propuesta de Sass y Specht (2010) cuando se utiliza evidencia de cloroplasto (PP 0.99), sin embargo, incluye a *Hohenbergia andina* cuando se analiza evidencia de núcleo (PP 1.0) y datos combinados (PP 1.0). Nuestros resultados son acordes con la propuesta filogenética de Aguirre-Santoro *et al.* (2016), donde *H. andina* resulta hermana de estas especies. Con un apoyo estadístico de PP (0.91), su grupo hermano está integrado por *Aechmea tocantina* y *Araeococcus micranthus*, que a su vez conforman un clado (PP 0.97) con otras especies de *Araeococcus*. Este complejo de especies se caracteriza por presentar inflorescencia paniculada, brácteas primarias rojas, flores arregladas dísticamente, sésiles a casi sésiles, diminutas, pétalos erectos a reflexos. Estas especies crecen en sitios muy húmedos de elevaciones bajas, desde el norte de Sudamérica en la región del Chocó, hasta las zonas tropicales del sur y occidente de Megaméxico.

#### **2.4.1.4 Alianza *Androlepis***

La inclusión de tres especies más a la conformación de la Alianza *Androlepis*, corrobora su fuerte correspondencia geográfica, pero amplía la gama de variación morfológica en el grupo, haciendo más difícil su diagnóstico. Este clado está conformado por especies que crecen desde las vertientes Pacífica y Atlántica del centro-norte de México, hasta el centro de Costa Rica, excepto por *A. mexicana* que extiende sus límites hasta las tierras bajas de Ecuador, en la vertiente del Pacífico. Estas especies presentan caracteres

florales compartidos por grupos de dos o cuatro especies, pero no por todas ellas. Aunque la resolución de las relaciones entre los clados internos es baja, es posible distinguir algunos grupos monofiléticos apoyados con evidencia morfológica y geográfica, como el género *Ursulaea*, y aunque un poco menos definido, el clado A1.3.

Las nuevas especies incluidas presentan combinaciones de caracteres compartidos por distintos grupos taxonómicos reconocidos dentro de la Alianza *Androlepis*. *Aechmea aenigmatica* presenta sépalos simétricos y carece de apéndices en los pétalos, dos caracteres diagnósticos del género (según Smith y Downs, 1979). En tanto, *Androlepis fragrans* posee flores hermafroditas y no tiene polen en tétradas, dos de los tres caracteres que definen al género. Por último, una especie no descrita de *Androlepis* (*Androlepis sp.nov.* 316, CRD-824; Ramírez-Díaz *et al.*, sin publicar), presenta polen biporado y flores típicas de los miembros de *Aechmea* subg. *Podaechmea*, pero posee anteras ornamentadas y sistema sexual dioico, caracteres propios de *Androlepis*.

La monofilia de *Androlepis* no pudo ser rescatada en nuestro análisis debido a la posición no resuelta de *Androlepis skinneri* en el análisis de evidencia total. Sin embargo, en ninguna de las matrices individuales en donde su posición fue resuelta (ver anexo), resultó estrechamente relacionada a *An. fragrans* y *Androlepis sp. nov.* En cambio, estas dos especies conforman un linaje de regular a buen apoyo estadístico (0.9 PP/64.9 BS) junto con una accesión vegetativamente identificada como *A. aff. mexicana* 355 (Hgo, MEX, en cultivo). La distribución reportada para *An. fragrans* presenta un patrón disyunto entre las provincias biogeográficas Sierra Madre del Sur (Localidad tipo) y Altos de Chiapas (E. Gouda 89-G-1347), mientras que la distribución de *Androlepis sp. nov.* 316 se conoce únicamente para Altos de Chiapas. *An. skinneri* presenta una amplia distribución en elevaciones medias de las cadenas montañosas del sur de Megaméxico, y una población de Perú (Rauh 25640) hasta hoy solo reportada en Rauh (1983). Debido a la gran variación floral reportada a lo largo del rango de distribución morfológica de *A. skinneri* (Rauh, 1983) y a la escasa información sobre la evolución y biología de esta especie dioica, una futura revisión detalla de *Androlepis* será de suma utilidad para la comprensión de la evolución de estas especies.

De acuerdo con nuestros análisis, el único taxón monofilético es *Ursulaea* (1.0 PP/93.7 BS). Su reconocimiento como grupo natural había sido apoyado con evidencia molecular



---

(Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016), pero no con evidencia enzimática (Izquierdo y Piñero, 1998). En este último trabajo, *U. tuitensis* resultó más cercana a *A. mexicana* que a *U. macvaughii*, sin embargo, los datos fenotípicos fueron evaluados bajo un enfoque fenético, y por tanto, no toma en cuenta relaciones ancestro-descendiente. A pesar de su estrecha afinidad fenética (Smith y Downs, 1979; Izquierdo y Piñero, 1998) y genética (Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016) con especies de *Aechmea* subg. *Podaechmea*, los miembros del género *Ursulaea* conforman un clado independiente, morfológica y geográficamente distinguible del resto de las especies. Estas especies presentan inflorescencia simple (*U. tuitensis*) o ramificada (*U. macvaughii*) densamente cubierta por escamas blancas, sépalos simétricos a casi simétricos, flores grandes, pétalos color púrpura, reflexos, estambres y estigma expuestos en anthesis. Estas especies crecen como epífitas no estrictas en bosques tropicales subcaducifolios (*U. macvaughii*), y como rupícolas entre la vegetación riparia inmersa en bosque mixto de *Pinus-Quercus*, en regiones montañosas inmersas en la provincia biogeográfica Costa Pacífica. Restringidas al Occidente de México, estas especies conforman el único género endémico de Bromelioideae para Megaméxico.

Todas las especies de *Aechmea* subgénero *Podaechmea* incluidas en nuestro análisis (4/6) conformaron un grupo monofilético (1.0 PP), pero las relaciones internas no fueron resueltas. Estas tres especies se distinguen morfológicamente por ser plantas epífitas de inflorescencia cubierta con un denso indumento lepidoto, ampliamente compuesta, laxa, flores perfectas, pequeñas, cuculadas, pétalos rosas, inflexos, emarginado. *Aechmea mariae-reginae*, clasificada como miembro de *Aechmea* subg. *Pothuava* (Smith y Downs, 1979), forma parte de este clado, y difiere de estas especies por su inflorescencia simple de flores densas, frutos cuadrangulares y flores unisexuales (dioicas). Estas especies ocurren principalmente en regiones montañosas de elevaciones medias, en bosques tropicales perennifolios, subperennifolios y bosques mesófilos de montaña del sur de Megaméxico. Sin embargo, especies como *A. haltonii* y *A. mariae-reginae*, restringen su distribución los bosques tropicales de tierras bajas en el Istmo de Panamá.

De acuerdo con nuestra estimación filogenética y los resultados de trabajos previos (Schulte y Zizka, 2008; Sass y Specht, 2010; Aguirre-Santoro *et al.*, 2016), *H. guatemalensis* y *B. viridiflora* conforman los linajes de divergencia más temprana dentro

---

de la Alianza *Androlepis*. Ambas especies exhiben características morfológicas y geográficas contrastantes entre sí. *Hohenbergiopsis guatemalensis* es la única especie restringida a elevaciones medias a altas, en dos islas de vegetación mesófilo de montaña de la Sierra Madre del Sur y Altos de Chiapas. *Billbergia viridiflora*, en tanto, se distribuye en bosques tropicales perennifolios de las vertientes Pacífica y Atlántica del sur de Megaméxico. De acuerdo con sus características morfológicas (ej; flores largamente pediceladas, brácteas florales rosa brillante), algunas especies del Norte de Sudamérica como *A. filicaulis*, *A. ambigua* y *A. lasseri*, podrían estar relacionadas con *B. viridiflora* (com. pers. Leme). En este estudio solo se incluyó a *A. filicaulis*, quien conformó un clado con *A. latifolia*, pero su posición filogenética con respecto al Núcleo Bromelioideae no está resuelta.

## 2.4.2 Análisis restringidos

### 2.4.2.1 Consideraciones metodológicas

Los resultados concernientes a los análisis restringidos deben ser interpretados con cautela debido a que existen grandes porcentajes de datos faltantes. Para la Alianza *Androlepis*, dos regiones poseen el mayor porcentaje de datos faltantes, *ycf1* (65.3% en ADNcp) y *agt1* (57.7% en ADNnr). Sin embargo, el grupo está representado principalmente por dos matrices de datos con mayor representación de genotipos amplificados, *rpl32-trnLF* (ADNcp) y *g3pdh* (ADNnr) (Anexo 2). Se ha visto que la exclusión de regiones con datos incompletos disminuye la resolución de las relaciones filogenéticas, más que su inclusión en los análisis (Jiang *et al.*, 2014), por ello se decidió incluir todos los datos posibles. Por otro lado, algunos taxones como *A. haltonii*, *An. fragrans*, *Androlepis sp. nov. 316*, *B. viridiflora* y *Hohenbergiopsis guatemalensis* solo están representados en los análisis por un genotipo. El muestreo desbalanceado entre las matrices de ADNcp y ADNnr dificulta la comparación entre los árboles obtenidos. A pesar de ello, es posible realizar observaciones a partir de la estructura general de las topologías obtenidas, en particular de aquellos clados con mejor apoyo estadístico.

---

#### 2.4.2.2 Monofilia de la Alianza *Androlepis*, relaciones internas y monofilia de las especies

Las señales evolutivas que sugieren la relación entre las especies de la Alianza *Androlepis*, han sido observadas desde las primeras estimaciones filogenéticas de la familia en donde fueron incluidas (ver Cuadro 1.1). Esta hipótesis es reforzada en este trabajo con la incorporación de más especies megamexicanas y nuevas regiones de ADN. Sin embargo, las relaciones internas no fueron resueltas a pesar de la evidencia incorporada, posiblemente por la escasa variación molecular de las regiones analizadas.

Se ha visto que taxones de radiación reciente con frecuencia presentan genomas similares (solo pocos loci adaptados diferencialmente), y muchas veces las especies carecen de monofilia recíproca entre ellas (Rosenberg, 2003). Nuestro muestreo no es adecuado para hacer estimaciones basadas en métodos de coalescencia que permitan detectar monofilia recíproca, no obstante sí permite estimar la monofilia de una especie hipotética con base en uno o varias regiones de ADN (árboles de genes). De acuerdo con la hipótesis obtenida con ADNcp, *U. tuitensis* y *An. skinneri* comparten caracteres con algunos genotipos de *A. mexicana* y *Ho. guatemalensis*, respectivamente (Figura 2.4,B). Los alelos compartidos entre especies cercanamente relacionadas pueden ser atribuidos principalmente a dos posibles procesos: polimorfismo ancestral como consecuencia de separación incompleta de linajes, e intercambio genético interespecífico por procesos de hibridación (Carstens y Knowles, 2007). Es importante resaltar que debido a la extremadamente baja variación en las regiones analizadas, las relaciones a nivel de especie muchas veces están basadas en dos o tres sinapomorfias, por lo que el mínimo error en la secuenciación o alineamiento incorrecto podría generar cambios en las relaciones evolutivas estimadas. Por ello, estos resultados deben tomarse con cautela hasta la incorporación más de regiones de ADN, así como la incorporación de más genotipos por especie, especialmente en aquellas escasamente representadas.

#### 2.4.2.3 Incongruencia topológica entre los árboles de ADNcp y ADNnr

Las diferencias en el muestreo taxonómico en los análisis realizados, dificultan la comparación detallada de la topología, especialmente a un nivel intraespecífico. Sin embargo, la evaluación de las relaciones entre especies permite reconocer

---

incongruencias topológicas entre los árboles de ADNcp y ADNnr, la mayoría de ellas con apoyos estadísticos por debajo de los valores sugeridos para determinar incongruencias fuertes. Los únicos casos de incongruencia fuerte corresponden a la posición oscilante de *Aechmea aenigmatica*, *Billbergia viridiflora* y *Hohenbergiopsis guatemalensis*. Cuando se analiza ADNcp, *A. aenigmatica* y *B. viridiflora* se ubican en las ramas basales, mientras que *Ho. guatemalensis* forma parte del linaje núcleo (clado A1). Si se toma en cuenta la hipótesis de ADNnr, las dos primeras especies forman parte del clado A1, pero la posición de *Ho. guatemalensis* no queda resuelta. Estas incongruencias sugieren potenciales eventos de introgresión y separación incompleta de linajes (Doyle, 1992; Barber *et al.*, 2007), dos fenómenos que podrían estar relacionados con la evolución de este grupo, pues ya han sido documentados en algunos grupos de Bromeliaceae (Schulte *et al.*, 2010; Goetze *et al.*, 2017; Neri *et al.*, 2017; Ribeiro *et al.*, 2018). Sin embargo, la distinción los procesos que condujeron la diversificación del grupo requiere de un enfoque filogeográfico y de genética poblacional. Además, la exploración de números cromosómicos en las poblaciones de estas especies, podría ayudar a poner a prueba hipótesis de especiación híbrida o hibridación contemporánea (Hegarty y Hiscock, 2005).

#### 2.4.3 Reconstrucción de estados de carácter ancestrales

La reconstrucción de la evolución de los caracteres analizados debe ser tomada con cautela debido a los bajos niveles de resolución en las relaciones entre clados del núcleo Bromelioideae. El desconocimiento del grupo hermano de la Alianza *Androlepis* podría estar generando un sesgo en los resultados, por lo que una filogenia más resuelta ayudaría a reconstruir mejor la evolución de los caracteres. La hipótesis obtenida sugiere que el ancestro común hipotético de los miembros de la Alianza *Androlepis* pudo haber sido hermafrodita, con brácteas del pedúnculo conspicuas, inflorescencia con indumento densamente lepidoto, pétalos rosas o púrpuras, inflexos con el estigma y estambres al mismo nivel de los pétalos, estigma espiral-conduplicado y ápice de los filamentos desnudos, algo muy similar a *Ho. guatemalensis*. A pesar de las limitantes en la reconstrucción del ancestro hipotético, la hipótesis de la diagnosticabilidad morfológica y geográfica de los clados con alto apoyo estadístico al interior de la Alianza *Androlepis*, puede ser puesta a prueba parcialmente en los clados con alto apoyo estadístico.

A nivel de la Alianza *Androlepis* no se encontró ninguna sinapomorfia para el grupo. Aunque se había propuesto la presencia de indumento lepidoto y brácteas del pedúnculo rosa brillantes como posibles sinapomorfias (Sass, 2011), estos caracteres no están presentes en todas las especies. *Aechmea aenigmatica* y *Billbergia viridiflora*, conforman un clado de bajo apoyo estadístico pero que comparten un indumento de la inflorescencia glabro a casi glabro, característica única de estas especies. Sin embargo, es importante resaltar la posición inestable de estas especies en las filogenias realizadas en este trabajo, que sugiere un patrón de evolución reticulada. La morfología intermedia como los pétalos sin apéndices y sépalos simétricos en *A. aenigmatica*, y caracteres inusuales como los pétalos verdes e inflorescencia glabra en *B. viridiflora*, podrían ser señales de hibridación (Kaplan *et al.*, 2009; Soltis y Soltis, 2009; Goetze *et al.*, 2017) que requieren de una revisión detallada.

*Ursulaea* es el único grupo taxonómico que sustentado con evidencia molecular, geográfica y morfológica. Estas especies presentan muchas sinapomorfias florales, como la inflorescencia densamente lepidota, pétalos reflexos, púrpura, estambres y estigma exertos; difieren principalmente en la posición de la inflorescencia, que es erecta en *U. tuitensis* y péndula en *U. macvaughii*. Además, la monofilia de este género está fuertemente apoyada con evidencia de las diferentes regiones analizadas, así como con su distribución restringida al occidente de Megaméxico.

Las especies incluidas en el clado de *Aechmea* subgénero *Podaechmea* comparten una serie de características florales que han sido asociadas con reproducción por geitonogamia, como gran cantidad de flores abiertas simultáneamente durante la antesis, flores pequeñas, pétalos cuculados, órganos sexuales insertos y espacialmente cercanos entre sí (Wendt *et al.*, 2002). Sin embargo, este tipo de reproducción no podría ocurrir en especies como *A. mariae-reginae*, que por su condición dioica requiere de la intervención de polinizadores (Trejo, 2015). Otras características compartidas por estas especies son el indumento densamente lepidoto y pétalos rosas con dos apéndices basales. En este clado se ubican las dos especies con más amplia distribución del grupo, por lo que a menudo las distribuciones entre ellas se solapan. El clado A1.2, que incluye a dos especies de *Androlepis* (excepto *An. skinneri*), presenta un fuerte apoyo estadístico de su relación, apoyada con evidencia molecular pero vagamente apoyada con datos

morfológicos y geográficos. La observación de ejemplares de herbario, fotografías y plantas vivas de individuos asignados a *Androlepis skinneri* y el trabajo de Rauh (1983), ponen de manifiesto la necesidad de continuar con la documentación de la variación de esta especie. Es posible que una revisión exhaustiva del género, lleve al descubrimiento de especies crípticas erróneamente asignadas a esta especie. Las callosidades apicales de los filamentos podrían constituir una sinapomorfia de *Androlepis*, pero la posición filogenética incierta de la especie tipo impiden poner a prueba esta hipótesis.

## CAPÍTULO III

A NEW SPECIES OF *ANDROLEPIS* (BROMELIOIDEAE; BROMELIACEAE), ENDEMIC FROM SOUTHERN MEGAMEXICO

## ABSTRACT

*Androlepis najarrae* (Bromelioideae, Bromeliaceae), the third dioecious species known in the subfamily, is proposed as new from the Chiapas Highlands and Veracruzian biogeographical provinces, southern Megamexico. Based upon current available information on the species and current generic concepts, referral of this species to *Androlepis* might be only temporary. The present contribution includes distribution maps, iconography, a taxonomic identification key for *Androlepis* species and a preliminary evaluation of the conservation status for the species.

**Keywords:** Chiapas Highlands province, *Androlepis* Alliance, dioecy, Veracruzian province

## 3.1 INTRODUCCIÓN

*Androlepis* Brongn. ex Houliet (1870: 12), is a genus with two known species, distributed from southwestern Mexico (Chiapas, Oaxaca, Tabasco and Veracruz), to Ecuador (Smith & Downs 1979) and central Peru (Rauh. 25 640)(Rauh 1983). Traditionally, based upon the type species, the genus has been characterized by its functionally dioecious plants (with stamen and stigma in the same flower, but one of the two sexual structures reduced and non-functional), ornamented anthers with a pair of apical calli in the filaments and pollen arranged in tetrads (Smith & Downs 1979). For over 200 years, *Androlepis skinneri* Brongn. ex Houliet (1870: 12), was the only known member of the genus. In 2011, the generic concept was broadened with the inclusion of *Androlepis fragrans* Leme & Luther (2011: 111) which features ornamented anthers, but has hermaphrodite flowers and simple pollen. A detailed revision of the genus has not been conducted, and its monophyly was evaluated with molecular studies of nuclear and chloroplast DNA sequences, however, sufficient resolution to determine whether it is monophyletic was lacking (Ramirez-Diaz 2019). In the same study, both species were retrieved inserted within a Megamexican lineage nested within Core Bromelioideae, (Schulte *et al.* 2005, 2009, Horres *et al.* 2007, Schulte & Zizka 2008, Sass

---

& Specht 2010, Aguirre-Santoro *et al.* 2016), informally referred to as *Androlepis* Alliance (Ramírez-Díaz *et al.* in press). This lineage is composed of an assemblage of morphologically dissimilar species, classified in five genera: *Aechmea* subgenus *Podaechmea* Mez, *A.* subg. *Pothuava* (Baker) Baker, *Androlepis*, *Billbergia* Thunb. (1821: 30), *Hohenbergiopsis* L.B. Sm. & Read (1976: 440) and *Ursulaea* Read & Baensch (1994: 206).

The present finding is a contribution to the diversity of Bromelioideae and *Androlepis*. In November 2017, during an assessment of populations of *Aechmea lueddemanniana* (K. Koch) Brongn. ex Mez in Engler (1934: 120) as a part of the Master thesis project of the senior author in the Chiapas Highlands, Mexico, an unidentified species of Bromelioideae was collected. Upon examination of both vegetative and floral characters, it was determined to be undescribed, and it is here proposed as a new species of *Androlepis*. The revision of specimens in several herbaria led to the identification of several additional populations of this species, most of which had been previously identified as *A. lueddemanniana* (*Aechmea* subgenus *Podaechmea*) which it considerably resembles in the dry state. In addition, this species exhibits a series of floral characteristics shared with *Aechmea* subgenus *Podaechmea* and *A.* subgenus *Pothuava* (*sensu* Smith & Downs 1979), particularly with *Aechmea mariae-reginae* H. Wendl. (1863: 32). These characters include purple to pink petals (vs yellow or lavender-blue in *Androlepis*), which are cucullate (vs. erect to spreading) and the presence of petal appendages (vs. absence of petal appendages). Unisexual flowers and ornamented anthers are two uncommon floral characteristics within the subfamily, only present in three members of the *Androlepis* Alliance: *Aechmea mariae-reginae*, *Androlepis skinneri* and the novelty here presented.

### 3.2 MATERIALS AND METHODS

The type specimen was deposited at CICY, and living individuals in non-reproductive stage, which were collected at the same location, were gathered for cultivation in the Jardín Botánico Regional “Roger Orellana”, in Merida, Yucatan, Mexico. We assessed the geographical distribution data and documented morphological variation through the revision of herbarium specimens housed at the following herbaria: CH, CHIP, CICY, EAP, HEM, IBUG, MEXU, MO, SEL, TEFH, UAMIZ, UJAT, USF (acronyms according to Thiers, continuously updated). The description is based on living material, herbarium specimens,



---

---

flowers preserved in liquid, field data and photographs. Descriptive terminology is based on Smith & Downs (1979), with amendments from Scharf & Gouda (2008) for inflorescence structures, and Leme *et al.* (2017) for the description of petal appendages. For the observation of micromorphological structures, anther and pollen samples were coated in high vacuum with palladium-gold with DENTON VACUUM DESK II, and subsequently observed in JOEL Scanning Electron Microscope JSM-6360LV. Species selected for morphological comparison belong in *Androlepis* (*An. skinneri* and *An. fragrans*), and *Aechmea* subgenus *Podaechmea* (*A. lueddemanniana* and *A. mexicana* Baker (1879: 165)) because their morphological, geographical and molecular affinities. Comparisons were complemented through revision of herbarium specimens, iconography, protologues (Houllet 1870; Leme Luther, 2011) and bibliography (e.g. Smith & Downs 1979; Rauh 1983).

The phytogeographical region of Megamexico III extends from the Chihuahuan and Sonoran deserts in its northern limits (southern USA), to the mountain ranges of Nicaragua north of the lakes, toward its southern limits, based on Rzedowski (1991). Southern Megamexico encompasses the area from the transition zone between the Nearctic and Neotropical Kingdoms south to the southern limits of Megamexico. The limits of the biogeographical areas are based on Morrone (2014) and Lowenberg-Neto (2014). The distribution map was produced in QGIS Desktop version 2.6.1 (QGIS 2019). The Extent of Occurrence (EOO) and Area of Occupancy (AOO) were calculated with the GeoCAT platform (Bachman *et al.* 2011), and the resulting values, along with field based observations and bibliography review, were the base to assess the risk of extinction, based on the International Union for the Conservation of Nature IUCN classification system (IUCN 2012).

### 3.3 TAXONOMY

***Androlepis najarrae* C. Ramírez-Díaz & I. Ramírez, spec. nov.** (Figure 3.1). *This species is superficially similar to and has been misidentified with *Aechmea lueddemanniana*, but it is easily distinguishable by its marcescent peduncle bracts (vs. evanescent), which are bright red at anthesis (vs. white), inflorescence simple, 1-few branched only at the base (vs. a 2-3 branched panicle along the inflorescence), unisexual flowers (vs. hermaphroditic) and apically divided anthers, with two calli-like, falciform appendages (vs. anthers simple, without appendages). Putatively related to *Androlepis fragrans* but vegetatively smaller, the leaves with a softer texture, the inflorescences less branched, the petals cucullate and the flowers*

---

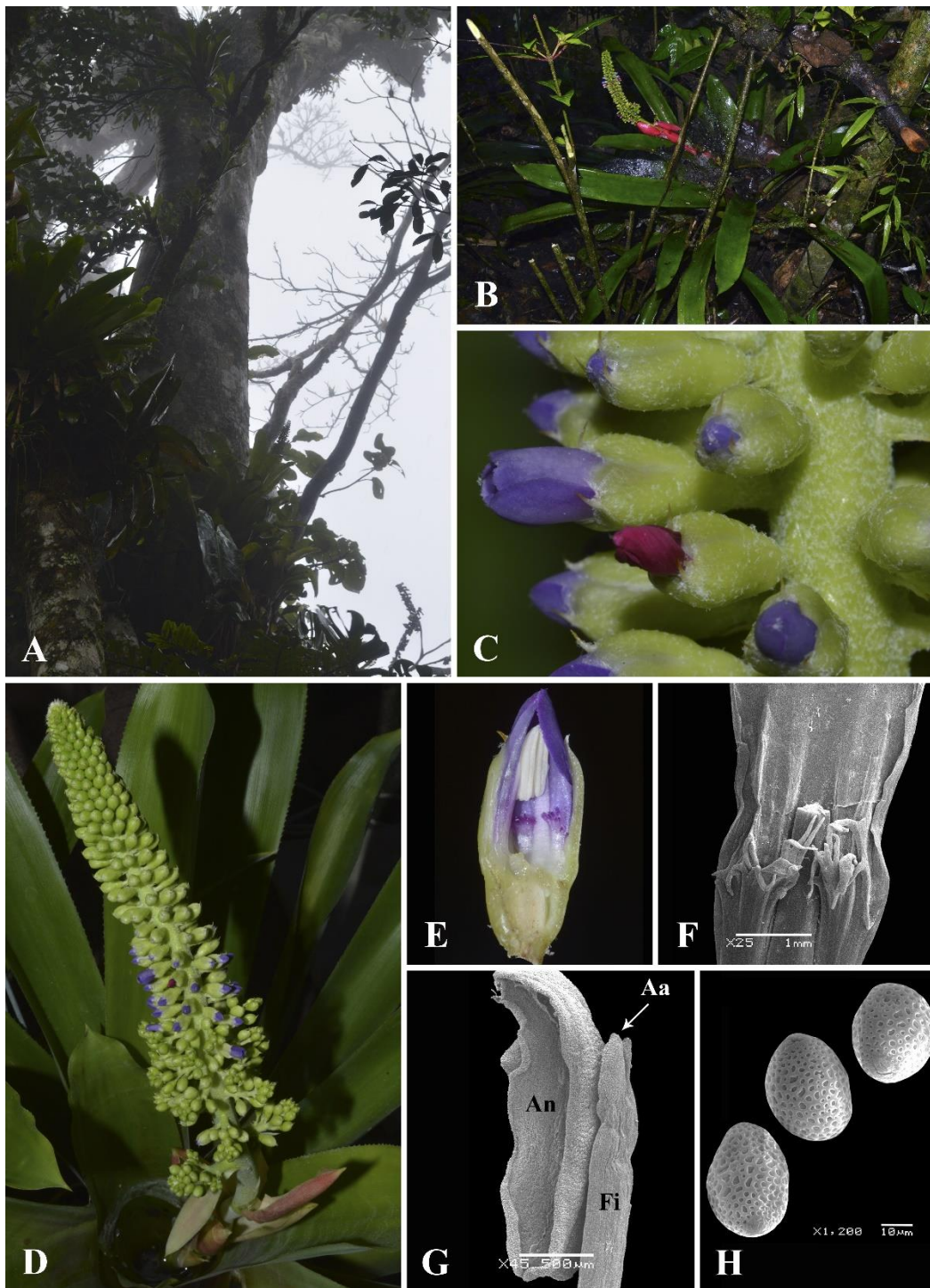
---

*dioecious; also similar to Aechmea mariae-reginae, from which it differs mainly in the presence of pedicellate (vs. sessile) flowers and lax (vs. densely arranged) inflorescence.*

**TYPE:**—MEXICO. Chiapas, Mpio. Berriozábal, 1.3 km to W of Finca El Suspiro (6 km en línea recta al NW de Berriozábal), 16° 50' 56.5" N, 93° 18' 39.5" W, 1,200 m, 13 November 2017, C.J. Ramírez-Díaz, K.J. Romero-Soler & F. Hernández-Najarro 824 ♂ (holotype: CICY!)

*Plant* epiphyte, rosulate, acaulescent, 30–40 cm tall, forming a cylindrical tank of 4–6 cm in diameter and 14–15 cm in depth. *Leaves* 45–60 cm long, ca. 15 per plant, slightly coriaceous. *Sheaths* inconspicuous, ovate, 15 cm × 6–10 cm, pale green, slightly wider than blades, indument densely white lepidote with translucid scales in both sides. *Blades* ligulate, acute or rounded-apiculate, 30–45 cm length × 4–7 cm width at base 3.5–4 cm in the middle part and 1.8–3.5 cm near apex, green, becoming reddish with solar exposition, indument as in the sheaths, apex rounded-mucronate, margin armed with fine antrorse spines. *Spines* 1.2–1.5 mm length × 1 mm width at base, with 3–5 mm apart. *Inflorescence* a terminal panicle, erect, slightly pyramidal in its contour, simple in the apex but 2–3 branched toward the base, exceeding the rosette by 15 cm; basal branches 2.5–3 × 1–1.5 cm; peduncle terete, 22–40 × 0.3–0.5 cm diameter in its central portion, green, provided with a dense indument consisting of stellate scales, central internodes 3–5 cm; peduncle bracts 2–3 times longer than the internodes, marcescent, membranaceous, nervose, bright red, erect, lanceolate, entire, 5–8 × 0.9–2 cm in its central part, indument translucid-lepidote, inconspicuous. *Primary bracts* similar to the peduncle bracts ones but decreasing in size towards the apex, divaricate, marcescent, 3–3.5 times longer than basal branches of the inflorescence, 5.5–7 × 0.8–1.8 cm at the middle portion; apex acute, indument translucid-lepidote. *Floral bracts* narrowly triangular to filiform, as long as pedicels, 1.5–3 × 0.2–0.4 mm, yellowish, provided with stellate indument in the proximal portion, glabrous distally. *Flowers* unisexual, in the male flowers the stigmas are absent, female flowers were not observed, 1.2 × 0.8–1.2 cm long, pedicels 0.2–0.6 cm long, green, slightly elongated and thickened in fruit, indument as in the peduncle. *Sepals* asymmetric, 4–4.5 × 2.5–3.5 mm at the base, the unwinged side 3–3.5 × 1.7–2 mm, the winged side 3.9–4 × 1.8–2.5 mm, this one with the margin hyaline, green, with 5–10 prominent nerves; margin entire, apex mucronate 1–1.4 mm long. *Corolla* tubular, actinomorphic. *Petals* spatulate, distally inflexed,

8–8.6 mm long, 1.8–2 mm at the base and 3.2–4 mm near of apex, purple when young, turning bright pink at anthesis, glabrescent; margin erose distally, entire elsewhere; petal appendages produced 1.8–2 mm from the petal base, 1.1–1.3 mm long, sacciform, lacerate. *Stamens* included; filaments transversally quadrangular, those opposed to the petals, basally adnate to them for 1/3 of its length, 7–8 × 0.2–0.4 mm, apically divided, above the insertion point with the anthers, in two callose, falciform appendages not exceeding the level of the anthers. *Anthers* lanceolate, cymbiform, dorsifixed, 2–2.5 × 0.4–0.7 mm, with longitudinal dehiscence. *Ovary* with two apparently sterile ovules. *Style and stigma* not observed. *Fruits* ovoid, 1–1.4 × 0.5–0.8 cm, glabrescent. *Seeds* not observed. *Pollen* simple, 37–38 × 27–28 μm, biporate, reticulate exine.



**Figure 3.1** *Androlepis najarrae* C. Ramírez-Díaz & I. Ramírez. A. Habitat. B. *A. najarrae* in habitat. C. Male flowers, notice the change of petal color through flowering. D. Male inflorescence. E. Longitudinal section of a male flower. F. Petal appendages. G. Anther. H. Pollen. Photographs: Claudia Ramírez-Díaz (A, D), Katya Romero Soler (B) and Lilia Can-Itza (C, E, F). Abbreviations: An=Anther, Fi=Filament, Aa=Anther appendage.

---

**Additional specimens examined:**—MEXICO. **Berriozábal:** 10 km N de Berriozábal, 2000 m, 15 May 1989, *E. Martínez S. & M.A. Soto*, M-24208-A ♀ (MEXU!); cerca de Finca El Suspiro, 11 January 1958, *F. Miranda* 7645 ♀ (MEXU!); Pozo Turipache, 5 November 2004, *M. G. Díaz M.* 286 (CHIP!); 9 km W of Berriozábal, Vistahermosa, September 11 2005, *Unknown collector* 212 ♂ (HEM!); **Tuxtla Gutiérrez:** de Tuxtla Gutiérrez a Montecristo, 17 November 1949, *F. Miranda* 5696 ♀ (MEXU!); **Siltepec:** cerca del Rodeo, 1800 m, 28 April 1964, *E. Matuda* 37402 ♀ (MEXU!). HONDURAS. **Copán:** La Meseta, Cerro Azul National Park, 9 February 1992, *H. Thomas & D. Mejía* 219 ♂ (EAP!, TEFH!, USF!).

### 3.4 Distribution and habitat

*Androlepis najarrae* is known from the Berriozabal, Siltepec and Tuxtla Gutierrez municipalities, in Chiapas, Mexico, and from a locality in Copan Department, Honduras. It is distributed along a more or less continuous mountain range extending across the Chiapas Highlands Biogeographic province and the southeastern limits of the Veracruz province (Figure 3.2). The new species grows in very humid habitats, in the upper part of the canopy of tropical and cloud forests, at elevations of 900–1800 m (Figure 3.1A). At least at the type locality, that species grows in sympatry with *Aechmea lueddemaniana*.

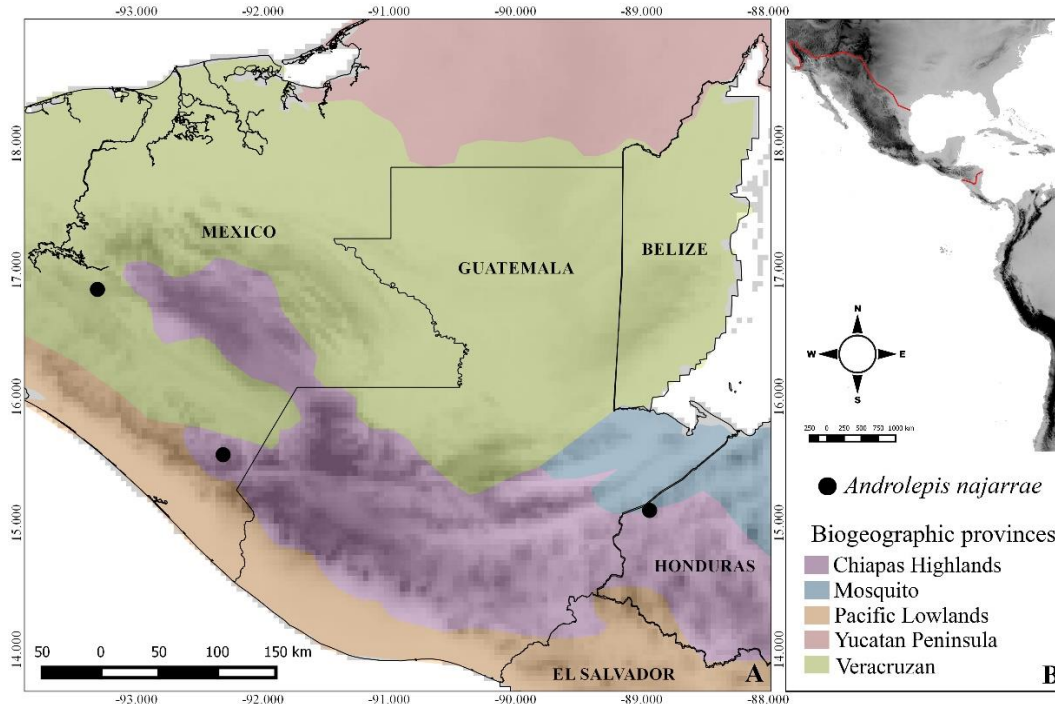
### 3.5 Etymology

This species is named after Francisco Hernández-Najarro, botanist and collector of the Chiapas flora, who has led many botanists through this extraordinarily biodiverse region and has greatly contributed to the knowledge of Neotropical plants.

### 3.6 PHENOLOGY

The reproductive biology of this species is unknown in almost all aspects. The individual collected at the type location exhibits only male flowers and there is an absence of female structures. Two specimens exhibit fruits at different levels of maturity (*E. Matuda* 37402 and *E. Martínez* 24208-A); however, female unpollinated flowers have not been observed. Examined specimens indicate a flowering period from September to November; however, it has flowered under cultivation during March. Fruiting specimens have been collected January through May. With the purpose of understanding the ecological and evolutionary roles that dioecious sexual expression plays in the subfamily, it is necessary to evaluate

other aspects of the reproductive biology, such as interactions with pollinators or population dynamics. This should be done not only for this species but for populations of sympatric Bromelioideae species.



**Figure 3.2** Distribution of *Androlepis najarrae*. A. Distribution of *A. najarrae*, based in herbarium specimens. B. Extent of Megamexico (red lines) in America.

### 3.8 Conservation status

*Androlepis najarrae* is known from seven collections from three locations of Chiapas, Mexico and one disjunct location at 300–400 km on a straight line, at La Meseta, Copan Department, Honduras. Based upon this, the EOO of this species is 24 448 km<sup>2</sup>, and the AOO is 20 km<sup>2</sup>. According to the IUCN criteria, this species could be considered Vulnerable (V) according to the number of known populations (< 10) and its AOO, which is located in the lower limit of this category (<2000 km<sup>2</sup>). However, it is likely that other populations exist along the mountainous range of the Chiapas Highlands Biogeographical province (Morrone 2006), which could function as a biological corridor for the species. The four records of the species in locations nearby the type location are within the La Pera protected area, at the Berriozabal municipality of Chiapas (Chiapas State Government 2006). In this region, epiphytes are

---

---

locally extracted mainly for ornamental purposes (Martínez-Melendez *et al.* 2016). However, the extraction of *Androlepis najarrae* has not been documented to this date, probably because the majority of individuals grow in the higher strata of the canopy where access is difficult (Figure 1-D). It is noteworthy that species may be more common than suspected and that specimens of this taxon may be hiding in herbaria (as well as in the field) passing as the phenetically similar *Aechmea lueddemanniana*. The record from Honduras is from the Cerro Azul National Park protected area (30, 000 ha) whose buffer zone is greatly affected by agricultural activities, extensive cattle grazing and urbanization (Portillo *et al.* 2013, Coronado 2014). The rest of the locations correspond to an unprotected zone (Siltepec, CHIS, E. *Matuda* 37402), and an imprecise location (Tuxtla Gutiérrez, CHIS, F., *Miranda* 5696). With the purpose to improve the assessment of the conservations status, it is important to analyze the demography of the species, its population dynamics, and the potential risks associated to the dioecious sexual expression, where the presence of both sexual morphs and the intervention of pollinators, are strictly necessary (Fernandes *et al.* 2018).

### 3.8 DISCUSSION

The generic assignment of this new species is problematic due to the unique combination of floral characters that it exhibits, and because its intermediate morphology between *Aechmea* Ruiz & Pavon (1794: 37) and *Androlepis*. According to traditional generic delimitations (Smith & Downs 1979), *Androlepis najarrae* presents morphological characteristics of members of *Androlepis*, *Aechmea* subgenus *Podaechmea* and *Aechmea* subgenus *Pothuava*. Its inflorescence is paniculate, branching just at the basal portion, which seems to be an intermediate branching among the members of *Aechmea* subgenus *Podaechmea* (widely paniculate inflorescence) and *A.* subgenus *Pothuava* (simple inflorescences). In particular, this new species is similar to *A. mariae-reginae* (*A.* subgenus *Pothuava*) in the emarginate petal apex, the unisexual flowers and bright red, amplexicaule, conspicuous peduncular bracts, although it differs in the presence of pedunculate (vs. sessile) flowers and lax (vs. densely arranged) inflorescence. The pink cucullate petals and lepidote indument are distinctive in *A.* subgenus *Podaechmea*. Well-developed petal appendages and simple pollen are, however, characters associated to *Aechmea s.l.* (Baker,

---

---

1879), although the morphological limits between *Aechmea* and *Androlepis*, even between *Aechmea* and another genera have been unclear (Smith & Downs 1979).

The difficulty to assign species to genera in Bromelioideae is a well-known problem ever since the only complete revision of the subfamily was published (Smith & Downs 1979). The morphological characters traditionally used in generic delimitations, such as inflorescence branching, presence/absence of petal appendages, and sepal symmetry, have apparently evolved independently several times within the subfamily (Schulte & Zizka 2008, Sass & Specht 2010, Aguirre-Santoro *et al.* 2016) and are, therefore problematic for generic delimitations. Recent systematic studies within the subfamily have disclosed the taxonomic relevance of some traditionally ignored characters, such as petal appendage type, size and number of seeds per fruit, among others (Schulte & Zizka 2008, Aguirre-Santoro *et al.* 2016, Leme *et al.* 2017). For this reason, the generic assignment of the taxon here described is based upon rarely used characters in Bromelioideae: anther ornamentation and dioecy. However, the phylogenetic signal and taxonomic reliability of these characters, along with the monophyly of the genus, require further assessment.

The presence of this species in Megamexico and its intermediate morphology suggest a close phylogenetic relationship with members of the *Androlepis* Alliance. *Androlepis najarrae* is sympatric with *Aechmea lueddemanniana* throughout its range and partly coincides with the distribution of *A. mexicana* and *An. skinneri*. This, along with the fact that it is phenetically similar to these taxa are certainly some of the reasons why this distinctive taxon remained undetected until recently. Phylogenetic analyses performed with both nuclear (*agt1*, *ETS*, *g3pdh*) and plastid (*rpl32-trnL*) evidence, support its inclusion there, and tentatively identify *Androlepis fragrans* as its sister (this work, 2019). Nevertheless, these analyses lacks resolution to assess whether *Androlepis* is monophyletic, due to the uncertain position of *An. skinneri*. The inclusion of this species in *Androlepis* would enlarge even more its circumscription, and constitutes a phylogenetic hypothesis yet to be tested with further, well-resolved phylogenetic analyses.

Finally, to aid in the diagnosis of this species from other taxa present in Megamexico and with whom it shares close morphological similarities, a comparative table (Annexed 4) and an artificial key are herewith included.



---



---

### 3.9 KEY FOR THE *ANDROLEPIS* SPECIES

1. Flowers hermaphroditic; petals lavender-blue, reflexed.....***Androlepis fragrans***

- Flowers unisexual or, if hermaphroditic, with one of the sexual verticils reduced; petals yellow or pink to purple, cucullate or erect.

2. Flowers hermaphroditic, with one of the sexual verticils reduced; petals yellow, erect, succulent..... ***Androlepis skinneri***

- Flowers unisexual with one of the sexual verticils completely absent; petals pink to purple, inflexed, foliaceous..... ***Androlepis najarrae***

### 3.10 ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Lilia Can-Itza for her support in the preparation of samples and observation of microscopic structures, and the staff of the scanning electron microscopy laboratory of the Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., (CICY). We would also like to acknowledge the curators and staff of consulted herbaria during the process of this work, and staff of EAP and TEFH herbaria for the digitalization of herbarium specimens. We also extend our gratitude to Stephanie George and Rodrigo Duno de Stefano, both at CICY for commenting on earlier drafts of the manuscript. The first author would like to extend her gratitude to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the economic support during her Master tenure, which led to the results here presented, and to CICY for the economic support for field trips. Finally, she thanks to Bruce Holst, Claudia Hornung, Elton Leme and Tania Wendt, for sharing references, comments and images.



---

---

## CAPÍTULO IV

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

#### 4.1 CONCLUSIONES

Este trabajo es un acercamiento al entendimiento de la historia evolutiva de los linajes de Bromelioideae que invadieron y/o diversificaron en Megaméxico. Nuestra hipótesis filogenética sugiere que al menos diez miembros de diferentes linajes de Bromelioideae invadieron Megaméxico en múltiples ocasiones. Las especies endémicas o cuasiendémicas de Megaméxico, están estrechamente relacionadas con miembros del norte de Sudamérica, Centroamérica y las Antillas, mientras que aquellas de amplia distribución pertenecen a linajes completamente sudamericanos.

La monofilia de la Alianza *Androlepis* fue rescatada al incluir un mayor muestreo taxonómico, y apoyada con tres marcadores moleculares adicionales a los analizados previamente, uno nuclear (*agt1*) y dos de cloroplasto, (*rpl32* e *ycf1* (3-4)). Sin embargo, su posición filogenética dentro del núcleo Bromelioideae sigue sin ser resuelta. El árbol de evidencia total sugiere que la Alianza *Androlepis* está la inclusión de tres especies más (*Aechmea aenigmatica*, *Androlepis fragrans* y *Androlepis sp. nov.*), que exhiben caracteres morfológicos intermedios que no encajan completamente en la definición de los géneros en los que están clasificadas. Las especies de la alianza exhiben una gran variación morfológica, lo que dificulta su caracterización y reconocimiento como un grupo monofilético con sinapomorfias morfológicas distinguibles y útiles desde un punto de vista taxonómico.

Las relaciones al interior de la Alianza *Androlepis* no fueron totalmente resultas, pero es posible distinguir un grupo núcleo (clado A1) integrado por tres clados principales, y tres especies consideradas linajes de divergencia temprana (*Hohenbergiopsis guatemalensis*, *Aechmea aenigmatica* y *Billbergia viridiflora*), sin embargo, la posición filogenética inestable de estas especies, además de su peculiar morfología, diferente al resto del grupo, podría sugerir un origen híbrido. Al interior del clado A1, solo dos linajes poseen diagnosticabilidad morfológica y geográfica, el género *Ursulaea* y el clado de *Aechmea* subgénero *Podaechmea* (excepto por *A. mariae-reginae*, que difiere morfológicamente).

La reconstrucción de estados ancestrales sugiere que el ancestro hipotético posiblemente presentaba la siguiente combinación de caracteres: inflorescencia densamente lepidota, brácteas del pedúnculo llamativas durante la antesis, flores hermafroditas con pétalos reflexos, morados, estambres y estigma al mismo nivel o por debajo de los pétalos, y ápice de los filamentos sin callosidades. Estos resultados deben tomarse con cautela debido a la posición no resuelta del clado y a la baja resolución de las reconstrucciones filogenéticas.

### 4.2 PERSPECTIVAS

La inclusión de una representación taxonómica amplia de especies de Bromelioideae megamexicanas permitió proponer una hipótesis más robusta de la historia evolutiva de esta subfamilia en Megaméxico. Sin embargo, la posición filogenética de los linajes que diversificaron en esta región no fue resuelta. Es posible que al incluir regiones de ADN más informativas, así como otras fuentes de evidencia (e.g. morfología) se obtenga una mejor resolución de las relaciones filogenéticas en la subfamilia Bromelioideae. Una hipótesis con relaciones más resueltas también permitirá mejorar nuestros resultados respecto a la reconstrucción de estados de carácter ancestrales, además de responder nuevas preguntas de evolución de caracteres y biogeográficas.

Las especies con morfología intermedia en la Alianza *Androlepis*, aunado a la incongruencia de las topologías entre distintos árboles, son señales de hibridación. Sin embargo, para poner a prueba esta hipótesis, sería interesante emplear enfoques poblaciones y diferentes técnicas de detección de híbridos (e.g., microsatélites nucleares). El conocimiento actual de este grupo precluye a una serie de estudios cromosómicos, genéticos, demográficos, ontogenéticos, reproductivos, micromorfológicos, ecológicos y fenológicos, tanto para entender las causas y procesos que han conducido la diversificación de este grupo, como para actualizar adecuadamente la circunscripción de estas especies.

El descubrimiento de una especie nueva para la ciencia en un área geográfica relativamente bien explorada, señala la importancia de continuar con la documentación de la biodiversidad de Bromelioideae en Megaméxico.

---

---

**BIBLIOGRAFÍA**

- Aguirre-Santoro J. 2017. Taxonomy of the *Ronnbergia* Alliance (Bromeliaceae: Bromelioideae): new combinations, synopsis, and new circumscription of *Ronnbergia* and the resurrected genus *Wittmackia*. *Plant Systematic and Evolution* 303: 615–640.
- Aguirre-Santoro J., Betancur J., Brown G.K., Evans T.M., Salgueiro F., Alves-Ferreira M. y Wendt T. 2015. Is *Ronnbergia* (Bromeliaceae, Bromelioideae) a geographically disjunct genus? Evidence from morphology and chloroplast DNA sequence data. *Phytotaxa* 219: 261–275.
- Aguirre-Santoro J., Campbell K.C.ST.E. y Proctor G.R. 2016. A new species of *Hohenbergia* (Bromeliaceae) endemic to the Dolphin Head Mountains in western Jamaica. *Phytotaxa* 247: 133–137.
- Aguirre-Santoro J., Michelangeli F.A. y Stevenson D.W. 2016. Molecular phylogenetics of the *Ronnbergia* Alliance (Bromeliaceae, Bromelioideae) and insights into their morphological evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 100: 1–20.
- Almeida R.V., Ferreira A., Mantovani A., Gonzalves-Esteves V., de Oliveira R. y Campostrini R. 2009. Morphological phylogenetics of *Quesnelia* (Bromelioideae, Bromeliaceae). *Systematic Botany* 34: 660–672.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 1–21.
- Bachman S., J. Moat, A.W. Hill, J. de la Torre y B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessments tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- Baker J.G. 1889. *Handbook of the Bromeliaceae*. George Bell and Sons. Londres.
- Baldwin B.G. y Markos S. 1998. Phylogenetic utility of the External Transcribed Spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: Congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 10: 449–463.
- Barber J.C., Finch C.C., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. y Jansen R.K. 2007. Hybridization in Macaronesian *Sideritis* (Lamiaceae): Evidence from incongruence of multiple independent nuclear and chloroplast sequence dataset. *Taxon* 56: 74–86.

- 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 de Doctorado. Universidad de Viena, Austria.
- 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 subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa* 279: 1–97.
- Benzing D.H. 2000. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. Cambridge University Press, Cambridge, UK. New York, NY, USA.
- Bouchenak-Khelladi Y., Onstein R.E., Xing Y., Schwery O. y Linder H.P. 2015. On the complexity of triggering evolutionary radiations. *New Phytologist* doi: 10.1111/nph.13331
- Butcher D. y Gouda E.J. 2019. The new bromeliad taxón list. <http://bromtaxonlist.florapix.nl/>. University Botanic Garden, Utrecht. Acceso: 2019-02–18.
- Carlsen T., Bleeker W., Hurka H., Elven R., Brochmann C. 2009. Biogeography and phylogeny of *Cardamine* (Brassicaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 96: 215–236.
- Cascante-Marín A., Jong M., Borg E.D., Oostermeijer G.B., Wolf J.H.D. y Nijs J.C.M. 2006. Reproductive strategies and colonizing ability of two sympatric epiphytic Bromeliads in a tropical premontane area. *International Journal of Plant Sciences* 167: 1187–1195.
- Christianini A.V., Forzza R.C. y Buzato S. 2013. Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Plant Biology* 15: 360–368.
- Coronado Zurita M.E. 2014. Análisis de la fragmentación en el Parque Nacional Cerro Azul Meámbar. Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano, Honduras. Tesis de Licenciatura.
- Crayn D.M. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 3703–3708.
- Crisp M.D. y Cook L.G. 2012. Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes?. *New Phytologist* 196: 681–694.
- Cruz G.A.S., Zizka G., Silvestro D., Leme E.M.C., Schulte K. y Benko-Iseppon A.M. 2017.

- 
- Molecular phylogeny, character evolution and historical biogeography of *Cryptanthus* Otto & A. Dietr. (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 107: 152–165.
- Darriba D., Taboada G.L., Doallo R. y Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Davidse G., Sousa M., Chater O. 1994. (Eds.) Alismataceae a Cyperaceae. Flora Mesoamericana 6. Universidad Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, Ciudad de México, México.
- Dayrat B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 85: 407–415.
- De Oliveira F.M.C., Louzada R.B., Wanderley M.D.L. y Melo-de-Pinna A. 2018. Morphoanatomical characters in the Nidularioid Complex (Bromeliaceae: Bromelioideae) from a phylogenetic perspective. *Flora* 239: 111–121.
- Dong W., Li C., Sun J., Zuo Y., Shi S., Cheng T., Guo J. y Zhou S. 2015. *ycf1*, the most promising plastid DNA barcode of land plants. *Scientific Reports* 5: 1–5.
- Drummond A. y Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7:214.
- Drummond A.J., Suchard M.A., Xie D. y Rambaut A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology Evolution* 29: 1969–1973.
- Duval M.F., Buso G.S., Ferreira F.R., Nover J.L., Coppens d'Eeckenbrugge G., Hamon P. y Ferreira M.E. 2003. Relationships in *Ananas* and other related genera using chloroplast DNA restriction site variation. *Genome* 46: 990–1004.
- Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792–1797.
- Escalante T., Rodríguez G. y Morrone J.J. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 199–205.
- Espejo-Serna A., López-Ferrari A.R., Ramírez-Morillo I., Holst B.K., Luther H.E. y Till W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25: 33–86.
- Espejo-Serna A., López-Ferrari A.R., Martínez-Correa N. y Pulido-Esparza V.A. 2017. Bromeliad Flora of Chiapas State, Mexico: Richness and Distribution. *Phytotaxa* 310: 001–074.
-

- 
- 
- Espejo-Serna A. y López-Ferrari A.R. 2018. La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences* 96: 533–554.
- Evans T.M., Jabaily R.S., de Faria A.P.G., Sousa L. de O.F., Wendt T., y Brown G.K. 2015. Phylogenetic relationships in Bromeliaceae subfamily Bromelioideae based on Plastid DNA sequence data. *Systematic Botany* 40: 116–128.
- Faria A.P.G., Wendt T. y Brown G.K. 2004. Cladistic relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 303–319.
- Fernandes Cardoso J.C., Lacerda V.M., Matias R., Furtado M.T., Souza C.A.P., Consolaro H. y Garcia de Brito V.L. 2018. Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. *Acta Botanica Brasilica* 32: 329–348.
- Fernandes M. R., Mantovani A. y Campostrini R.F. 2015. Morphological phylogenetic analysis of two early-diverging genera of Bromelioideae. (Bromelioideae). *Rodriguésia* 66: 505–521.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 23: 16565–16570.
- Flores-Rentería L., Rymer P.D. y Riegler M. 2017. Unpacking boxes: Integration of molecular, morphological and ecological approaches reveals extensive patterns of reticulate evolution in box eucalypts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 70–87.
- Fountoura T., Cazetta E., Nascimento W., Catenacci L., Vleeschouwer y Raboy B. 2010. Diurnal frugivores on the Bromeliaceae *Aechmea depressa* L.B. Sm. From Northeastern Brazil: the prominent role taken by a small forest primate. *Biota Neotropica* 10: 351–354.
- Gaut B.S., Clark L.G., Wendel J.F. y Muse S.V. 1997. Comparisons of the molecular evolutionary process at *rbcL* and *ndhF* in the Grass family (Poaceae). *Molecular Biology and Evolution* 14: 769–777.
- Gentry A.H. y Dodson C.H. 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205–233.
- Givnish T.J. 2015. Adaptive radiation versus ‘radiation’ and ‘explosive diversification’: why conceptual distinctions are fundamental to understanding evolution. *New Phytologist* 207: 297–303.
- Givnish T.J., Ames M., McNeal J.R., McKain M.R., Steele P.R., dePamphilis C.W., Graham
-



- 
- S.W., Pires J.C., Stevenson D.W., Zomlefer W.D., Briggs B.G., Duvall M.R., Moore M.J., Heaney J.M., Soltis D.E., Soltis P.S., Thiele K. y Leebens-Mack J.H. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97:584–616.
- 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.C., Winter K., Brown G.K., Evans T.M., Holst B.K., Luther H., Till W., Zizka G., Berry P.E., Systma 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.C., Winter K., Brown G.K., Evans T.M., Holst B.K., Luther H., Till W., Zizka G., Berry P.E. y Systma K.J. 2014. Phylogeny, adaptative radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 55–78.
- Givnish T.J., Millam K.C., Evans T.M., Hall J.C., Pires J.C., Berry P.E. y Systma K.J. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *International Journal of Plant Sciences* 165: 35–54.
- Givnish T.J., Millam K.C., Berry P.E. y Systma K.J. 2007. Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3–26.
- Gobierno del Estado de Chiapas. 2006. Periódico Oficial Número 427 Decreto por el que se declara el establecimiento del área natural protegida con carácter de Zona Sujeta a Conservación Ecológica, el área conocida como La Pera ubicada en el municipio de Berriozábal, Chiapas. Tomo II. No. 396.
- Goetze M., Schulte K., Palma-Silva C., Zanella C.M., Büttow M.V., Capra F. y Bered F. 2016. Diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae) in the Brazilian Atlantic rainforest: A case study in *Aechmea* subgenus *Orgiesia*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 98: 346–357.
- Goetze M., Zanella C.M., Palma-Silva C., Büttow M. y Bered F. 2017. Incomplete lineage sorting and hybridization in the evolutionary history of closely related, endemic yellow-flowered *Aechmea* species of subgenus *Orgiesia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 104: 1–15.
-

- 
- Hardly E.A., Spaeth P.A. y Li C. 2009. Niche conservatism above the species level. *PNAS* 106: 19707–19714.
- Hegarty M.J. y Hiscock S.J. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist* 165: 411–423.
- Heller S., Leme E.M.C., Schulte K., Benko-Iseppon y Zizka G., 2015. Elucidating phylogenetic relationships in the *Aechmea* Alliance: AFLP analysis of *Portea* and the *Gravisia* Complex (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Systematic Botany* 40: 716–725.
- Horres R., Zizka G., Kahl G. y Weising K. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of the chloroplast genome. *Plant Biology* 2: 306–315.
- Horres R., Schulte K., Weising K., y Zizka G. 2007. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae)- Evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso* 23: 27–43.
- Islebe G. A. y Velázquez A. Affinity amount mountain ranges in Megamexico: A phytogeographical scenario. *Vegetatio* 115: 1–9.
- Izquierdo L.Y. y Piñero D. 1998. Allozyme divergence among four species de *Podaechmea s.l.* and the status of *Ursulaea* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Plant Systematics and Evolution* 213: 207–215.
- Jian W., Chen S., Wang H., Li D. y Wiens J.J. 2014. Should genes with missing data be excluded from phylogenetic analyses?. *Molecular Phylogenetics and Evolution* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2014.08.006>.
- Kaplan Z., Fehrer J. y Hellquist C.B. 2009. New hybrid combinations revealed by molecular analysis: the unknown side of North American Pondweed diversity (*Potamogeton*). *Systematic Botany* 34: 625–642.
- Lawn G. 2011. New Bigeneric Genus: x *Ursulepis*. *Journal of the Bromeliad Society* 61: 90–91.
- Leme E. M. C. 2007. Improving taxa and character sampling to support generic and infrageneric status of *Alcantarea*. *Journal of Bromeliad Society* 57: 193–240.
- Leme, E.M.C. 2015. Two new species of *Orthophytum* (Bromeliaceae: Bromelioideae) from Mina Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 205: 283–291.
- Leme E. y Luther H. 2011. A second species of *Androlepis*. *Die Bromelie* 3: 110–115.
- Leme E.M.C., Heller S., Zizka G., y Halbritter H. 2017. New circumscription of *Cryptanthus* and new Cryptanthoid genera and subgenera (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny. *Phytotaxa* 318: 1–88.
-

- 
- Li M., Wunder J., Bissoli G., Scarponi E., Gazzani S., Barbaro E., Saedler H. y Varotto C. 2008. Development of COS genes as universally amplifiable markers for phylogenetic reconstructions of closely related plant species. *Cladistics* 24: 727–745.
- Linder C.R. y Rieseberg L.H. 2004. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. *American Journal of Botany* 91: 1700–1708.
- López-Ferrari A.R., Espejo-Serna A., Ceja-Romero J. y Mendoza-Ruíz A. 2011. *Aechmea aenigmatica* (Bromeliaceae; Bromelioideae) una nueva especie del estado de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 95: 1–9.
- López-Ferrari A.R. y Espejo-Serna. 2014. *Hechtia rubicunda* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie de Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 107: 153–64.
- Lossos J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995–1007.
- Louzada R.B. y Versieux L.M. 2010. *Lapanthus* (Bromeliaceae, Bromelioideae): A new genus from the Southern Espinhaco range, Brazil. *Systematic Botany* 35: 497–503.
- Louzada R.B. y Wanderley M.G. 2017. Re-establishment of *Sincoraea* (Bromeliaceae). *Journal of the Bromeliad Society* 66: 1–64.
- Louzada R.B., Schulte K., Das Gracias M.L.W., Silvestro D., Zizka G., Barfuss M.H.J. y Palma-Silva C. 2016. Molecular phylogeny of the Brazilian endemic genus *Orthophytum* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and its implications on morphological character evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 77: 54–64.
- Löwenberg-Neto P. 2014. Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalization. *Zootaxa* 3802: 300–300.
- Luther H.E. 2012. An alphabetical list of Bromeliad Binomials. 30th ed. Marie Selby Botanical Gardens and Bromeliad Society International. Sarasota, Florida, U.S.A.
- Luther H.E. y Northon K.F. 2008. Epiphytism in Bromeliaceae: A synopsis. *Selbyana* 29: 215–2016.
- Leme E.M.C. 2006. A new *Lymania* species from Bahia, Brazil. *Journal of the Bromeliad Society* 56: 42–45.
- Maciel R.J., Louzada B.R., Benko-Iseppon A.M. y Zizka G. 2018. Polyphyly and morphological convergence in Atlantic Forest species of *Aechmea* subgenus *Chevaliera* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 188: 281–295.
- McWilliams E.L. 1974. Evolutionary Ecology. En: Smith L.B. y Downs R.J. (Eds.),
-

- 
- Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph. New York Botanical Garden Press, Bronx, New York.
- Maddison W.P. y Maddison D.R. 2016. Mesquite: a molecular system for evolutionary analysis. Versión 3.10 <http://mesquiteproject.org>.
- Magallón S., Gómez-Acevedo S., Sánchez-Reyes L.L. y Hernández-Hernández T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207: 437–453.
- Marques J.S., Tagliati M.C. y Faria A.P.G. 2015. Diurnal versus nocturnal pollination success in *Billbergia horrida* Regel (Bromeliaceae) and the first record of chiropterophily for the genus. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 835–842.
- Martinelli G., Vieira C.M., González M., Leitman P., Piratininga A., Costa A.F. y Forzza R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de espécies, distribuição. *Rodriguésia* 59: 209–258.
- Martínez-Correa N., Espejo-Serna A., López-Ferrari A.R. y Ramírez-Morillo I. 2010. Two novelties in *Hechtia* (Bromeliaceae, Hechtioideae) from Mexico. *Systematic Botany* 35: 745–754.
- Martínez-Meléndez N., López-Pereyra R.M., y Escobar-Castellanos A. 2016. Plantas de terraza: las epífitas de Berriozábal, Chiapas, México. Desde el Herbario CICY: 8: 69–72.
- Mason-Gamer R.J. y Kellog E.A. 1996. Testing for phylogenetic conflict among molecular data sets in the Tribe Triticeae (Gramineae). *Systematic Biology* 45: 524–545.
- Matallana G., Godinho M.A.S., Guilherme F.A.G., Belisario M., Coser T.S. y Wendt T. 2010. Breeding systems of Bromeliaceae species: evolution of selfing in the context of sympatric occurrence. *Plant Systematic and Evolution* 289: 57–65.
- Matos J.Z., Juan A., Agullo J.C. y Crespo M. 2016. Morphological features, nuclear microsatellites and plastid haplotypes reveal hybridisation processes between two sympatric *Vriesea* species in Brazil (Bromeliaceae). *Phytotaxa* 261: 58–74.
- Matuszak-Renger S., Paule J., Heller S., Leme E.M.C., Steinbeisser G.M., Barfuss M.H. y Zizka G. 2018. Phylogenetic relationships among *Ananas* and related taxa (Bromelioideae, Bromeliaceae) based on nuclear, plastid and AFLP data. *Plant Systematic and Evolution* <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1514-3>.
- Mez C. 1896. Bromeliaceae. En: De Candolle, C. *Monographiae Phanerogamarum* 9: 1–
-

990. Masson y Cie, París.
- Mishler B.D. 2009. Deep phylogenetic relationships among “plants” and their implications for classification. *Taxon* 49: 661–683.
- Naciri Y. y Linder H.P. 2015. Species delimitation and relationships: The dance of the seven veils. *Taxon* 64: 3–16.
- Naumann J., Symmank I., Samain M.S., Müller K.F., Neinhuis C., dePamphilis C.W. y Wanke S. 2011. Chasing the hare – Evaluating the phylogenetic utility of a nuclear single copy gene region at and below species level within the species rich group *Peperomia* (Piperaceae). *BMC Evolutionary Biology* 11: 357.
- Neri J., Wendt T. y Palma-Silva C. 2017. Natural hybridization and genetic and morphological variation between two epiphytic bromeliads. *AoB PLANTS* 10: *plx061*; doi: 10.1093/aobpla/plx061.
- Nixon K.C. 2002. WinClada versión 1.00.08. Ithaca, Nueva York.
- Palma-Silva C., Wendt T., Pinheiro F., Barbará T., Fay M.F., Cozzolino S. y Lexers C. 2011. Sympatric bromeliad species (*Pitcairnia* spp.) facilitate tests of mechanism involved in species cohesion and reproductive isolation in Neotropical inselbergs. *Molecular Ecology* 20: 3185–3201.
- Pech-Cárdenas F.D. 2015. Análisis de la distribución geográfica y el estado de conservación de *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae) en Megaméxico 3. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Petersen A.T., Soberón J. y Sánchez-Cordero V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265–1267.
- Pinzón J.P., Ramírez-Morillo I.M., Carnevali G., Barfuss M.H.J., Till W. y Ortiz-Díaz J.J. 2016. Phylogenetics and evolution of the *Tillandsia utriculata* complex (Bromeliaceae, Tillandsioideae) inferred from three plastid DNA markers and the ETS of the nuclear ribosomal DNA. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 362–390.
- Porembski S. y Barthlott W. 1999. *Pitcairnia feliciana*: The only indigenous african Bromeliad. *Harvard Papers in Botany* 4: 175–184.
- Portillo H., Secaira E. y Lara K. 2013. Plan de Conservación del Parque Nacional Cerro Azul Meámbar: Basado en Análisis de Amenazas, Situación y del Impacto del Cambio Climático, y Definición de Metas y Estrategias. ICF, USAID ProParque y PAG. 52 pp.
-

- 
- Ramírez-Morillo I.M. 1991. Systematic revisión of *Neoregelia* subgenus *Hylaeaicum* (Bromeliaceae). Tesis de maestría. University of Missouri-St. Louis, St. Louis, Missouri, USA.
- Ramírez-Morillo I.M., Chi F.M., Fernández-Concha y May F.P. 2007. Reproductive biology of *Hechtia schottii*, a dioecious Bromeliaceae, in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 56: 279–289.
- Ramírez-Morillo I.M., Carnevali G. y Cetzal-Ix W. 2010. *Hohenbergia mesoamericana* (Bromeliaceae), first record of the genus for Mesoamerica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 21–26.
- Ramírez-Morillo I.M., Carnevali G., Pinzón J.P. Romero-Soler K., Raigoza N., Hornung-Leoni C., Duno R., Tapia-Muñoz J.L. y Echeverría I. 2018. Phylogenetic relationships of *Hechtia* (Hechtioideae; Bromeliaceae). *Phytotaxa* 376: 227–253.
- Rauh W. 1983. Bromelienstudien I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern 43: 1493–2142.
- Read R.W. 1982. A note on *Hohenbergiopsis guatemalensis* (L.B.S.) L. B. Smith & Read. *Journal of the Bromeliad Society* 32: 109–109.
- Read R.W. y Baensch H.U. 1994. *Ursulaea*; A new genus of mexican Bromeliads. *Journal of the Bromeliad Society* 44: 205–211.
- Renner S. S. y Ricklefs, A.E. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* 82: 596–606.
- Ribeiro Mota M., Pinheiro F., Santos L.B.S., Wendt T. y Palma-Silva C. 2018. The role of hybridization and introgression in maintaining species integrity and cohesion in naturally isolated inselberg Bromeliads populations. doi: 10.1111/plb.12909.
- Ronquist F. y Huelsenbeck J.P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Rosas-Guerrero V., Aguilar R., Martén-Rodríguez S., Ashworth L., Lopezaraiza-Mikel M., Bastida J.M. y Quesada M. 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators?. *Ecology Letters* 17: 388–400.
- Rosenberg N.A. 2003. The shapes of neutral genes genealogies in two species: probabilities of monophyly, paraphyly, and polyphyly in a coalescent model. *Evolution* 57: 1465–1477.
- Rzedowski J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3–21.
-

- Rzedowski J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica Mexicana: Una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* 15: 47–64.
- Santos-Silva F., Venda A.K. L., Hallbritter H.M., Leme E.M.C., Mantovani A. y Campostrini R.F. 2017. Nested in chaos: Insights on the relations of the 'Nidularioid Complex' and the evolutionary history of *Neoregelia* (Bromelioideae-Bromeliaceae). *Brittonia*. DOI: 10.1007/s12228-017-9460-x.
- Sass C. 2011. Diversification of the Core Bromelioids with a focus on the genus *Aechmea*: phylogeny, morphology, and climate tolerance. Tesis de doctorado. Universidad de California, Berkeley.
- Sass C. y Specht C. 2010. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 559–571.
- Scharf U. y Gouda E.J. 2008. Bringing Bromeliaceae back to homeland botany. *Journal of Bromeliad Society* 58: 123–128.
- Schulte K., Barfuss M.H.J. y Zizka G. 2009. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 327–329.
- Schulte K., Horres R., y Zizka G. 2005. Molecular phylogeny of Bromelioideae and its implications on biogeography and the evolution of CAM in the family (Poales, Bromeliaceae). *Senckenbergiana biologica* 85: 1–13.
- Schulte K., Silvestro D., Kiehlmann E., Vesely S., Novoa P. y Zizka G. 2010. Detection of recent hybridization between sympatric Chilean *Puya* species (Bromeliaceae) using AFLP markers and reconstruction of complex relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 1105–1119.
- Schulte K. y Zizka G. 2008. Multi locus plastid phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) and the taxonomic utility of petal appendages and pollen characters. *Candollea* 63: 209–225.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 198–2007.
- Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E. y Small R.L. 2007. Choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: The tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288.
- Simmons M. P. y Ochoterena H. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic

- 
- analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- Smith L.B. y Downs R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae), en: Flora Neotropica Monograph 14 (1). Hafner Press New York. 658 p.
- Smith L.B. y Downs R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae), en: Flora Neotropica Monograph 14 (2). Hafner Press New York. 830 p.
- Smith L.B. y Downs R.J. 1979. Flora Neotropica Monograph No. 14 Parte 3. Bromelioideae (Bromeliaceae). Organization for Flora Neotropica, New York Botanical Garden, New York.
- Smith L.B. y Kress W.J. 1989. New or restored genera of Bromeliaceae. *Phytologia* 66: 70–79.
- Smith L.B. y R.W. Read. 1976. Notes on Bromeliaceae, XXXVIII. *Phytologia* 33: 429–443.
- Smith L.B. y Till W. 1998. Bromeliaceae. En: Kubitzki K. (Eds.) The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin.
- Smith L.B. y Spencer M.A. 1992. Reduction of *Streptocalyx* (Bromeliaceae: Bromelioideae). *Phytologia* 72: 96–98.
- Smith S.A. y Donoghue M.J. 2008. Rates of molecular evolution are linked to life history in flowering plants. *Science* 322: 86–89.
- Silvestro D., Zizka G. y Schulte K. 2014. Disentangling the effects of key innovations on the diversification of Bromelioideae (Bromeliaceae). *Evolution* 68:163–175.
- Soltis P. y Soltis D.E. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology* 60: 561–588.
- Sousa L.F.O., Wendt T., Brown G.K., Tuthill D.E. y Evans T.M. 2007. Monophyly and phylogenetic relationships in *Lymania* (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on morphology and chloroplast DNA sequences. *Systematic Botany* 32: 264–270.
- Souza E.H., Versieux L.M., Souza F.V.D., Lanzoni R.M., Costa M.A.P.C. y martinelli A.P. 2017. Interspecific and intergeneric hybridization in Bromeliaceae and their relationships to breeding systems. *Scientia Horticulturae* 223: 53–61.
- Spencer B.C.H. 2010. Darwin´s legacy: the forms, function and sexual diversity of flowers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 351–368.
- Stehman J.R., Forzza R.C., Salino A., Sobral M., da Costa D.P. y Yoshino L.H.K. (eds). fg2009. Plantas da Floresta Atlantica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Stevens F.P. 2013. Angiosperm Phylogeny. <http://www.mobot.org/obot/research/apweb/>.
-



- 
- Consultado: Marzo de 2017.
- Strand A.E., Leebens-Mack J. y Milligan B.G. 1997. Nuclear DNA-based markers for plant evolutionary biology. *Molecular Ecology* 6: 113–118.
- Swofford, D. L. (1991) PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- The Plant List. 2019. Version 1.1. Disponible en <http://www.theplantlist.org/>. Acceso 7 Marzo 2019).
- Thiers, B. [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Acceso en 10 de abril de 2018.
- Tomlinson P.B. 1969. III Commelinales-Zingiberales. En: Anatomy of monocotyledons. Ed. C.R. Metcalfe. Clarendon Press, Oxford.
- Trejos H. C.F. 2015. Fenología floral, polinización y éxito reproductivo en una planta epífita dioica (*Aechmea mariae-reginae*, Bromeliaceae). Tesis de maestría. Universidad de Costa Rica.
- Tropicos.org. 2017. Missouri Botanical Garden. <www.tropicos.org>. Acceso Diciembre de 2016.
- Tuthill D. E. y Brown G.K. 2003. Summary and insight from an online database. *Journal of Bromeliad Society* 53: 145–192.
- UICN.2012. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Segunda edición. Glando, Suiza y Cambridge, reino Unido: UICN. Vi+34 pp.
- Varassin I.G., Sazima M. 2012. Spatial heterogeneity and the distribution of bromeliad pollinators in the Atlantic Forest. *Acta Oecologica* 43: 104–112.
- Wendt T., Ferreira C. M.B., Gelli de Faria A.P. e Iglésias R.R. 2001. Reproductive biology and natural hibridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 88: 1760–1767.
- Wendt T., Canela M.B.F., Klein D.E. y Rios R.I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Systematic and Evolution* 232: 201–212.
- Wendt T., Coser T.S., Matallana G. y Guilherme F.A.G. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 specie of Bromeliaceae in southeastern Brazil. *Plant Systematic and Evolution* 275:31–41.
- Zanella C.M., Palma-Silva C., Goetze M. y Bered F. 2016. Hybridization between two sister
-

species of Bromeliaceae: *Vriesea carinata* and *V. incurvata*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 491–504.

Zotz G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes – a critical updated. *The Linnean Society of London* 171: 453–481.

## ANEXOS

**ANEXO 1.** Lista de taxones, número de espécimen, y número de accesiones en Genbank incluidos en los análisis amplios.

Especie	Muestra	ETS	<i>g3pdh</i>	<i>rpb2</i>	<i>trnL-F</i>
<i>Acanthostachys pitcairnioides</i> (Mez) Rauh & Barthlott	MSBG 1985-0318 <sup>a</sup>	FJ943050	FJ943181	FJ942841	FJ942939
<i>Ac. strobilacea</i> (Schult. f.) Klotzsch	MSBG 2004-0153 <sup>a</sup>		FJ943182	FJ942842	DQ084606
<i>A. abbreviata</i> L.B. Sm. (AEC)	MSBG 1995-0473 <sup>a</sup>	FJ942971	FJ943106	FJ942777	FJ942883
<i>A. aculeatosepala</i> (Rauh) Leme (AEC)	MSBG 1994-0426 <sup>a</sup>	FJ942973	FJ943108	FJ942779	FJ942885
<i>A. aenigmatica</i> López-Ferr., Espejo, Ceja & A. Mend. (POD)	IR-1750		Este trabajo		Este trabajo
<i>A. angustifolia</i> Poepp. & Endl. (AEC)	MSBG 2000-0139	FJ942976	FJ943110	FJ942781	
<i>A. aquilegia</i> (Salisbury) Griseb. (AEC)	MSBG 1999-0003 <sup>a</sup>	FJ942977	FJ943111	FJ942782	FJ942886
<i>A. arenaria</i> (Ule) L.B.Sm. & Spencer (AEC)	MSBG 2000-0031 <sup>a</sup>	FJ942978	FJ943112	FJ942783	FJ942887
<i>A. bocainensis</i> E.Pereira & Leme (POT)	MSBG 2000-0019 <sup>a</sup>	FJ942980	FJ943114	FJ942785	
<i>A. blumenavii</i> Reitz (ORT)	MSBG 1999-0168 <sup>a</sup>	FJ942979	FJ943113	FJ942784	FJ942888
<i>A. bracteata</i> (Swartz) Griseb. (AEC)	MSBG 1990-0922 <sup>a</sup>	FJ942981	FJ943115	FJ942786	FJ942889
<i>A. bracteata</i> var. <i>pacifica</i> Beutelisp. (AEC)	MSBG 1993-0270 <sup>a</sup>	FJ942982	FJ943115	FJ942786	FJ942889
<i>A. brassicoides</i> Baker (AEC)	MSBG 1986-0328 <sup>a</sup>	FJ942983	FJ943116	FJ942787	FJ942890
<i>A. brevicollis</i> L.B. Sm. (LAM)	MSBG 1992-0016 <sup>a</sup>	FJ942984	FJ943117		FJ942891
<i>A. bromeliifolia</i> (Rudge) Baker (MAC)	MSBG 1995-0073	FJ942985	FJ943118	FJ942788	
<i>A. brueggeri</i> Leme (POT)	MSBG 1996-0421 <sup>a</sup>	FJ942986	FJ943119		
<i>A. caesia</i> E.Morren ex Baker (PLA)	MSBG 1986-0293 <sup>a</sup>	FJ942988	FJ943121	FJ942790	
<i>A. calyculata</i> (E. Morren) Baker (ORT)	MSBG 1996-0116 <sup>a</sup>	FJ942989	FJ943122	FJ942791	DQ084674
<i>A. castelnavii</i> Baker (AEC)	MSBG 1990-0792 <sup>a</sup>	FJ942990	FJ943123	FJ942792	
<i>A. chantinii</i> (Carriere) Baker (PLA)	MSBG 1997-0351 <sup>a</sup>	FJ942991	FJ943124	FJ942793	DQ084581
<i>A. coelestis</i> (K. Koch) E. Morren (ORT)	MSBG 1985-0209 <sup>a</sup>	FJ942992	FJ943125		
<i>A. contracta</i> (Mart. ex Schultes f.) Baker (PLA)	MSBG 1975-0013	FJ942993	FJ943126	FJ942794	FJ942892
<i>A. correia-arauji</i> E. Pereira & Moutinho (AEC)	MSBG 1996-0590 <sup>a</sup>	FJ942994	FJ943127	FJ942795	
<i>A. corymbosa</i> (Mart. ex Schultes f.) Mez (LAM)	MSBG 1975-0096-009 <sup>a</sup>	FJ942995		FJ942796	
<i>A. cucullata</i> H. Luther (PLA)	MSBG 2006-0245 <sup>a</sup>	FJ942996	FJ943128		
<i>A. cylindrata</i> Lindman (ORT)	HBG 33760	FJ942997		FJ942797	FJ942893

<i>A. dactylina</i> Baker <b>(AEC)</b>	MSBG 1995-0434 <sup>a</sup>	FJ942998	FJ943129	FJ942798	
<i>A. dealbata</i> E. Morr. ex Baker <b>(PLA)</b>	MSBG 1975-0009-100 <sup>a</sup>	FJ942999	FJ943130	FJ942799	FJ942894
<i>A. distichantha</i> Lemaire <b>(PLA)</b>	HBG 47011	FJ943000			
<i>A. farinosa</i> (Regel) L.B. Sm. <b>(LAM)</b>	MSBG 1995-0353 <sup>a</sup>	FJ943001	FJ943131		FJ942895
<i>A. fasciata</i> (Lindl.) Baker <b>(PLA)</b>	LYON 71.0013	FJ943002	FJ943132	FJ942800	FJ942896
<i>A. filicaulis</i> (Griseb.) Mez <b>(AEC)</b>	MSBG 1299	FJ943004	FJ943133		DQ084679
<i>A. flemingii</i> H. Luther <b>(AEC)</b>	MSBG 1985-0241	FJ943005	FJ943134	FJ942802	
<i>A. fosteriana</i> L.B. Sm. <b>(AEC)</b>	NYBG 661/64B	KU762520		KU762646	KU762945
<i>A. fulgens</i> var. <i>discolor</i> Brongn. <b>(LAM)</b>	LYON 95.0167	FJ943007		FJ942804	FJ942898
<i>A. gamosepala</i> Wittmack <b>(ORT)</b>	LYON L-82.0197	FJ943008		FJ942805	DQ084681
<i>A. gracilis</i> Lindm. <b>(ORT)</b>	MSBG 1996-0635 <sup>a</sup>	FJ943010	FJ943137		KU762857
<i>A. gustavoii</i> J.A. Siqueira & Leme <b>(CHE)</b>	Leme 4652	KU762504	KU762594	KU762651	KU762928
<i>A. haltonii</i> H. Luther <b>(POD)</b>	MSBG 1985-1447 <sup>a</sup>	FJ943011	FJ943138		FJ942901
<i>A. hoppii</i> (Harms) L. B. Smith <b>(AEC)</b>	MSBG 1997-0109 <sup>a</sup>		FJ943139	FJ942807	FJ942902
<i>A. jungurudoensis</i> H. Luther & K. Norton <b>(AEC)</b>	MSBG 2007-0341 <sup>a</sup>		FJ943141	FJ942809	FJ942904
<i>A. kertesziae</i> Reitz <b>(ORT)</b>	MSBG 2003-0089 <sup>a</sup>	FJ943013	FJ943142	FJ942810	DQ084683
<i>A. kuntzeana</i> Mez <b>(AEC)</b>	MSBG 2007-0003 <sup>a</sup>	FJ943014	FJ943143		FJ942905
<i>A. lamarchei</i> Mez <b>(MAC)</b>	MSBG 1991-0485, HBG 47013	FJ943015			
<i>A. lueddemanniana</i> (K. Koch) Mez <b>(POD)</b>	MSBG 1997-0147 <sup>a</sup>	FJ943016	FJ943146	FJ942813	DQ084685
<i>A. aff. lueddemanniana</i> 317 <b>(POD)</b>	CICY 317		Este trabajo		
<i>A. magdalenae</i> (André) André ex Baker <b>(CHE)</b>	Holst 7963	KU762507	KU762595	KU762663	KU762972
<i>A. manzanaresiana</i> H. Luther <b>(PLA)</b>	MSBG 1985-0169 <sup>a</sup>		FJ943147	FJ942814	FJ942908
<i>A. marauensis</i> Leme <b>(AEC)</b>	MSBG 2000-0211 <sup>a</sup>	FJ943017	FJ943148	FJ942815	FJ942909
<i>A. mariae-reginae</i> H. Wendl. <b>(POT)</b>	MSBG 1986-0791	FJ943018	FJ943149	FJ942816	FJ942910
<i>A. matudae</i> L.B. Sm. <b>(AEC)</b>	MSBG 2002-0015 <sup>a</sup>	FJ943019	FJ943150	FJ942817	FJ942911
<i>A. melinonii</i> Hooker <b>(AEC)</b>	MSBG 1988-0279 <sup>a</sup>	FJ943020			FJ942912
<i>A. mertensii</i> (G. Mey.) Schult. & Schult. f. <b>(AEC)</b>	MSBG 1998-0125 <sup>a</sup>	FJ943021	FJ943151	FJ942818	
<i>A. mexicana</i> Baker <b>(POD)</b>	MSBG Selby s.n.	FJ943022	FJ943152	FJ942819	DQ084688
<i>A. aff. mexicana</i> <b>(POD)</b>	CICY 355		Este trabajo		Este trabajo
<i>A. miniata</i> (Beer) hort. ex Baker <b>(LAM)</b>	LYON 78.0913	FJ943023	FJ943153	FJ942820	
<i>A. moorei</i> H. Luther <b>(PLA)</b>	MSBG 1995-0139 <sup>a</sup>	FJ943024	FJ943154		FJ942914
<i>A. multiflora</i> L.B. Sm. <b>(CHE)</b>	MSBG 2003-0087 <sup>a</sup>	KU762512	KU762538	KU762665	KU762929

<i>A. murcae</i> (L. B. Smith) L. B. Sm. & M. A. Spencer <b>(AEC)</b>	MSBG 1995-0410 <sup>a</sup>		FJ943155	FJ942821	FJ942915
<i>A. nallyi</i> L. B. Sm. <b>(AEC)</b>	MSBG 1991-0495 <sup>a</sup>	FJ943025	FJ943156		FJ942916
<i>A. napoensis</i> L. B. Sm. & M. A. Spencer <b>(AEC)</b>	MSBG 1996-0063 <sup>a</sup>	FJ943026	FJ943157		FJ942917
<i>A. nidularioides</i> L. B. Sm. <b>(AEC)</b>	MSBG 1991-0526 <sup>a</sup>		FJ943158	FJ942822	FJ942918
<i>A. nudicaulis</i> (L.) Griseb. <b>(AEC)</b>	CICY 206		Este trabajo		Este trabajo
<i>A. orlandiana</i> L. B. Sm. <b>(AEC)</b>	UCBG 72.0458		FJ943159	FJ942823	FJ942919
<i>A. paniculigera</i> (Sw.) Griseb. <b>(AEC)</b>	MSBG 2001-0152 <sup>a</sup>		FJ943144	FJ942811	FJ942906
<i>A. patriciae</i> H. Luther <b>(AEC)</b>	MSBG 1999-0090 <sup>a</sup>	FJ943027	FJ943160	FJ942824	FJ942920
<i>A. penduliflora</i> André <b>(AEC)</b>	MSBG 1995-0431 <sup>a</sup>	FJ943028	FJ943161	FJ942825	FJ942921
<i>A. pineliana</i> (Brongn. ex Planch.) Baker <b>(POT)</b>	MSBG 2010-0417	KU762525			KU762994
<i>A. pittieri</i> Mez <b>(AEC)</b>	MSBG 2002-0035 <sup>a</sup>	FJ943029	FJ943162	FJ942826	FJ942922
<i>A. polyantha</i> E. Pereira & Reitz <b>(AEC)</b>	MSBG 1999-0127 <sup>a</sup>	FJ943030	FJ943163		FJ942923
<i>A. pubescens</i> Baker <b>(AEC)</b>	MSBG 1988-0215 <sup>a</sup>	FJ943031	FJ943164	FJ942827	FJ942924
<i>A. purpureo-rosea</i> (Hooker) Wawra <b>(AEC)</b>	MSBG 2005-0056 <sup>a</sup>	FJ943032			
<i>A. racinae</i> L. B. Sm. <b>(LAM)</b>	MSBG 1997-0295 <sup>a</sup>	FJ943033			DQ084691
<i>A. ramosa</i> Mart. ex Schult. f. <b>(AEC)</b>	MSBG 2007-0068 <sup>a</sup>	FJ943034	FJ943165	FJ942828	FJ942925
<i>A. recurvata</i> (Klotzsch) L. B. Sm. <b>(ORT)</b>	UCBG 2000.0597	FJ943035	FJ943166	FJ942829	FJ942926
<i>A. roeseliae</i> H. Luther <b>(AEC)</b>	MSBG 1995-0444 <sup>a</sup>		FJ943168	FJ942830	FJ942927
<i>A. romeroi</i> L. B. Sm. <b>(PLA)</b>	MSBG 1980-1756 <sup>a</sup>	FJ943036	FJ943167		
<i>A. rubiginosa</i> Mez <b>(CHE)</b>	MSBG 1994-0287 <sup>a</sup>	FJ943037	FJ943169		FJ942928
<i>A. saxicola</i> L.B. Sm. <b>(CHE)</b>	Luther 1115	KU762513		KU762671	KU763012
<i>A. servitensis</i> André <b>(AEC)</b>	MSBG 1975-0015-092 <sup>a</sup>		FJ943170	FJ942831	FJ942929
<i>A. squarrosa</i> Baker <b>(AEC)</b>	MSBG 2001-0071	FJ942974	FJ943171		
<i>A. strobilocea</i> L.B. Sm. <b>(CHE)</b>	Aguirre-Santoro 1500	KU762506	KU762596	KU762673	KU763003
<i>A. tayoensis</i> Gilmartin <b>(CHE)</b>	MSBG 1999-0087 <sup>a</sup>	FJ943041	FJ943172		FJ942931
<i>A. tessmanii</i> Harms <b>(PLA)</b>	MSBG 1997-0094 <sup>a</sup>		FJ943173	FJ942834	FJ942932
<i>A. tillandsioides</i> (Mart. ex Schult. f.) Baker <b>(PLA)</b>	MSBG 1985-1652 <sup>a</sup>	FJ943042	FJ943174	FJ942835	FJ942933
<i>A. tocatina</i> Baker <b>(AEC)</b>	MSBG 2000-0009B	FJ943043			
<i>A. triangularis</i> L. B. Sm. <b>(MAC)</b>	NYBG 538/94 <sup>a</sup>	KU762526	KU762624	KU762681	KU762988
<i>A. weilbachii</i> Leme & A. Costa <b>(LAM)</b>	MSBG 1999-0123 <sup>a</sup>	FJ943047	FJ943177	FJ942838	FJ942936
<i>A. woronowii</i> Harms <b>(AEC)</b>	MSBG 1998-0220 <sup>a</sup>	FJ943048	FJ943179	FJ942840	FJ942937
<i>A. zebrina</i> L. B. Sm. <b>(PLA)</b>	MSBG 1977-1972 <sup>a</sup>	FJ943049	FJ943180		FJ942938

<i>An. ananassoides</i> (Baker) L. B. Sm.	MSBG 1995-0069 <sup>a</sup>		FJ943183	FJ942843	FJ942940
<i>An. bracteatus</i> (Lindley) Schult. & Schult. f.	HBG 33197	FJ943051		FJ942844	
<i>An. comosus</i> (L.) Merrill	UCBG 59.1156	FJ943052	FJ943184	FJ942845	DQ084694
<i>An. nanus</i> (L. B. Sm.) L. B. Sm.	MSBG 1991-0469 <sup>a</sup>	FJ943053	FJ943185		DQ084695
<i>And. fragans</i> Leme & H. Luther	E.Gouda 1347		Este trabajo		Este trabajo
<i>And. skinneri</i> Brongn. ex Houllet	MSBG 2001-0463 <sup>a</sup>	FJ943054	FJ943186	FJ942846	FJ942941
<i>Ar. flagellifolius</i> Harms	MSBG 1992-0444 <sup>a</sup>	FJ943055	FJ943187		DQ084696
<i>Ar. goeldianus</i> L. B. Sm.	MSBG 1997-0254	FJ943056	FJ943188	FJ942847	FJ942942
<i>Ar. micranthus</i> Brongn.	MSBG 1981-1273 <sup>a</sup>	FJ943057	FJ943189	FJ942848	FJ942943
<i>Ar. parviflorus</i> (Mart. ex Schult. f.) Lindm.	MSBG 1997-0294 <sup>a</sup>	FJ943058	FJ943190	FJ942849	FJ942944
<i>Ar. pectinatus</i> L. B. Sm.	MSBG 1982-0531 <sup>a</sup>	FJ943059	FJ943191	FJ942850	FJ942945
<i>B. decora</i> Poepp. & Endl. <b>(HEL)</b>	MSBG 1993-0502 <sup>a</sup>		FJ943192	FJ942851	DQ084698
<i>B. elegans</i> Mart. ex Schult f. <b>(BIL)</b>	MSBG 1993-0034 <sup>a</sup>	FJ943060	FJ943193		FJ942946
<i>B. eloiseae</i> L. B. Sm. & Read <b>(BIL)</b>	MSBG 1975-0013- 006 <sup>a</sup>	FJ943061		FJ942852	FJ942947
<i>B. meyeri</i> Mez <b>(BIL)</b>	MSBG 2005-0149 <sup>a</sup>	FJ943062		FJ942853	FJ942948
<i>B. pallidiflora</i> Liebm. <b>(HEL)</b>	MSBG 1993-0062 <sup>a</sup>	FJ943063	FJ943194	FJ942854	FJ942949
<i>B. pyramidalis</i> (Sims) Lindl. <b>(BIL)</b>	UCBG 72.0466	FJ943064		FJ942855	FJ942950
<i>B. robert-readii</i> E. Gross & Rauh <b>(HEL)</b>	MSBG 1987-0391 <sup>a</sup>		FJ943195	FJ942856	FJ942951
<i>B. viridiflora</i> H. Wendl. <b>(BIL)</b>	MSBG 1985-0205 <sup>a</sup>	FJ943065	FJ943196	FJ942857	FJ942952
<i>B. zebrina</i> (Herb.) Lindl. <b>(HEL)</b>	MSBG 1991-0479 <sup>a</sup>	FJ943066			
<i>Br. flemingii</i> I. Ramírez & Carnevali	Oliva-Esteva s.n.		KU762599	KU762692	KU763000
<i>Br. hemisphaerica</i> Lam.	IR-1806		Este trabajo		Este trabajo
<i>Br. karatas</i> L.	MSBG 1996-0566		KU762620	FJ942858	KU762979
<i>Br. karatas</i> L.	MSBG 1996-0560		FJ943197	FJ942858	FJ942953
<i>Br. palmeri</i> Mez	IR-1974		RM200		Este trabajo
<i>Br. pinguin</i> L.	IR-s.n.		RM240		Este trabajo
<i>Br. aff. pinguin</i> L.	CICY 215		Este trabajo		Este trabajo
<i>Br. trianae</i> Mez	Santoro 1826		KU762610	KU762693	KU762998
<i>C. aurantiacum</i> E. Morren	LYON 78.0233	FJ943067	FJ943198	FJ942859	FJ942954
<i>C. fosterianum</i> L.B. Sm.	MSBG 1993-0194 <sup>a</sup>	FJ943068	FJ943199	FJ942860	DQ084618
<i>D. morii</i> Aguirre-Santoro & Michelang.	Aguirre-Santoro 1890	KU762524	KU762609	KU762694	KU763014
<i>E. ambigua</i> (Wanderley & Leme)	MSBG 1987-0264 <sup>a</sup>	FJ943069	FJ943200	FJ942861	FJ942955
<i>E. lindenii</i> (Regel) Leme	MSBG 1993-0025 <sup>a</sup>	FJ943070	FJ943201	FJ942862	DQ084704

<i>E. perplexa</i> (L. B. Sm.) Leme	MSBG 1996-0568 <sup>a</sup>	FJ943071	FJ943202	FJ942863	FJ942956
<i>Fascicularia</i> Mez	UCBG 99.0582	FJ943072	FJ943203	FJ942864	FJ942957
<i>H. pennae</i> E. pereira	MSBG 1983-0258 <sup>a</sup>	KU762510	KU762619	KU762714	KU762995
<i>H. rosea</i> L. B. Sm. & R. W. Read	CSS-179 (HLA)	FJ943080	FJ943210	KU762719	
<i>H. stellata</i> Schult. f.	HBG 48649	FJ943082	FJ943212	FJ942872	FJ942963
<i>Ho. guatemalensis</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm. & Read	CSS-209 (XAL)	FJ943076	FJ943206	FJ942867	DQ084711
<i>L. alvimii</i> (L. B. Sm. & Read) Read	MSBG 1989-0280 <sup>a</sup>	FJ943083	FJ943213	FJ942873	FJ942964
<i>L. azurea</i> Leme	MSBG 2003-0409 <sup>a</sup>	FJ943084			EF110683
<i>L. coralina</i> (Brongn. ex Beer) Read	MSBG 1996-0662 <sup>a</sup>	FJ943085	FJ943214		FJ942965
<i>L. globosa</i> Leme	MSBG 1996-0659 <sup>a</sup>	FJ943086	FJ943215		FJ942966
<i>L. smithii</i> Read	MSBG 1997-0299 <sup>a</sup>	FJ943087	FJ943216		FJ942967
<i>L. spiculata</i> Leme & Forzza	MSBG 2001-0246 <sup>a</sup>	FJ943088	FJ943217	FJ942874	FJ942968
<i>N. tristis</i> (Beer) L. B. Sm.	UCBG 82.0578	FJ943089	FJ943218		
<i>Ni. Procerum</i> Lindm.	MSBG 1991-0488 <sup>a</sup>	FJ943090	FJ943219	FJ942875	DQ084712
<i>O. disjunctum</i> L.B. Sm.	Leme 5026	KU762532	KU762597	KU762727	KU762908
<i>O. gurkenii</i> Hutchison	NYBG 847/97 <sup>a</sup>	KU762531	KU762598	KU762728	KU762975
<i>P. alatisepala</i> Philcox	MSBG 1996-0077 <sup>a</sup>	FJ943091			
<i>P. fosteriana</i> L.B. Sm.	MSBG 1998-0212 <sup>a</sup>	FJ943092			
<i>P. grandiflora</i> Philcox	MSBG 1996-0069 <sup>a</sup>	FJ943093			
<i>P. kermesina</i> K. Koch	MSBG 2000-0256 <sup>a</sup>	FJ943094		FJ942876	
<i>P. leptantha</i> Harms	MSBG 2001-0049 <sup>a</sup>	FJ943095			DQ084714
<i>P. nana</i> Leme & H. Luther	MSBG 2000-0037 <sup>a</sup>	FJ943096			
<i>P. petropolitana</i> (Wawra) Mez	LYON 76.0474	FJ943097	FJ943220	FJ942877	FJ942969
<i>Q. arvensis</i> (Vellozo) Mez	HBG 33206, HBG 47011	FJ943098			
<i>Q. lateralis</i> Wawra	MSBG 1996-0446 <sup>a</sup>	FJ943099			DQ084615
<i>Q. liboniana</i> (De Jonghe) Mez	MSBG 1983-0051 <sup>a</sup>	FJ943100		FJ942878	DQ084717
<i>R. aciculosa</i> (Mez & Sodirol) Aguirre-Santoro	MSBG 1989-0561B	FJ942972	FJ943107	FJ942778	FJ942884
<i>R. allenii</i> (L.B. Sm.) Aguirre-Santoro	MSBG 1996-0019 <sup>a</sup>	FJ942975	FJ943109	FJ942780	EF110678
<i>R. columbiana</i> E. Morren	MSBG 1986-0309	FJ943101	FJ943221		FJ942970
<i>R. deleonii</i> L.B. Sm.	Santoro 704 (SEL)	KU762426	KU762581	KU762733	KU762983
<i>R. drakeana</i> André	MSBG 1991-0031	KU762503	KU762576	KU762644	KU762940
<i>R. explodens</i> L. B. Sm.	MSBG 1985-0285 <sup>a</sup>	FJ943102	FJ943222	FJ942879	KU762936
<i>R. fraseri</i> (Baker) Aguirre- Santoro	MSBG 1991-0032 <sup>a</sup>	FJ943006	FJ943135	FJ942803	FJ942897
<i>R. germinyana</i> (Carrière) Aguirre-Santoro	MSBG 1997-0327 <sup>a</sup>	FJ943009	FJ943136	FJ942806	FJ942899
<i>R. involucrata</i> (André) Aguirre-Santoro	MSBG 1991-0030 <sup>a</sup>	FJ943012	FJ943140	FJ942808	FJ942903
<i>R. killipiana</i> L. B. Sm.	MSBG 1995-0449	KU762438	KU762584	KU762735	KU762944

<i>R. maidifolia</i> Mez	Betancur 16578	KU762437	KU762578	KU762737	KU762937
<i>R. morreniana</i> Linden & André	Clavijo-R 1690	KU762439	KU762603		KU762992
<i>R. nidularioides</i> H. Luther	Aguirre-Santoro 705	KU762492	KU762582	KU762740	KU762956
<i>R. tonduzii</i> (Mez & Pittier ex Mez) Aguirre-Santoro	MSBG 1987-0115 <sup>a</sup>	FJ943044	FJ943175	FJ942836	FJ942934
<i>R. veitchii</i> (Baker) Aguirre-Santoro	MSBG 1995-0288B	FJ943045	FJ943176	FJ942837	FJ942935
<i>R. weberbaueri</i> Harms.	Aguirre-Santoro 710	KU762446	KU762585	KU762687	KU762949
<i>U. macvaughii</i> (L. B. Sm.) Read & Baensch	MSBG 1983-0155	FJ943103	FJ943223	FJ942880	DQ084720
<i>U. tuitensis</i> (Magaña & E.J. Lott) Read & Baensch	MSBG 1985-1572	FJ943104	FJ943224	FJ942881	DQ084721
<i>H. andina</i> Betancur	Betancur 15589	KU762517	KU762590	KU762696	KU762933
<i>H. attenuata</i> Britton	MSBG 1996-0124 <sup>a</sup>	FJ943073	FJ943204	FJ942865	
<i>H. correia-arauji</i> Pereira & Moutinho	MSBG 1999-0163 <sup>a</sup>	FJ943074		FJ942866	FJ942958
<i>H. edmundoi</i> L. B. Sm. & Read	MSBG 1999-0131 <sup>a</sup>	FJ943075	FJ943205		FJ942959
<i>W. abbreviata</i> (L.B. Sm. & Proctor) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1812	KU762499		KU762695	KU762959
<i>W. altocaririensis</i> (Leme & L. Kollmann) Aguirre-Santoro	Leme 8217		KU762539	KU762632	KU762984
<i>W. amorimii</i> (Leme) Aguirre-Santoro		KU762442		KU762634	KU762997
<i>W. andersoniana</i> (Leme & Luther) Aguirre-Santoro	Monteiro 489	KU762453	KU762629	KU762637	KU763018
<i>W. antillana</i> Mez	Aguirre-Santoro 1823	KU762479	KU762572	KU762698	KU762918
<i>W. bicolor</i> (L.B. Sm.) Aguirre-Santoro	Monteiro 483	KU762501		KU762639	KU762953
<i>W. burle-marxii</i> (E. Pereira) Aguirre-Santoro	MSBG 1996-0187 <sup>a</sup>	FJ942987	FJ943120	FJ942789	KU762969
<i>W. canaliculata</i> (Leme & H. Luther) Aguirre-Santoro	Monteiro 480	KU762490		KU762642	KU763026
<i>W. caymanensis</i> (Britton ex L.B. Sm.) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1509	KU762466	KU762562	KU762702	KU762926
<i>W. curranii</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm. & Spencer	Martinelli 15363	KU762497		KU762643	KU763019
<i>W. distans</i> (Griseb.) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1814	KU762460	KU762564	KU762704	KU762962
<i>W. eriostachya</i> (Mez) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1801	KU762471	KU762569	KU762706	KU762921
<i>W. fawcettii</i> (Mez) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1803	KU762489	KU762567	KU762707	KU762919
<i>W. froesii</i> (L.B. Sm.) Aguirre-Santoro	Monteiro 448	KU762455	KU762545	KU762648	KU763020
<i>W. incompta</i> (Leme & H. Luther) Aguirre-Santoro	Leme 2937	KU762478	KU762608	KU762652	KU762948
<i>W. inermis</i> (Mez) Aguirre-Santoro	MSBG 2000-0154	FJ943077	FJ943207	FJ942868	KU762952
<i>W. ituberaensis</i> (Leme & L. Kollmann) Aguirre-Santoro	Luther s.n.		KU762574	KU762672	KU763025
<i>W. jamaicana</i> (L.B. Sm. & Proctor) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1810	KU762462	KU762566	KU762709	KU762960



<i>W. laesslei</i> (L.B. Sm.) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1809	KU762470	KU762560	KU762710	KU762927
<i>W. laevigata</i> (Leme) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1501	KU762491	KU762555	KU762656	KU762977
<i>W. limae</i> (Leme) Aguirre-Santoro	Leme 8521		KU762553	KU762662	KU762911
<i>W. lingulata</i> (L.) Mez	MSBG 1992-0360		FJ943145	FJ942812	FJ942907
<i>W. lingulatooides</i> (Leme & H. Luther) Aguirre-Santoro	Monteiro 495	KU762473	KU762548	KU762659	KU762968
<i>W. linharesoirum</i> (Leme) Aguirre-Santoro	Monteiro 477	KU762498	KU762602	KU762661	KU762910
<i>W. maranguapensis</i> (Leme & Scharf) Aguirre-Santoro	Leme 3914	KU762522		KU762664	KU762917
<i>W. mesoamericana</i> (I. Ramírez, Carnevali & Cetzal) Aguirre-Santoro	Ramirez 1666	KU762488	KU762563	KU762711	KU762951
<i>W. negrilensis</i> (Britton ex L. B. Smith) Aguirre-Santoro	MSBG 2007-0349 <sup>a</sup>	FJ943078	FJ943208	FJ942869	FJ942960
<i>W. neoregeliooides</i> (Leme) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 721	KU762519	KU762617	KU762739	KU762931
<i>W. patentissima</i> (Mart. ex Schult. f.) Baker	Rydey, R. s.n.	KU762482	KU762556	KU762660	KU763023
<i>W. penduliflora</i> (A. Rich.) Mez	Becquer s. n.	KU762468	KU762613	KU762713	KU762999
<i>W. polycephala</i> (Baker) Mez	Aguirre-Santoro 1800	KU762486	KU762565	KU762715	KU762961
<i>W. portoricensis</i> (Mez) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1817	KU762475		KU762700	KU762920
<i>W. proctorii</i> (= <i>W. ubaniana</i> ) L. B. Sm.	MSBG 2007-0350	FJ943079	FJ943209	FJ942870	FJ942961
<i>W. Silvana</i> (Leme) Aguirre-Santoro	Leme 5131	KU762495	KU762575	KU762742	KU762967
<i>W. spinulosa</i> (Mez) Aguirre-Santoro	MSBG 2007-0351 <sup>a</sup>	FJ943081	FJ943211	FJ942871	FJ942962
<i>W. sulbahianensis</i> (Leme, Amorim & J.A.Siqueira) Aguirre-Santoro	Monteiro 470	KU762443	KU762535	KU762676	KU763021
<i>W. tentaculifera</i> (Leme, Amorim & J.A.Siqueira) Aguirre-Santoro	NYBG 538/94 <sup>a</sup>	KU762444	KU762541	KU762678	KU762914
<i>W. turbinocalyx</i> (Mez) Aguirre-Santoro	Monteiro 453	KU762451	KU762552	KU762682	KU762958
<i>W. urbaniana</i> (Mez) Aguirre-Santoro	Aguirre-Santoro 1804	KU762483	KU762570	KU762725	KU762925
<i>W. viridostigma</i> (Leme & H. Luther) Aguirre-Santoro	Monteiro 464	KU762493		KU762685	KU762989
<i>W. pernambucensis</i> (J.A.Siqueira & Leme) Aguirre-Santoro	Leme 6610	KU762477		KU762670	KU762955

**ANEXO 2.** Lista de genotipos, datos de colecta y regiones amplificadas para los análisis restringidos.

<i>Especie</i>	Localidad, colector y/o procedencia	<i>rpl32</i>	<i>ycf1-3-4</i>	<i>agt1</i>	<i>g3pdh</i>
<i>A. aenigmatica</i> 111	Oaxaca (MEX), IR-1750	*	*	*	*
<i>A. angustifolia</i> 204		*	*		
<i>A. angustifolia</i> 242	Lago Arenal, Alajuela (CR), MSBG 2000-0139	*			*
<i>A. bracteata</i> 212	Yucatán, México	*			
<i>A. bracteata</i> 243	Laurel, Puntarenas (CR), MSBG 1990-0922	*			*
<i>A. bracteata</i> 244	MSBG 2013-1276	*			*
<i>A. bracteata</i> 320	Tumbalá, Chiapas (MEX), CRD-831	*			*
<i>A. bracteata</i> 322	Ocosingo, Chiapas (MEX), CRD-834	*			*
<i>A. bracteata pacifica</i> 23	Pochutla, Oaxaca (MEX), IR-s.n.	*			
<i>A. bracteata pacifica</i> 245	Sinaloa (MEX), MSBG 1993-0270	*			
<i>A. bracteata pacifica</i> 315	Cabo Corrientes, Jalisco (MEX), CMH-22	*			*
<i>A. bracteata pacifica</i> 353	San Sebastián del Oeste, Jalisco (MEX), CRD-838	*			*
<i>A. bromeliifolia</i> 142	Quintana Roo (MEX), IR-1629	*	*	*	*
<i>A. chantini</i> 214		*	*		
<i>A. haltonii</i>	Coclé (Panamá), MSBG 1985-1447 <sup>a</sup>				FJ94313 8
<i>A. lueddemanniana</i> 203		*	*	*	
<i>A. lueddemanniana</i> 247	Toledo (BEL), MSBG 1997-0147	*		*	*
<i>A. lueddemanniana</i> 318	Yajalón, Chiapas (MEX), CRD-829	*			*
<i>A. lueddemanniana</i> 321	Tumbalá Chiapas (MEX), CRD-832	*			*
<i>A. aff. lueddemanniana</i> 317	Berriozabal, Chiapas (MEX), CRD-825	*			*
<i>A. maculata</i> 261			*		
<i>A. magdalenae</i> 209	IR-1799	*	*		*
<i>A. magdalenae</i> 248	Macal River, Cayo (BEL), MSBG 2002-0286	*			
<i>A. manzanare</i> 257		*			
<i>A. mariae-reginae</i> 216	Jardín Bot. CATIE, (CR)	*			*
<i>A. mariae-reginae</i> 249	La Fortuna, Bocas del Toro (PAN), MSBG 1986-0791)	*		*	FJ94314 9
<i>A. mariae-reginae</i> 368				*	*

<i>A. matudae</i> 224	Acacoyahua, Chiapas (MEX), <i>CRD-822</i>	*	*	*	
<i>A. matudae</i> 258	Acacoyahua, Chiapas (MEX)				FJ94315 0
<i>A. mexicana</i> 259	Oaxaca (MEX), <i>PR- 1</i>		*	*	*
<i>A. mexicana</i> 112	Axtla de Terrazas, S.L.P. (MEX) <i>IR-1490a</i>	*	*	*	
<i>A. mexicana</i> 325	Xilita, S.L.P., <i>PCR-8677</i>				*
<i>A. aff. mexicana</i> 355	Hidalgo (MEX), <i>IR-s.n.</i>	*			*
<i>A. nudicaulis</i> 205	(BRA)	*	*		
<i>A. nudicaulis</i> 206	(MEX)	*	*	*	
<i>A. pittieri</i> 260		*			*
<i>A. romeroi</i> 256	Napo (ECU), MSBG 1983-0340	*			FJ94316 7
<i>A. tillandsioides</i> 207		*	*		
<i>A. tillandsioides</i> 319	Yajalón, Chiapas (MEX), <i>CRD-830</i>	*			
<i>A. tocantina</i> 213		*	*		
<i>A. tocantina</i> 250		*	*		
<i>Androlepis fragrans</i> 369	Alta Verapaz (GUA), <i>GR-1233</i>	*		*	*
<i>An. skinneri</i> 251	Cayo (BEL), MSBG 2001-0463	*		*	*
<i>An. skinneri</i> 118	Salto del Agua, Chiapas (MEX), <i>DA-188</i>	*	*	*	
<i>An. skinneri</i> 323	Ocosingo, Chiapas (MEX) <i>CRD-835</i>	*			*
<i>An. sp. nov.</i> 316	Berriozabal, Chiapas (MEX), <i>CRD-824</i>	*		*	*
<i>Araeococcus flagellifolius</i> 113	<i>IR-s.n.</i>	*			
<i>Billbergia macrolepis</i> 114			*	*	
<i>B. pallidiflora</i> 115	Tequisistlán, Oaxaca (MEX), <i>IR-s.n.</i>	*	*		
<i>B. pallidiflora</i> 313	Jalisco (MEX), <i>AMD-17</i>	*			
<i>B. pallidiflora</i> 324	Chiapas (MEX), <i>CRD-836</i>	*			*
<i>B. viridiflora</i> 211	Tabasco (MEX), <i>TM-s.n.</i>	*	*		FJ94319 6
<i>Br. flemingii</i> 202	Aragua (VEN)	*			*
<i>Br. hemisphaerica</i> 116	<i>IR-1806</i>	*	*		*
<i>Br. karatas</i> 117	<i>IR-1805</i>	*	*		*
<i>Br. palmeri</i> 210	Barrio de la Soledad, Oaxaca (MEX), <i>IR-1974</i>	*	*		*
<i>Br. pinguin</i> 77		*			
<i>Br. pinguin</i> 110	Stevens 31849	*			
<i>Bromelia aff pinguin</i> 215	Yucatán, México, <i>I.R.-s.n.</i>	*	*		

<i>Hohenbergia mesoamericana</i> 125	IR-1666	*						*
<i>H. stellata</i> 126	IR-s.n.	*		*				
<i>Hohenbergiopsis guatemalensis</i> 41	Oaxaca (MEX), IR-1782 <sup>a</sup>	*						
<i>Ursulaea macvaughii</i> 148	IR-1948	*		*				
<i>U. macvaughii</i> 253	MSBG 2013-1673	*						*
<i>U. mcvaughii</i> 254	Jalisco (MEX), MSBG 1983-0155				*			*
<i>U. macvaughii</i> 354	Jardín Botánico IBUG	*						*
<i>U. tuitensis</i> 146	IR-1947	*		*		*		
<i>U. tuitensis</i> 255	Jalisco (MEX) MSBG 1985-1572	*				*		*
<i>U. tuitensis</i> 225	Cabo Corrientes, Jalisco (MEX)	*		*		*		*
<i>U. tuitensis</i> 352	Jalisco (MEX), CRD-839							*

**ANEXO 3.** Matriz de codificación de caracteres morfológicos utilizada para la reconstrucción de estados de carácter ancestrales.

Especie	Carácter							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Aechmea aenigmatica</i>	1	2	1	0	0	0	0	0
<i>Aechmea aff mexicana</i> 355	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Aechmea aff. lueddemanniana</i>	?	?	?	?	?	?	?	0
<i>Aechmea lueddemanniana</i>	2	2	2	0	0	1	0	0
<i>Aechmea mariae-reginae</i>	2	2	2	0	1	0	0	1
<i>Aechmea mexicana</i>	2	2	2	0	0	0	0	0
<i>Androlepis fragans</i>	0	1	?	1	1	0	1	0
<i>Androlepis skinneri</i>	1	2	1	1	1	0	1	1
<i>Androlepis sp nov</i>	2	2	1	1	0	0	1	1
<i>Billbergia viridiflora</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hohenbergiopsis guatemalensis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Ursulaea macvaughii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ursulaea tuitensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0

**ANEXO 4.** Comparison of morphological characters between species of *Androlepis* and *Aechmea* subgenus *Podaechmea* from Megamexico.

	<i>Aechmea lueddemanniana</i>	<i>Aechmea mexicana</i>	<i>Androlepis skinneri</i>	<i>Androlepis fragrans</i>	<i>Androlepis najarrae</i>
<b>Sepals</b> Symmetry, apex, indument	Asymmetric, mucronate, lepidote	Asymmetric, mucronate, lepidote	Asymmetric, mucronate, farinose but soon glabrous	Asymmetric, mucronate, glabrous or almost glabrous	Asymmetric, mucronate, lepidote mucronados, sparingly lepidote
<b>Petals</b> Color, inflexion, apex, appendages	Pink, inflexed, emarginate, present	Pink, inflexed, emarginate, presents	Yellow, erect, acute, absent	Lavander-blue, reflexed, obtuse, absent	Pink to purple, inflexed, emarginate, present
<b>Mature fruits</b> Form, pubescence, color	Ellipsoid, lepidote, bluish	Ovate, lepidote, white	Rounded, glabrescent, brown	Unknown	Ovate, almost glabrous, not observed in fresh
<b>Inflorescence</b> Ramification, form, density, length	Panicle, pyramidal to cylindrical, lax, 15–30 cm	Panicle, pyramidal, lax	Panicle, densely arranged, cylindrical, 40–100 cm	Panicle pyramidal, lax, 38–40 cm	Panicle only branched in the base, narrowly pyramidal, lax, 22–40 cm
<b>Pedicels</b> Lenght	0.3–0.9 cm	0.4–1.6 cm	Inconspicuous	2–3 mm	0.2–0.6 cm
<b>Peduncle bracts</b> Form, retention, imbrication, level of peduncle embrace	Linear-lanceolate, deciduous, not imbricated, not amplexicaule	Linear- lanceolate, deciduous, not imbricated, not amplexicaule	Lanceolate to elliptic, marcescent, imbricated, not amplexicaule	Sublinear- lanceolate, marcescent, not imbricated, almost amplexicaule	Lanceolate, marcescent, laxy imbricated, amplexicaule
<b>Floral bracts</b> Size, form	Much shorter than pedicels, filiform	Much shorter than pedicels, filiform	Much shorter than pedicels, ovate or triangular	1–1.5 cm, filiform	1.5–3 mm, filiform
<b>Apical callouses of filaments</b> form, size	Absent	Absent	Spatuliform, longer than anthers	Appendage-like appearance, taller than anthers	Falsiform, as longer than anthers

