



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**Sistemática y filogenia de los complejos *Hechtia guatemalensis*  
*Mez* y *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm.**

**(Hechtioideae: Bromeliaceae)**

Tesis que presenta

Katya Jeanneth Romero Soler

En opción al título de

**MAESTRA EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2017



“...put passion ahead of training. Feel out in any way you can what you most want to do in science, or technology, or some other science-related profession. Obey that passion as long as it lasts. Feed it with the knowledge the mind needs to grow. Sample other subjects, acquire a general education in science, and be smart enough to switch to a greater love if one appears. But don't just drift through courses in science hoping that love will come to you. Maybe it will, but don't take the chance. As in other big choices in your life, there is too much at stake. Decision and hard work based on enduring passion will never fail you.”

Edward O. Wilson, *Letters to a young scientist* (2013).

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca Nacional No. 661387, para realizar los estudios de maestría, por la Beca Mixta No. 291062, para realizar una estancia de Investigación en el Herbario MO del Missouri Botanical Garden, Estados Unidos. Al proyecto # 183281, igualmente financiado por CONACyT, "Filogenia, evolución y biogeografía de *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae), dirigido por la Dra. Ivón Ramírez, por el apoyo en trabajo de laboratorio, campo y herbario.

Al CICY por las instalaciones prestadas y por la Beca de Movilidad estudiantil otorgada para realizar una estancia de investigación en el Herbario TEFH de la Universidad Nacional Autónoma de Honduras.

A mi tutora la Dra. Ivón Ramírez Morillo, por darme la oportunidad de construir mis sueños académicos, por darme la bienvenida y acogerme en un nuevo y extraordinario país, porque se ha preocupado de mi crecimiento académico, profesional y personal, porque las puertas de su oficina siempre han estado abiertas a cualquier duda repentina, por compartir su conocimiento, por su paciencia, por la confianza, por el apoyo constante e incondicional.

Al Dr. German Carnevali, parte de mi comité tutorial, por formar parte de mi formación durante estos dos grandiosos años, por las extraordinarias pláticas, por compartir su conocimiento, por sus valiosas observaciones y correcciones que han fortalecido mi trabajo y este documento.

A la Dra. Claudia Hornung, parte de mi comité tutorial, con quien recorrimos algunas localidades de Hidalgo, apoyando al permitirme revisar el material depositado en el herbario HGOM de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y facilitarme bibliografía, sus comentarios críticos y acertados enriquecieron en gran medida mi desarrollo académico y el de este trabajo.

Al Dr. Juan Pablo Pinzón, parte de mi comité tutorial, quien me asesoró en el manejo de datos moleculares y uso de programas para realizar los análisis filogenéticos, por aclarar mis dudas, por sus valiosos y atinados comentarios y consejos ayudaron a fortalecer este trabajo.

Al Dr. Rodrigo Duno, por ser parte de mi comité revisor de tesis, por facilitarme bibliografía, y por todas las sugerencias y apoyos durante el proceso de la maestría y el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Paul R. House, por guiar mis pasos hacia el maravilloso mundo de la botánica, su pasión por las plantas vivirá en cada uno de los que tuvimos el honor de compartir con él una taza de café y un buen viaje a la montaña.

A la Dra. Lilian Ferrufino, quien me ha brindado su amistad y consejo, por su apoyo y asesoría durante mi estancia en el Herbario TEFH de la Universidad Nacional Autónoma de Honduras, que me permitió visitar las poblaciones de *Hechtia* en Guatemala y Honduras, así como el material depositado en los herbarios TEFH, EAP y BIGU.

Al Lic. Dagoberto Rodríguez, curador del Herbario LAGU del Jardín Botánico La Laguna, quien amablemente nos facilitó información sobre las localidades de *Hechtia* en El Salvador y digitalizo material depositado en el herbario. Igualmente, la Lic. Jenny Menjívar, parte del equipo del Herbario MHES del Museo de Historia Natural de El Salvador, digitalizó y envió material depositado en el herbario.

Al Dr. Mario Veliz, curador del Herbario BIGU de la Universidad de San Carlos de Guatemala, quien me permitió el estudio de las hechtias guatemaltecas.

A la Dra. Virginia Rebolledo, quien amablemente me ayudo a localizar y visitar poblaciones de *Hechtia* en la comunidad de Jalcomulco, Veracruz.

A la Dra. Carolina Granados-Mendoza, Dr. Gerardo Salazar, Dra. María Flores y Dra. Sabina Donadio, quienes atentamente colaboraron para poder realizar trabajo de campo en la búsqueda de *Hechtia caerulea* en la comunidad de Santo Tomas de los Platos, Estado de México.

A la Dra. Olga Martha Montiel, por apoyarme con los gastos de alojamiento en los apartamentos del Missouri Botanical Garden y su colaboración con el papeleo de mi estancia.

A Mary Merello quien cordialmente me recibió y dio la bienvenida al Missouri Botanical Garden.

Al Dr. Gerrit Davidse, quien atentamente me asesoro durante mi estancia en el Herbario MO del Missouri Botanical Garden y apoyo en los trámites del papeleo de mi estancia.

Al Dr. James Solomon curador del Herbario MO, quien amablemente gestionó los préstamos del material de *Hechtia* revisados durante mi estancia en el herbario.

A los técnicos de la Unidad de Recursos Naturales, Néstor Raigoza, Lilia Can, Matilde Ortiz, José Luis Tapia y Silvia Hernández, por su inigualable colaboración, apoyo y consejos durante el desarrollo de este trabajo.

A las chicas de posgrado, Alejandra Arceo, Landy Rodriguez, Vero Gamboa, Liligelia García, Nancy Dzulub por su amabilidad, paciencia y colaboración en la gestión de cada uno de los trámites y solicitudes de beca.

Al Dr. William Cetzal, por su amistad, por facilitarme y guiarme en el uso de algunos programas, por digitalizar material de *Hechtia* durante su gira a Guatemala y colaborar en mi trabajo de campo, por sus consejos y apoyo.

A Edgar Mó y su familia por su extraordinario apoyo y compañía durante mi recorrido por Guatemala, quienes me mostraron la belleza de Cobán, Baja Verapaz.

A Víctor Bocanegra, José Daniel Duarte, Alejandra Garza, José Meza, Alex y Sergio Romero por aventurarse conmigo a buscar a las espinosas hechtias en catrachilandia.

A Aida y David por su hospitalidad durante mi visita a la Ciudad de México, México.

A mis compañeros de la Línea de Sistemática y Florística, y compañeros de Recursos Naturales, por el tiempo compartido y la camaradería.

A las chicas del cubo, Irina Llamas, Stephanie George, Diana Cisneros, Nahlleli Chilpa, Astrid Huechacona, Gabriela Avilés, Dinosca Rondón, Gabriela Palomeque y Claudia Ramírez, por su compañía, apoyo y amistad, por hacerme sentir como en casa.

A Iliam Rivera y Hermes Vega, por compartir el gusto por las plantas, conocimiento y aventuras.

A Ale Garza, mis biolocas, Danny Barahona, Ely Augustinus, Mariela Rodríguez y Mirella

González, mi trípode, Nhering Lobo y Maye, José Daniel y Victor, por su amistad, cariño y apoyo incondicional y omnipresente.

A Jorge Rizo y su familia, por su apoyo constante y cariño.

A mi familia, por apoyarme en cada paso, por acompañarme a la distancia, por amarme.

## **DEDICATORIA**

*A la luz de mi camino, mi madre.*

*A mis amores, David A., Alex y Sergio.*

*A mi padre.*

*Al Dr. P.R. House, con cariño.*



*Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm.

(Basado en K. Romero et al. 1196 , 1197 (CICY). Artista: Alberto Guerra)

---

## ÍNDICE

<b>LISTADO DE FIGURAS</b> .....	<b>iv</b>
<b>LISTADO DE CUADROS</b> .....	<b>ix</b>
<b>RESUMEN</b> .....	<b>x</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>xi</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO I</b> .....	<b>5</b>
ANTECEDENTES.....	5
1. ANTECEDENTES TAXONÓMICOS .....	5
2. ANTECEDENTES FILOGENÉTICOS .....	9
HIPÓTESIS .....	14
OBJETIVO GENERAL .....	14
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	14
ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	15
<b>CAPÍTULO II</b> .....	<b>17</b>
ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS COMPLEJOS <i>HECHTIA GUATEMALENSIS</i> MEZ Y <i>HECHTIA TILLANDSIOIDES</i> (ANDRÉ) L.B. SM. (HECHTIOIDEAE: BROMELIACEAE) ..	17
2.1. INTRODUCCIÓN.....	17
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS. ....	18
2.2.1. Selección de taxones.....	18
2.2.2. Revisión de herbarios .....	19
2.2.3. Trabajo de campo.....	19
2.2.4. Selección de caracteres moleculares.....	20

---

2.2.5. Extracción y amplificación de ADN.....	22
2.2.6. Ensamblaje, alineación de secuencias e integración de matrices .....	23
2.2.7. Estudio morfológico .....	24
2.2.8. Análisis filogenético .....	30
2.3. RESULTADOS.....	32
2.3.1. Características generales de las regiones de ADN .....	32
2.3.2. Prueba de incongruencia .....	32
2.3.3. Análisis filogenético .....	33
2.3.3.1. Análisis de caracteres morfológicos .....	33
2.3.3.2. Análisis de ADN del cloroplasto .....	34
2.3.3.3. Análisis de ADN nuclear .....	39
2.3.3.4. Análisis combinado ADN de cloroplasto y nuclear .....	41
2.3.3.5. Análisis combinado ADN de cloroplasto, nuclear y caracteres morfológicos	42
2.4. DISCUSIÓN.....	46
2.4.1. Monofilia de los complejos <i>Hechtia guatemalensis</i> y <i>H. tillandsioides</i> .....	46
2.4.2. Posición de los complejos <i>Hechtia guatemalensis</i> y <i>H. tillandsioides</i> en Hechtioideae.....	48
2.4.3 Relaciones filogenéticas al interior de los complejos <i>Hechtia guatemalensis</i> y <i>H.</i> <i>tillandsioides</i> .....	49
<b>CAPÍTULO III .....</b>	<b>55</b>
TRATAMIENTO TAXONÓMICO .....	55
3.1. INTRODUCCIÓN .....	55
3.2. MATERIALES Y METODOS .....	56
3.2.1. Delimitación de las especies.....	56
3.2.2. Obtención de caracteres .....	56
3.2.3. Descripciones morfológicas .....	57
3.2.4. Mapas de distribución .....	57
3.2.5. Evaluación del estado de conservación .....	58

---

3.3. RESULTADOS.....	58
3.3.1. Diagnósis de los complejos.....	58
3.3.2. Clave taxonómica .....	59
3.3.3. <i>Hechtia caerulea</i> (Matuda) L.B. Sm. ....	62
3.3.4. <i>Hechtia dichroantha</i> Donn. Sm. ....	69
3.3.5. <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez .....	75
3.3.6. <i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm. ....	87
3.3.7. <i>Hechtia malvernii</i> Gilmartin .....	94
3.3.8. <i>Hechtia purpusii</i> Brandegee .....	101
3.3.9. <i>Hechtia</i> sp. "Hidalgo".....	108
3.3.10. <i>Hechtia tillandsioides</i> (André) L.B. Sm. ....	114
<b>CAPITULO IV .....</b>	<b>120</b>
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS .....	120
4.1. CONCLUSIONES .....	120
4.2. PERSPECTIVAS .....	122
<b>BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>123</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>132</b>
ANEXO 1. INSTITUCIONES DONDE SE ENCUENTRA DEPOSITADO EL MATERIAL EXAMINADO... 132	
ANEXO 2. ESPECÍMENES UTILIZADOS .....	133
ANEXO 3. MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS. ....	137

---

## LISTADO DE FIGURAS

- Figura 1. 1** Distribución de las especies del género *Hechtia* en Megaméxico III (límites en rojo). En negro se indica la distribución de las especies del complejo *Hechtia guatemalensis* (desde Guatemala al norte de Nicaragua); en rosado la distribución de las especies del complejo *H. tillandsioides* (zona del Golfo de México). Modificado de Pech-Cárdenas (2015)..... 7
- Figura 1. 2** Árbol de inferencia bayesiana, valores de soporte bootstrap sobre las ramas y valores de probabilidad posterior bajo las ramas. Los asteriscos indican las subfamilias anteriormente incluidas dentro de Pitcairniodeae. Modificado de Givnish *et al.* 2014..... 10
- Figura 1. 3** Análisis filogenético del género *Hechtia* generado por Jiménez (2014) utilizando caracteres morfológicos y anatómicos, donde se observa el complejo *Hechtia tillandsioides* (HT) (valores de Bootstrap encima de las ramas). (Modificado de Jiménez, 2014). ..... 11
- Figura 1. 4** Análisis filogenético del género *Hechtia* generada por Ramírez *et al.* (en prep.). Árbol consenso estricto a partir de las regiones PRK+indels, espaciador intergénico *rpl32-trnL* + indels y *ycf1* (5') + 6 caracteres morfológicos y sus respectivos valores de bootstrap donde se observan los complejos *H. guatemalensis* (HG) y *H. tillandsioides* (HT) (Modificado de Ramírez *et al.* (en prep.))..... 12
- Figura 2. 1** Puntos de colecta de los especímenes del complejo *Hechtia guatemalensis* utilizados en los análisis moleculares. .... 21
- Figura 2. 2** Puntos de colecta de los especímenes del complejo *Hechtia tillandsioides* utilizados en los análisis moleculares. .... 21
- Figura 2. 3** Alineamiento de una inversión de 6 nucleótidos identificada en la matriz de la región *rpl32-trnL*. .... 24
- Figura 2. 4** Caracteres y estados de carácter morfológicos utilizados en el análisis filogenético. **Tipo de rosetas:** A. Caulescente. B. Acaule. **Tipo de margen foliar:** C. Espinoso. D. Serrulado. **Flores:** E. Pediceladas. F. Sésiles. **Posición del ovario:** G.

---

Ínfero. H. Súpero. **Consistencia de los frutos:** I. Crustácea. J. Papirácea. **Alas en las semillas:** K. Continuas. L. Distales. Fotografías: A-J: K. Romero, K-L: Lilia Can Itzá..... 29

**Figura 2. 5 A.** Árbol consenso estricto de Máxima Parsimonia caracteres morfológicos. **B.** Árbol consenso 50% de mayoría del análisis de IB región *matK-trnK* (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric.* ..... 35

**Figura 2. 6** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de las regiones *rpl32-trnL* (A) e *ycf1-4* (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric.* ..... 38

**Figura 2. 7** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de la región *ycf1-6* (A) y combinado de ADN del cloroplasto (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric.* ..... 40

**Figura 2. 8** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de la región PRK (A) y combinado del ADNcp + ADNn (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric.* ..... 43

**Figura 2. 9** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana integrando evidencia total (caracteres moleculares y morfológicos). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. 45

**Figura 3. 1** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm. A. Polen. B. Semillas. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can ..... 64

---

<b>Figura 3. 2</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia caerulea</i> (Matuda) L.B. Sm. .....	66
<b>Figura 3. 3</b> <i>Hechtia caerulea</i> (Matuda) L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Frutos. D. Roseta. E. Inflorescencia estaminada. Fotografías: K. Romero..	68
<b>Figura 3. 4</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia dichroantha</i> Donn. Sm. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can .....	71
<b>Figura 3. 5</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia dichroantha</i> Donn. Sm....	73
<b>Figura 3. 6</b> <i>Hechtia dichroantha</i> Donn. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Roseta. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero.....	74
<b>Figura 3. 7</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez. A. Semillas. B. Polen. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can.....	78
<b>Figura 3. 8</b> Distribución geográfica y biogeográfica <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez.....	84
<b>Figura 3. 9</b> <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez. Población localidad tipo. A. Frutos. B. Roseta. C. Inflorescencia pistilada. D. Tipo de vegetación donde crece (orillas de Río Motagua). Fotografías: K. Romero.....	85
<b>Figura 3. 10</b> <i>Hechtia guatemalensis</i> Mez. Población de Honduras (Intibucá). A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Roseta. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero. ....	86
<b>Figura 3. 11</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm. A. Polen. B. Semillas. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera, B-D Lilia Can. ....	89
<b>Figura 3. 12</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm....	91
<b>Figura 3. 13</b> <i>Hechtia lundelliorum</i> L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C.	

---

Inflorescencia pistilada. D. Capsulas. E. Roseta. Fotografías: A. C. Leopardi. B-E. K. Romero.....	93
<b>Figura 3. 14</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia malvernii</i> Gilmartin. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera. B-D. Lilia Can. ....	97
<b>Figura 3. 15</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia malvernii</i> Gilmartin.....	99
<b>Figura 3. 16</b> <i>Hechtia malvernii</i> Gilmartin. A. Roseta. B. Flores estaminadas. C. Flores pistiladas. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: A-B, D-E. K. Romero. C. I. Ramírez. ....	100
<b>Figura 3. 17</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia purpusii</i> Brandegeee. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera. B-D Lilia Can. ....	103
<b>Figura 3. 18</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia purpusii</i> Brandegeee....	105
<b>Figura 3. 19</b> <i>Hechtia purpusii</i> Brandegeee. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Frutos. D. Roseta. E. Inflorescencia estaminada. Fotografías: A-B. I. Ramírez. C-E. K. Romero.....	107
<b>Figura 3. 20</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia</i> sp. “Hidalgo”. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar.....	110
<b>Figura 3. 21</b> Distribución geográfica y biogeográfica de <i>Hechtia</i> sp. “Hidalgo”. ....	111
<b>Figura 3. 22</b> <i>Hechtia</i> sp. “Hidalgo”. A. Flores pistiladas. B. Flores estaminadas. C. Inflorescencia estaminada. D. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero. ....	113
<b>Figura 3. 23</b> Caracteres micromorfológicos en <i>Hechtia tillandsioides</i> (André) L.B: Sm. A. Polen. B. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. C. Vista tricomas sobre envés foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera. B-D. Lilia	

---

Can..... 116

**Figura 3. 24** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm..... 117

**Figura 3. 25** *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Inflorescencia estaminada. D. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: I. Ramírez..... 119

---

## LISTADO DE CUADROS

<b>Cuadro 2. 1.</b> Regiones del cloroplasto y nuclear, combinación de iniciadores y fuentes de información, utilizados para este estudio. ....	22
<b>Cuadro 2. 2.</b> Condiciones de PCR utilizadas en la amplificación de las diferentes regiones de ADNcp y ADNn. ....	23
<b>Cuadro 2. 3.</b> Información sobre las regiones de ADN utilizadas en el análisis. PB= Pares de bases (incluyendo indels); SC= Sitios constantes; SV= Sitios variables; PI= Sitios parsimoniosamente informativos; # terminales= número de terminales utilizadas de las 69 propuestas. ....	32
<b>Cuadro 2. 4.</b> Resultados de la prueba de ILD para marices de diferentes regiones de ADN. ....	33

---

## RESUMEN

El género megamexicano *Hechtia* está conformado por varios complejos, dos de los cuales destacan por sus características morfológicas, ecológicas y biogeográficas, llamados, complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*. El primero está formado por tres especies extramexicanas (desde Guatemala hasta el norte de Nicaragua), el segundo comprende cuatro taxas formalmente descritas restringidas a la vertiente central del Golfo de México, al norte del Istmo de Tehuantepec. El objetivo de este trabajo es someter a prueba las siguientes hipótesis: considerando sus características morfológicas y su distribución geográficas, ambos complejos son grupos monofiléticos; basado en su morfología, el complejo *H. guatemalensis* es hermano del resto de las especies de *Hechtia*; y ya que la mayoría de las especies del género poseen rangos ecológicos y geográficos estrechos, proponemos que especies que han sido circunscritas como de amplia distribución y morfológicamente variables, estarán compuesta por un número mayor de taxa, más estrechamente distribuidas y circunscritas (crípticas). Para someter a prueba estas hipótesis, se realizó trabajo de campo extensivo. Se analizaron 23 caracteres estructurales e información de secuencias de ADN de cloroplasto (*matK-trnK*, *rpl32-trnL*+ indels, fragmentos 4 y 6 del gen *ycf1*) y ADN nuclear (región PRK). El análisis incluyó 69 terminales, incluyendo todas las especies asignadas a estos grupos (de varias poblaciones por especie), y 41 especies de *Hechtia* y 11 de seis subfamilias de Bromeliaceae como grupo externo. Las diferentes matrices fueron analizadas por separado y en conjunto bajo Máxima Parsimonia e Inferencia Bayesiana. Los análisis rescatan tres clados con alto soporte, uno que corresponde a todo el grupo externo de *Hechtia* y uno para cada grupo de los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides*; sin embargo la posición de estos clados dentro de Hechtioideae no fue resuelta. Debido a sus distintividad morfológica y biogeografía coherente, se propone tratar a cada uno de los clados como un género distinto. El nombre *Bakerantha* L.B. Sm. está disponible para el complejo *H. tillandsioides*, que se caracteriza por la presencia de hojas con márgenes serrulados, inflorescencia central con cientos de flores con pedicelo grácil, sépalos y pétalos delgados y papiráceos, ovario súpero con frutos recurvados; este clado está formado por cinco especie restringidas a México, una de ellas no se ha propuesto formalmente. El clado *H. guatemalensis*, compuesto por tres especies, está definido por la presencia de hojas suaves y de menor succulencia, espinas no pungentes, flores sésiles, ovario ínfero, frutos capsulares loculicidas y erectos a péndulos, formado por tres especies endémicas a Centroamérica. El tratamiento taxonómico incluye claves para las especies, iconografía pertinente, discusión de afinidades y evaluaciones del estado de conservación de las especies que conforman cada complejo.

---

## ABSTRACT

The Megamexican genus *Hechtia* is composed of several species complexes, two of which are remarkable for their morphological, ecological, and biogeographical characteristics, namely, the *H. guatemalensis* spp.-complex and the *H. tillandsioides* spp.-complex. The first is composed entirely of three described extra-Mexican species (ranging from Guatemala in northern Nicaragua) whereas the second comprises four formally described taxa restricted to the Gulf Drainage in central México, north of the Tehuantepec Isthmus. The main goals of this project are to test the following hypotheses: Due to their intrinsic morphological features and geographically coherent distribution, both species complexes are monophyletic entities; based upon its distinctive morphology, the *H. guatemalensis* spp.-complex is sister to the remaining of the genus; and because most *Hechtia* species feature narrow ecological and geographical ranges, we predict that the few members of the genus that have been circumscribed as widely ranging and morphologically variable, will be composed of several, more narrowly distributed and circumscribed (cryptic) taxa. To test these hypotheses, extensive field work was carried out. Then, we analyzed cladistically 23 structural characters as well as sequence information from several regions of plastid (*matK-trnK*, *rpl32-trnL*+ indels, fragments 4 & 6 of *ycf1*) and nuclear DNA (the PRK region). The analysis included 69 terminals, accounting for all the ingroup taxa (from several populations per species) and 41 *Hechtia* spp. and 11 representatives of six subfamilies as outgroups. The several data matrices were analyzed separately as well as in combination under Maximum Parsimony and Bayesian Inference. The analyses recovered three strongly supported clades, one composed of all outgroup *Hechtia* spp. and one each for the *H. guatemalensis* and *H. tillandsioides* species complexes; however, the position of these clades within Hechtioideae was not resolved. On account of their morphological distinctiveness and biogeographical coherence, here we propose to treat each of the ingroup clades as distinct genera. The name *Bakerantha* L.B. Sm. is available for the *H. tillandsioides* species complex, which is readily diagnosed by leaves with serrulate margins, central inflorescences bearing hundreds of flowers on thin pedicels, narrow, papyraceous petals and sepals, superior ovaries developing into recurved capsules; this clade is composed probably by five species-level taxa restricted to Mexico, one of which is yet to be formally proposed. The *H. guatemalensis* species complex, composed of three species-level taxa, is defined by its soft, slightly succulent leaves, non-pungent spines, sessile, epigynous flowers, loculicidal, erect to pendent capsules. The taxonomic treatment includes keys to the species, pertinent iconography, discussions of affinities and conservation assessments for each species in both complexes.

## INTRODUCCIÓN

El género *Hechtia* Klotzsch es uno de los mayores representantes de la familia Bromeliaceae en el territorio mexicano. Tradicionalmente, el género estaba incluido en la subfamilia Pitcairnioideae, una de las tres subfamilias reconocidas en la taxonomía de Bromeliaceae (Smith y Downs, 1974; Mez, 1935). Recientemente Givnish *et al.* (2007) proponen la existencia de ocho subfamilias a partir de nueva evidencia molecular, ubicando al género *Hechtia* dentro de Hechtioideae.

La subfamilia Hechtioideae es un clado monotípico con un solo género reconocido a la fecha, *Hechtia* (Givnish *et al.*, 2007). En cuanto al surgimiento del género Givnish *et al.* (2011) proponen que el ancestro de *Hechtia* apareció hace 16.2–15.2 millones de años (Ma) e invadió Centroamérica, donde las especies comenzaron a diferenciarse hace 10.3 Ma. Teniendo en cuenta el origen de la familia en el Escudo Guayanés, se proponen dos hipótesis para explicar cómo *Hechtia* colonizó las zonas áridas de Centroamérica; estas hipótesis incluyen dispersión a larga distancia directa, tomando en cuenta la formación del Istmo de Panamá hace 3.1–4.4 Ma, o vía el hábitat árido en las Antillas Menores y Mayores o a través de las laderas occidentales de los Andes (Givnish *et al.*, 2011); sin embargo, la ausencia del género en éstas últimas apoya la hipótesis de dispersión directa, apoyada por nueva evidencia que sugiere varios intercambios de biota antes del cierre total del Istmo de Panamá que fue hace aproximadamente 6 Ma (Bacon *et al.*, 2015).

Hechtioideae es endémica a Megaméxico III (*sensu* Rzedowski, 1991) donde cuenta con un aproximado de 78 especies (Ramírez *et al.*, 2016), las cuales se distribuyen desde el sureste de Texas (USA) hasta el norte de Nicaragua (Ramírez *et al.*, 2012; Espejo-Serna *et al.*, 2007). *Hechtia* es el segundo género de Bromeliaceae en relación al número de especies endémicas a México después de *Tillandsia* (237; Tillandsioideae) (Villaseñor, 2016) y, solamente, hasta la fecha, cuatro de sus especies se encuentran en Centroamérica. La mayoría de las especies del género tienen distribución restringida (limitadas geográficamente a uno o pocos sitios), posiblemente debido a la poca vagilidad de las semillas (Pech-Cárdenas, 2015) y a la existencia de barreras geográficas que impiden su dispersión o bien, combinaciones únicas en requerimientos climáticos y edáficos (Burt-Utley *et al.*, 2011).

*Hechtia* fue descrita por el naturalista alemán Johann Friedrich Klotzsch (1835), quien asignó a *Hechtia stenopetala* Klotzsch como especie tipo. El género se caracteriza por presentar hierbas arrosetadas, dioicas o funcionalmente dioicas (excepto *H. gayorum* L. W. Lenz que presenta trimonoecia), las hojas son suculentas con márgenes espinosos o serrados, la inflorescencia es terminal o lateral, con flores unisexuales que pueden ser sésiles o pediceladas, fragantes o no, sépalos libres, los pétalos libres o connados en la base, el ovario puede ser súpero o ínfero con el estigma sésil, los frutos son una cápsula septicida o loculicida y las semillas aladas (Ramírez *et al.*, 2014; Espejo-Serna *et al.*, 2005). El género incluye plantas terrestres o rupícolas que crecen mayormente sobre suelos calcáreos o volcánicos en bosque húmedo, bosque pino-encino, selva baja caducifolia y matorral xerófilo (Pech-Cárdenas, 2015; Ramírez *et al.*, 2011).

El estudio de *Hechtia* ha sido uno de los más problemáticos en la familia Bromeliaceae debido a su dioicismo. La mayoría de los taxones han sido descritos a partir de plantas femeninas, principalmente de plantas con frutos, o masculinas, ya que en ocasiones se colectan individuos de un solo sexo, por lo que las descripciones originales no son diagnósticas, pudiendo aplicarse a otras especies. Sumado a esto, la poca representatividad de las colecciones de herbario donde muchas de las muestras son fragmentarias (Ramírez, 2008; Espejo-Serna *et al.*, 2005). Ejemplo de esta problemática es *H. tillandsioides*, descrita a partir de una planta con flores estaminadas, cultivada y sin datos precisos de su localidad original. La poca información que se registra al momento de colectar un espécimen también forma parte de la problemática, muchos de estos datos son importantes para la determinación de los taxones, como ser el tipo de desarrollo de la inflorescencia (lateral o terminal), el color de las flores, la textura y color de las hojas, fragancias, etc.

La mayoría de los estudios donde se hace referencia al género son listados o floras regionales o nacionales. Ha sido posible agrupar a las especies del género basándose en caracteres que las agrupen dentro de complejos (*sensu* Ramírez *et al.*, en prep.); en este sentido se han realizado estudios fenéticos del complejo *Hechtia podantha* (Martínez, 2008) y filogenéticos del complejo *H. glomerata* (Jiménez, 2014, 2011) a partir de caracteres morfológicos y anatómicos. Un estudio preliminar del género propone la agrupación de las especies dentro de complejos definidos por caracteres morfológicos

compartidos, basándose en evidencia morfológica y anatómica, observación de las especies en campo y cultivo, revisión de literatura y análisis cladísticos de las regiones del espaciador intergénico *rpl32-trnL* y el intrón *trnK* del ADN del cloroplasto (Ramírez *et al.*, en prep.).

En este trabajo se pretende realizar una revisión del clado que Ramírez *et al.* (en prep.) hipotetizan como el clado ancestral de la subfamilia Hechtioideae. Dicho clado está formado por dos complejos, nombrados *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, esperamos delimitar las especies que conforman dichos complejos, especialmente las especies agrupadas en el complejo *H. guatemalensis* que han sido poco conocidas y se encuentran en la distribución más al sur del género. Adicionalmente, se pretende someter a prueba la monofilia de los complejos propuestos por los autores, así como conocer las relaciones filogenéticas entre las especies que conforman estos complejos.



## CAPÍTULO I

### ANTECEDENTES

Los antecedentes serán abordados a partir de dos aspectos, una revisión acerca de la taxonomía y distribución registradas para las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, y acerca de los análisis filogenéticos realizados en el género *Hechtia* hasta el momento.

En la filogenia propuesta por Ramírez *et al.* (en prep.) se recupera la monofilia de Hechtioideae y se forman un serie de clados, entre los cuales se encuentran los formados por los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, ambos con buen soporte. El complejo *H. guatemalensis* agrupa plantas con rosetas grandes (50–150 cm de diámetro), los márgenes de las hojas con espinas no pungentes, inflorescencia central, cerca de 2 m larga con numerosas flores, el pedicelo floral ausente o inconspicuo, los pétalos blancos y/o bicolor y el ovario ínfero. Ramírez *et al.* (en prep.) proponen que dentro de este complejo se agrupan las especies *Hechtia dichroantha* Donn. Sm., *H. guatemalensis* Mez y *H. malvernii* Gilmartin. Por otra parte, el complejo *H. tillandsioides* contiene especies con hojas de márgenes diminutamente serrados, la inflorescencia es central con cientos de flores pediceladas, pedicelo grácil, los pétalos blancos, cerúleos o lilas, pétalos y sépalos delgados y papiráceos y un ovario súpero. Se propone que este complejo incluye, a la fecha, a *H. caerulea* (Matuda) L.B. Sm., *H. lundelliorum* L.B. Sm., *H. purpusii* Brandegees y *H. tillandsioides* (André) L.B. Sm. (Ramírez *et al.*, en prep.).

### 1. ANTECEDENTES TAXONÓMICOS

Las especies que forman el complejo *Hechtia guatemalensis* se encuentran distribuidas en el área que comprende Megaméxico II (México hasta el norte de Nicaragua), en las regiones biogeográficas Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico. Smith (1958) en la Flora de Guatemala registra tres especies para el país: *H. dichroantha*, *H. guatemalensis* y *H. glomerata* Zucc. Adicionalmente Gilmartin (1965) registra una especie más para la región Centroamericana, *H. malvernii*. Sin embargo, en trabajos recientes Espejo-Serna *et al.* (2010) y Jiménez (2014, 2011) confinan a *H. glomerata* a México.

*Hechtia dichroantha* fue descrita por Donnell Smith (1906) a partir de un espécimen con

---

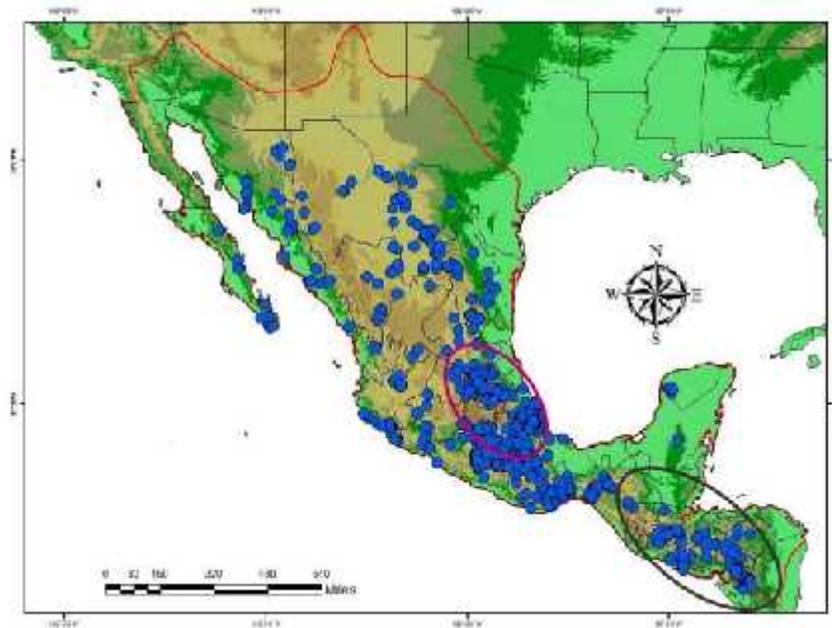
flores estaminadas colectado por el estadounidense Orator Fuller Cook (*O.F. Cook s.n.*, US!) en Baja Verapaz, Guatemala. Esta especie se ha reportado para Guatemala y Honduras (Nelson, 2008; Utley y Burt-Utley, 2001; Burt-Utley y Utley, 1994; Smith y Downs, 1974; Gilmartin, 1965; Smith, 1958), e incluye plantas litófitas con brácteas florales y sépalos de color rojo que forman colonias en bosques de pino o bosques de pino-encino.

*Hechtia guatemalensis* fue descrita por Mez (1906) a partir de un espécimen con flores estaminadas colectado por el sueco Henri Pittier François (*Pittier 137*, US!) en San Bernardo, Guatemala, sugiriendo como especie afín a la especie mexicana *H. suaveolens* E. Morren ex Mez. *Hechtia guatemalensis* ha sido registrada en El Salvador, Guatemala, Honduras, México y Nicaragua (Nelson, 2008; Utley y Burt-Utley, 2001; Burt-Utley y Utley, 1994; Espejo *et al.*, 1994; Espejo-Serna y López-Ferrari, 1994; Molina, 1975; Smith y Downs, 1974; Gilmartin, 1965; Smith, 1958), siendo la especie con mayor distribución del complejo. A pesar de que esta especie ha sido registrada para México, las publicaciones que reportan a esta especie como Burt-Utley y Utley (1994), Espejo-Serna y López-Ferrari (1994), Gilmartin (1965), carecen de especímenes de respaldo. Esta especie incluye plantas litófitas, algunas veces terrestres, que forma densas colonias en selvas bajas caducifolias.

Smith (1961) comenta que Standley y Williams etiquetaron especímenes de *Hechtia dichroantha* y *H. guatemalensis* bajo tres diferentes nombres sin publicar (*H. microcarpa* Standl. & L. Wms., *H. rupium* Standl. & L. Wms., *H. valerii* Standl. & L. Wms.), donde no se explica cuáles son los caracteres que separan tales especies. Smith sugiere que al comparar *H. dichroantha* y *H. guatemalensis* con las especies propuestas por Standley y Williams, éstas se diferencian por el tamaño de las ramas, densidad de las flores y forma y tamaño de los frutos. Sin embargo, propone que estas diferencias se deben a intergradación y podría ser variación dentro de las poblaciones de las especies.

*Hechtia malvernii* solo ha sido registrada para Honduras (Nelson, 2008; Utley y Burt-Utley, 2001; Burt-Utley y Utley, 1994; Molina, 1975; Smith, 1974; Gilmartin, 1965). Fue descrita por Gilmartin (1965), a partir de un espécimen con frutos colectado en El Paraíso, Honduras (*Gilmartin 966*, US!). Se diferencia de *H. guatemalensis* (*sensu* Gilmartin, 1965)

por la presencia de inflorescencia 1-dividida (bipinnada *sensu* Gilmartin) con ramas más largas, débiles y reflejadas, hojas más cortas hasta de 50 cm y sépalos hasta de 3 mm de largo. Otros autores sugieren que las inflorescencias pistiladas de *H. guatemalensis* también son 1-dividida, y la única diferencia entre ambas especies es el largo de las ramas laterales pistiladas, sugiriendo que *H. malvernii* debe mantenerse como una especie diferente hasta que más material sea revisado (Burt-Utley y Utley, 1994). Esta especie se encuentra formando colonias sobre rocas en bosques de pino.



**Figura 1. 1** Distribución de las especies del género *Hechtia* en Megaméxico III (límites en rojo). En negro se indica la distribución de las especies del complejo *Hechtia guatemalensis* (desde Guatemala al norte de Nicaragua); en rosado la distribución de las especies del complejo *H. tillandsioides* (zona del Golfo de México). Modificado de Pech-Cárdenas (2015).

No existen trabajos actuales que incluyan las poblaciones que comprenden la distribución más al sur del género *Hechtia*, la única información es la disponible en floras y listados. Ramírez (2015 com. pers.) sugiere que es necesario un estudio detallado dentro de las poblaciones de *H. guatemalensis*, donde posiblemente exista más de una especie, considerando la limitada distribución geográfica de la mayoría de las especies de *Hechtia*. Adicionalmente, es necesario contar con descripciones más precisas y completas sobre

---

las especies de este complejo, ya que han sido poco documentadas en su área de distribución; este paso sería importante para entender como las especies del género lograron diversificarse en las zonas secas de Centroamérica (Megaméxico II).

En el caso de las especies que se agrupan en el complejo *Hechtia tillandsioides*, las cuatro especies propuestas se distribuyen en México (figura 1.1), en las regiones biogeográficas Eje Volcánico Transmexicano, Provincia Veracruzana y Sierra Madre Oriental. *Hechtia tillandsioides* fue descrita por el francés Édouard-François André (1889, K) como *Bakeria tillandsioides* a partir de una muestra estaminada de una planta en cultivo, sugiriendo a Brasil (Brésil) como país de origen de la especie. Smith (1934) transfiere la especie al género *Bakerantha*, ya que el nombre *Bakeria* ha sido utilizado por Seemann (1864) para nombrar un género de la familia Araliaceae. Más tarde, L. B. Smith (1951) transfiere la especie al género *Hechtia*, debido a las similitudes entre los especímenes tipo de *H. purpusii* y *B. tillandsioides* (dioicismo y el margen de las hojas serradas), asignando a *H. purpusii* como sinónimo de *H. tillandsioides*. Colombia también fue sugerido como lugar de procedencia de *H. tillandsioides* (Smith, 1951; Baker 1889); este detalle ha causado confusión, ya que no se conoce con precisión la procedencia del material que sirvió como tipo a *H. tillandsioides*, sin embargo se tiene claro que es procedente de México. Espejo-Serna *et al.* (2010) asignan *Hechtia caerulea* como sinónimo de *H. tillandsioides* y sugieren que el tipo proviene de una localidad desconocida en México. La especie ha sido registrada en bosque tropical caducifolio y subcaducifolio sobre riscos y taludes en Hidalgo, México, Puebla, Querétaro, Veracruz (Pech-Cárdenas, 2015; Hornung-Leoni y Pintado-Peña, 2011; Espejo-Serna *et al.*, 2010; Espejo-Serna y López-Ferrari, 1994; Smith y Downs, 1974).

Townshend S. Brandege (1920) describió *Hechtia purpusii* a partir de una muestra pistilada colectada por el alemán Carl A. Purpus (C.A. Purpus 8420, GHI, NY!, UC!, US!) en Veracruz. Smith (1961, 1951) y Smith y Downs (1974) colocan a *H. purpusii* como sinónimo de *H. tillandsioides*, mientras que Espejo-Serna *et al.* (2005, 2004) reconocen a *H. purpusii* como una especie diferente a *H. tillandsioides* y le asignan como sinónimo a *H. lindmanioides* L.B. Sm., encontrándose en la selva baja caducifolia de Veracruz.

*Hechtia lundelliorum* fue descrita por Smith (1938) a partir de material pistilado colectado

---

por los estadounidenses Cyrus L. y Amelia A. Lundell (*C.L. Lundell y Amelia A. Lundell* 7265, MICH!) en Tamazunchale, San Luis Potosí. La especie se ha registrado en Hidalgo, San Luis Potosí y Querétaro (Hornung-Leoni y Pintado-Peña, 2011; Espejo-Serna *et al.*, 2010; López-Ferrari *et al.*, 2010; Espejo-Serna y López-Ferrari, 1994).

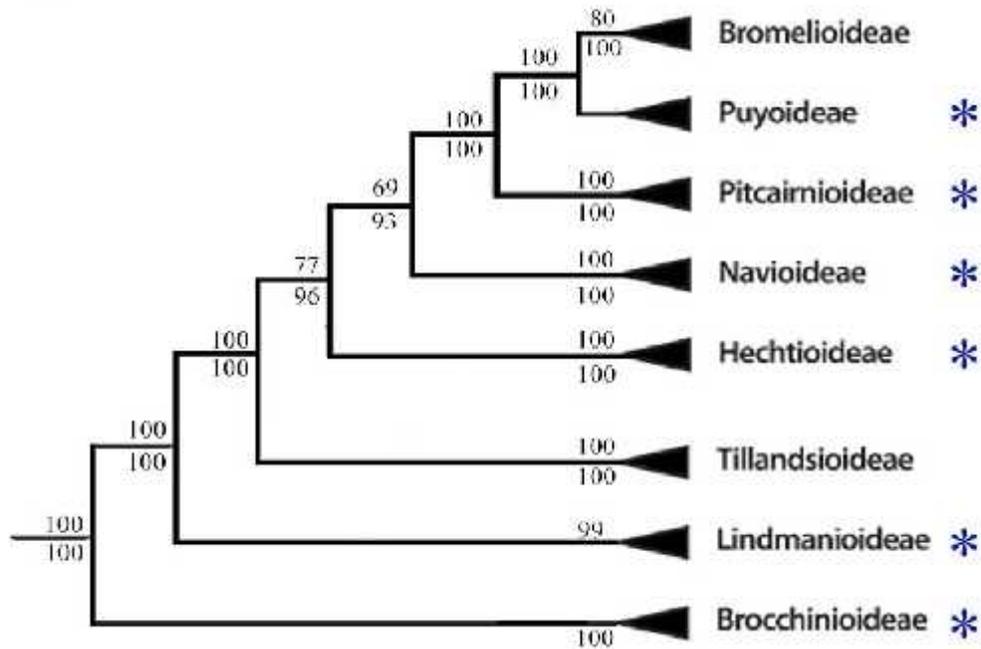
*Hechtia caerulea* fue descrita por Eizi Matuda (1965) como *Niveophyllum caeruleum*; el material tipo fue colectado (*E. Matuda* 37440, MEXU!) en el Estado de México. La descripción se realizó a partir de un espécimen con flores estaminadas, con esta especie el autor propuso un nuevo género para la ciencia, ubicandolo dentro de las Liliáceas, según Matuda su inflorescencia y composición floral es similar al de los géneros de dicha familia. Smith (1972) propuso una combinación nueva para *Niveophyllum caeruleum* transfiriéndola a la familia Bromeliaceae y al género *Hechtia*, asignándole a *H. integerrima* M.B. Foster como sinónimo. La especie se ha registrado en San Luis Potosí, México y Guerrero (Pulido-Esparza *et al.*, 2004; Espejo-Serna y López-Ferrari, 1994).

En cuanto a la distribución de las especies que conforman los complejos de interés, Pech-Cárdenas (2015) propone la distribución de las especies dentro de las siguientes provincias biogeográficas: complejo *Hechtia guatemalensis* en las provincias Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico, mientras que el complejo *H. tillandsioides* se distribuye en las provincias del Eje Volcánico Transmexicano, Provincia Veracruzana y Sierra Madre Oriental. Según Pech-Cárdenas (2015) el 86% de las especies de *Hechtia* se encuentran restringidas a uno o dos estados, dentro de las pocas especies de amplia distribución se encuentran *H. tillandsioides* registrada en las provincias Sierra Madre Oriental y la Provincia Veracruzana, en las cuales se encuentran los estados de Hidalgo, Puebla y Querétaro, y *H. guatemalensis* registrada en la provincia de las Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico, que abarcan el territorio centroamericano.

## 2. ANTECEDENTES FILOGENÉTICOS

La mayoría de los estudios filogenéticos realizados en Bromeliaceae han sido enfocados en la delimitación y entendimiento de las relaciones dentro de la familia. En este sentido, el género *Hechtia* anteriormente se encontraba circunscrito a la subfamilia Pitcairnioideae, caracterizada por la presencia de plantas generalmente terrestres, arrosetadas, las hojas con márgenes espinosos, ovario súpero, los frutos capsulares y semillas con alas

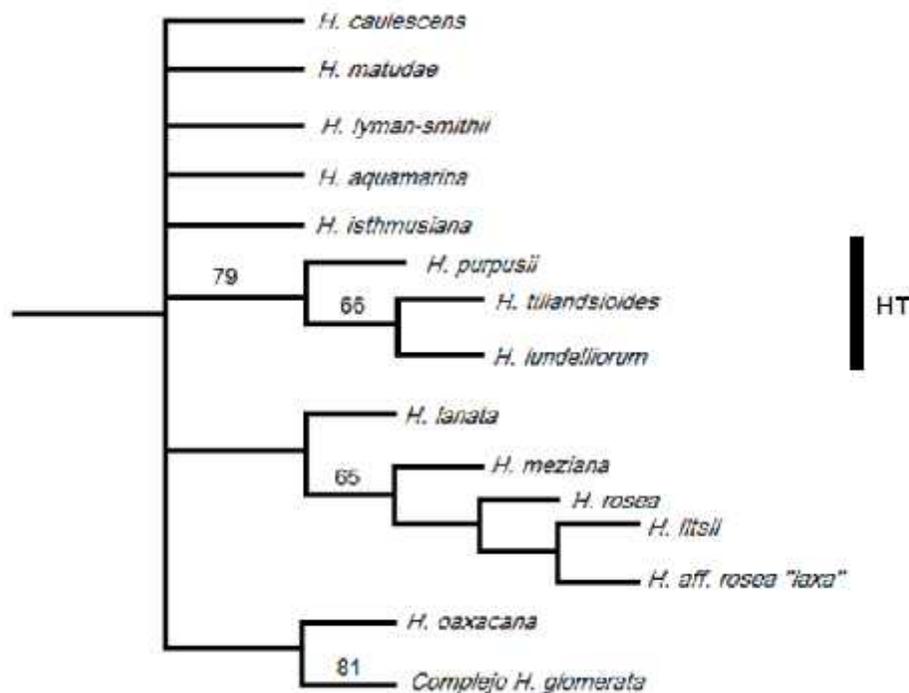
reducidas. *Hechtia* fue ubicada dentro de la tribu Puyaea junto con *Encholirium* Mart. ex Schult., *Puya* Molina, *Dyckia* Schult. f. y otros géneros, debido a similitudes en caracteres morfológicos (hojas fuertemente espinosas, suculentas, etc.) y anatómicos (esclerenquima hipodérmico, tejido almacenador de agua periférico e interno) (Varadarajan y Gilmartin, 1988; Mez, 1935).



**Figura 1. 2** Árbol de inferencia bayesiana, valores de soporte bootstrap sobre las ramas y valores de probabilidad posterior bajo las ramas. Los asteriscos indican las subfamilias anteriormente incluidas dentro de Pitcairnioideae. Modificado de Givnish *et al.* 2014.

Estudios posteriores han sometido a prueba la monofilia de las subfamilias propuestas por Mez (1935) y Smith y Downs (1974). Ranker *et al.* (1990), a partir de sitios de restricción de ADN del cloroplasto sugieren que Pitcairnioideae no es un grupo natural (monofilético). Posteriormente Horres *et al.* (2000) proponen a *Brocchinia* Schult. f. ex Schult. & Schult. f. y *Ayensua* L.B. Sm. como hermanos de todas las Bromeliaceae utilizando el intrón *trnL* (UAA), donde en el resto de la familia se observa una politomía formada por tres linajes, uno de ellos conformado por *Hechtia*, reforzando la hipótesis sobre la polifilia de Pitcairnioideae. Crayn *et al.* (2004) utilizando regiones de ADN del cloroplasto (*matK* + intrón *rps16*) evalúan el papel del epifitismo y las rutas fotosintéticas en la diversificación

de la familia, encontrando que la fotosíntesis CAM y demás caracteres vegetativos asociados a los hábitats xéricos y altamente presentes en Pitcairnioideae, son producto de convergencia evolutiva. En dicho análisis, también se propone a *Hechtia* y a la subfamilia Tillandsioideae como un clado, sin embargo, esta relación está pobremente sustentada (54% de bootstrap). Recientemente, Givnish *et al.* (2014, 2011, 2007) utilizando mayor evidencia de ADN del cloroplasto (*atpB-rbcL*, *matK*, *ndhF*, *psbA-trnH*, *rpl32-trnL*, *rps16*, *trnL* intron, *trnL-trnF*), proponen la existencia de ocho subfamilias en Bromeliaceae, donde el género *Hechtia* surge como un grupo monofilético y único miembro de la subfamilia Hechtioideae y, hermana de un clado que incluye a Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae y Bromelioideae (figura 1.2).

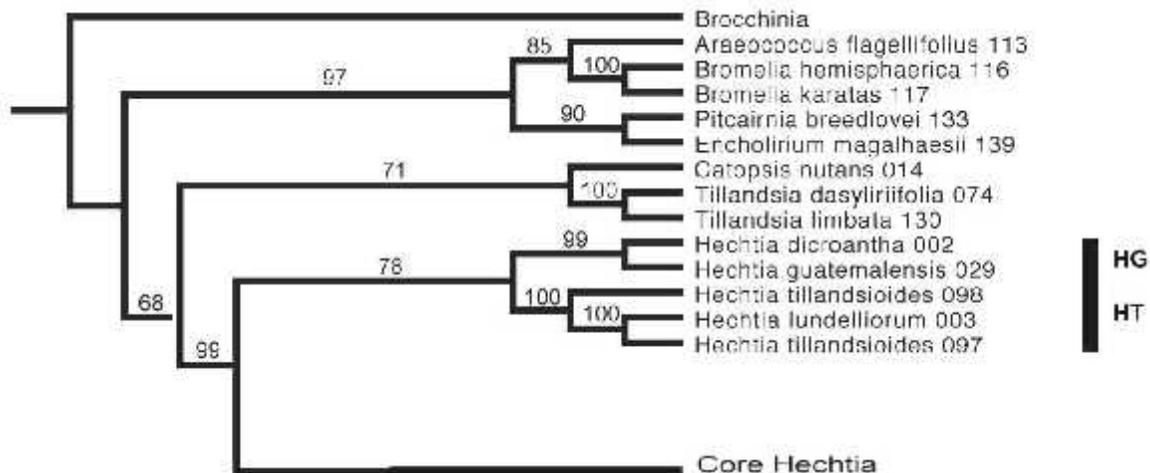


**Figura 1. 3** Análisis filogenético del género *Hechtia* generado por Jiménez (2014) utilizando caracteres morfológicos y anatómicos, donde se observa el complejo *Hechtia tillandsioides* (HT) (valores de Bootstrap encima de las ramas). (Modificado de Jiménez, 2014).

Adicionalmente, se han podido observar relaciones infragenéricas en Hechtioideae, en particular, en estudios utilizando evidencia molecular, en los cuales se incluyen más de dos especies de *Hechtia* (*H. glabra*, *H. lindmanioides*, *H. glomerata* y *H. guatemalensis*),

donde *H. guatemalensis* resulta hermana del resto de especies (Givnish *et al.* 2011; Crayn *et al.*, 2004). Jiménez (2014) por otro lado, realiza un análisis filogenético basado en caracteres morfológicos y anatómicos de 34 especies de *Hechtia*, y encuentra al complejo *H. tillandsioides* como un grupo monofilético, incluyendo a *H. lundelliorum*, *H. purpusii* y *H. tillandsioides* y, encuentra a *H. lundelliorum* y *H. tillandsioides* como especies hermanas (figura 1.3).

Recientemente, en análisis preliminares Ramírez *et al.* (en prep.) proponen una hipótesis filogenética en *Hechtia* basada en datos moleculares de tres regiones de ADN (PRK+indels, espaciador intergénico *rpl32-trnL* + indels y el gen *ycf1* (5')) y 6 caracteres morfológicos, donde los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides* resultan grupos hermanos y forman un clado hermano del resto del género *Hechtia* (figura 1.4). En dicho análisis se incluyen dos especímenes de *H. tillandsioides*, uno proveniente de Querétaro y otro de Puebla, los cuales no aparecen como cercanamente relacionados, dicha relación se esperaría si ambos especímenes pertenecieran a la misma especie. Es necesario la revisión detenida de dichos especímenes para realizar una correcta determinación o bien identificar especies críticas dentro de los grupos.



**Figura 1. 4** Análisis filogenético del género *Hechtia* generada por Ramírez *et al.* (en prep.). Árbol consenso estricto a partir de las regiones PRK+indels, espaciador intergénico *rpl32-trnL* + indels y *ycf1* (5') + 6 caracteres morfológicos y sus respectivos valores de bootstrap donde se observan los complejos *H. guatemalensis* (HG) y *H. tillandsioides* (HT) (Modificado de Ramírez *et al.* (en prep.)).

Según evidencia presentada por Ramírez *et al.* (en prep.), los grupos formados por las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* forman un clado, esta relación no había sido identificada en estudios a nivel de familia donde se han utilizado especies de ambos complejos (Givnish *et al.*, 2014, 2011; Crayn *et al.*, 2004). Se ha propuesto a *H. lindmanioides*, especie aquí considerada como sinónimo heterópico de *H. purpusii*, cercanamente relacionada con *H. glabra* (sinónimo de *H. stenopetala*) (Crayn *et al.*, 2004) o *H. glomerata* (Givnish *et al.*, 2011), consideradas más derivadas dentro del género. Según Jiménez (2014), no existe resolución en cuanto a las relaciones entre diversos clados de *Hechtia*, como se observa en la politomía de la topología producto de caracteres morfológicos, donde se rescatan como grupos naturales los complejos *H. tillandsioides*, *H. rosea* y *H. glomerata*.

En análisis realizados a nivel de familia y subfamilia, la especie *Hechtia guatemalensis* resulta hermana del resto de las especies de *Hechtia*. El área de distribución de *H. guatemalensis* es las zonas áridas de Centroamérica, área donde Givnish *et al.* (2011) sugiere que comenzó la colonización del ancestro de género hace 16.6 Ma. Esta correlación entre las relaciones filogenéticas y distribución de las especies es una fuerte evidencia para sugerir que las especies del área centroamericana podrían formar un grupo ancestral dentro del género.

Se propone someter a prueba la monofilia y posición del clado formado por los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* propuesto por Ramírez *et al.* (en prep.) dentro de la subfamilia Hechtioideae. El entender esto es un paso importante para conocer la delimitación de los complejos y proponer hipótesis sobre como ocurrió la radiación de la subfamilia Hechtioideae en Megaméxico III y la evolución de caracteres. Posteriormente, un estudio de los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides* a partir de análisis integrativo de caracteres micro y macromorfológicos y moleculares que colaboren a la dilucidación de las relaciones dentro de los complejos. Adicionalmente, se pretende realizar una revisión taxonómica de las especies que conforman ambos complejos, que colabore a la identificación inequívoca de los taxones.

## HIPÓTESIS

La posesión del síndrome de caracteres que definen a los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* apareció una sola vez en el género y refleja la ancestría común entre las especies de cada complejo, por lo que los análisis filogenéticos basados en caracteres estructurales (micro y macro morfológicos) y moleculares, deberían recobrar cada grupo como una entidad monofilética, apoyado por una distribución biogeográfica coherente.

El clado que incluye a las especies del área Centroamericana, área donde basado en evidencia molecular se propone ingresó el ancestro de *Hechtia* desde Suramérica, es el clado más ancestral de *Hechtia*.

Considerando que debido a la escasa vagilidad de las semillas, la distribución geográfica de las especies de *Hechtia* tiende a ser restringida a regiones pequeñas, como valles, montañas o cuencas de hidrográficas, las poblaciones ampliamente disjuntas referidas a *Hechtia guatemalensis* y a *H. tillandsioides* deberán mostrar características diferenciales suficientes para ser consideradas especies distintas.

## OBJETIVO GENERAL

- Someter a prueba la monofilia y dilucidar las relaciones filogenéticas y biogeográficas de los complejos *Hechtia guatemalensis* Mez y *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm., mediante el uso de caracteres micro y macro morfológicos y moleculares.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Someter a prueba la monofilia de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *Hechtia tillandsioides* integrando caracteres micro y macromorfológicos y moleculares.

- Someter a prueba la posición de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* dentro de Hechtioideae.

- Determinar el número de especies que conforman los complejos *Hechtia guatemalensis* Mez y *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm.

- Elaborar tratamientos taxonómicos de las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *Hechtia tillandsioides*.

### **ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.**

Para poner a prueba la monofilia y posición filogenética de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, así como conocer las relaciones filogenéticas y correcta delimitación de las especies de ambos complejos, sobre todo aquellas registradas con amplia distribución (*Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*), se realizó un análisis que incluyó un total de 69 terminales, abarcando 17 terminales correspondientes al grupo interno y 52 taxones de grupo externo (representantes de otras subfamilias de Bromeliaceae y un considerable número de especies (41) de otros complejos de *Hechtia*), y dos regiones de ADN del cloroplasto (*rpl32-trnL* y fragmento 6 del gen *ycf1*), y una región de ADN nuclear (PRK), misma utilizadas por Ramírez *et al.* (en prep.), adicionando las regiones *matK-trnK* y el fragmento 4 del gen *ycf1* del ADN del cloroplasto y 22 caracteres morfológicos. Los datos fueron evaluados bajo los paradigmas de Máxima Parsimonia e Inferencia Bayesiana.



## CAPÍTULO II

### ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LOS COMPLEJOS HECHTIA GUATEMALENSIS MEZ Y HECHTIA TILLANDSIOIDES (ANDRÉ) L.B. SM. (HECHTIOIDEAE: BROMELIACEAE)

#### 2.1. INTRODUCCIÓN.

*Hechtia* Klotzsch es un género que agrupa cerca de 83 especies (I. Ramírez, com. pers.) que ocupan selvas bajas caducifolias, bosques húmedos y matorrales xerófilos en la región de Megaméxico III. Estudios recientes enfocados en evidencia molecular han permitido postular su monofilia y aclarar su posición respecto a otras subfamilias en Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2011, 2007, Ramírez *et al.*, en prep.).

Cuando se pretende tener un mejor conocimiento acerca de los organismos y su evolución, los enfoques filogenéticos suelen ser los ideales. En los últimos años, el estudio de pequeños grupos hipotéticos (complejos) han permitido un mejor entendimiento de grupos diversos, integrando diferentes tipos de evidencia (morfológica, molecular y biogeográfica). Entre los ejemplos en Bromeliaceae se encuentran el estudio de los complejos *Hechtia glomerata* (Jiménez, 2014), *Tillandsia macdougallii* (Granados-Mendoza, 2008) y *T. utriculata* (Pinzón *et al.*, 2016), que incluyen un uso amplio y detallado de evidencia morfológica (Jiménez, 2014) o bien una combinación entre evidencia molecular y morfológica (Pinzón *et al.*, 2016; Granados-Mendoza, 2008).

El trabajo de Ramírez *et al.* (en prep.), el cual corrobora la monofilia de Hechtioideae y propone la existencia de una serie de complejos en su interior, es un importante punto de partida para la evaluación de pequeños grupos, tal es el caso de los complejos *Hechtia guatemalensis* (*H. dichroantha*, *H. guatemalensis* y *H. malvernii*) y *H. tillandsioides* (*H. caerulea*, *H. lundelliorum*, *H. purpusii* y *H. tillandsioides*). Dichos complejos tal como han sido definidos por Ramírez *et al.* (en prep.), comprenden especies que comparten una serie de caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, soportado mediante el uso de evidencia molecular, así como un marcado componente biogeográfico.

En este trabajo, se pretende someter a prueba la monofilia de los complejos *Hechtia*

---

*guatemalensis* y *H. tillandsioides* propuestos en la hipótesis de reconstrucción filogenética de Ramírez *et al.* (en prep.) de Hechtioideae. La hipótesis a someter a prueba plantea que las especies distribuidas en México y Centroamérica que comparten las características de los complejos *H. tillandsioides* y *H. guatemalensis*, respectivamente, descienden de un ancestro común, por lo que cada complejo es un grupo monofilético. Tomando en cuenta la premisa de Givnish *et al.* (2011), de que el ancestro del género ingreso por las tierras bajas de Centroamerica y luego colonizó México y la hipótesis de Ramírez *et al.* (en prep.) sobre la monofilia de un clado de los complejos *H. tillandsioides*-*H. guatemalensis*, el estudio de estos dos complejos es un paso importante para proponer hipótesis sobre como ocurrió la radiación de la subfamilia Hechtioideae en Megaméxico III y la evolución de caracteres.

Estas hipótesis serán sometidas a prueba a través de análisis filogenéticos, utilizando evidencia morfológica cualitativa y molecular del ADN del cloroplasto y núcleo. El análisis filogenético incluirá una mayor cantidad de evidencia morfológica y molecular que la utilizada por Ramírez *et al.* (en prep.). La evidencia molecular incluirá las regiones *matK-trnK*, *rpl32-trnL* y fragmentos del gen *ycf1* del ADN del cloroplasto y la región nuclear PRK, todos ellas han demostrado tener caracteres filogenéticamente informativos para sustentar hipótesis filogenéticas en varios grupos dentro de Bromeliaceae (Barfuss *et al.*, 2016; Pinzón *et al.* 2016; Givnish *et al.*, 2014; Granados-Mendoza, 2008). Además, se incluirá una mayor cantidad de especímenes que colaborará a la delimitación de especies y toma de decisiones taxonómicas de las especies que forman los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*.

## **2.2. MATERIALES Y MÉTODOS.**

### **2.2.1. Selección de taxones**

El muestreo consistió en 17 terminales correspondientes al grupo interno, los cuales pertenecen a los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* propuestos por Ramírez *et al.* (en prep.). Como grupo externo se incluyeron 52 taxones, representantes de otras subfamilias: *Brocchinia reducta* Baker (Brocchinioideae); *Cottendorfia florida* Schult. f. (Navioideae); *Catopsis nutans* (Sw.) Griseb., *Tillandsia dasylyriifolia* Baker y *T.*

---

*limbata* Schldl. (Tillandsioideae); *Encholirium magalhaesii* L.B. Sm. y *Pitcairnia breedlovei* L.B. Sm. (Pitcairnioideae); *Puya mirabilis* (Mez) L.B. Sm. (Puyoideae); *Araeococcus flagellifolius* Harms, *Bromelia hemispherica* Lam. y *Bromelia karatas* L. (Bromelioideae), y especies (41) de otros complejos de *Hechtia*. Estos 69 terminales fueron utilizados con el objetivo de someter a prueba la hipótesis filogenética propuesta por Ramírez *et al.* (en prep.) sobre la monofilia y posición del clado formado por los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides*, incorporando los taxones que los autores proponen forman dichos complejos y no fueron considerados en la filogenia propuesta (*H. caerulea*, *H. malvernii* y *H. purpusii*).

Adicionalmente, este análisis permitió resolver las relaciones filogenéticas entre las especies propuestas como parte de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*. Para aquellas especies registradas con amplia distribución, *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides* (figura 2.1-2.2), se tomaron individuos de diferentes poblaciones cuando fue posible su adquisición (no se obtuvo material de individuos de *H. guatemalensis* de Nicaragua y El Salvador).

### 2.2.2. Revisión de herbarios

Se examinó y documentó material de las especies aquí estudiadas mediante visitas a herbarios nacionales y extranjeros (anexo 1). Parte del material examinado también fue obtenido por medio de préstamos interinstitucionales y algunos tipos revisados en la base de datos Global Plants (<https://plants.jstor.org/>).

### 2.2.3. Trabajo de campo

El trabajo de campo incluyó visitas a localidades donde se han registrado especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* (El Progreso, Baja Verapaz y Guatemala, Guatemala; Comayagua, El Paraíso e Intibucá, Honduras) y *H. tillandsioides* (Estado de México, Hidalgo y Veracruz, México), realizando observaciones del hábitat y de características que se pierden al herborizar (coloración, olor, etc.). Adicionalmente, cuando fue posible, flores y frutos fueron preservados en alcohol 70% + glicerina para conservar sus estructuras y ser disectados posteriormente. El material fue fotografiado, herborizado y depositado en los herbarios CICY, HGOM MEXU y TEFH. Material en colecciones vivas también fue

revisado, permitiendo observar aquellas características que se mantienen en las entidades en condiciones *ex situ*.

#### **2.2.4. Selección de caracteres moleculares**

En este estudio se eligieron tres regiones de ADN de cloroplasto *matK-trnK*, *rpl32-trnL* (UAG) y los fragmentos 4 (entre las bases 2565 4104) y 6 (entre las bases 3872 5440) del gen *ycf1*, y un fragmento del gen nuclear *PRK* (cuadro 2.1). El gen *matK* (maturase K) se encuentra en la región larga LSC (long single copy, por sus siglas en inglés) del cloroplasto con un largo de aproximadamente 1,550 pb, localizado entre el intron que separa las región codificante *trnK* (Soltis *et al.*, 1998). Este gen ha sido ampliamente utilizado en análisis filogenéticos a diferentes niveles dentro de Bromeliaceae, tal es el caso de subfamilias (Givnish *et al.*, 2011) o complejos de especies (Aguirre-Santoro *et al.*, 2016; Pinzón *et al.*, 2016). El espaciador intergénico *rpl32-trnL* (UAG) se encuentra en la región corta SSC (short single copy, por sus siglas en inglés) del cloroplasto. Estudios previos han demostrado que este gen presenta gran variabilidad y es útil para análisis filogenéticos, el cual tiene un promedio de 1,018 pb (Shaw *et al.*, 2007). Este espaciador intergénico ha resultado ser muy informativo dentro de Bromeliaceae, habiendo sido utilizado para generar la hipótesis filogenética de la familia (Givnish *et al.*, 2011). El gen *ycf1* (Hypothetical chloroplast open reading frame 1) con aproximadamente 5,500 pb (uno de los más largos en cloroplasto), ha resultado ser altamente variable en Orchidaceae, inclusive mayor que *matK* (Neubing *et al.*, 2009). Recientemente Castello *et al.* (2016) utilizaron el gen *ycf1* en el complejo *Tillandsia capillaris* Ruiz & Pav. (Tillandsioideae) y Barfuss *et al.* (2016) en la revisión taxonómica de la subfamilia Tillandsioideae, obteniendo una gran cantidad de sitios parsimoniosamente informativos. Por otra parte, el gen nuclear de pocas copias *PRK* (Phosphoribulokinase), ha demostrado tener una alta proporción de caracteres filogenéticamente informativos en Bromeliaceae (Barfuss, 2012; Schulte *et al.*, 2009).

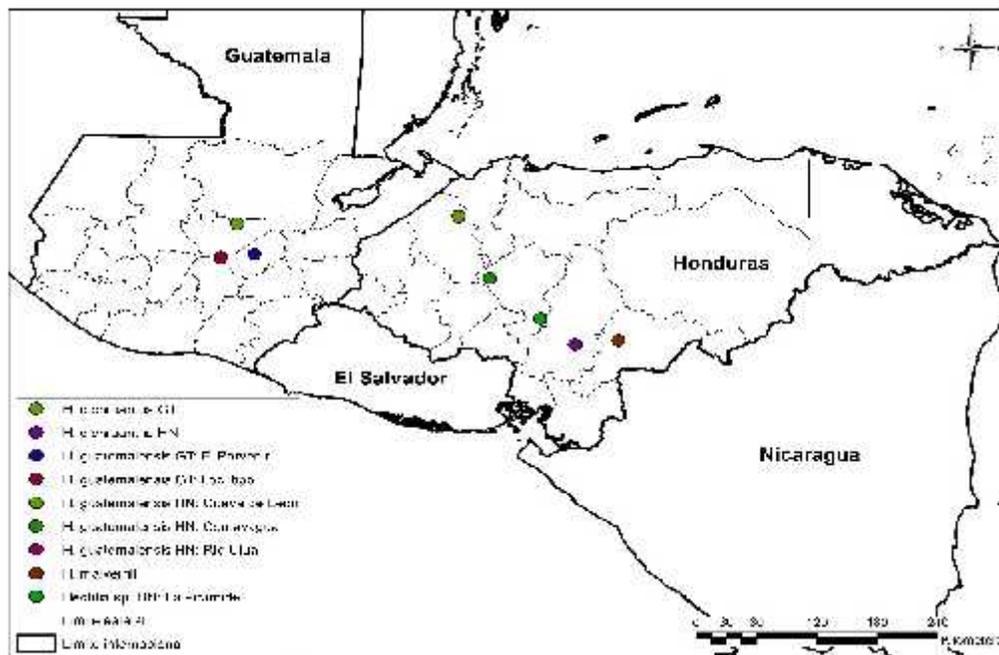


Figura 2. 1 Puntos de colecta de los especímenes del complejo *Hechtia guatemalensis* utilizados en los análisis moleculares.

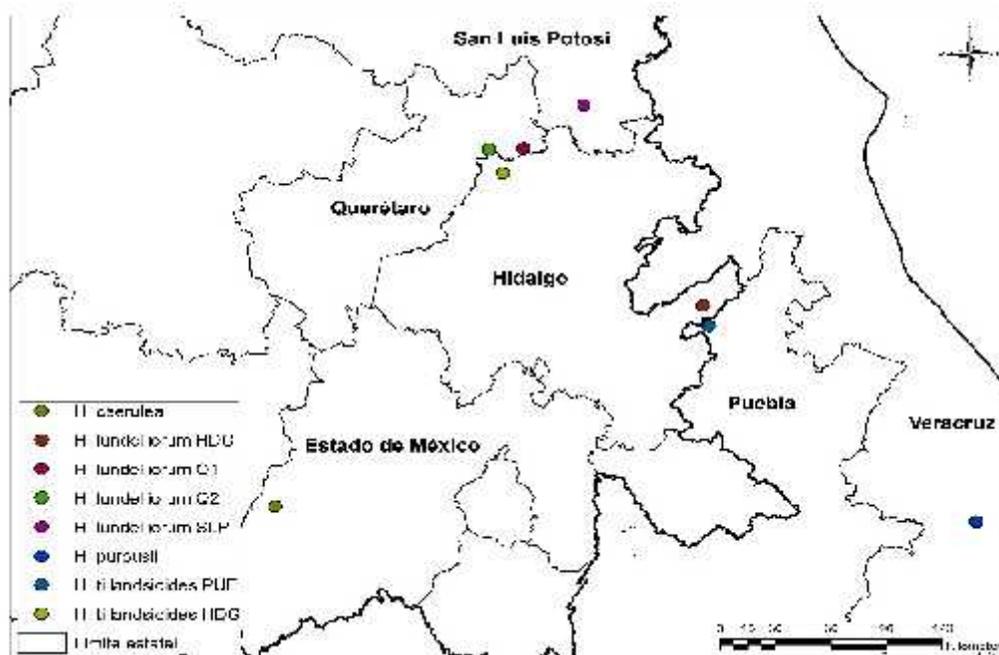


Figura 2. 2 Puntos de colecta de los especímenes del complejo *Hechtia tillandsioides* utilizados en los análisis moleculares.

**Cuadro 2. 1** Regiones del ADN de cloroplasto y del núcleo, combinación de iniciadores y fuentes de información, utilizados para este estudio.

Región	Iniciador	Secuencia	Uso	Fuente
<b>matK-trnK</b>	<i>matK</i> -19F	CGTTCTGACCATATTGCACTATG	Amplificar/ Secuenciar	Molvray <i>et al.</i> , 2000
	<i>trnK</i> -2R	AACTAGTCGGATGGAGTAG	Amplificar/ Secuenciar	Johnson y Soltis, 1995
<b>rpl32-trnL</b>	<i>rpl32</i>	CAGTTCCAAAAAACGTA CTTC	Amplificar/ Secuenciar	Shaw <i>et al.</i> , 2007
	<i>trnL</i>	CTGCTTCCTAAGAGCAGCGT	Amplificar/ Secuenciar	Shaw <i>et al.</i> , 2007
<b>ycf1-4</b>	<i>ycf1</i> -2567f-br	CGTATGTTATTATTCCAATCCCCGA	Amplificar	Castello <i>et al.</i> , 2016
	<i>ycf1</i> -3210f-BRO	GAACAATCACAATCAGGAATCAAATAGAA	Amplificar/ Secuenciar	Barfuss, este estudio
	<i>ycf1</i> -4104r-BRO	CTTCTTCTAGATAATCACTAATAGCTGTACT TACC	Amplificar/ Secuenciar	Barfuss, este estudio
<b>ycf1-6</b>	<i>ycf1</i> -3872f-br	AARTGGCGAAATAGAATCAATCAACG	Amplificar	Castello <i>et al.</i> , 2016
	<i>ycf1</i> -4492f-BRO	TTGATGCATATAAGATTAACCATGGATTA	Amplificar/ Secuenciar	Barfuss, este estudio
	<i>ycf1</i> -5440r-BRO	GAAACGACTGCCATTATTGGTATCA	Amplificar/ Secuenciar	Barfuss, este estudio
<b>PRK</b>	PRK-621f-BROM	TCAGCAATGA*GGTTAAATTTGCATGG	Amplificar	Barfuss, 2012
	PRK-630f-BROM	AAATTTGCATGGAAAATTCAGGTC	Secuenciar	Barfuss, 2012
	PRK-735f-BROM	CTGCAGATCCGCAGAAGAAATATGC	Secuenciar	Schulte <i>et al.</i> , 2009
	PRK-890r-BROM	GGGTATGAGCATGTCAATTTCTCTCC	Secuenciar	Barfuss, 2012
	PRK-1057r-BROM	CTTCAGCATTTGTTGTGTACCTC	Amplificar/ Secuenciar	Barfuss, 2012
	PRK-1069r-BROM	GAAAATTGCRTGCTTCAGCATTTG	Amplificar	Barfuss, 2012

### 2.2.5. Extracción y amplificación de ADN

El tejido vegetal necesario para la obtención de ADN fue adquirido a partir de especímenes cultivados o colectados en campo. La extracción de ADN se realizó con el DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN), siguiendo las especificaciones del fabricante. En algunos casos, se utilizó el método de extracción Mini-Prep CTAB 2X (modificada de Vázquez-Lobo, 1996). Posteriormente, para verificar si la extracción fue exitosa, se realizó una electroforesis en gel de agarosa al 0.5% con bromuro de etidio utilizando 3 µl de muestra, luego se observó a través de un transiluminador UV para verificar la calidad del

ADN.

Para la elaboración de las reacciones en cadena de polimerasa (PCR), se utilizó el siguiente protocolo para un volumen final de 25  $\mu$ l: cada reacción incluyó 2.5  $\mu$ l de Buffer 10x (Invitrogen), 1.85  $\mu$ l de MgCl<sub>2</sub> 50 $\mu$ M (Invitrogen), 0.4  $\mu$ l de dNTP 0.16 mM, 1  $\mu$ l de cada cebador a 0.4  $\mu$ M, 0.2  $\mu$ l de Taq ADN Polimerasa 5 U/  $\mu$ l (Invitrogen), 2  $\mu$ l de ADN y el resto del volumen de dH<sub>2</sub>O. Para la amplificación de *matK-trnK*, *rpl32-trnL* e *ycf1- 4 y 6* se utilizaron 1.5  $\mu$ l de dimetilsulfóxido (DMSO) al 5% y, para PRK 2.5  $\mu$ l BSA al 0.04%. Las condiciones de PCR utilizadas para la amplificación de los cebadores se especifican en el cuadro 2.2. Para verificar si la amplificación fue exitosa, se realizó una electroforesis en gel de agarosa al 1.5% con bromuro de etidio, utilizando 5  $\mu$ l de producto PCR, observándose a través de un transiluminador UV. Posteriormente las muestras fueron enviadas al laboratorio MACROGEN (South Korea; <http://dna.macrogen.com>) para su secuenciación. Los cebadores para la secuenciación fueron los mismos utilizados en la amplificación, con excepción de la región nuclear PRK, donde se enviaron cebadores internos adicionales a los utilizados en la amplificación (PRK-735f-BROM y PRK-890r-BROM).

**Cuadro 2. 2** Condiciones de PCR utilizadas en la amplificación de las diferentes regiones de ADNcp y ADNn.

	Temperatura/Tiempo/No. ciclos							
	<i>rpl32-trnL</i>		<i>ycf1-4y6</i>		<i>matK-trnK</i>		PRK	
Pre-Desnaturalización	95°C/2 m		95°C/2 m		94°C/4 m		95°C/2 m	
Desnaturalización	95°C/30 s	40 ciclos	95°C/30 s	35 ciclos	94°C/1 m	30 ciclos	95°C/30 s	40 ciclos
Alineamiento	62.5°C/30 s		58°C/30 s		51°C/30 s		62°C/30 s	
Extensión	70°C/1.3 m		70°C/1.3 m		72°C/2 m		70°C/1.3 m	
Extensión final	70°C/7 m		70°C/7 m		72°C/7m		70°C/7 m	

### 2.2.6. Ensamblaje, alineación de secuencias e integración de matrices

Las secuencias generadas fueron ensambladas con ayuda del programa Geneious R7 (Kearse *et al.*, 2012). El alineamiento automático de las secuencias se hizo con el

programa MAFFT v7.017 (Kato *et al.*, 2002), bajo la interface gráfica de Geneious R7; posteriormente, este alineamiento se refinó manualmente con la ayuda del editor PhyDe V0.9971 (Müller *et al.*, 2008). Una vez ensambladas y alineadas las secuencias de las diferentes regiones, fueron concatenadas en Mesquite V3.04 (Maddison y Maddison, 2015). En el caso del espaciador *rpl32-trnL* se realizó la codificación de indels (inserciones y deleciones), exceptuando aquellos producto de repeticiones continuas de un solo nucleótido o presentes en un solo individuo (autopomorfias), utilizando la codificación simple propuesta por Simmons y Ochoterena (2000) mediante el programa SeqState V1.4.1 (Müller, 2005). Se encontró una inversión de seis nucleótidos (TATTGT) en la región *rpl32-trnL* de la base 374-379; en este caso el establecimiento de las hipótesis de homología entre secuencias invertidas es incierto, por lo tanto, la alineación se realizó insertando “gaps” para separar dichas regiones invertidas, como se muestra en la figura 2.3.



**Figura 2. 3** Alineamiento de una inversión de 6 nucleótidos identificada en la matriz de la región *rpl32-trnL*.

### 2.2.7. Estudio morfológico

La selección de caracteres se realizó basándose en aquellos que son variables en dos o más de los taxones de interés. Debido al dioicismo presente en el género *Hechtia*, para fines de este estudio los caracteres morfológicos utilizados fueron evaluados por especie, tomando en consideración individuos femeninos y masculinos como un mismo OTU, sin embargo, en algunos casos las codificaciones fueron realizadas por sexo, ya que la variación puede encontrarse en uno solo de los sexos. Estos caracteres fueron tomados de estructuras vegetativas y reproductivas observados a partir de material herborizado y vivo, flores en líquido, fotografías y bibliografía, y posteriormente fueron codificados.

- Hábito:** *Hechtia* se caracteriza por tener un hábito rupícola (las rosetas crecen sobre superficies rocosas, mientras sus raíces tienen la capacidad de extenderse entre las grietas hasta alcanzar el suelo), mientras que algunas de las especies consideradas

como grupo externo, son predominantemente epífitas o terrestres.

Codificación: Epífita (0), Rupícola (1), Terrestre (2)

**2. Tallo de las rosetas:** la mayoría de las especies del género carecen de tallo, sin embargo, en algunos casos se observa el crecimiento alargado de las rosetas debido a la producción continua de hojas, con los entrenudos más largos, dando lugar a la formación de tallos (figura 2.4 A-B).

Codificación: Caulescente (0), No caulescente (1)

**3. Margen de la hoja espinoso:** el margen de la hoja en la mayoría de las especies del género *Hechtia* presenta espinas, un tipo de estructuras emergentes, endurecidas y puntiagudas. Sin embargo, en algunas especies carecen de la presencia de estas estructuras (figura 2.4 C).

Codificación: Ausente (0), Presente (1)

**4. Margen de la hoja serrulado:** Un número reducido de especies en el género presentan el margen de la hoja serrulado, similares a dientes muy pequeños dirigidos hacia el ápice, que a simple viste puede parecer entero (figura 2.4 D). Este carácter no parece ser homólogo a las espinas que presentan la mayoría de especies de *Hechtia*, por lo tanto la presencia de espinas o margen serrulado se codifican como caracteres diferentes.

Codificación: Ausente (0), Presente (1)

**5. Sistema sexual:** *Hechtia* es el único miembro de la familia Bromeliaceae que presenta dioicismo en todas sus especies, con excepción de *Hechtia gayorum* L. W. Lenz que presenta trimonoecia (flores femeninas, masculinas y bisexuales sobre la misma planta), esta especie no fue considerada en este trabajo, por lo que no se considera la trimonoecia como un tercer estado de carácter. Las especies del grupo externo funcional presentan hermafroditismo.

Codificación: Hermafrodita (0), Dioica (1)

**6. Patrón de crecimiento:** este carácter hace referencia al desarrollo de la roseta y

---

el origen de la inflorescencia. Se han reportado tres patrones en las especies de *Hechtia*: en el patrón simpodial estricto (SSP), donde la inflorescencia se produce en el centro de la roseta, o posición terminal, roseta monocárpica, la cual al morir produce varios brotes basales produciendo plantas cespitosas; mientras que en el patrón pseudomonopodial (PMP) las rosetas tienen un crecimiento indefinido y producen varias inflorescencias laterales que se originan en las axilas foliares; y el patrón simpodial con floración precoz (SPFP) donde la inflorescencia surge a partir de una roseta juvenil, ubicada en las axilas foliares de una roseta mayor, en este caso la inflorescencia es terminal en una roseta lateral, pero la roseta cesa su crecimiento al florecer, por ello se le llama precoz.

Codificación: SSP (0), PMP (1), SPFP (2)

**7. Tipo de inflorescencia:** Las flores en Bromeliaceae se disponen en inflorescencia, en *Hechtia* encontramos panículas (inflorescencia cuyo eje central se ramifica), sin embargo, en el grupo externo podemos observar racimos (eje central presenta flores pediceladas).

Codificación: Panícula (0), Racimo (1)

**8. División de la inflorescencia pistilada:** la inflorescencia puede presentar diferencias en el número de ramificaciones, inclusive entre ambos sexos en una especie. Por lo tanto, estas diferencias entre los sexos serán codificadas como caracteres diferentes. Inflorescencia con ramas primarias (1-dividida), ramas primarias y secundarias (2-dividida) y ramas terciarias (3-dividida). En el caso de las especies hermafroditas, este carácter se tomó como no aplica.

Codificación: 1-dividida (0), 2-dividida (1), 3-dividida (2)

**9. División de la inflorescencia estaminada:** Inflorescencia con ramas primarias (1-dividida), ramas primarias y secundarias (2-dividida) y ramas terciarias (3-dividida).

Codificación: 1-dividida (0), 2-dividida (1), 3-dividida (2)

**10. Indumento en la inflorescencia:** la inflorescencia en los taxones analizados puede estar cubierta de indumento, o bien puede carecer de él (glabro).

Codificación: Ausente (0), Presente (1)

---

**11. Pedicelo floral:** las flores se anclan al raquis mediante un pedicelo, en algunos casos las flores pueden estar directamente unidas al raquis (sésiles) o unidas mediante un pedicelo reducido, inconspicuo, para fines de este trabajo se considera un pedicelo menos a 1 mm como inconspicuo. Se ha observado algunos individuos estaminados de *H. guatemalensis* aparentemente pedicelados, sin embargo, este aparente pedicelo es la prolongación del ovario ínfero (figura 2.4 E-F).

Codificación: Inconspicuo (0), Conspicuo (1)

**12. Color de la bráctea floral:** la coloración de la bráctea floral puede ser variable entre los diferentes taxones del grupo incluidos en el análisis.

Codificación: Verde (0), Rojo o café (1), Violáceo (2)

**13. Color de los sépalos:** la coloración de los sépalos puede variar en las especies de los taxones incluidos en el análisis (figura 2.4 E-F).

Codificación: Verde, crema (0), Violáceo (1), Rojo o café (2)

**14. Textura de los sépalos:** los sépalos pueden tener una textura recia y dura (coriácea), o bien, una textura suave o carnososa tipo herbácea.

Codificación: Coriáceo (0), Herbáceo (1)

**15. Color de los pétalos:** la coloración de los pétalos en las especies puede variar, desde blancos a violáceos (figura 2.4 E-F).

Codificación: Blanco, crema, verde (0), Violáceo (1), Rojo o café (2)

**16. Textura de los pétalos:** los pétalos puede tener una textura delgada similar a una membrana como en *Hechtia caerulea*, o pétalos más herbáceos o suculentos como en *H. dichroantha*.

Codificación: Membranáceo (0), Herbáceo (1)

**17. Posición del ovario:** la posición del ovario está definida por la ubicación de los verticilos florales con respecto al ovario. Ovario ínfero, los verticilos se ubican en el ápice del ovario, mientras que el ovario súpero, los verticilos se adhieren a la base del ovario

(figura 2.4 E-H).

Codificación: Ífero (0), Supero (1)

**18. Presencia de estilo:** el estilo, estructura que une el estigma al ovario, se encuentra ausente en la mayoría de las especies de *Hechtia* con escasas excepciones p. ej. *Hechtia iltisii* Burt-Utley & Utley , este carácter se encuentra en el resto de los individuos de la familia Bromeliaceae. Para fines de este trabajo, se considera inconspicuo cuando el estilo mide 1 mm o menos.

Codificación: Inconspicuo (0), Conspicuo (1)

**19. Tipo de fruto:** Los frutos de las bromelias pueden ser una cápsula, un tipo de fruto seco y dehiscente, o bien una baya, la cual es un fruto carnoso (figura 2.4 G-J).

Codificación: Cápsula (0), Baya (1)

**20. Consistencia del fruto:** los frutos pueden presentar una consistencia dura (crustáceo) o pueden ser delgados y quebradizos (papiroáceo).

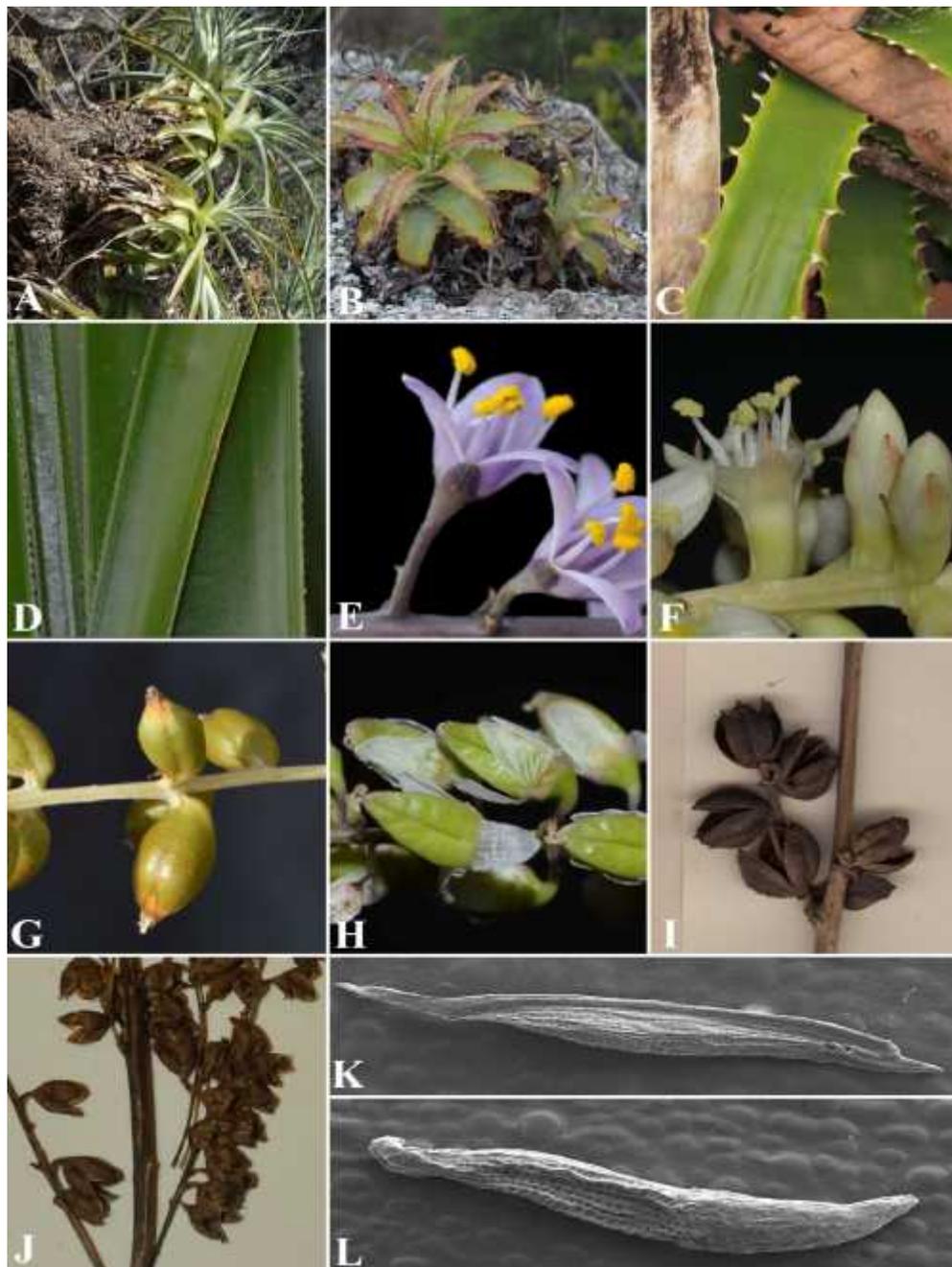
Codificación: Papiroáceo (0), Crustáceo (1)

**21. Dehiscencia del fruto:** los frutos pueden presentar dos tipos de dehiscencia temprana, loculicida, cuando se abre a lo largo de la vena media de los carpelos, o bien septicida, cuando se abre a lo largo de los septos que unen a los carpelos (figura 2.4 I-J).

Codificación: Loculicida (0), Septicida (1)

**22. Orientación de frutos en el raquis:** los frutos pueden encontrarse orientados en un ángulo de 75-105° con respecto al eje del raquis (divaricados), o bien tienden a pender en un ángulo de 166-180° (depresos).

Codificación: Divaricados (0), Depresos (1)



**Figura 2. 4** Caracteres y estados de caracter morfológicos utilizados en el análisis filogenético. **Tipo de rosetas:** A. Caulescente. B. Acaule. **Tipo de margen foliar:** C. Espinoso. D. Serrulado. **Flores:** E. Pediceladas. F. Sésiles. **Posición del ovario:** G. Ífero. H. Súpero. **Consistencia de los frutos:** I. Crustácea. J. Papiirácea. **Alas en las semillas:** K. Continuas. L. Distales. Fotografías: A-J: K. Romero, K-L: Lilia Can Itzá.

**23. Alas en las semillas:** las semillas de *Hechtia* presentan un apéndice en los extremos, sin embargo se observan diferencias en el apéndice. En algunos casos se observan dos apéndices, uno en cada extremo apical y basal de la semilla, mientras que en otros ambos apéndices se encuentran unidos en una línea continua (figura 2.4 K-J).

Codificación: Distales (0), Continua (1)

### 2.2.8. Análisis filogenético

El análisis filogenético para poner a prueba la monofilia y posición de los clados *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, así como sus relaciones filogenéticas, incluyó cuatro regiones de ADN de cloroplasto: *rpl32-trnL* + indels, *ycf1* fragmentos 4 y 6, y *matK-trnK*; la región nuclear PRK y 22 caracteres morfológicos. Se efectuaron análisis de las matrices individuales y combinadas.

Se llevó a cabo una prueba de incongruencia para valorar la compatibilidad entre las matrices de las diferentes regiones de ADN, utilizando el Índice de Diferencia de Longitudes (ILD, Farris *et al.*, 1995). Este análisis fue realizado en PAUP\* V4.0a151 (Swofford, 2002) con 1000 réplicas por análisis.

En el análisis de Máxima Parsimonia (MP) la búsqueda del árbol más parsimonioso se realizó con ayuda del algoritmo de Ratchet implementado en TNT V. 1.5 (Goloboff *et al.*, 2000). Se utilizó la parsimonia de Fitch con igual peso para todos los caracteres. Se realizaron un total de 1,000 réplicas, reteniendo 10 árboles por réplica, utilizando TBR como algoritmo de intercambio de ramas. Para evaluar el soporte de las ramas se efectuó un análisis Bootstrap con 1,000 réplicas, reteniendo 10 árboles por réplica mediante TBR. Se calculó el consenso estricto de los árboles maximamente parsimoniosos, así como los índices de consistencia (IC) y retención (IR).

El análisis de inferencia Bayesiana se realizó utilizando el programa MrBayes V3.2.5 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003), a través de la plataforma CIPRES Science Gateway (<https://www.phylo.org/portal2/login!input.action>). La búsqueda del modelo de sustitución nucleotídica para cada conjunto de datos se efectuó siguiendo el criterio de información de Akaike (AIC) con ayuda del programa jModelTest 2.1.7 (Posada, 2008). El modelo de sustitución nucleotídica utilizado para la partición *rpl32-trnL*, *ycf1-4*, *ycf1-6* y *matK-trnK* fue

GTR+G y HKY + G para PRK.

El análisis de inferencia Bayesiana consistió en cuatro corridas independientes, cada una con 3,000,000 de generaciones, muestreando un árbol cada 100 generaciones. Para cada partición se tomó en cuenta el modelo sugerido por JModelTest. En el caso de la partición de *indels* (para la región *rpl32-trnL*), fue tratada bajo un modelo binario, utilizando los datos como *restriction* y aplicando la opción de codificación variable (*Iset coding=variable*). Los caracteres morfológicos fueron tratados bajo el tipo de datos "Standard" y una distribución gamma, desligándose la estimación de parámetros por cada partición. El resto de parámetros como se encuentran por defecto en MrBayes. En ambos casos se descartó el 25% de las muestras iniciales (burn-in) antes de llegar a la fase estacionaria de los datos. Tracer V1.6 (Rambaut y Drummond, 2009) fue utilizado para evaluar la convergencia entre las corridas independientes y el tamaño efectivo de la muestra (ESS) para todos los parámetros. Si las corridas no alcanzaron la convergencia se aumentó el número de generaciones a 10,000,000 –lo cual ocurrió en los análisis individuales de cada partición–. Probabilidades posteriores para el soporte de los clados fue determinada por el consenso de la mayoría de los árboles (50% majority-rule consensus) retenidos después del burn-in. Para el análisis molecular combinado de las regiones ADNcp y ADNn, se siguió el mismo procedimiento que para los análisis individuales, difiriendo en el número de particiones por matriz, utilizando su respectivo modelo de sustitución nucleotídica. El árbol resultante fue visualizado y editado con ayuda de FigTree v1.4.2 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) y Mesquite V3.04.

Las topologías de los análisis de Máxima Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB) fueron muy similares y no presentaron incongruencias, sin embargo, los árboles presentados son aquellos productos del análisis de IB ya que mostraban mayor resolución. En cada árbol se muestran los valores de soporte de MP (en la parte superior de las ramas) e IB (en la parte inferior de las ramas). En este trabajo se consideran como robustos aquellos grupos cuyo soporte bootstrap sea  $\geq 85$  y/o probabilidad posterior  $\geq 0.95$ .

## 2.3. RESULTADOS.

### 2.3.1. Características generales de las regiones de ADN

La cantidad de caracteres moleculares producto de la alineación de las secuencias de las regiones utilizadas, así como los sitios variables y parsimoniosamente informativos en cada una de ellas se resume en el cuadro 2.3.

**Cuadro 2. 3** Información sobre las regiones de ADN utilizadas en el análisis.

PB= Pares de bases (incluyendo indels); SC= Sitios constantes; SV= Sitios variables; PI= Sitios parsimoniosamente informativos; # terminales= número de terminales utilizadas de las 69 propuestas.

Región de ADN	PB	SC	SV	PI	# terminales
<b>matK-trnK</b>	1575	1363/86.5%	212/13.5%	83/5.3%	60/69
<b>rpl32-trnL</b>	1138	958/84.2%	180/15.8%	81 /7.1%	69/69
<b>ycf1-4</b>	904	753/83.3%	151/16.7%	69/7.6%	68/69
<b>ycf1-6</b>	904	744/82.4%	160/17.6%	85/9.4%	67/69
<b>PRK</b>	1326	657/49.5%	669/50.5%	362/27.3%	64/69
<b>ADNcp</b>	4521	3818/84.5%	703/15.5%	318/7%	60-69
<b>Combinado</b>	5846	4479/76.6%	1367/23.4%	677/11.6%	60-69

### 2.3.2. Prueba de incongruencia

Los resultados de la prueba de incongruencia teniendo en cuenta el valor de decisión ( $p > 0.05$ ), donde nuestra hipótesis nula es que no existe incongruencia entre dos matrices de datos, sugieren que no todas las matrices son incongruentes entre sí (cuadro 2.4). La matriz de la región *rpl32-trnL* del ADN del cloroplasto es la única que presenta valores que sugieren incongruencia con respecto a la información del resto de regiones de ADN de cloroplasto y del núcleo. Como ejemplo, el valor entre las matrices *rpl32-trnL* y *matK-trnK* es  $p < 0.01$ , este valor es menor que nuestro valor de decisión ( $p > 0.05$ ), por lo que existe incongruencia entre ambas regiones de ADN. A pesar de estos resultados se realizaron análisis individuales y combinados para corroborar cual es el grado de incongruencia entre las diferentes matrices. Las topologías resultantes de los análisis individuales y combinados sugieren diferencias en la posición de algunos taxones, no obstante, existe

congruencia en la mayoría de los clados.

**Cuadro 2. 4** Resultados de la prueba de ILD para marices de diferentes regiones de ADN.

Región de ADN	PRK	matK-trnK	rpl32-trnL	ycf1-4	ycf1-6
PRK	--	0.206	0.004	0.922	0.23
matK-trnK		--	0.01	0.91	1
rpl32-trnL			--	0.002	0.002
ycf1-4				--	1
ycf1-6					--

### 2.3.3. Análisis filogenético

La topología del árbol consenso estricto de máxima parsimonia (MP) es congruente con el árbol consenso de 50% de mayoría de inferencia bayesiana (IB), tanto en los análisis individuales como en los combinados utilizando evidencia molecular. En la mayoría de los casos, se rescata la monofilia de las subfamilias Tillandsioideae, Pitcairnioideae, Bromelioideae y Hechtioideae. Al interior de Hechtioideae se observan tres clados, *Hechtia guatemalensis*, *H. tillandsioides* y “Grupo nuclear de *Hechtia*”, estos clados son consistentes en cada análisis, todos con buen soporte. Los árboles presentados son los correspondientes a la topología resultante del análisis de IB, ya que exhiben mayor resolución, explicando de una mejor manera las relaciones filogenéticas de los clados.

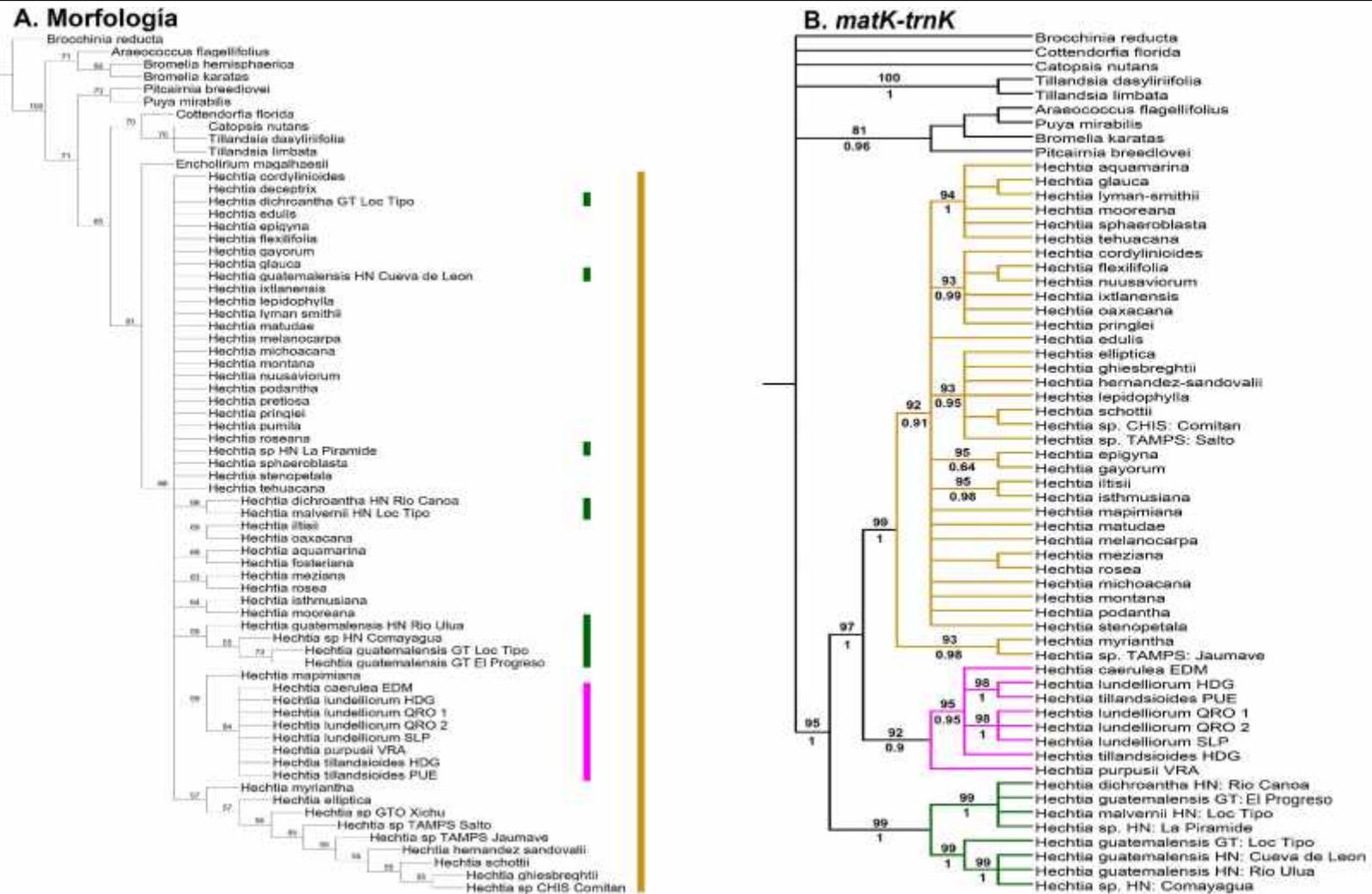
#### 2.3.3.1. Análisis de caracteres morfológicos

La matriz morfológica consistió en 69 terminales y 23 caracteres variables e informativos para la parsimonia. El análisis de MP resultó en un total de 1228 árboles igualmente parsimoniosos (L=101, IC= 0.28, IR= 0.78). En el consenso estricto de los cladogramas más parsimoniosos, *Brochinia reducta* es hermana de un clado (BP=100), donde por un lado se agrupan las especies de la subfamilia Bromelioideae, y por otro se encuentra un clado dicotómico. En dicho clado se muestra la relación [[*Pitcairnia breedlovei*-*Puya mirabilis*], y por otro lado [[[*Cottendorfia florida*] [Tillandsioideae]] [*Encholirium magalhaesii*-Hechtioideae]]. La subfamilia Hechtioideae es monofilética (BS=68); en su interior se forma una politomía en la cual se observan algunos clados. El complejo *Hechtia*

*guatemalensis* no resulta monofilético (figura 2.5 A), un pequeño clado agrupa a *H. guatemalensis* HN: Cueva de León, *Hechtia* sp. HN: Comayagua, *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo y *H. guatemalensis* GT: El Progreso (BS=55), y un segundo clado a *H. dichroantha* HN: Río Canoa y *H. malvernii* HN: Loc Tipo (BS=66). El resto de especímenes incluidos en el análisis y propuestos dentro del complejo, se encuentran en una politomía con el resto de especies del género. Otro de los clados formados (BS=59), contiene a *H. matudae* hermana de un clado sin resolución que incluye a las especies del complejo *H. tillandsioides* (BS=84). Aparentemente, los caracteres morfológicos utilizados no son suficientes para resolver las relaciones entre las especies. Sin embargo, soportan la monofilia entre los taxones del complejo *H. tillandsioides*.

### 2.3.3.2. Análisis de ADN del cloroplasto

**matK-trnK.** El análisis de MP produjo un total de 7205 árboles igualmente parsimoniosos (L=136, IC=0.7, IR=0.9). En el árbol de consenso de 50% de mayoría de inferencia bayesiana (figura 2.5 B), muestra una politomía donde aparecen *Brocchinia reducta*, *Cottendorfia florida*, *Catopsis nutans* y tres clados *Tillandsia dasyliriifolia*-*T. limbata* (BS=100; PP=1), el clado [*Pitcairnia breedlovei* [*Bromelia karatas* [*Puya mirabilis*-*Araeococcus flagellifolius*]]] (BS=81; PP=0.96) y el clado Hechtioideae. Hechtioideae resulta monofilético (BS=95; PP=1), con la presencia de dos clados. El primer clado incluye a las especies del complejo *Hechtia guatemalensis* (BS=99; PP=1) con una dicotomía. Por un lado un grupo que incluye [*H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo [*H. guatemalensis* HN: Cueva de León-*H. guatemalensis* HN: Río Ulúa-*Hechtia* sp. HN: Comayagua] (BS=99; PP=1), y por otro, [*H. dichroantha* HN: Río Canoa-*H. guatemalensis* GT: El Progreso-*H. malvernii* HN: Loc. Tipo-*Hechtia* sp. HN: La Pirámide] sin resolución (BS=99; PP=1). El segundo clado, el cual se divide dicotómicamente (BS=97; PP=1), por un lado incluye a las especies del complejo *H. tillandsioides* (BS=92; PP=0.90), donde *H. purpusii* VRA es hermana de un clado politómico que incluye a *H. caerulea* EDM, *H. tillandsioides* HDG y, dos clados [*H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE] y [*H. lundelliorum* QRO\_1-*H. lundelliorum* QRO\_2-*H. lundelliorum* SLP] (BS=95; PP=0.95); por otro lado incluye al clado *Hechtia* nuclear, donde se agrupan el resto de taxones de *Hechtia* (BS=99; PP=1).



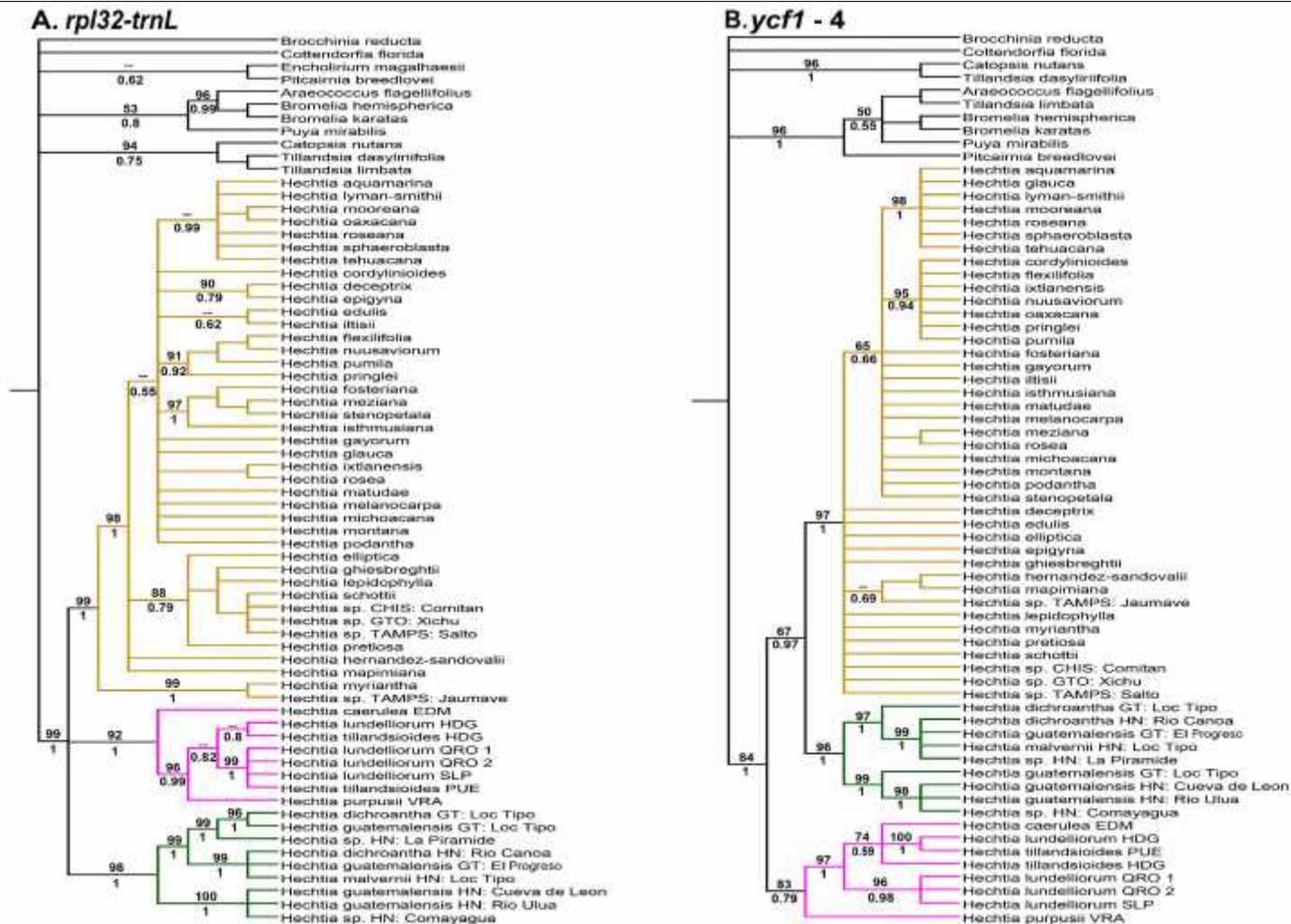
**Figura 2. 5** A. Árbol consenso estricto de Máxima Parsimonia caracteres morfológicos. B. Árbol consenso 50% de mayoría del análisis de IB región *matK-trnK* (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia* s. stric.

**rpl32-trnL.** El análisis de MP de la región *rpl32-trnL* + indels (15) produjo un total de 9295 árboles igualmente parsimoniosos (L=163, IC=0.66, IR=0.9). La topología del árbol consenso de 50% de mayoría de IB muestra una politomía entre *Brocchinia reducta*, *Cottendorfia florida* y cuatro clados, Hechtioideae (BS=99; PP=1), [*P. mirabilis* [*B. karatas*-*B. hemispherica*] [*A. flagellifolius*]] (BS=53; PP=0.8), [*C. nutans* [*T. dasyliiriifolia*-*T. limbata*]] (BS=94; PP=0.75), y el clado *E. magalhaesii*-*P. breedlovei* sin soporte BS y baja PP (0.62) (figura 2.6 A). Dentro de Hechtioideae se forma una politomía donde se observan tres clados. El primero incluye al clado *Hechtia* nuclear (BS=99; PP=1); el segundo está formado por el clado del complejo *H. tillandsioides* (BS=92; PP=1), donde se encuentran *H. caerulea* EDM, *H. purpusii* VRA, un clado formado por [*H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* HDG] sin soporte BS y baja PP (0.8), incongruente con la relación [*H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE] sugerida por la región *matK-trnK* y, un clado sin resolución que incluye a *H. lundelliorum* SLP, *H. lundelliorum* QRO\_1, *H. lundelliorum* QRO\_2 y *H. tillandsioides* PUE (BS=99; PP=1); el tercer clado esta formado por el clado complejo *H. guatemalensis* (BS=98; PP=1), el cual consiste en la politomía *H. guatemalensis* HN: Cueva de León-*H. guatemalensis* HN: Río Ulúa-*Hechtia* sp. HN: Comayagua] (BS=100; PP=1), y por otro lado, un clado sin resolución que incluye a *H. dichroantha* HN: Río Canoa, *H. guatemalensis* GT: El Progreso y *H. malvernii* HN: Loc. Tipo (BS=99; PP=1) y un segundo clado que incluye a *Hechtia* sp. HN: La Piramide, *Hechtia dichroantha* GT: Loc. Tipo y *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo (BS=99; PP=1).

**ycf1-4.** El análisis de MP produjo un total de 6966 árboles igualmente parsimoniosos (L=114, IC=0.71, IR=0.89). La topología del árbol de consenso de 50% de mayoría de IB muestra politomía entre *B. reducta*, *C. florida* y tres clados, *C. nutans*-*T. dasyliiriifolia* (BS=96; PP=1), [*P. breedlovei* [*P. mirabilis*] [*B. karatas*-*B. hemispherica*] [*A. flagellifolius*-*T. limbata*]] (BS=96; PP=1), y el clado Hechtioideae (BS=84; PP=1) (figura 2.6 B). Dentro de Hechtioideae se encuentran dos clados, el primero formado por el complejo *H. tillandsioides* (BS=83; PP=0.79), donde *H. purpusii* VRA es hermana de un clado dicotómico, uno de los cuales agrupa a *H. lundelliorum* QRO\_1, *H. lundelliorum* QRO\_2, *H. lundelliorum* SLP (BS=96; PP=0.98), y en el otro se observa una politomía entre *H. caerulea* EDM, *H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE y *H. tillandsioides* HDG (BS=74; PP=0.59). El segundo clado (BS=67; PP=0.97), incluye a *Hechtia* nuclear

(BS=97; PP=1) y al clado del complejo *H. guatemalensis* (BS=96; PP=1). Al interior del clado del complejo *H. guatemalensis*, se observan dos grupos monofiléticos, uno que agrupa a *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo con un clado sin resolución que incluye *H. guatemalensis* HN: Cueva de León-*H. guatemalensis* HN: Río Ulúa-*Hechtia* sp. HN: Comayagua (BS=99; PP=1), misma relación encontrada con la región *matK-trnK*, el siguiente clado se compone por *H. dichroantha* GT: Loc. Tipo como hermana de un clado que incluye *H. dichroantha* HN: Río Canoa, *H. guatemalensis* GT: El Progreso, *H. malvernii* HN: Loc. Tipo y *Hechtia* sp. HN: La Pirámide (BS=97; PP=1).

**ycf1-6.** El análisis de MP produjo un total de 7901 árboles igualmente parsimoniosos (L=147, IC=0.63, IR=0.85). La topología del árbol consenso de 50% de mayoría de IB muestra a *B. reducta*, como hermana de tres clados, uno incluyendo a *T. dasyliriifolia* - *T. limbata* (BS=100; PP=1), un segundo con [*E. magalhaesii*-*P. breedlovei*] [*P. mirabilis* [*B. karatas*-*B. hemispherica*] [*A. flagellifolius*]] (BS=98; PP=1), y a *C. nutans* como hermana de Hechtioideae, sin soporte BS y bajo PP (0.86). Hechtioideae resulta monofilético (BS=94 ; PP=0.94) y en su interior se forma una politomía con tres clados (figura 2.7 A), el primero formado por los taxones de *Hechtia* nuclear (BS=98; PP=1); el segundo corresponde al complejo *H. tillandsioides* (BS=98; PP=1), donde *H. purpusii* VRA es hermana de un grupo, en el cual diverge *H. caerulea* EDM por un lado, y por otro, *H. tillandsioides* HDG forma una politomía con dos clados (BS=95; PP=0.98), el primero sin resolución agrupa a *H. lundelliorum* SLP, *H. lundelliorum* QRO\_1, *H. lundelliorum* QRO\_2 (BS=99; PP=1), en el segundo *H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE aparecen como hermanas (BS=95; PP=0.96); el tercer clado está constituido por los taxones del complejo *H. guatemalensis* (BS=93; PP=0.97), en su interior se forman dos clados, en el primero *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo es hermana de un clado sin resolución que incluye a *H. guatemalensis* HN: Río Ulúa, *H. guatemalensis* HN: Cueva de León, *Hechtia* sp. HN: Comayagua (BS=93; PP=0.89), congruente con la relación encontrada con las regiones *matK-trnK* e *ycf1-4*, en el segundo *H. dichroantha* GT: Loc. Tipo es hermana de un clado que incluye *H. dichroantha* HN: Río Canoa, *H. guatemalensis* GT: El Progreso y *Hechtia* sp. HN: La Pirámide (BS=99; PP=1).

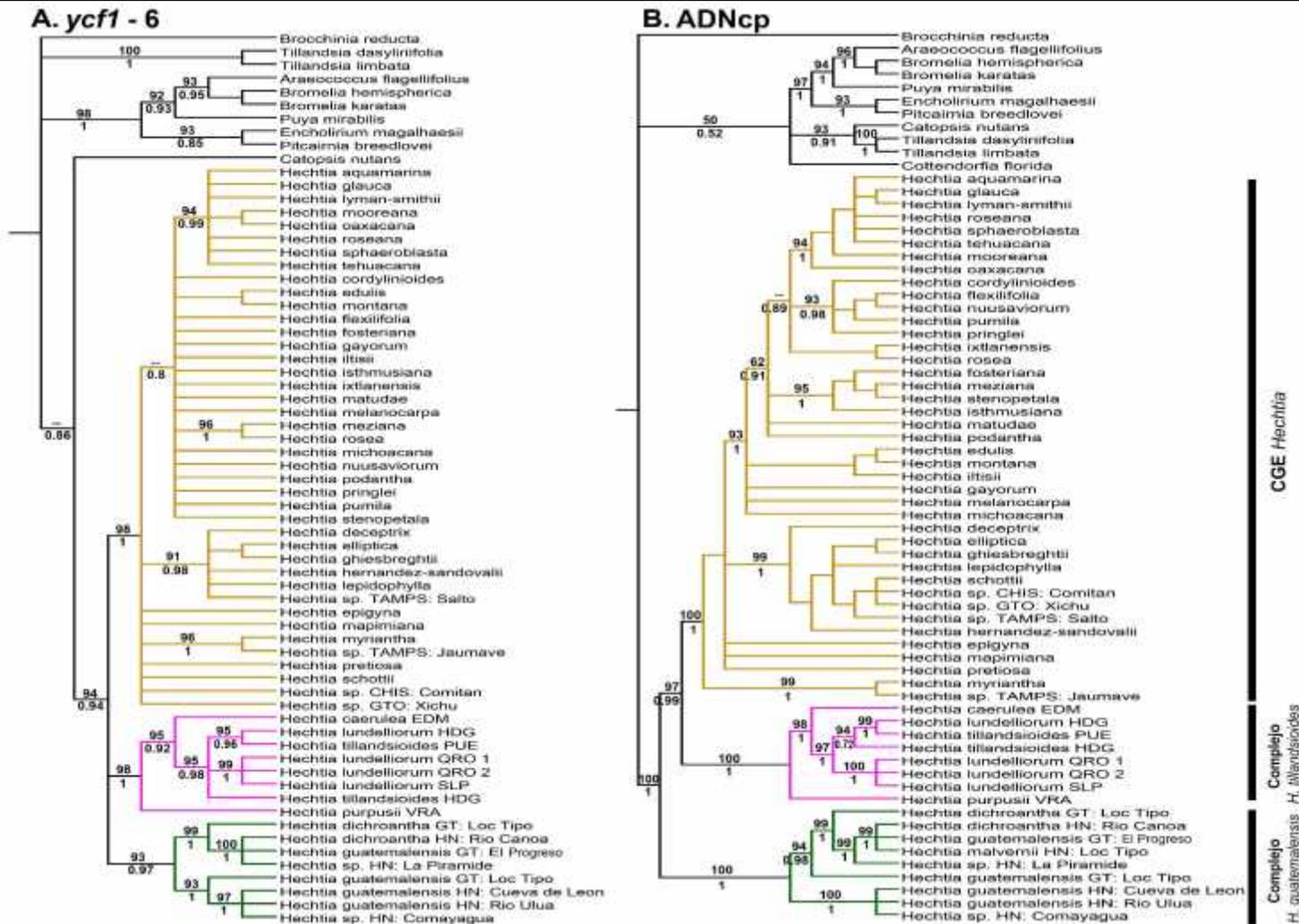


**Figura 2. 6** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de las regiones *rpl32-trnL* (A) e *ycf1-4* (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric.*

**ADNcp Combinado.** El análisis de MP de las regiones de ADN del cloroplasto combinada (*matK-trnK*, *rpl32-trnL* y los fragmentos 4 y 6 del gen *ycf1*), produjo un total de 7281 árboles igualmente parsimoniosos (L=615, IC=0.61, IR=0.86). La topología del árbol consenso de 50% de mayoría de IB muestra a *B. reducta* en una politomía con dos clados, el primer clado sin resolución incluye a *C. florida*, las especies de Tillandsioideae agrupadas en un clado y un clado que incluye a [Pitcairnioideae [Puyoideae-Bromelioideae]] (BS=91; PP=0.52); el segundo clado incluye a Hechtioideae (BS=100; PP=1), clado que resulta monofilético y en cuyo interior se distinguen dos clados (figura 2.7 B). El primer clado agrupa a las especies centroamericanas de *Hechtia* (BS=100; PP=1), dentro de dicho clado se observa una dicotomía, donde por un lado se agrupan [*H. guatemalensis* HN: Río Ulúa-*H. guatemalensis* HN: Cueva de León-*Hechtia* sp. HN: Comayagua] (BS=100; PP=1), esta relación se recuperó en los análisis por separado de las regiones de ADNcp; por otro lado, un clado con altos soportes (BS=94; PP=0.98), que incluye a *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo como hermana de un clado dicotómico, donde *H. dichroantha* GT: Loc. Tipo a su vez es hermana del clado [*Hechtia* sp. HN: La Pirámide [*H. dichroantha* HN: Río Canoa-*H. guatemalensis* GT: El Progreso-*H. malvernii* HN: Loc. Tipo] (BS=99; PP=1). El segundo clado forma una dicotomía que incluye la relación *H. tillandsioides*-*Hechtia* nuclear (BS=97; PP=0.99). En el clado del complejo *H. tillandsioides* (BS=100; PP=1), se observa a *H. purpusii* VRA hermana de un clado (BS=98; PP=1) que incluye a *H. caerulea* EDM y a un clado dicotómico (BS=97; PP=1). En el primer clado se encuentra [*H. tillandsioides* HDG [*H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE]] (BS=94; PP=0.72). El segundo clado consiste en un politomía entre *H. lundelliorum* SLP, *H. lundelliorum* QRO\_1 y *H. lundelliorum* QRO\_2 (BS=100; PP=1).

### 2.3.3.3. Análisis de ADN nuclear

**PRK.** El análisis de MP produjo un total de 9272 árboles igualmente parsimoniosos (L=924, IC=0.58, IR=0.79). La topología resultante en el árbol consenso de 50% de mayoría de IB, es similar al resultado del análisis de ADNcp, donde se recuperan las subfamilias de Bromeliaceae. *Brocchinia reducta* resulta en una politomía con dos clados, uno incluye a dos especies de Tillandsioideae, y un segundo donde *C. nutans*



**Figura 2. 7** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de la región *ycf1-6* (A) y combinado de ADN del cloroplasto (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric*.

(Tillandsioideae) es hermana de los clados [Pitcairnioideae [Puyoideae-Bromelioideae]] (BS=99; PP=1) y Hechtioideae (BS=96; PP=0.99) (figura 2.3 A). Al interior de Hechtioideae se observan dos clados, el primero, formado por *Hechtia* nuclear (BS=99; PP=1) y el segundo por los clados de los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides* (BS=97; PP=1), esta relación es incongruente con los análisis de las regiones de ADNcp, donde en algunos casos el clado *H. guatemalensis* es hermano del complejo *H. tillandsioides* y *Hechtia* nuclear (*matk-trnK*), el clado *H. tillandsioides* es hermano del complejo *H. guatemalensis* y *Hechtia* nuclear (*ycf1-4*), o bien no hay resolución (*rpl32-trnL*, *ycf1-6*). El complejo *H. tillandsioides* es monofilético (BS=99; PP=1), en su interior *H. caerulea* EDM es hermano de un clado donde se agrupa *H. purpusii* VRA y un clado donde *H. tillandsioides* PUE es hermana de *H. lundelliorum* SLP, *H. lundelliorum* QRO\_1, *H. lundelliorum* QRO\_2 y *H. lundelliorum* HDG (BS=97; PP=1). El complejo *H. guatemalensis* es igualmente monofilético (BS=99; PP = 1), observándose dos clados, el primero agrupa a *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo, *H. guatemalensis* HN: Río Ulúa, *H. guatemalensis* HN: Cueva de León, *Hechtia* sp. HN: Comayagua (BS=99; PP=1); el segundo clado se encuentra formado por *Hechtia* sp. HN: La Pirámide, *H. dichroantha* HN: Río Canoa y *H. malvernii* HN: Loc. Tipo (BS=99; PP=1).

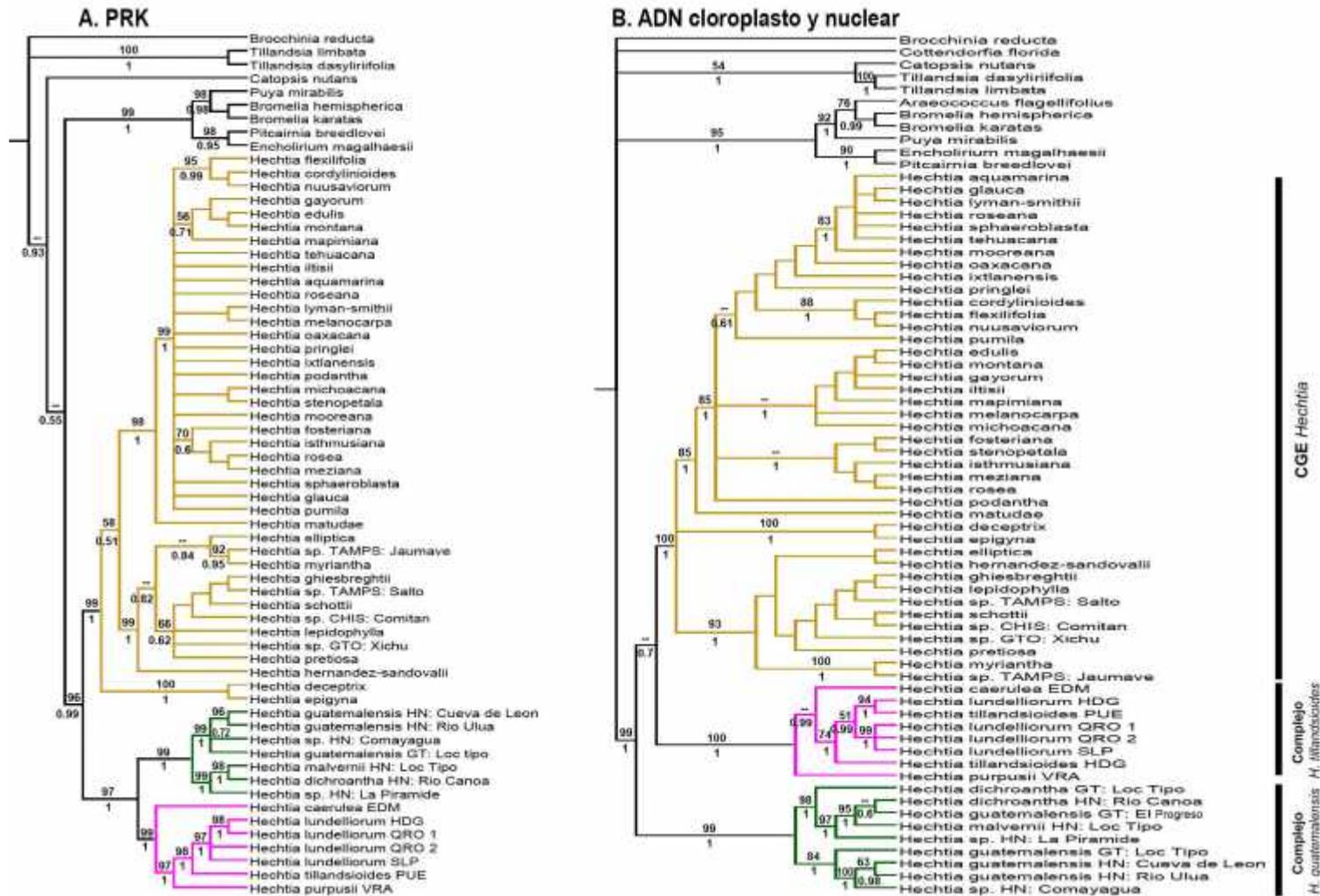
#### 2.3.3.4. Análisis combinado ADN de cloroplasto y nuclear

Este análisis contiene datos faltantes, ya que en algunos casos no fue posible amplificar todas las regiones para cada terminal. A pesar de los datos faltantes (ANEXO 2), las relaciones no se ven afectadas y los soportes varían poco. El análisis de MP combinado de las regiones de ADNcp y ADNn, generaron un total de 1924 árboles igualmente parsimoniosos (L=1575, IC=0.58, IR=0.81). La topología resultante del análisis de IB recupera una politomía donde se observa a *Brocchinia reducta*, *Cottendorfia florida* y tres clados (figura 2.3 B). El primer clado agrupa a las especies de Tillandsioideae (BS=54; PP=1); el segundo clado incluye la relación [Pitcairnioideae [Puyoideae-Bromelioideae]] (BS=95; PP=1); el tercer clado está formado por Hechtioideae (BS=99; PP=1), quien resulta monofilética. Al interior de Hechtioideae, se forman dos clados, el primero incluye a las especies del complejo *Hechtia guatemalensis* (BS=99; PP=1), y el segundo un clado dicotómico con bajo soporte de PP (0.7) y sin soporte BS, donde se ubica el complejo *H.*

*tillandsioides* (BS=100; PP=1) y *Hechtia* nuclear (BS=100; PP=1). La topología resultante del análisis de MP, al igual que el de IB, sugiere la monofilia de estos tres clados, sin embargo, las relaciones entre ellos no se resuelven. El análisis de evidencia molecular total propone la existencia de dos clados al interior del clado del complejo *H. guatemalensis*, por un lado se ubican los especímenes identificados como *H. guatemalensis* –con una excepción, *H. guatemalensis* GT: El Progreso–, tanto de las poblaciones de Honduras, como de la localidad tipo en Guatemala (BS=84; PP=1); el segundo clado (BS=98; PP=1), incluye a los especímenes de *H. dichroantha* y *H. malvernii*, anidado al interior de este clado aparece *H. guatemalensis* GT: El Progreso. En el clado *H. tillandsioides*, *H. purpusii* es hermana de un clado dicotómico, el cual incluye a *H. caerulea* como hermana de un clado donde se ubican el resto de especies, esta relación carece de soporte BS, pero tiene un buen soporte de PP (0.99). Al interior de este último clado, se ubica *H. tillandsioides* HDG, como hermana de los clados [*H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE] (BS=94; PP=1) y [*H. lundelliorum* QRO\_1-*H. lundelliorum* QRO\_2-*H. lundelliorum* SLP] (BS=99; PP=1).

#### 2.3.3.5. Análisis combinado ADN de cloroplasto, nuclear y caracteres morfológicos

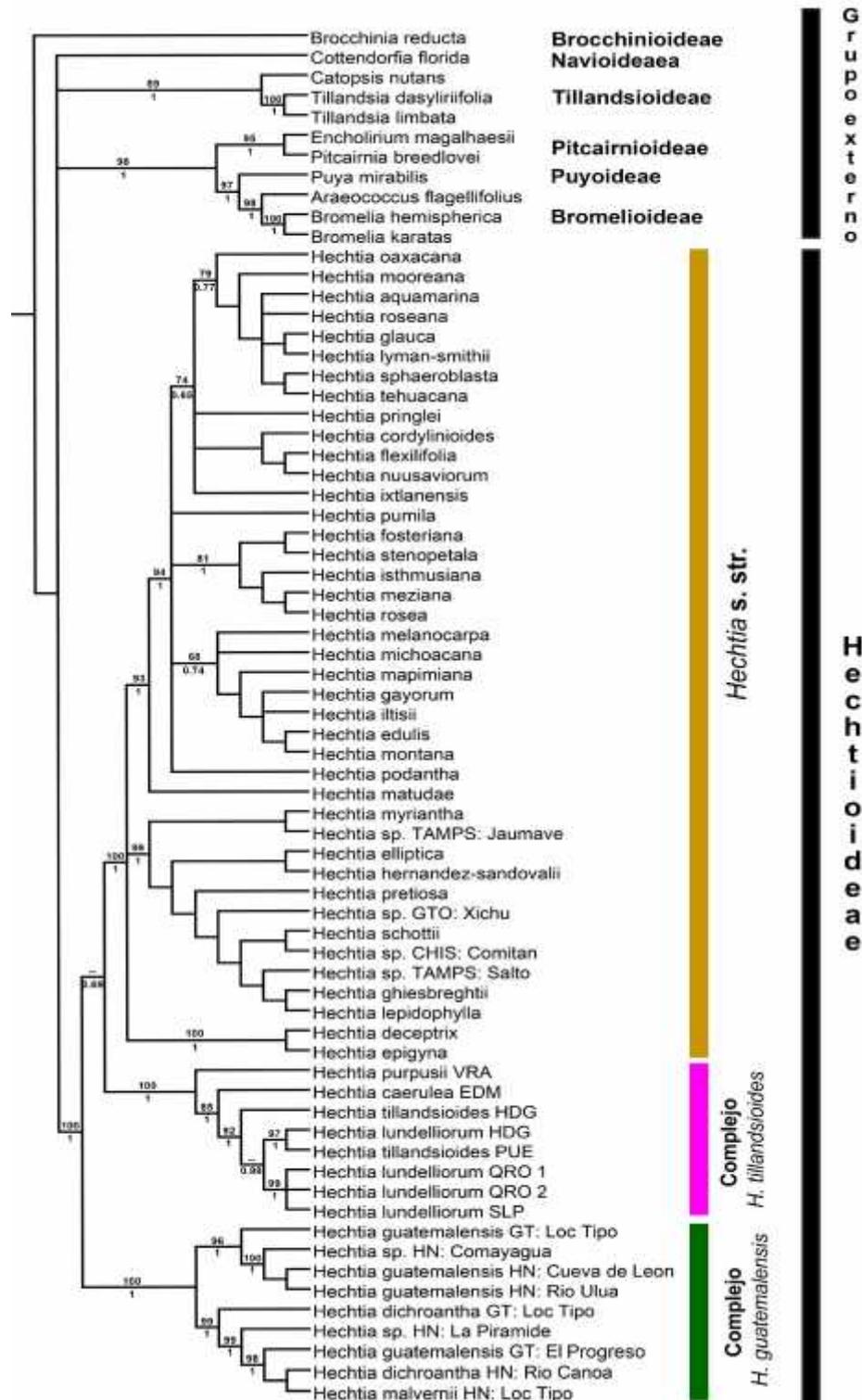
El análisis de MP combinado de las regiones de ADNcp, ADNn y morfología, produjeron un total de 2335 árboles igualmente parsimoniosos (L=1724, IC=0.54, IR=0.80). La topología resultante en el árbol consenso estricto de MP y 50% de mayoría de IB, recupera dos clados al interior de Hechtioideae (figura 2.4). Las relaciones entre estos clados no fueron consistentes a lo largo de las topologías de las diferentes fuentes de evidencia (morfología y moléculas). El análisis de MP combinado muestra al clado del complejo *H. tillandsioides* como hermano del clado complejo *H. guatemalensis*-*Hechtia* nuclear con buen soporte bootstrap (82), por su parte el análisis de IB recupera una topología donde el complejo *H. guatemalensis* resulta hermano del clado complejo *H. tillandsioides*-*Hechtia* nuclear, con baja probabilidad posterior (0.69). A pesar de que no existe congruencia topológica sobre las relaciones entre estos tres clados, si se observa la monofilia de cada uno de estos con un buen soporte (BS=100; PP=1). Las relaciones internas de los tres clados son en su mayoría consistentes en los análisis de MP e IB.



**Figura 2. 8** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana de la región PRK (A) y combinado del ADNcp + ADNn (B). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior. Clado con ramas verdes: *Hechtia guatemalensis*, Clado con ramas rosas: *H. tillandsioides*, Clado con ramas amarillas: *Hechtia s. stric*.

El clado del complejo *Hechtia guatemalensis* presenta altos soportes BS (100) y PP (1), en su interior se forman dos clados, el primero formado por el espécimen de *H. guatemalensis* GT: Loc. Tipo, como hermano de un clado que incluye a los especímenes hondureños de *H. guatemalensis* (BS=100; PP=1); el segundo clado incluye a *H. dichroantha* GT: Loc Tipo como hermana de especímenes *Hechtia* sp. HN: La Pirámide, *H. guatemalensis* GT: El Progreso, *H. dichroantha* HN: Río Canoa, *H. malvernii* HN: Loc Tipo (BS=99; PP=1).

El clado del complejo *Hechtia tillandsioides*, igualmente con altos soportes de BS (100) y PP (1), muestra a *H. purpusii* como hermana de un clado dicotómico que incluye a *H. caerulea* (BS=85; PP=1) en uno de sus extremos, esta relación presenta un buen soporte BS (85), que no se observó en el análisis sin datos morfológicos. El clado hermano de *H. caerulea* incluye a *H. tillandsioides* HDG como hermana de dos clados, *H. lundelliorum* HDG-*H. tillandsioides* PUE (BS=97; PP=1), y *H. lundelliorum* SLP, *H. lundelliorum* QRO\_1 y *H. lundelliorum* QRO\_2 (BS=99; PP=1).



**Figura 2. 9** Árbol consenso de 50% de mayoría del análisis de Inferencia Bayesiana integrando evidencia total (caracteres moleculares y morfológicos). Los valores sobre las ramas indican el soporte bootstrap, los valores bajo las ramas la probabilidad posterior.

---

## 2.4. DISCUSIÓN.

### 2.4.1. Monofilia de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*

La propuesta de complejos dentro del género *Hechtia* de Ramírez *et al.* (en prep.) está basada en la existencia de una serie de caracteres moleculares y morfológicos, así como una distribución biogeográfica coherente, común a un grupo de especies. La presencia de estos caracteres particulares en las especies, indicarían la ancestría común entre ellas, es decir la existencia de grupos naturales (monofiléticos).

Los análisis filogenéticos realizados en este trabajo sustentan la monofilia de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* propuestos por Ramírez *et al.* (en prep.). El clado formado por el complejo *Hechtia guatemalensis* fue consistente en las filogenias del ADN de cloroplasto y nuclear (individual y combinado), todos con buen soporte, el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares presenta un alto soporte a la monofilia (BS=100, PP=1). Sin embargo, los caracteres morfológicos por sí solos no recuperan al complejo como un grupo monofilético, pero sí logran distinguir algunas relaciones entre los taxones propuestos como parte del complejo *H. guatemalensis*, esta falta de resolución posiblemente se deba a que los caracteres no fueron suficientemente informativos.

El complejo *Hechtia guatemalensis*, está definido por presentar rosetas 50-150 cm de larga, hojas triangulares, totalmente curvadas o las centrales erectas, suaves y de menor succulencia que las especies del “Grupo nuclear de *Hechtia*”, espinas no pungentes, brácteas florales verdes a rojizas en ocasiones igual o más largas que los sépalos, flores sésiles, sépalos verdes a rojizos, herbáceos, pétalos blancos con tintes rojizos hacia el ápice o completamente blancos, herbáceos, ovario ínfero, frutos capsulares loculicidas, erectos a péndulos, con semillas con un apéndice que se extiende inconspicuamente desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral. De estos caracteres morfológicos, el ovario ínfero fue uno de los caracteres utilizados para definir a la subfamilia Bromelioideae (la más derivada de Bromeliaceae), sin embargo, este carácter ha aparecido varias veces en la evolución de Bromeliaceae, presente en algunas especies de Brocchinioideae, y en el caso de Hechtioideae está presente en el complejo *H. guatemalensis* y las especies *Hechtia deceptrix* I. Ramírez & Hornung y *Hechtia epigyna*

---

Harms, estas últimas parte del Grupo nuclear de *Hechtia*. Este linaje habita sobre rocas o taludes, rara vez terrestre, en bosques de pino-encino y selvas bajas subcaducifolias entre los 200 1800 m snm. Se distribuye en las provincias conocidas como Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico (Morrone, 2014).

El clado del complejo *Hechtia tillandsioides* también resulta monofilético, sin embargo, los valores de soporte en algunos casos fueron bajos. La probabilidad posterior (0.9) es baja en *matK-trnK*, igualmente los valores de bootstrap (83) y probabilidad posterior (0.79) con el fragmento 4 del gen *ycf1* son bajos. Por su parte, los caracteres morfológicos recuperan como monofilético al complejo *H. tillandsioides* con un valor de bootstrap de 84 (considerando robustos aquellos con bootstrap 85 y/o probabilidad posterior 0.95). A pesar de ello, el uso de una mayor cantidad de evidencia, caracteres moleculares (*matK-trnK*, *rpl32-trnL*, fragmentos 4 y 6 del gen *ycf1* y PRK) y morfológicos, recuperan al complejo como un grupo natural, con un alto soporte (BS=100, PP=1).

El complejo *Hechtia tillandsioides* fue distinguido por Ramírez *et al.* (en prep.) por presentar hojas de márgenes diminutamente serrados, una inflorescencia central con cientos de flores pediceladas, pedicelo grácil, los pétalos son blancos, cerúleos o lilas, pétalos y sépalos delgados y papiráceos y un ovario súpero. Algunas de estas características no son únicas al complejo *H. tillandsioides*, con excepción de sus hojas con márgenes serrulados e inflorescencias con cientos de flores pediceladas, que recuerdan las de algunos miembros del género *Lindmania* (Lindmanioideae). Este conjunto de caracteres diferencian al complejo *H. tillandsioides* del resto de *Hechtia*. Este linaje habita sobre rocas, taludes o cañadas en selvas bajas caducifolias y subcaducifolias, y en raras ocasiones zonas húmedas en bosques mesófilos, entre 200 1800 m snm. Se distribuyen en las áreas biogeográficas de la Provincia Veracruzana, Sierra Madre Oriental, Altiplano Mexicano y Depresión del Balsas.

La evidencia recopilada en este trabajo, nos sugiere que los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* forman clados monofiléticos muy diferenciados del resto de especies de *Hechtia*. Por lo tanto, ya que el objetivo de la sistemática es establecer unidades taxonómicas monofiléticas, es posible proponer a cada uno de estos complejos como un nuevo género. En el caso del complejo *H. tillandsioides*, dos nombres han sido

utilizados para nombrar a sus especies. El primero es *Bakerantha* L.B. Sm., nombre asignado por Lyman Smith (1934) para transferir la especie *Bakeria tillandsioides* André (1889), ya que *Bakeria* había sido utilizado por Berthold C. Seemann (1864) para nombrar un género dentro de la familia Araliaceae; el segundo nombre es *Niveophyllum* Matuda (1965), correspondiente al basionimo de *Hechtia caerulea*. Según el código de nomenclatura botánica, el nombre más antiguo tiene preferencia, por lo se reconoce el género *Bakerantha* L.B. Sm. Por su parte, para el complejo *Hechtia guatemalensis*, un nuevo nombre debe ser propuesto.

#### 2.4.2. Posición de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* en Hechtioideae

Givnish *et al.* (2010), sugieren que al ancestro de *Hechtia* apareció hace 16.2–15.2 Ma. en las tierras bajas de Centroamérica, donde comenzó su diversificación hace 10.3 Ma, por lo que el linaje centroamericano (Complejo *Hechtia guatemalensis*) sería el de divergencia más temprana a partir del ancestro del género y, posteriormente ocurriría la gran diversificación del género en tierras mexicanas. Por otro lado, Ramírez *et al.* (en prep.) sugieren que el linaje centroamericano junto con el clado del Complejo *Hechtia tillandsioides* forman un clado hermano del resto de *Hechtia*.

Los resultados del análisis realizado en este trabajo no resuelven la posición exacta de estos clados dentro de Hechtioideae. Según la región *matK-trnK* el complejo *Hechtia guatemalensis* es hermano de un clado formado por el complejo *H. tillandsioides* y el grupo nuclear de *Hechtia*; el fragmento 4 del gen *ycf1* sugiere al complejo *H. tillandsioides* como hermano del clado complejo *H. guatemalensis-Hechtia* nuclear; las regiones *rpl32-trnL* + indels y fragmento 6 del gen *ycf1* sugieren una politomía entre los tres clados; en el análisis combinado de las regiones del ADN del cloroplasto, el complejo *H. guatemalensis* es hermano de un clado *H. tillandsioides-Hechtia* nuclear. A pesar de las diferencias entre las regiones individuales del ADN del cloroplasto, el análisis combinado presente altos valores de soporte para la relación [[Complejo *H.guatemalensis*][ Complejo *H. tillandsioides-Hechtia* nuclear (BS=97; PP=0.99)] (BS=100; PP=1)].

Mientras que la evidencia del ADN nuclear nos sugiere un clado complejos *H. guatemalensis-H. tillandsioides* como hermano del clado CGE, todas estas posibilidades

aparecen con buenos soportes bootstrap y de probabilidad posterior. La evidencia total, rescata al complejo *H. guatemalensis* es hermano de un clado *H. tillandsioides*-CGE, pero este último clado no presenta soporte bootstrap y el valor de probabilidad posterior es muy bajo (0.69).

La incongruencia entre los diferentes tipos de evidencia en la filogenia de Hechtioideae puede atribuirse a varias razones, entre las que se encuentra la falta de resolución por la baja cantidad de sitios filogenéticamente informativos, en el caso de ADN del cloroplasto su baja tasa evolutiva resulta en baja variabilidad; aspectos de historia de vida de los linajes, como la separación incompleta de linajes que ocurre en grupos de reciente aparición, donde no ha transcurrido el tiempo suficiente para la diferenciación, o bien la evolución reticulada, donde eventos de hibridación o introgresión han dado lugar a transferencia horizontal (entre especies diferentes) de genes que han permitido acumulación de variabilidad a tasas aceleradas (Cutter, 2013).

Aunque fue imposible conocer la posición precisa de los complejos *H. guatemalensis* y *H. tillandsioides*, logramos identificar que forman clados diferentes con respecto al Grupo nuclear de *Hechtia*, es posible que al incluir un mayor número de evidencia se pueda resolver las relaciones entre estos clados. Un mejor entendimiento de estas relaciones nos podrían ayudar a hipotetizar como y cuando ocurrió la diversificación del género en Megaméxico III y a su vez, estudios de evolución de caracteres nos podrían explicar que caracteres fueron claves para la diversificación.

#### **2.4.3 Relaciones filogenéticas al interior de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides***

El cladograma producto del análisis filogenético realizado en este trabajo propone una hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas entre las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, así como la existencia de un mayor número de entidades que las propuestas por Ramírez *et al.* (en prep.), en aquellas especies consideradas como de amplia distribución. Estos resultados concuerdan con la propuesta de Pech-Cárdenas (2015), quien sugiere que el 86% de las especies del género se encuentran limitadas por la presencia de barreras geográficas.

**Complejo *Hechtia guatemalensis*.** En el interior del complejo se distinguen dos clados, el primero agrupa a la mayoría especímenes reconocidos bajo el nombre de *H. guatemalensis*, el cual incluye un espécimen proveniente de la localidad tipo (Guatemala, Guatemala), así como de poblaciones de Honduras (BS=96; PP=1, en análisis de evidencia total). Esta especie ha sido considerada como una de las pocas con una amplia distribución por Pech-Cárdenas (2015), al encontrarse a lo largo del área conocida como Megaméxico II (Rzedowski, 1991). Otro de los especímenes determinado como *H. guatemalensis* (*H. guatemalensis* GT: El Progreso), aparece en el segundo clado del complejo *H. guatemalensis*, anidado entre los especímenes de *Hechtia* sp. Hn: La Pirámide, *Hechtia malvernii* HN: Loc tipo y *Hechtia dichroantha* HN: Río Canoa, tanto en análisis individuales como combinados. Este espécimen proviene de la selva baja subcaducifolia próxima al Río Motagua al sur del sistema montañoso central Los Cuchumatanes (Guatemala), al igual que la población de la localidad tipo de *H. guatemalensis*; sus poblaciones presentan inflorescencias femeninas > 2 m de altura, dos veces dividida, frutos adpresos al raquis y habita en. Mientras que las poblaciones de los especímenes entre los que aparece anidado, provienen de los bosques de pino-encino y raras veces selva baja subcaducifolia en la región oriental de Honduras, y sus poblaciones se caracterizan por presentar inflorescencias femeninas <1 m de altura, 1 vez dividida, frutos divaricados.

Siguiendo la evidencia presentada en este trabajo, *Hechtia guatemalensis* resulta parafilética (un clado no incluye a todos sus descendientes), por lo que es posible la existencia de más de una especie en lo que se ha llamado con ese binomial. La población correspondiente a *Hechtia guatemalensis* GT: El Progreso, muestra inflorescencias pistiladas erectas, de mayor tamaño (> 50 cm) y entrenudos más largos que aquellos de la localidad tipo. Sin embargo, es necesario un mayor muestreo que incluya poblaciones a lo largo de todo su distribución (El Salvador y Nicaragua).

El segundo clado incluye individuos de diferentes poblaciones de *Hechtia dichroantha* quien ha sido registrada en Guatemala y Honduras y, *H. malvernii* registrada como endémica a Honduras (Burt-Utley y Utley, 1994; Smith y Down, 1974; Gilmartin, 1965). En dicho clado, *Hechtia dichroantha* (Localidad tipo; Baja Verapaz, Guatemala) surge como hermana de un clado que contiene una población de *H. dichroantha* de Honduras (*H.*

---

*dichroantha* HN: Río Canoa), *H. malvernii* HN: Loc Tipo (Localidad tipo; El Paraíso, Honduras), así como una población identificada como *Hechtia* sp. HN: La Pirámide (proveniente de una localidad donde se ha registrado *Hechtia malvernii*). Este pequeño clado se caracteriza por habitar bosques de pino-encino, raras ocasiones selva baja subcaducifolia, presentan pequeñas rosetas (<65 cm de diámetro) con pocas hojas, inflorescencias ca. de 1 m de alto, una vez ramificada, brácteas florales y sépalos rojos raras veces verdes o pardos, pétalos blancos con tintes rojizos hacia el ápice. La evidencia aquí reunida sugiere que *Hechtia dichroantha*, especie que ha sido registrada en Guatemala y Honduras, se restringe a Guatemala, difiriendo de *H. malvernii* por presentar inflorescencias pistiladas con ramas cortas, las estaminadas en forma cónica, flores congestionadas y brácteas lanceoladas que llegan a cubrir las flores. Las poblaciones identificadas como *H. dichroantha* en Honduras (*Hechtia dichroantha* HN: Río Canoa) y *Hechtia* sp. HN: La Pirámide, corresponden a *H. malvernii*, caracterizándose por presentar inflorescencia pequeñas donde las inflorescencia pistiladas pueden o no ramificarse, las ramas con flores laxas y en ocasiones péndulas (hasta de 55 cm de largo).

**Complejo *Hechtia tillandsioides*.** En cuanto a las relaciones dentro del complejo *H. tillandsioides*, *Hechtia purpusii*, quien se encuentra en el límite sur de la Sierra Madre Occidental con la Provincia Veracruzana (Morrone, 2014), es hermana del resto de especies del complejo, las cuales se ubican en un clado que se divide dicotómicamente. En dicho clado se encuentra *H. caerulea*, esta especie fue considerada por Espejo-Serna *et al.* (2010) como sinónimo de *H. tillandsioides*, pero nuestros resultados sugieren que estos nombres corresponden a dos entidades diferentes, coincidiendo con Villaseñor (2016), quien recientemente reconoce a ambas especies como entidades diferentes, en el listado de la flora de México. *Hechtia caerulea* se encuentra creciendo sobre rocas ígneas en bosque subcaducifolio en la provincia de la Depresión del Balsas, muy cerca del Eje Volcánico Transmexicano. Esta entidad es diferenciable a nivel morfológico, por presentar grandes rosetas caulescentes que pueden llegar a medir hasta 80 cm de largo, inflorescencias congestionadas, flores campanuladas, lilas y ovario verde, por lo que *H. caerulea* es aquí considerada una entidad diferente a *H. tillandsioides*.

El clado hermano de *Hechtia caerulea* está formado por individuos de diferentes

poblaciones que han sido llamadas como *H. lundelliorum* y *H. tillandsioides*. En su interior, se forma un clado formado por una politomía entre tres representantes de diferentes poblaciones de la especie *H. lundelliorum*, incluyendo uno cerca de Tamazunchale, San Luis Potosí (localidad tipo), y dos de Querétaro (Río Moctezuma y Tilaco), esta relación fue recuperada en todos los análisis individuales y combinados utilizando la evidencia molecular. Por lo cual, los resultados sugieren que *H. lundelliorum* es una especie parafilética, ya que no incluye al espécimen *H. lundelliorum* HDG proveniente de la población más al sur registrada para la especie (en la subregión de Mesófilos de San Bartolo Tutotepec de la Huasteca alta Hidalguense). *Hechtia lundelliorum* se caracteriza por tener grandes rosetas de hasta 90 cm de largo, grandes inflorescencias de 1.5-2 m de largo, con cientos de flores blancas con tintes rojizos en el envés de los pétalos, creciendo en su mayoría en bosques caducifolios y subcaducifolios las provincias Sierra Madre Oriental y Provincia Veracruzana.

El resto de especímenes, son los correspondientes a *Hechtia tillandsioides* de Hidalgo (HDG) y Puebla (PUE) y *H. lundelliorum* HDG. La posición *Hechtia tillandsioides* HDG vario entre los diferentes análisis, ubicándose en una politomía con el resto del clado hermano de *H. caerulea* (*matK-trnK*, *ycf1-6*); una politomía con *H. caerulea* y el clado *H. tillandsioides* PUE- *H. lundelliorum* HDG (*ycf1-4*); como hermana de *H. lundelliorum* HDG (*rpl32-trnL*); como hermana del clado *H. tillandsioides* PUE- *H. lundelliorum* HDG (evidencia combinada del ADNcp); o como hermana del clado formado por *H. lundelliorum* y *H. tillandsioides* PUE- *H. lundelliorum* HDG (evidencia total), a pesar de que no fue posible amplificar la región de ADN nuclear (PRK) para este espécimen. En cuanto a la posición de *H. tillandsioides* PUE y *H. lundelliorum* HDG, estas parecen estar cercanamente relaciones, ya que resultaron como especies hermanas en la mayoría de los análisis individuales y con un alto soporte con la evidencia total (BS=97; PP=1).

*Hechtia tillandsioides* ha sido una de las especies consideradas con amplia distribución (Pech-Cárdenas, 2016), sin embargo, en ninguno de los análisis se recupera una relación entre los individuos de las poblaciones de *H. tillandsioides* de Hidalgo y Puebla. Pese a que la cantidad de individuos revisados para el análisis molecular es reducida, es posible tratar a *H. tillandsioides* HGD como una especie distinta a *H. tillandsioides* PUE tomando en cuenta la evidencia molecular, morfológica y ecológica. Sin embargo, otra de la

problemática referente a este taxón, es saber a que población le corresponde el nombre *Hechtia tillandsioides*. La revisión del material tipo y protologo de *H. tillandsioides*, aunque fragmentario y poco descriptivo, sugiere que las características de *H. tillandsioides* PUE coinciden con las del material tipo. A diferencia de *H. tillandsioides* PUE, *H. tillandsioides* HGD presenta inflorescencia estaminada de una a dos veces dividida y la pistilada una vez dividida, los pétalos violáceos, tres veces más largos que los sépalos, el ovario verde a violáceo o completamente violáceo, 2.5 3 mm de largo, polen globoso, creciendo sobre rocas y cañadas en Selva baja subcaducifolia de Hidalgo y Querétaro, en los límites entre el Altiplano Mexicano y Sierra Madre Oriental, por lo que consideramos está, como una nueva especie para la ciencia.

La relación *Hechtia tillandsioides* PUE-*H. lundelliorum* HDG es robusta en los análisis de cloroplasto y nucleares. Las poblaciones de estos especímenes crecen aproximadamente a 12 km de distancia. *H. tillandsioides* PUE se encuentra creciendo sobre taludes en bosque subcaducifolio en la Sierra Madre Oriental, mientras que *H. lundelliorum* HDG se encuentra creciendo sobre cañadas en bosque mesófilo en la región colindante entre la Sierra Madre Oriental y la Provincia Veracruzana. *H. lundelliorum* HDG presenta rosetas e inflorescencias tan grandes como las poblaciones de Querétaro y San Luis Potosí, sin embargo, estas poblaciones se encuentran en hábitats más secos y calientes, a diferencia de la población *H. lundelliorum* HDG, que se encuentra en lugares húmedos. Tomando en cuenta que las poblaciones correspondientes a *H. lundelliorum* HDG morfológicamente sean similares a *H. lundelliorum* (con excepción de la coloración de sus flores estaminadas el cual es violáceo) y molecularmente se agrupe con *H. tillandsioides*, es posible las poblaciones de *H. lundelliorum* del sureste de Hidalgo sean un híbrido entre esta y *H. tillandsioides*. Es posible que un estudio con enfoques filogeográficos podrían explicar los fenómenos que afectan a estas poblaciones y así tener un mejor entendimiento de las relaciones dentro de este clado.



**A.** *Hechtia pupusii* / , **B.** *Hechtia caerulea* / . **C.** *Hechtia tillandsioides* / . **D.** *Hechtia lundelliorum* / . **E.** *Hechtia guatemalensis* / . **F.** *Hechtia dichroantha* . **G.** *Hechtia malvernii*

## CAPÍTULO III

### TRATAMIENTO TAXONÓMICO

#### 3.1. INTRODUCCIÓN

La monografía de Pitcairniodeae de Smith y Downs (1974) es el trabajo con más aportaciones al conocimiento taxonómico del género *Hechtia* hasta el momento, dicho trabajo recopila descripciones y datos sobre distribución de un interesante número especies. Sin embargo, las descripciones son cortas y en algunos casos ambiguas, dando lugar a determinaciones erradas. En la actualidad, el conocimiento referente al género ha aumentado en gran medida, estos esfuerzos se han visto reflejados en algunos trabajos a nivel regional, tal es el caso la Flora Mesoamericana (Burt-Utley y Utley, 1994), Flora de Nicaragua (Utley y Burt-Utley, 2001), y a menor escala la Flora de Veracruz (Espejo-Serna *et al.*, 2005) y Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes (Espejo-Serna *et al.*, 2010), así como en el creciente número de publicaciones de nuevas especies (Ramírez *et al.*, 2016, 2014; López- Ferrari y Espejo-Serna, 2014; Martínez *et al.*, 2010).

El entendimiento taxonómico de los grupos de plantas a diferentes niveles de organización, ha permitido una mejor delimitación y descripción de las entidades que les conforman, así como un mejor conocimiento sobre su distribución, inclusive un número considerable de nuevas especies para la ciencia. En el caso de *Hechtia* este entendimiento taxonómico ha permitido que el número de especies registradas actualmente asciende a 83 (I. Ramírez, com. pers.). En los últimos años, se ha logrado aclarar la circunscripción de algunas especies, al igual que la recircunscripción y epitificación de otras, como en el caso de *Hechtia schottii* Baker y *H. stenopetala* Klotzsch (Ramírez *et al.*, 2012). Otras aportaciones han sido los trabajos de Martínez (2008) y Jiménez (2014, 2011), quienes realizaron un estudio detallado de los complejos *H. podantha* y *H. glomerata*, respectivamente. Todas estas contribuciones incluyen, descripciones detalladas, comparaciones taxonómicas, imágenes, dibujos, mapas de distribución y en algunos casos datos sobre la ecología de las especies.

En este trabajo se pretende circunscribir correctamente las especies agrupadas dentro de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, los cuales resultan ser grupos

naturales según los resultados obtenidos en el Capítulo II del presente trabajo. Según los resultados del capítulo II, el número de especies dentro de cada uno de los complejos es mayor que el registrado hasta el momento. Por lo tanto, se presenta una clave taxonómica para la identificación de las especies de cada uno de los complejos, así como descripciones detalladas, con datos sobre afinidades morfológicas, comentarios nomenclaturales (cuando fue necesario), fenología, distribución y ecología. Además, se presentan mapas de distribución y figuras con fotografías a color, donde pueden observarse (en su mayoría) detalles de las rosetas, inflorescencias, flores y hábitat.

## **3.2. MATERIALES Y METODOS**

### **3.2.1. Delimitación de las especies**

Para llevar a cabo la delimitación de las especies, se tomó en cuenta toda la información disponible a partir de las publicaciones originales y especímenes tipo, evidencia molecular, micro y macro morfológica, ecológica, biogeográfica.

### **3.2.2. Obtención de caracteres**

La obtención de caracteres morfológicos se hizo a partir de la revisión de material depositado en los herbarios BIGU, CHAPA, CICY, EAP, ENCB, F, GH, HGOM, IZTA, LAGU, MEXU, MICH, MO, NY, SEL, TEFH, UC, US y XAL. Así mismo, se usó material floral en líquido presente en CICY y plantas vivas observadas en campo y en cultivo. También fueron utilizadas las descripciones originales (protólogos) u otras publicaciones y fotografías disponibles de ejemplares tipo en la red (<https://plants.jstor.org/>).

Los caracteres micromorfológicos fueron obtenidos a través de bibliografía (Herrera-Canto, 2016) y completados con observación al microscopio de barrido. Las muestras de polen, semillas y fragmentos de la sección basal de la hoja (1 x 1 cm), fueron obtenidas a partir de ejemplares herborizados o bien muestras frescas. Para la observación las muestras fueron montadas en un portamuestras con cinta doble adherente, para posteriormente ser metalizadas a alto vacío con ayuda del equipo DENTON VACCUM DESK II, cubriendo las muestras con una capa 15-35  $\mu\text{m}$  de oro-paladio por un periodo de

tiempo de 10 min. Una vez metalizadas las muestras, fueron observadas al MEB (JOEL modelo JSM-6360LV).

### **3.2.3. Descripciones morfológicas**

La descripción incluye un párrafo que contiene el nombre científico, autor (es), la publicación, número de página (as) donde se describió la especie y año. Posteriormente, se añaden los especímenes tipo, holotipo, isotipo, lectotipo, sintipo, y epitipo, incluyendo el acrónimo del herbario donde se encuentran depositados. Bajo este primer párrafo, se ubica uno que incluye sinónimos taxonómicos y nomenclaturales, con la misma estructura del nombre aceptado.

Las descripciones morfológicas fueron realizadas detallando las partes vegetativas, inflorescencia masculina, inflorescencia femenina y frutos, todas en la misma secuencia. Seguido de la cita de los especímenes revisados. Coordenadas, correcciones como el nombre de las localidades o transformación de las unidades de medidas (ft a mts), ubicadas entre corchetes son una propuesta para complementar la información ausente en las etiquetas.

Finalmente se incluyen algunas secciones sobre biogeografía y ecología, afinidades morfológicas y filogenéticas, comentarios nomenclaturales cuando son necesarios, y comentarios sobre el estado de conservación basados en los criterios de la IUCN (IUCN, 2012).

### **3.2.4. Mapas de distribución**

Los mapas de distribución de las especies fueron realizados con base en las coordenadas geográficas de las colectas de campo y contenidas en las etiquetas de los especímenes de herbario. En el caso de estar disponible esta información, las localidades fueron georreferenciadas siguiendo los datos de la localidad descritas en las etiquetas con ayuda de Google Earth 7.1.5.1557. Los mapas fueron generados con ayuda del programa ArcView V.10.0. Para identificar las regiones biogeográficas se utilizaron las regiones de América Latina y el Caribe propuestas por Morrone (2014).

### 3.2.5. Evaluación del estado de conservación

Para conocer el estado de conservación de las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides* se utilizaron las categorías sugeridas por Pech-Cárdenas (2015), cuando no estuvieron disponibles o estaban basadas en diferente número de recolectas, se realizó una evaluación preliminar. La evaluación se realizó siguiendo los lineamientos propuestos para la Lista Roja de la IUCN (IUCN, 2012). Debido a los datos provienen de material de herbario y en algunos casos estos pueden ser escasos, se utilizaron los criterios de asignación de categorías sugeridos por Willis *et al.* (2003), donde a partir de tres puntos de colecta se pueden realizar evaluaciones preliminares sobre el estado de conservación de una especie. Los criterios utilizados son la Extensión de presencia (EOO) y la Área de ocupación (AOO). El EOO hace referencia al polígono convexo que engloba un conjunto de puntos de presencia, mientras que el AOO es el área ocupada por el taxón dentro de la extensión de presencia. Estas evaluaciones fueron realizadas a través software GeoCAT (Bachman *et al.*, 2011), el cual incorpora los criterios sugeridos por Willis *et al.* (2003). Para fines de este trabajo, si existe una diferencia entre la categoría sugerida por criterio EOO y AOO, se tomará aquella implique mayor riesgo de extinción.

## 3.3. RESULTADOS

### 3.3.1. Diagnósis de los complejos

Diagnósis complejo *Hechtia tillandsioides*

**Rosetas** cespitosas, entrenudos cortos formando rosetas compactas o largos formando grandes rosetas laxas; **hojas** triangulares a linear triangulares, acuminadas a largamente acuminadas, serruladas; **inflorescencia** central paniculada 1 a 3 veces dividida; **brácteas florales** verdes, pardas o violáceas; **flores** polísticas, pedicelos filiformes; **sépalos** libres, coriáceos, verdes, verdes a violáceos hacia el ápice o completamente violáceos, ápice agudo a acuminado; **pétalos** libres, elípticos o blongos, membranáceos, completamente blancos o con tintes rojizos, rosas o lilas, agudos o redondeados; **ovario** súpero, verde, púrpura o pardo; **fruto** cápsula papiráceas, septicida, **semillas** cuerpo café, apéndices

largos, blancos, continuos.

Diagnosis complejo *Hechtia guatemalensis*.

**Rosetas** cespitosas, entrenudos cortos formando rosetas compactas; **hojas** triangulares, acuminadas, espinas no pungentes; **inflorescencia** central paniculada 1 a 3 veces dividida, las pistiladas raras veces no dividida; verdes o rojas; **brácteas florales** verdes o rojas; **flores** polísticas, sésiles; **sépalos** libres, ovados a laceolados, herbáceos, verdes o rojos, ápice agudo a acuminado; **pétalos** libres, elípticos a oblongos, herbáceos, completamente blancos o con tintes rojizos hacia el ápice, agudos; **ovario** ínfero; **fruto** cápsula crustacea, loculicida, **semillas** cuerpo café, apéndices cortos, rojizos, aparentemente distales, con la parte media adherida al cuerpo de la semilla.

### 3.3.2. Clave taxonómica

#### Clave taxonómica artificial para la identificación de géneros en Hechtioideae

1. Hojas con margen serrulado; flores pediceladas, pedicelos largos y delgados... complejo *Hechtia tillandsioides*
- 1'. Hojas con margen espinoso; flores pediceladas o no, cuando pediceladas estos cortos y gruesos, raras veces largos y delgados...2
2. Hojas rígidas y duras; inflorescencia central (en ocasiones saliendo de una roseta juvenil), raras veces lateral (las centroamericanas laterales); ovario supero, raras veces ínfero; Texas a Honduras... *Hechtia s. stric.*
- 2'. Hojas flexibles y suaves; inflorescencia central; ovario ínfero; Guatemala a Nicaragua... complejo *Hechtia guatemalensis*

#### Clave taxonómica artificial para la identificación de las especies del complejo *Hechtia tillandsioides*.

1. Plantas caulescentes, aparentemente rizomatosas.....2

- 
- 2. Rosetas compactas; láminas foliares 25 50 cm de largo; inflorescencias 0.75 1 m, dos veces divididas, pétalos blancos, redondeados; 300 600 msnm, Veracruz.....*Hechtia purpusii*
  - 2'. Rosetas laxas; láminas foliares 50 82 cm de largo; inflorescencias 1.5 1.9 m, dos a tres veces divididas, pétalos violáceos, agudos; 1100 1800 msnm, Estado de México.....*Hechtia caerulea*
  - 1'. Plantas acaulescentes, no aparentan ser rizomatosas.....3
  - 3. Panículas densamente ramificada (ca. 40 ramas); flores con pétalos oblongos, blancos.....*Hechtia lundelliorum*
  - 3'. Panículas laxamente ramificada (< 30 ramas); flores con pétalos elípticos, lilas...4
  - 4. Inflorescencia pistilada dos veces dividida; pétalos de flores pistiladas no recurvados en anthesis, pétalos 3.5 4 mm de largo; ovario 3.5 4 mm de largo; polen prolado; Puebla.....*Hechtia tillandsioides*
  - 4'. Inflorescencia pistilada una vez dividida; pétalos de flores pistiladas recurvados en anthesis, pétalos 4 6 mm de largo; ovario 2.5 3 mm de largo; polen esférico; Hidalgo.....*Hechtia* sp. "Hidalgo"

**Clave taxonómica artificial para la identificación de las especies del complejo *Hechtia guatemalensis*.**

- 1. Rosetas más de 100 cm de diámetro cuando maduras, hojas centrales erectas; inflorescencias densas, 2 a 3 veces divididas; brácteas florales verdes a pardas; flores estaminadas campanuladas, sépalos verdes a pardos, pétalos blancos, frutos depresos, habita selvas subcaducifolias..... *Hechtia guatemalensis*
- 1'. Rosetas menores a 100 cm de diámetro cuando maduras, hojas curvas; inflorescencias laxas, una vez dividida; brácteas florales rojas, rara vez verdes; flores estaminadas tubulares, sépalos rojizos, pétalos blancos con ápice rojizo,

- frutos divaricados, habita bosques de pino-encino.....2
2. Inflorescencias pistiladas siempre ramificadas, ramas hasta 15 cm de largo, ascendente a perpendiculares al eje; flores densas, pétalos de flores pistiladas 4 mm de largo; frutos 6 10 mm de largo; se distribuye en Guatemala.....*Hechtia dichroantha*
- 2'. Inflorescencias pistiladas ramificadas o no, cuando ramificadas hasta 55 cm de largo, ascendentes (menos de 6 cm de largo) a completamente reflexas; flores laxas, pétalos de flores pistiladas 4.5 6 mm de largo; frutos (7) 9 14 mm de largo; se distribuye en Honduras..... *Hechtia malvernii*.

**3.3.3. Hechtia caerulea (Matuda) L.B. Sm.**, Phytologia 24: 446, t. 5, f. 5. 1972. – *Niveophyllum caeruleum* Matuda. Cactáceas y Suculentas Mexicanas 10: 3–5, f. 2–4. 1965. Tipo. México: México State: ravine, Santo Tomas de los Plátanos, S of Valle de Bravo, 1200 m. *E. Matuda 37440* / (Holotipo: MEXU!). (Figura 3.1-3.3).

Hierbas arrosetadas, litofitas, caulescentes, cespitosas, rosetas de 35–80 cm de alto, 30–52 cm de diámetro. **Hojas** muchas por roseta, péndulas; *vainas* transversalmente oblongas, 3.5–4 x 5.5–7 cm, superficie adaxial y abaxial tricomas, blancas, márgenes enteros en la base a serrulados hacia el ápice, margen hialino; *laminas* triangulares, largamente acuminadas, 50–82 cm de largo, 4–5 cm de ancho en la base, suculentas, verde claras en el haz, densamente lepidotas en la superficie abaxial, superficie adaxial con una capa de tricomas fina, márgenes diminutamente serrulados. Inflorescencia central, erecta a arqueada, las pistiladas péndulas cuando en fruto. **Inflorescencia estaminada**, paniculada tres veces dividida, erecta, 1.8 m de largo; **pedúnculo** terete, 30.5 cm de largo, 1.3 cm de diámetro en la base, glabro, verde violáceo, entrenudos 4–6.8 cm; **brácteas del pedúnculo** lineares triangulares, largamente acuminadas, 32 x 2.3 cm, café claras, enteras en la base serruladas hacia el ápice, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, blanco lepidotas en la superficie abaxial; **eje central** 1.5 m de largo, 1 cm de diámetro, glabro, verde violáceo, entrenudos (3) 4–8 cm; **brácteas primarias** triangulares a lineares triangulares hacia el ápice, las basales largamente acuminadas a acuminadas hacia el ápice, 1.5–5 (15) x 0.8–2 cm, pardas, las basales serruladas, las apicales enteras, multinervadas; **ramas** muchas en número, ascendentes, 16–27 (33) cm de largo, 2–4 (9) mm de diámetro en la base, verde a violáceas hacia el ápice, cada una con 500–650 flores, pediculadas (3) 4–6.7 cm de largo, aplanado; **brácteas secundarias** lineares triangulares, agudas, 2–3 mm, café claras, entero, 1-nervadas; **ramas secundarias** 10–15 cm de largo; **ramas terciarias** 3–5 (7) cm de largo; **brácteas florales** triangulares, agudas a acuminadas, 1.5–2 x 1 mm, violáceas, margen entero sinuoso, 1-nervadas; **flores** polísticas, difusas a ascendentes, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 2.5–3 mm de largo, violáceo oscuro; **sépalos** libres, ovados, agudos, 2 x 1.5 mm, enteros, violáceos, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, redondeados, 4.5–4.8 x 2–2.5 mm, enteros, violáceos, membranáceos, multinervados; **estambres** 2.3–3.4 mm;

**filamentos** laminares, 2-3 mm, blancos; **anteras** oblongas, 1.8-2 x 0.7 mm, dorsifijas, verdes, polen amarillo; **pistilodio** cónico, blanco, 2 mm de largo, 1 mm de diámetro, los lóbulos del estigma 0.5 mm largos. **Inflorescencia pistilada**, paniculada tres veces dividida, erecta o péndula, 1.5-1.85 m de largo; **pedúnculo** terete, 45-67 cm de largo, 1.2 cm de diámetro, glabro, verde violáceo, entrenudos (3-4-8-9) cm; **brácteas del pedúnculo** linear triangulares, largamente acuminadas, 5-28 x 22.5 cm, enteras en la base serruladas hacia el ápice, café claras, tricomatosis en la superficie adaxial y blanco lepidotos en la superficie abaxial, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas; **eje central** 115-120 m de largo, 1 cm de diámetro, glabro, verde violáceo, entrenudos 2-6 (9) cm; **brácteas primarias** linear triangulares, acuminadas, 1.5 cm, café claras, enteras, multinervadas; **ramas** muchas en número, 18-37 cm de largo, 2-3 mm de diámetro en la base, verde a violáceas hacia el apice, cada una con 130-350 flores, pediculadas 2.5-7 (10) de largo cm, aplanados; **brácteas secundarias** linear triangulares, acuminadas, 2-3 mm, café claras, enteras, 1-nervadas; **ramas secundarias** 8-14 (15.5) cm de largo; **ramas terciarias** 3-6 cm de largo; **brácteas florales** triangulares, agudas, 1.5-1.7 x 1 mm, violáceas, enteras, 1-nervadas; **flores** políticas, divaricadas, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 2-3 mm de largo, violáceo oscuro; **sépalos** libres, ovados, agudos, 2-2.5 x 2 mm, enteros, verdes en la base violáceos hacia el ápice, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos a redondeados, 4.5-5 x 2-2.5 mm, enteros, violáceos, membranáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 2 x 0.5 mm, blancos; **ovario** supero, cónico, 3 mm de largo, 2.5 mm de diámetro, verde, lóbulos estigmáticos 1.5 mm de largo, blancos; **fruto** capsula septicida, ovoide, 8-9 mm de largo, 2-3 de diámetro, verde cuando inmaduro, tornándose café y papiráceo cuando seco, depresos sobre el eje del raquis, los pétalos, sépalos y estaminodios persistentes; **semillas** fusiformes, 3-3.5 mm de largo, cuerpo café, bicaudadas o apendiculadas continuas, color blanquecino.

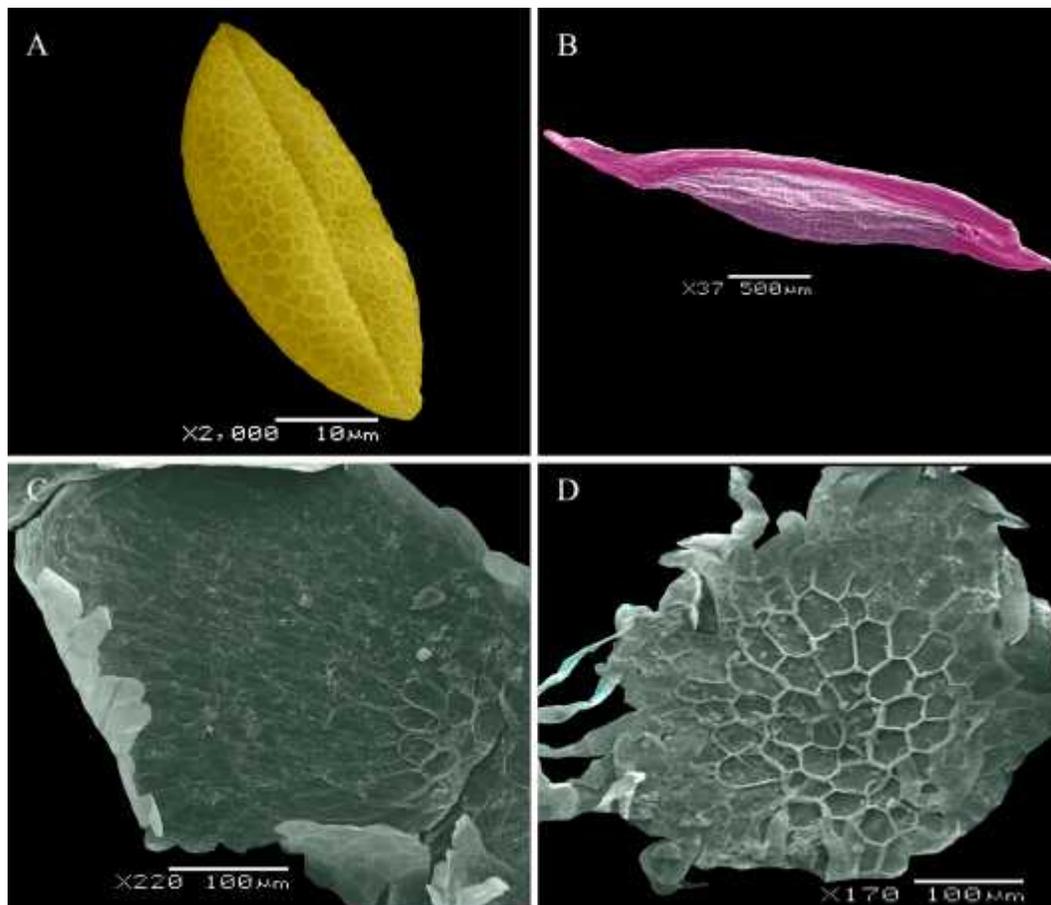
### **Micromorfología**

#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado simple, diámetro polar de 33.4  $\mu\text{m}$ , diámetro ecuatorial de 23.27  $\mu\text{m}$  (figura 3.1 A).

**Semilla**

Fusiforame, basal y apicalmente diferenciables, apendiceladas, apéndice se extiende desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral (aparentando un ala lateral), las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isorectangulares, cuerpo 1.8 mm de largo, apéndice en zona basal 0.6 0.8 de largo, apéndice en zona apical 0.7 0.8 mm de largo (figura 3.1 B).



**Figura 3. 1** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm. A. Polen. B. Semillas. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can

**Ejemplares examinados:** México, **ESTADO DE MÉXICO**, Mun. Santo Tomás, Near Ixtapantongo, south of Bravo Valley, 15 de mayo de 1956, *E. Matuda s.n.* (US!);

Cercanías de Santo Tomás de Los Plátanos, [19°10'43.56"N, 100°15'20.90"W], [1380 m snm], 03 de marzo de 1956, 1100 m snm, *E. Matuda y sus colaboradores*, 32602 (ENCB!, MEXU!); Santo Tomás de los Plátanos, sur de Valle de Bravo, 1400 m snm, 15 de marzo de 1960, *E. Matuda* 37440 / (MEXU!); alrededores de Nuevo Santo Tomás de los Plátanos, [19°10'43.77"N, 100°15'21.34"W], 1100 m snm, 14 de abril de 1996, *M. Flores-Cruz y Echeverría*, 1266 (CHAPA!); Malpaís, [19°11'00'0 N, 100°15'13.7' W], 1320 m snm, 14 de abril de 1996, *M. Flores-Cruz y Echeverría* 1267 (CHAPA!); 5 km delante de San Nicolás Tolentino y 1 km al SE de Nuevo Santo Tomás de los Plátanos, barranca del río Tilostoc, 19°10'06" N, 100°15'02" W, 1400 m snm, 10 de marzo de 1992, *M. Flores C., A. Espejo, A.R. López-Ferrari* 721 / (CHAPA!, MEXU!); alrededores de Santo Tomás de los Plátanos, Malpaís, 19°11'00'0 N, 100°15'13.7' W, 1341 m snm, 16 de abril del 2016, *K. Romero, C. Granados, M. Flores, G. Salazar y S. Donadio*, *Echeverría* 1198, 1199, 1201, 1202, 1203, 1204 , 1197, 1200, 1205 (CICY); **Mun. Tonatico**, Tonatico, Ixtapan de la Sal, [18°49'24.46"N, 99°40'32.45"W], 1800 m snm, 04 de mayo de 1965, *E. Matuda* 38642 (MEXU!); cerca de Ixtapan de la Sal, en Barranca de Orilla de Rio, [18°49'24.46"N, 99°40'32.45"W], 1400 m snm, 21 de marzo de 1966, *E. Matuda* 37547 (MEXU!); 03 de abril de 1966, [18°49'24.46"N, 99°40'32.45"W], 1700 m snm, *E. Matuda* 37631 (MEXU); **Mun. Valle de Bravo**, 1800 m snm, 18 de marzo de 1973, *E. Matuda y sus colaboradores*, 38550 (MEXU!, MO!), Ca. 7.4 km después de San Nicolas Tolentino, rumbo a Ixtapan del Oro, 19° 12'30"N, 100°15'0"W, 1660 m snm, 11 de marzo del 2007, *A. Espejo, A.E. López Ferrari, J. Ceja, A. Mendoza R.* 6941 , 6942 (UAMIZ!).

**Biogeografía y ecología:** *Hechtia caerulea* es endémica al Estado de México. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica conocida como Depresión del Balsas, muy cerca del Eje Volcánico Transmexicano, la cual separa las poblaciones de *H. caerulea* del resto de especies del complejo *H. tillandsioides*, la población más cercana corresponde a *Hechtia* sp. "Hidalgo" a aproximadamente 215 km (línea recta), ubicada en Querétaro entre las provincias Altiplano Mexicano y Sierra Madre Oriental. Crecen sobre rocas ígneas y paredes de barrancas y taludes, formando densas colonias en selva baja caducifolia a una altitud de 1100 1800 m snm. El periodo de floración y fructificación para esta especie, se ha registrado entre los meses de febrero y mayo. Creciendo en simpatria con *Hechtia hintoniana* Burt-Utley, Utley & García-Mend.,

además pueden observarse otras especies como *Agave* sp., *Pitcairnia* sp., *Cyrtopodium* sp., *Tillandsia ionantha* Planch., *Tillandsia schiedeana* Steud. entre otras.



**Figura 3. 2** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm.

**Afinidades morfológicas:** Esta especie es similar a *Hechtia tillandsioides* y *Hechtia* sp. “Hidalgo”, por presentar grandes y densas inflorescencias con flores lilas. Diferenciándose de estas a nivel vegetativo, por presentar extensas rosetas caulescentes, aparentemente rizomatosas, este carácter se conserva en especímenes cultivados, mientras que las rosetas de *H. tillandsioides* y *Hechtia* sp. “Hidalgo” son acaules. *Hechtia caerulea* posee inflorescencias de mayor tamaño, hasta 1.8 m; flores campanuladas con sépalos y pétalos de mayor tamaño (6 mm) que los observados en sus similares. El tamaño de la inflorescencia de *H. caerulea* es similar al de los individuos de *H. lundelliorum* (1.8 m), al igual que el número de ramificaciones, tres veces dividida (con excepción de las

inflorescencias pistiladas de *H. lundelliorum* que pueden ser 2-3 divididas). Sin embargo, las flores estaminadas de *H. caerulea* son campanuladas en antesis vs. rotáceas, flores lilas vs. blancas, sépalos 2 2.5 vs. 1.4 1.7 mm de largo.

**Comentario nomenclatural:** *Hechtia caerulea* fue descrita como *Niveophyllum caeruleum* por E. Matuda, a partir de una muestra que incluye individuos de ambos sexos colectado en Santo Tomás de los Plátanos (*E. Matuda 37440 /* , MEXU). Inicialmente fue ubicada dentro de la familia Liliaceae, según Matuda, presentaba caracteres florales similares a los de *Anthericum* L. (trasladada a Asparagaceae), *Zigadenus* Michx. y *Stenanthium* (A. Gray) Kunth (trasladadas a Melanthiaceae). Posteriormente, fue trasladada al género *Hechtia* por Lyman B. Smith (1972). *Hechtia caerulea* fue considerada por Espejo-Serna *et al.* (2010) como sinónimo de *Hechtia tillandsioides*, sin embargo, características morfológicas separan a estas entidades, apoyado por el estudio molecular aquí presentado, donde *H. caerulea* resulta hermana de un clado del cual divergen *H. lundelliorum*, *H. tillandsioides* y *Hechtia* sp. “Hidalgo”.

**Estado de conservación:** Según Pech-Cárdenas (2015), basada en la extensión de presencia (712 km) y área de ocupación (45 km) de la especie, *Hechtia caerulea* se encuentra dentro de la categoría de riesgo en peligro (EN) según los criterios de la IUCN. En la localidad tipo, se observan grandes colonias creciendo sobre rocas y paredes de las barrancas, al igual en taludes a orilla de carretera, sin embargo, estas se encuentran sujetas a daños antropogénicas, producto de actividades agrícolas.



**Figura 3. 3** *Hechtia caerulea* (Matuda) L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Frutos. D. Roseta. E. Inflorescencia estaminada. Fotografías: K. Romero

**3.3.4. Hechtia dichroantha Donn. Sm.**, Bot. Gaz. 42(4): 299–300. 1906. Tipo: Guatemala: Baja Verapaz: in collibus declivibus ad flumen Quillilá prope Santa Rosa, alt. 1600 m., May 1905, *O.F. Cook s.n.* (Holotipo: US!; Isotipo: GH!, US!). (Figura 3.4-3.6)

Hierbas arrosietadas, litofitas raras veces terrestre, acaulescentes, cespitosas, rosetas de 48 65 cm de diámetro. **Hojas** 22 40 por roseta, reflexas; *vainas* oblongas transversalmente, 2 2.5 x 4 5 cm, glabras, blancas, cafés cuando secas, margen entero a diminutamente espinoso hacia el ápice; *laminas* triangulares, acuminadas, 20 47.5 cm de largo, 2 4 cm de ancho en la base, succulentas, verdes, en ocasiones rojizas hacia el ápice y/o márgenes rojizos, densamente lepidotas en la superficie abaxial, el indumento tricomatoso sobre la base de la lámina en la superficie adaxial, aparentemente caedizo y lustroso, margen espinoso, espinas antrorsas, 2 3 mm de largo, 5 9 mm de distancia entre sí, verdes a rojizas, cafés cuando secas, con un mechón de escamas en la axila superior de las espinas. Inflorescencia central, erecta a arqueada. **Inflorescencia estaminada**, paniculada una vez dividida, erecta a arqueada, 0.7 1.1 m de largo; **pedúnculo** terete, 35 58 cm de largo, 0.4 0.6 cm de diámetro, glabro, rojizo, entrenudos 2 6 cm, aumentando de tamaño hacia el ápice; **brácteas del pedúnculo** vaina oblonga transversalmente, 0.8 x 0.7 1.5 cm, blancas a verdes, enteras en la base espinosas hacia el ápice, glabras, laminas linear triangulares, largamente acuminadas a acuminadas, (3) 7 24 (27) x 0.7 1.5 cm, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas en un ángulo de 70° o completamente recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, rojizas, espinosas, las basales blanco lepidotas en el envés, glabras hacia el ápice; **eje central** 22 74 cm de largo, 0.4 0.6 cm de diámetro, glabro, rojizo, entrenudos (2) 3 6 (8) cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas a largamente acuminadas, (1) 2 3.5 (10) x 0.6 1 cm, rojizas, espinosas a enteras sinuosas, multinervadas; **ramas** 6 17 en número, ascendentes, 5 12 cm de largo, 2 3 mm de diámetro en la base, rojizas, flores apareciendo cerca de la base del pedículo; **brácteas florales** lanceoladas, acuminadas, (5) 7 10 x 2 2.8 mm, rojizas, margen entero a sinuoso, glabras, trinervadas; **flores** polísticas, divaricadas, sésiles; **sépalos** libres, triangulares a ovados, agudos, 3 5 x 2.5 3 mm, enteros, rojizos, herbáceos, trinervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 5 7 x 1.5 3 mm, enteros, blancos con el ápice con tintes rojizos en el envés, herbáceos, multinervados; **estambres** 3 6 mm; **filamentos** cilíndricos, 2.5 5.5 mm, blancos;

**anteras** oblongas, 1.1–2 mm de largas, dorsifijas, verdes; **pistilodio** con los lóbulos del estigma 0.5 mm de largo, el ovario 2.5 mm de largo dando la apariencia de un pequeño y engrosado pedicelo. **Inflorescencia pistilada**, panícula una vez dividida, erecta a arqueada, 0.65–2 m de largo; **pedúnculo** terete, 40–147 cm de largo, 0.5–1.1 cm de diámetro, glabro, color rojizo, entrenudos (1.5–) 3.5–8 (–12) cm; **brácteas del pedúnculo** vaina oblonga transversalmente, 1.2 x 0.8–2 cm, blanca, enteras en la base hacia espinosas en el ápice, glabras, laminas linear triangulares, largamente acuminadas a acuminadas, (2–) 4–20 x 0.8–2 cm, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas en un ángulo de 70° o completamente recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, rojizas, espinosas, las basales blanco lepidotas en el envés, glabras hacia el ápice; **eje central** 25–64 cm de largo, 0.4–0.6 cm de diámetro, glabro, rojizo, entrenudos (2–) 4–6.5 cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas, 1.5–1.8 x 0.6–1 cm, rojizas, espinosas a enteras sinuosas, blanco lepidotas en el envés a glabras, multinervadas; **ramas** 4–12 en número, divaricadas a ascendentes, laterales de 5–9 cm, la terminal de 9.5–15 cm, 3–4 mm de diámetro en la base, rojizas, flores apareciendo casi desde la base del pedículo; **brácteas florales** lanceoladas, acuminadas, 5–10 x 1.8–2 mm, rojizas, margen entero a sinuoso, glabras, trinervadas; **flores** polísticas, divaricadas, sésiles; **sépalos** libres, triangulares a lanceolados, agudos, 3–4 x 2–3 mm, enteros, rojizos, herbáceos, trinervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 4 x 1.3–2 mm, enteros, blancos con el ápice con tintes rojizos en el ápice del envés, herbáceos, multinervados; **estaminodios** 1.5–2 x 0.5 mm, blancos; **ovario** ínfero, 1.5 mm de largo, 0.5 mm de diámetro, rara vez puede observarse el estilo de 2 mm de largo, lóbulos estigmáticos 2 mm de largo, blancos; **fruto** capsula loculicida, elíptica, 6–10 mm de largo, 4–6 (–7) de diámetro, verdes cuando inmaduras, tornándose café y crustáceo cuando seco, divaricadas sobre el eje del raquis, los pétalos, sépalos y estaminodios rara vez persistentes al abrir; **semillas** fusiformes, 4 mm de largo, cuerpo café, bicaudadas o apendiculadas aparentemente adherido en la superficie ventral, apéndice color amarillo rojizo.

### **Micromorfología**

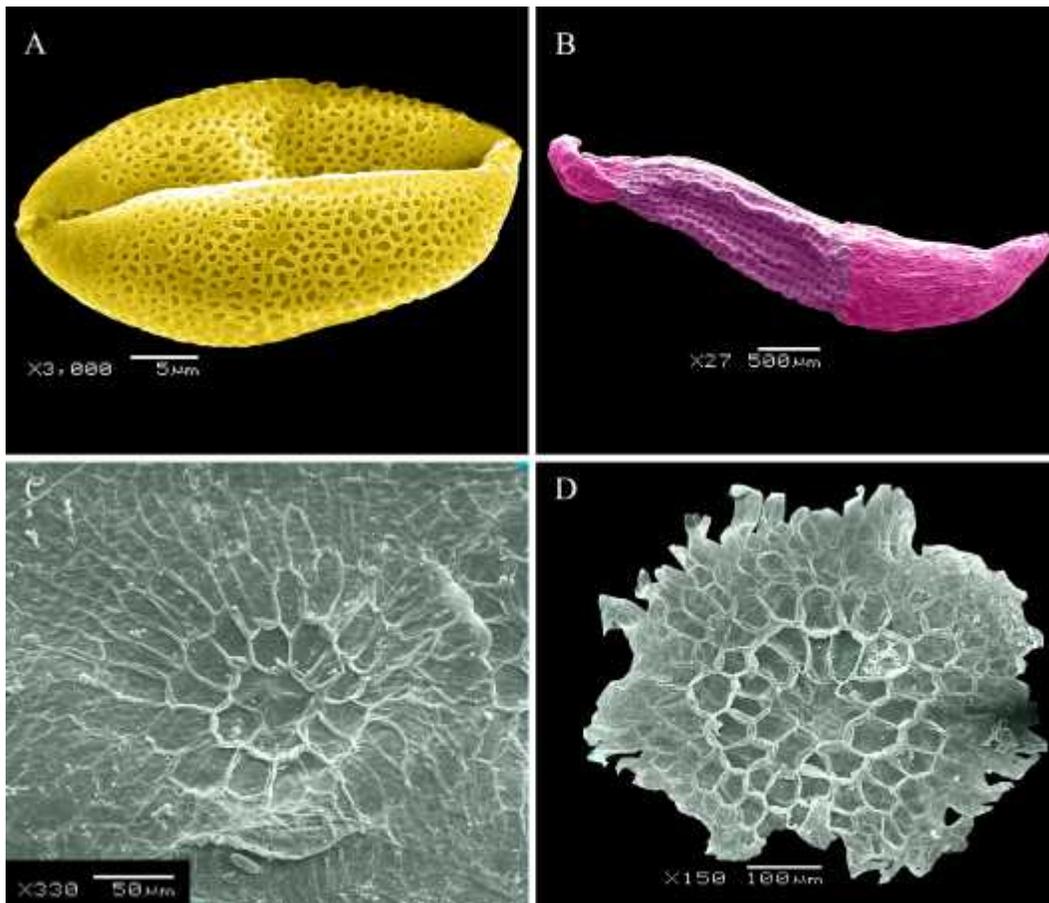
#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado simple,

diámetro polar de 36.5–37.5  $\mu\text{m}$ , diámetro ecuatorial de 17.5–18.9  $\mu\text{m}$  (figura 3.4 A).

### Semilla

Fusiforme, basal y apicalmente diferenciadas, apendiceladas, apéndice se extiende inconspicuamente desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral, las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isocuatriculares, cuerpo 2 mm de largo, apéndice en zona basal 0.6 de largo, apéndice en zona apical 1.6 mm de largo (figura 3.4 B).



**Figura 3. 4** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia dichroantha* Donn. Sm. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can

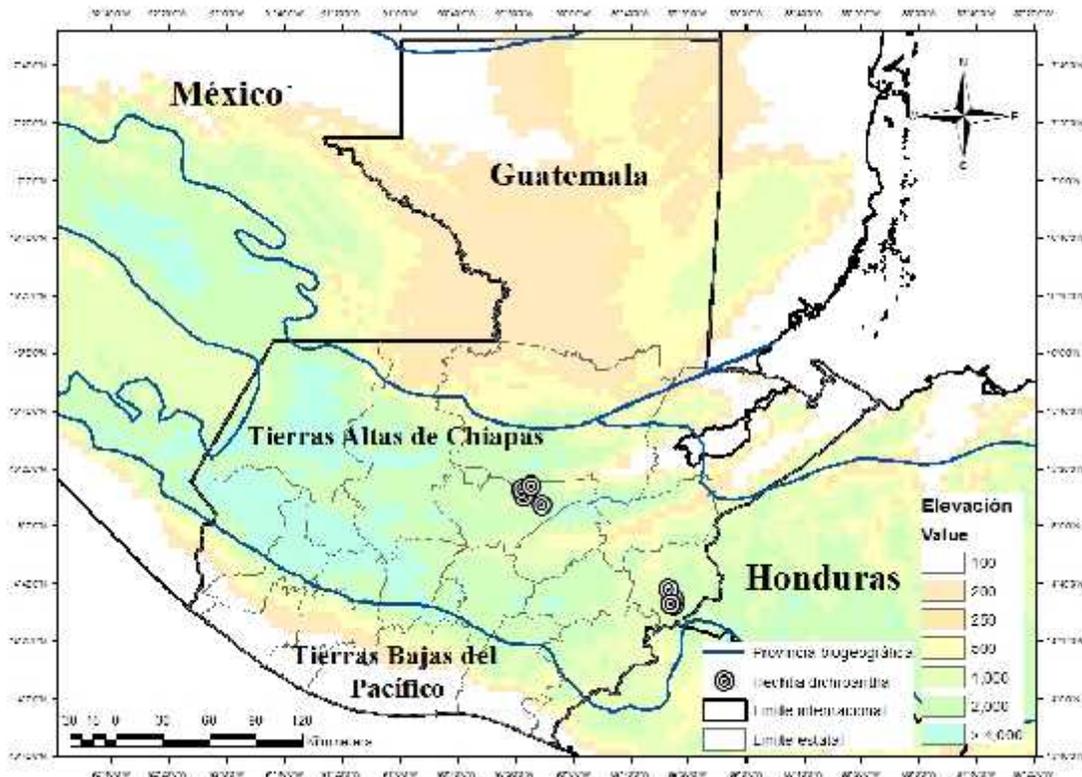
**Ejemplares examinados:** Guatemala, **BAJA VERAPAZ, Mun.** in collibus declivibus ad flumen Quililá prope Santa Rosa, 1600 m snm, mayo de 1905, *O.F. Cook s.n.* (GH!, US!); Mountains along National route 5, about 7 miles north of Salamá, [15°10'28.70"N,

90°17'13.35"W], [1500 m snm], 11 de julio de 1960, *Robert Merrill King 3282* (TEX!, UC!, US!); **Mun. Purulhá**, Carretera adelante de Finca Santa Rosa, orillas de Río Quililá, 15°12'59.38"N, 90°17'38.99"W, 1339 m snm, 17 de julio de 2015, *K. Romero y E. Mó-Mó 1166* ; 1167, 1168, 1169 (CICY!); **CHIQUIMULA, Mun. Quetzaltepeque**, Montaña Castilla, vecinidad de Montaña Cebollas, a lo largo del Río Lucía Saso, 3 millas SE de Quetzaltepeque, [14°34'43"N, 89°25'06"W], 1200-1500 m snm, 3 de noviembre de 1939, *J.A. Steyermark 31346* (F!); [Quetzaltepeque], [14°38'11.14"N, 89°26'47.06"W], 500 m snm, 19 de mayo del 2001, *M. Véliz y R. Luarca 11260* (BIGU!); Orilla de la carretera Quetzaltepeque a Chiquimula, 14°32'22.7"N, 89°27'06.6"W, 830 m snm, 7 de abril del 2011, *M. Véliz, et al. 22927* (BIGU!); **Mun. Esquipulas**, 4-6 km al S de la ciudad de Esquipulas, cerca de la Aldea Concepción Las Minas, por la carretera hacia El Salvador, [14°32'46.69"N, 89°24'58.68"W], [950 m snm], 9 de julio del 2000, *J.L. Linares y C.A. Martínez 5096* , (MEXU!); Delante de Esquipulas, 14°33'11.4"N; 89°26'16.2"O, 856 m snm, 7 de abril del 2011, *M. Véliz, J. Cruz Corzo y L. Velásquez 22930* (BIGU!).

**Biogeografía y ecología:** *Hechtia dichroantha* es endémica de Guatemala. Las poblaciones de esta especie se han registrado al norte de Guatemala en el departamento de Baja Verapaz y al oriente en Chiquimula, cerca de los límites políticos con Honduras, distribuidas en la zona central de la provincia biogeográfica de las Tierras Altas de Chiapas. Se encuentra creciendo sobre suelos rocosos y paredes de barrancas y taludes, formando densas colonias en bosques de pino-encino a una altitud de 500 1600 m snm. El periodo de floración y fructificación para esta especie se ha registrado entre los meses abril a julio. Creciendo con *Agave* sp., *Pitcairnia* sp. y *Plumeria rubra* L.

**Afinidades morfológicas:** Esta especie es similar a *Hechtia malvernii* en hábitat, al ser las únicas en habitar bosques de pino-encino, y morfológicamente comparten rosetas pequeñas –con respecto a *H. guatemalensis* que puede llegar a tener rosetas de 150 cm de diámetro–, con pocas hojas y entrenudos cortos, recurvadas, inflorescencias estaminadas una vez dividida, brácteas florales y sépalos rojizos–esta coloración en brácteas florales y sepalos también es compartida con *H. iltisii*, *H. meiziana*, *H. pretiosa* y *H. rosea*–, flores cortamente tubulares, pétalos blancos con el ápice rojizo y frutos divaricados. *Hechtia dichroantha* se diferencia de *H. malvernii*, por presentar

inflorescencias con ramas congestionadas, en ocasiones las ramas de las inflorescencias estaminadas tienen forma cónica, las brácteas florales lanceoladas igual o más largas que los sépalos pueden llegar a medir hasta 10 mm de largo, las ramas de las inflorescencias pistiladas son cortas (5-9 cm), generalmente perpendiculares al eje central, con los frutos aglutinados en el raquis y de menor tamaños (6-10 mm).



**Figura 3. 5** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia dichroantha* Donn. Sm.

**Estado de conservación:** Según el análisis preliminar con ayuda de la herramienta GeoCAT, basado en la extensión de presencia (870 km<sup>2</sup>) y área de ocupación (32 km<sup>2</sup>) de la especie, *Hechtia dichroantha* se encuentra dentro de la categoría de riesgo en peligro (EN) según los criterios de la IUCN. Algunos individuos de esta especie crecen en taludes y paredes a orilla de carretera, por lo que esta propensa a acciones antropogénicas.



**Figura 3. 6** *Hechtia dichroantha* Donn. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Roseta. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero

**3.3.5. Hechtia guatemalensis Mez**, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 3: 14. 1906. Tipo: Guatemala: San Bernardo between Trapiche Grande and Las Canoras, April 29, 1905, *Pittier 137* (Holotipo: US!, Isotipos: B!, GH!) (Figura 3.7-3.10).

Hierbas arrossetadas, litofitas o terrestres, acaulescentes, cespitosas, rosetas 80 152 cm de diámetro, 80 cm de alto. **Hojas** muchas por roseta, las centrales erectas, las externas reflexas; *vainas* oblongas transversalmente, 2.5 x 3.7 cm, glabras a tricomas hacia el ápice, blancas, margen entero a diminutamente espinoso hacia el ápice; *laminas* triangulares, acuminadas, 20 91 cm de largo, 2.5 5 cm de ancho en la base, suculentas, verdes claro a verde oscuras cuando están bajo el dosel, en ocasiones con margen y/o hacia el ápice rojizas cuando están expuestas, densamente lepidotas en la superficie abaxial, el indumento tricomatoso sobre la base de la lámina en la superficie adaxial, aparentemente caedizo y lustroso, indumento adaxial craso al tacto en la zona basal, margen espinoso, espinas 2 5 mm de largo, uncinadas, antrorsas, 4 17 mm separadas entre sí, color verde u ocre cambiando a cafés cuando secas, con un mechón de escamas en la axila superior de las espinas. Inflorescencia central, erecta. **Inflorescencia estaminada**, paniculada dos a tres veces dividida, erecta, 1 1.5 m de largo; **pedúnculo** terete, 30 68 cm de largo, 5 1.5 cm de diámetro, glabro, verde a rojo vino, entrenudos (1.5 ) 3 7 cm; **brácteas del pedúnculo** vaina cuadradas a rectangulares, 0.9 1.7 x 0.8 2.5, verdes, enteras en la base espinosas hacia el ápice, laminas lineares triangulares, 14 27 x 0.5 2 cm, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas en un ángulo de 70°, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, pardas, espinosas, las basales blanco lepidotas en el envés y tricomas en la base del haz, glabras hacia el ápice, las basales con un pequeño mechón de tricomas en la parte axilar de las espinas; **eje central** 0.7 1.2 m de largo, 0.4 0.8 cm de diámetro, glabro, verde a rojo vino, entrenudos 3 6.5 cm; **brácteas primarias** rectangulares a triangulares, acuminadas, 1.5 6 ( 11) x 0.6 1.5 cm, verde a pardas, espinosas hacia enteras en el ápice, las basales tricomas en el envés, las apicales glabras, multinervadas; **ramas** muchas en número, laxamente floreadas, ascendentes, 20 41 cm de largo, 2 6 mm de diámetro en la base, verde claro a rojo vino, pediculadas 2 10 cm de largo, aplanado en la base; **brácteas secundarias** triangulares, acuminadas, 0.5 1.5 x 0.1 0.6 cm, pardas, enteras, 3-nervadas a multinervadas; **ramas secundarias** 5 20 cm de largo, 1 2 mm de

diámetro; **brácteas terciarias** triangulares, 2.7 x 1.5 mm, caedizas; **ramas terciarias** 5-9 cm de largo; **brácteas florales** triangulares, acuminadas a agudas, 1.5-4 (6) x 1-2 mm, verde a pardas, enteros, 1-nervadas; **flores** polísticas, ascendentes a difusas, sésiles, el ovario atrofiado aparenta un pequeño pedicelo de 2 mm; **sépalos** libres, ovados a lanceolados, agudos a mucronados, 1-3 x 1-2 mm, enteros, blancos con ápice con tintes ocreos a verdes, herbáceo, 3-nervado; **pétalos** libres, elípticos a oblongos, agudos, 3.5-6 x 1-2 mm, enteros, blancos, herbáceos, multinervados; **estambres** 1.8-4.5 mm, **filamentos** linear triangulares, 1.5-4 mm, blancos, los antipétalos adnatos a los pétalos; **anteras** oblongas, 1.2-2 x 0.6 mm, dorsifijas, amarillas; **pistilodio** cilíndrico, 1.5-3 x 1 mm, una pequeño estilo de 0.5-1 mm, lóbulos del estigma 0.5-1.5. **Inflorescencia pistilada**, panícula dos a tres veces dividida, erecta o péndula cuando en fruto, 1-2 m de largo; **pedúnculo** terete, 38-93 cm de largo, 0.5-1.5 cm de diámetro, glabro, verde a rojo vino, entrenudos 2.5-5 cm; **brácteas del pedúnculo** vaina cuadradas a triangulares, 0.8-1.5 x 0.8-1.7, verdes, enteras en la base espinosas hacia el ápice, laminas linear triangulares, 7-20 x 1.5-2 cm, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas en un ángulo de 70°, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, verdes con margen y/o ápice rojizo a pardas, espinosas, las basales blanco lepidotas en el envés y tricomas en la base del haz, glabras hacia el ápice, las basales con un pequeño mechón de tricomas en la parte axilar de las espinas; **eje central** 0.62-1.2 m de largo, 0.5-1.4 cm de diámetro, glabro, verde a rojizo, entrenudos 3-8 cm; **brácteas primarias** rectangulares a triangulares, acuminadas, 1.5-4.5 (9) x 0.4-1.2 cm, verde a pardas, espinosas hacia enteras en el ápice, las basales tricomas en el envés, las apicales glabras, multinervadas; **ramas** muchas en número, laxamente floreadas, ascendentes, 7.5-53 cm de largo, 2-5 mm de diámetro en la base, verde claro a crema, pediculadas 3-8.5 cm de largo, aplanado en la base; **brácteas secundarias** triangulares, acuminadas, 0.2-0.7 x 0.1-0.3 cm, pardas, enteras, 3-nervadas a multinervadas; **ramas secundarias** 7-23 cm de largo, 1-2 mm de diámetro; **brácteas terciarias** triangulares, 3 x 1.5 mm, caedizas; **ramas terciarias** 4-8 cm de largo; **brácteas florales** triangulares a lanceoladas, acuminadas, 2-5 x 0.8-2 mm, verde a pardas, erosas a enteras, multinervadas; **flores** polísticas, difusas a reclinadas, sésiles; **sépalos** libres, ovados a triangulares, agudos, acuminados a mucronados, 1.5-2.5 x 3.5-6 mm, enteros, blancos con tintes pardos hacia el ápice o verdes, herbáceos, 3-

nervados; **pétalos** libres, elíptico a oblongo, agudos, 3.5 x 1.2-2 mm, enteros, blancos, herbáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 1.2-2.5 x 0.5 mm, blancos; **ovario** ínfero, 3-4 mm de largo, 1-2 de diámetro, epidermis verde con lenticelas blancas, rara vez puede observarse el estilo de 1-2 mm de largo, lóbulos estigmáticos 1.5-3 mm de largo, blancos; **fruto** capsula loculicida, elíptica, 5-11 mm de largo, 3-5 de diámetro, verdes cuando inmaduras, tornándose café y crustáceo cuando seco, depresos sobre el eje del raquis, los pétalos, sépalos y estaminodios rara vez persistentes al abrir; **semillas** fusiformes, 3-5 mm de largo, cuerpo café, bicaudadas o apendiculadas aparentemente adherido en la superficie ventral, apéndice color amarillo rojizo.

### **Micromorfología**

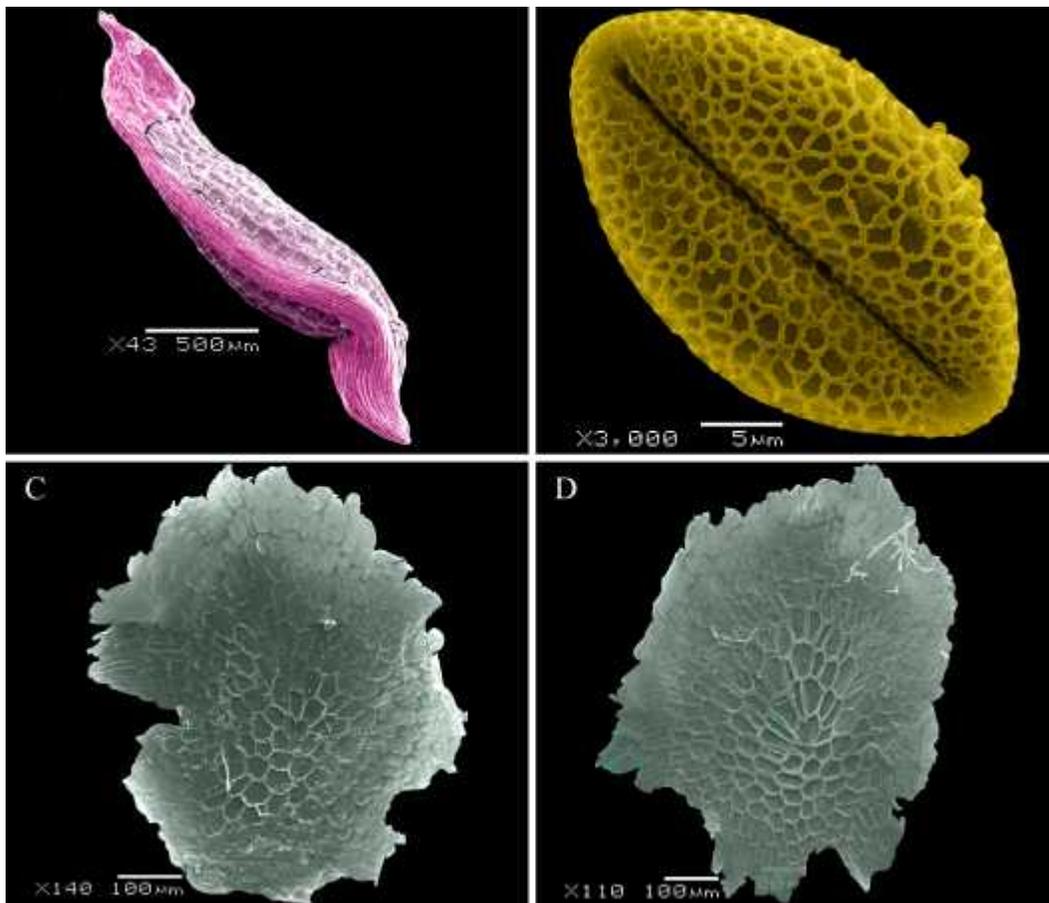
#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado opercular, diámetro polar de 44.71 µm, diámetro ecuatorial de 29.74 µm (figura 3.7 A).

#### **Semilla**

Fusiforme, basal y apicalmente diferenciables, apendiceladas, apéndice se extiende inconspicuamente desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral, las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isocuatriculares, cuerpo 1.2-3 mm de largo, apéndice en zona basal 0.2-1 mm de largo, apéndice en zona apical 0.5-1 mm de largo (figura 3.7 B).

**Ejemplares examinados:** EL SALVADOR, AHUACHAPÁN, Mun. Ahuachapán, [13°54'45.04"N, 89°50'45.55"W], [730 m snm], 1921, *Sisto Alberto Padilla 41* (US!); Along the Río Paz, near Paso Santa Cruz, [14° 0'44.95"N, 89°54'28.44"W], [320 m snm], 24 de enero de 1922, *Paul C. Standley 20331* (F!, GH!, MO!, NY!, US!); [13°54'45.04"N, 89°50'45.55"W], [730 m snm], 1923, *Sisto Alberto Padilla 424* (US!); San Benito, al E del lindero del río Mashtapula, 13°49'00"N, 89°56'00"W, [560 m snm], 26 de mayo de 1992, *E. Sandoval y Chinchilla 416* (SEL!); El Imposible, faldas de Los Vencejos, 13°49'00"N, 89°56'00"W, 600 m snm, 09 de julio de 1997, *E. Sandoval ES1748-01615* (MO!, MEXU!); Río Paz, along Canalero road, 13°55'08.0"N 90°01'37.0"W, 297 m snm, 08 de marzo del 2002, *Alex Moro, et al. 3706* (LAGU!); P.N. El Imposible, faldas de Los



**Figura 3. 7** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia guatemalensis* Mez. A. Semillas. B. Polen. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: Lilia Can.

Vencejos, 13°55'08.0"N, 90°01'37.0"W, 600 m snm, *E. Sandoval 1615* (LAGU!); **CABAÑAS, Mun.** Cinquera, ruta El Obrajón-El Tule, 13°53'00"N, 88°56'00"W, 22 de agosto del 2006, *J. Monterrosa, et al. 1111* (LAGU!); **CHALATENANGO, Mun. Carrizal,** Río Sumpul sō. Carizal, [14°11'27.7"N, 88°54'01.8"W], 350 m snm, 22 de noviembre de 1950, *Otto Rohweder El Salvador 3* (NY!, MO!); **LA LIBERTAD, Mun. La Libertad,** 1 km n. La Libertad, [13°41'59.45"N, 89°16'50.58"W], 100 m snm, 08 de mayo de 1951, *Otto Rohweder El Salvador 4* (MO!), *El Salvador 6* (F!); Lavafeld am Boquerón, östl. Sitio del Niño, [13°44'33.21"N, 89°17'28.64"W], 500 m snm, 15 de junio de 1951, *Otto Rohweder El Salvador 7*, *El Salvador 8* (MO!); Río Chilama, Straße nach La Libertad, km 27, [13°31'07.4"N, 89°18'04.0"W], 300 m snm, 05 de julio de 1951, *Otto Rohweder El*

*Salvador 9* (MO!), *El Salvador 11* (GH!); La Libertad, 500 m snm, 26 de febrero de 1964, *Willis A. Egglar 696* (F!); Puente Sihupilapa, Carretera Litoral de occidente. 50m, 13°33'59.86"N, 89°33'59.95"W, 50 m snm, 11 de mayo de 1995, *E.A. Montalvo y R. Villacorta 6375* (LAGU!); A.N.P. Complejo Taquillo, sector el Tacuazín, 13°30'00"N, 89°29'00"W, 20 m snm, 16 de agosto del 2011, *D Rodríguez, et al. 2512* (LAGU!); **Mun. Jicalapa**, Ctón. La Perla, Crío. Hermosa Provincia, A.N.P. Complejo Taquillo, Subiendo de La Playita, Brecha Corta fuego, 13°29'48"N, 89°30'37"W, 37 m snm, 10 de julio del 2014, *P. Galán y Y. López 3013* (LAGU!); **MORAZÁN, Mun. Arambala**, A.P. Río Sapo, sendero secreto de la naturaleza, 13°56'00.0"N, 88°06'00.0"W, 775 m snm, 30 de abril del 2003, *R. Carballo y J. Monterrosa 711* (LAGU!, MO!); **Mun. Chilanga**, Ctón. Joya del Matazano, Crío. Los Cimientos, A.N.P. Cerro Cacahuatique, Sendero Los Quebrachos, Loma del Pacayal, 13°45'40.0"N, 88°11'44.0"W, 1195 m snm, 07 de mayo del 2014, *P. Galán y G. Pineda 2906* (LAGU!); **SAN SALVADOR**, La Cebadilla, 1922, *Salvador Calderon 1221* (US!); **SANTA ANA, Mun. Texistepeque**, Peña del Diablo, ca. De 1 km al S de Cantón Guarnecia, 6 km al E de Texistepeque, [14° 5'23.11"N, 89°25'59.70"W], 02 de julio del 2000, *Jose L. Linares y Carlos A. Martinez 5077* (MEXU!); **SONSONATE, Mun. Armenia**, Cantón. 3 Ceibas, Crío. Paso Hondo, ANP Complejo San Marcelino, Sector El Teshcal, Lava, 13°47'06.0"N, 89°28'41.0"W, 502 m snm, 11 de abril del 2012, *P. Galán y A. Calderón 1279* (LAGU!); **Mun. Izalco**, Las Lajas, A.N.P. Complejo San Marcelino, Sector El Teshcal, Ruta Alternativa 1, 13°48'45.0"N, 89°33'35.0"W, 884 m snm, 14 de agosto del 2012, *D. Rodríguez y R. Guerrero 3403* (LAGU); **GUATEMALA**, Fiscal, Sides of canyon to Port side about one mile, [1130 m snm], 06 de junio de 1909, *Chas. C. Deam 6200* (MICH!, NY!, GH!); 18 km al SW del entronque de los caminos Guatemala-Coban-Puerto Barrios, sobre el camino a Guatemala, [14°51'27.2"N, 90°05'17.8"W], 16 de junio de 1985, *Oswaldo Téllez V. y E.M. Martínez S. 8937* (MO!); **BAJA VERAPAZ, Mun. Grabados**, 5 mi. SW. of Granados, [14°50'48.6"N, 90°32'29.6"W], 12 de julio de 1970, *W.E. Harmon y J.D. Dwyer 3039* (MO!); **EL PROGRESO**, Collection from dry tropical forest of the lower Motagua river valley. Kilometer post 101 on Highway 4, [14°51'00"N, 90°03'00"W], 300 m snm, 22 de junio de 1971, *W.E. Harmon y J.A. Fuentes 5879* (MO!); Hills around Barranquillo, [14°48'00.0"N, 90°07'00.0"W], 650 m snm, 17 de mayo de 1942, *Julian A. Steyermark 46446* (F!, GH!); **Mun. El Júcaro**, aldea Los Bordos, 14°55'19.0"N, 89°52'25.0"W, 300-400 m snm, 04 de abril del 2003, *F. Ramirez y A. Cobar*

FR 689 722 / (BIGU!, MEXU!); Paso de los Jalapa, 14°52'33.0"N, 89°58'24.0"W, 300-400 m snm, 10 de marzo del 2003, *M. Véliz y A. Cobar* 13144 (BIGU!, MEXU!); a 2Km de El Jícaro, [14°55'33.3"N, 89°53'14.5"W], 200-300 m snm, 10 de marzo del 2003, *M. García y F. Ramírez* 330 (BIGU!); Paso de los Jalapa, 14°52'33.0"N, 89°58'24.0"W, 300-400 m snm, 02 de junio del 2003, *M. Véliz y M. Garcia* 13535 (BIGU!, MEXU!); **Mun. San Agustín Acasaguastlán**, Antigua entrada Sn. Ag. Acasaguastlán, [14°55'43.62"N, 89°59'16.39"W], 21 de mayo de 1992, *Consuelo Cuevas* 9000, 9001 (BIGU!); El Rancho, km 102 carretera a Salamá, 14°55'32.1"N, 90°04'02.2"W, 400 m snm, 08 de junio de 1997, *M. Véliz* 97.6014 (BIGU!); El Rancho, 14°56'00.0"N, 90°00'17.0"W, 300-400 m snm, 07 de mayo del 2003, *F. Ramírez y A. Cobar* 653 (BIGU!, MEXU!); Aldea El Rancho, orillas del Río Motagua, [14°55'11.2"N, 90°01'04.5"W], 700 m snm, 18 de mayo del 2001, *M. Véliz, et al.* 11243 (BIGU!); 14°53'46.0"N, 89°57'34.0"W, 200-300 m snm, 08 de mayo del 2003, *A. Cobar y F. Ramírez* 318 (BIGU!); **Mun. Sanarate**, Finca San Miguel, 14°50'09.8"N, 90°18'43.5"W, 912 m snm, 19 de julio del 2010, *J. Valdez y F. Gomes* 301 (BIGU!); 14°54'43.0"N, 89°55'52.0"W, 300-400 m snm, 06 de mayo del 2003, *M. Garcia y M. Véliz* 561 / , 552 (BIGU!, MEXU!); **Mun. San Cristobal Acasaguastlán**, 14°55'20.0"N, 89°49'20.0"W, 200-300 m snm, 06 de mayo del 2003, *A. Cobar y F. Ramírez* 240 (BIGU!, MEXU!); 14°57'11.0"N, 89°49'03.0"W, 300-400 m snm, 06 de mayo del 2003, *A. Cobar y F. Ramírez* 251 / (BIGU!, MEXU!); **ESCUINTLA**, 25 de abril de 1905, *José Ignacio Aguilar* 1775 (F!); 1942, *José Ignacio Aguilar* 1706 (F!); **GUATEMALA**, About 29 mi. from Guatemala City on Atlantic Hwy., 08 de julio de 1975, *Watkins, et al.* 720 (TEX); **QUICHÉ, Mun. Sacapulas**, El Camino, 15°17'30.6"N, 91°05'21.2"W, 1181 m snm, 13 de junio del 2007, *M. Véliz* 18539 (BIGU!); La Quebrada (T2), 15°16'53.5"N, 91°06'00.6"W, 1242 m snm, *M. Véliz y C. Méndez* 18559 (BIGU!); **ZACAPA**, Dry thickets, near divide on road from Zacapa to Chiquimula, [14°51'13.9"N, 89°31'07.7"W], 660 m snm, 22 de abril de 1939, *Paul C. Standley* 71985 (F!, GH!); **Mun. Gualán**, [15°07'03.8"N, 89°21'26.0"W], 15 de junio de 1909, *Chas. C. Deam* 6274 (MICH!, MO!, NY!, US!); **Mun. Río Hondo**, Río Hondo, [15°02'25.4"N, 89°34'59.6"W], 270-300 m snm, 10 de agosto del 2002, *J. Morales, et al.* 1555 (MO!); Río Hondo, 15°01'32.0"N, 89°35'06.0"W, 200-300 m snm, 09 de mayo del 2003, *M. Garcia y M. Véliz* 607 (BIGU!); **Mun. Zacapa**, Rocky hills in vicinity of Santa Rosalía, 2 mi. south of Zacapa, [14°56'45.7"N, 89°31'48.6"W], 200 m snm, 07 de octubre de 1939, *Julian A.*

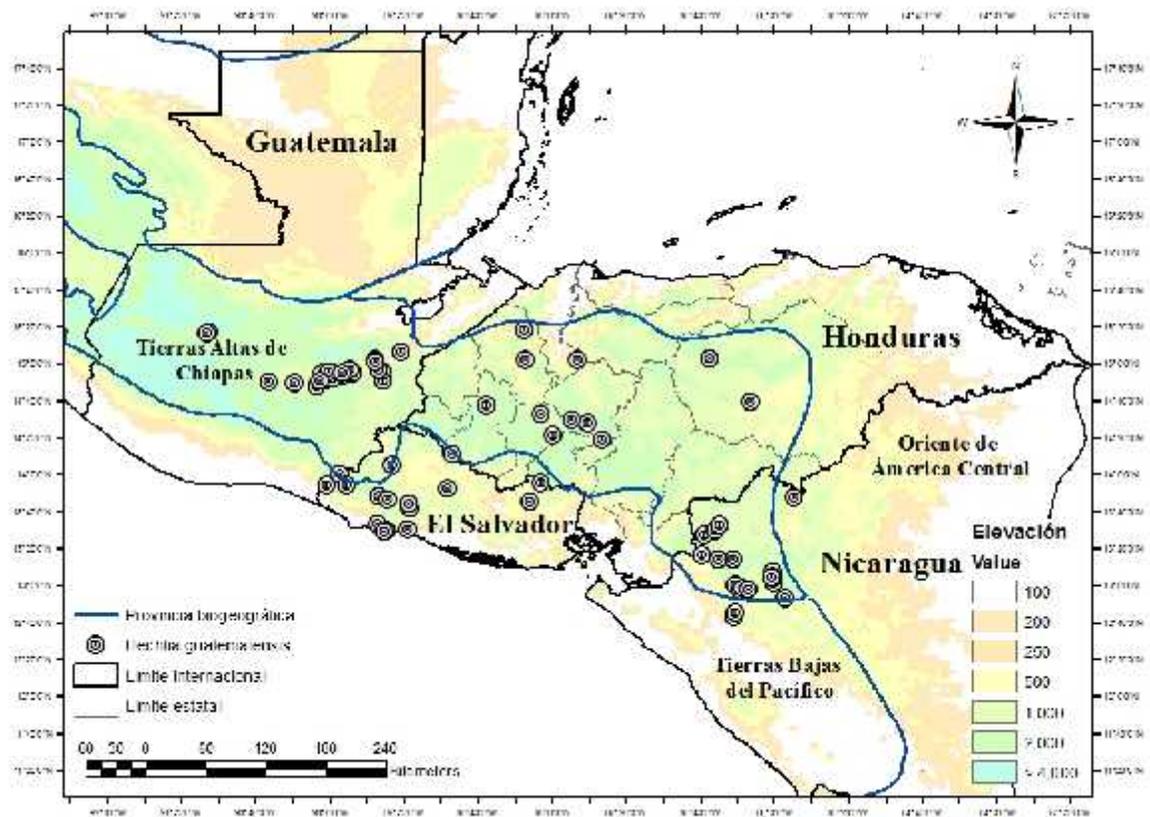
*Steyermark 29291* (F!); Near La Fragua, chiefly on hills above the village, [14°57'23.2"N, 89°33'06.2"W], 200-500 m snm, 14 de octubre de 1940, *Paul C. Standley 74824* (F!); km 86 camino a San Agustín Acasaguatlán, 260-300 m snm, 07 de marzo del 2003, *A. Cobar y F. Ramírez 123* (BIGU!, MEXU!); km 94 camino a San Cristóbal Acasaguatlán, 270-300 m snm, 09 de marzo del 2003, *A. Cobar, et al. 184* (BIGU!, MEXU!); Cabañas, transecto Cabañas, 14°55'10.0"N, 89°47'01.0"W, 300-400 msnm, 10 de marzo del 2003, *M. Véliz y A. Cobar 13173* (BIGU!, MEXU!); Huyuz, camino de Teculután, 14°57'10.5"N, 89°49'00.6"W, 300-400 m snm, 11 de marzo del 2003, *F. Ramirez y M. Garcia 516* (BIGU!, MEXU!); **HONDURAS, Comayagua, Mun. Comayagua**, Vicinity of Comayagua, [14°28'08.5"N, 87°40'57.2"W], 600 m snm, 12-23 de marzo de 1947, *Paul C. Standley y Jaime Chacón P. 5740* (EAP!, F!, US!) 5755 (EAP!, F!); **Mun. Siguatepeque**, Canyon of the Río Lima, ca. 12 km SSE of Siguatepeque, 14°30'00.0"N, 87°49'00.0"W, 1120-1400 m snm, 02 de junio de 1991, *Gerrit Davidse y Thomas Hawkings 34927* (EAP!, MO!, SEL!); **Mun. Villa de San Antonio**, East of Villa de San Antonio along Río San José, [14°19'10.72"N, 87°32'52.04"W], 800 m snm, 29 de septiembre al 05 octubre de 1951, *Louis O. Williams y Rua P. Williams 18488* (EAP!, F!); **CORTÉS**, Carretera a la orilla de la cortina de la represa de El Cajón, 14°58'00.0"N, 87°44'00.0"W, 300 m snm, 17 de marzo del 2000, *Cirilo Nelson y Carlos Monroy 20346* (TEFH!); **INTIBUCA, Mun. Jesús de Otoro**, Desert scrubland above Río Otoro, 24 de mayo de 1970, *Fred A. Barkley y Julio Hernández R. 40417* (EAP!, GH!); Valle de Otoro, ca. 10 km W of Jesús de Otoro, vicinity of the Río Sirima, 14°33'00.0"N, 88°06'00.0"W, 800 m snm, 03 junio de 1991, *Gerrit Davidse 34947* (EAP!, MO!); **Mun. Masaguara**, Río Grande N.E. de Mazaragua, [14°21'59.48"N, 87°59'25.61"W], 1000 m snm, 07 de abril de 1957, *Antonio Molina R. 7901* (EAP!, F!, NY!); **LEMPIRA, Mun. Gracias**, 3 mi N of Gracias along road from Gracias to Santa Rosa de Copán, 14°37'52" N, 88°35'09"W, 625 m snm, 13 de junio de 1994, *Gerrit Davidse, et al. 35278* (EAP!, MO!, SEL!); **OLANCHO, Mun. Juticalpa**, Vicinity of Juticalpa, [14°39'33.91"N, 86°12'28.97"W], 380-480 m snm, 5-16 de marzo de 1949, *Paul C. Standley 17675* (EAP!, F!) 18122 (EAP!, F!, NY!, US!); **Mun. La Unión**, ca. 10 mi E of La Unión along road to Olanchito, 15°03'00.0"N 86°35'00.0"W, 1000 m snm, 01 de julio de 1994, *Gerrit Davidse, et al. 35456* (EAP) 35457 / (EAP!, MO!); **SANTA BARBARA, Mun. Gualala**, Along Ulúa river between Ilima and Gualala, [15°2'29.66"N, 88°14'0.14"W], 500 msnm, *Antonio Molina R. 22027* (EAP!, F!, NY!); **Mun. Quimistán**,

Río Ulua, 15°18'30.0"N, 88°14'52.2"W, 15 de abril del 2013, *I. Ramirez, et al.* 1837 (CICY!); Cueva de Leon, 15°18'30.0"N, 88°14'52.2"W, 15 de abril del 2013, *I. Ramirez, et al.* 1838 (CICY!); **NICARAGUA, ESTELÍ**, 02 de febrero de 1983, *Pedro P. Moreno* 19933 / (MO!); **Mun. Estelí**, Km 167 on Hwy 1, ca. 15.8 km N of entrance to Estelí, 13°15'00.0"N, 86°22'00.0"W, 825-840 m snm, 29 de junio 1978, *Warren Douglas Stevens* 9091 (MO!, TEX!); La Estanzuela, 6.5 km al S de Estelí, 13°01'00.0"N, 86°21'00.0"W, 1000 m snm, 08 de agosto de 1984, *Pedro P. Moreno* 24380 (MO!); **Mun. La Trinidad**, Santa Cruz, 1 km al S, camino al Cuajiniquil, 12°59'00.0"N, 86°17'00.0"W, 1000-1040 m snm, 06 de marzo 1982, *P.P. Moreno* 15713 (MO!); Cerro La Sabana, en Santa Cruz Buenavista, 12°58'00.0"N, 86°18'00.0"W, 1000 m snm, 29 de junio de 1983, *Pedro P. Moreno* 21592 (MO!); Along river La Trinidad, vicinity La Trinidad, [12°58'32.6"N, 86°13'58.1"W], 850 m snm, 13 de marzo de 1967, *Antonio Molina R.* 20590 (F!, NY!, US!); 21 km W of Carretera Panamericana along road to San Juan de Limay, 15 km after fork to El Regadio, 13°14'38" N, 86°30'14"W, 960 m snm, 03 de febrero del 2010, *W.D. Stevens, et al.* 29432 , 29434 (MO!); **JINOTEGA, Mun. Jinotega**, Cerro Sialci, sierra southwest of Jinotega, chiefly in dense wet mixed cloud forest, [13°04'15"N, 86°00'45"W], 1200-1400 m snm, 01 de julio de 1947, *Paul C. Standley* 10599 (F!); Ca. 2 miles NW of Jinotega on gravel road to San Rafael del Norte, [13°07'51.5"N, 86°00'45.8"W], 1000 m snm, 07 de agosto 1977, *Thomas E. Croat* 43013 (MO!); Rock ledges in oak-pine forested crest 4 km S of Jinotega, 13°02'00.0"N, 86°00'00.0"W, 1180 m snm, 07 de julio de 1982, *R. Kral* 69268 (MO!); Southeast of Jinotega, along road to La Cantera and Los Pinos, 25 de junio de 1947, 1050-1350 m snm, *Paul C. Standley* 10147a / (EAP!, F!); Sierra West of Jinotega, along trail to Cerro de la Cruz, [13°05'54.0"N, 86°00'51.5"W], 1050-1350 m snm, 27 de junio de 1947, *Paul C. Standley* 10271 (F!, US!); Along trail between Jinotega and Las Mesitas, west of Jinotega, [13°04'56.4"N, 86°01'27.1"W], 1100-1400 m snm, 21 de junio de 1947, *Paul C. Standley* 9791 (F!); **Mun. Santa María de Pantasma**, Bana, [13°48'26.3"N, 85°48'55.8"W], 31 de mayo de 1968, *Mulford B. Foster* 3071 (US!); **LEÓN, Mun. El Jicaral**, Along road from near San Isidro to León, 9 km SW of La Cruz de la India, 12°43'41"N, 86°21'34"W, 195 m snm, 10 de enero del 2009, *W.D. Stevens, et al.* 27673 (MO!); **MADRIZ, Mun. Somoto**, Reserva Natural Tepesomoto. Comunidad de Aguas Calientes, 13°28'00.0"N, 86°38'00.0"W, 550-750 m snm, 22 de junio del 2000, *R. Rueda, et al.* 13946 (MO!); Road to Cerro Quisuca, 1 km from entrance; dry

---

forest remnants on steep grazed slopes, 13°30'05"N, 86°31'37"W, 880 m snm, 09 de enero del 2009, *W.D. Stevens, et al. 27628* (MO!); Along small stream, eastern slope of Cerro Mogote de la Caguasea, 1300-1350 m snm, 12 de agosto de 1978, *Paul C. Vincelli 828* (MO!); **Mun. San José de Cusmapa**, 1 km S of San José de Cusmapa, 13°16'52" N, 86°39'09"W, 1215 m snm, 10 de mayo del 2010, *W.D. Stevens y E. Duarte M. 29866* (MO!); **Mun. Totogalpa**, Ca. 7 miles south of Ocotal along Highway 15, 13°33'00"N, 086°29'15"W, 650 m snm, 06 de agosto de 1977, *Thomas B. Croat 42798* (MO!); **MATAGALPA, Mun. Matagalpa**, Cerro El Nan-cital, al SW de Santa Rosa del Peñon, carretera a Santa Bárbara, 12°46'00.0"N, 86°21'00.0"W, 300-400 m snm, 22 de junio de 1983, *Pedro P. Moreno 21569* (MO!); Cerro El Apante Grande. Ca. 2 km al S de Matagalpa, [12°53'56.0"N, 85°54'13.4"W], 1000-1100 m snm, 20 de julio de 1984, *A. Grijalva, et al. 3900* (MO!).

**Biogeografía y ecología:** *Hechtia guatemalensis* se encuentra desde Guatemala al norte de Nicaragua. Las poblaciones de esta especie se encuentran distribuidas en las provincias Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico. Crecen sobre suelos rocosos y taludes, raras veces terrestre, formando densas colonias en áreas abiertas en selva baja caducifolia a una altitud de 100 1600 m snm. Las poblaciones de El Progreso (Guatemala) crecen en simpatria con *Hechtia* aff. *glomerata*, donde se observa un desplazamiento en el periodo de floración de ambas especies. *Hechtia guatemalensis* se ha observado creciendo con varias especies de cactáceas como *Mammillaria* sp., *Myrtillocactus*, *Opuntia* sp., y otras especies como *Plumeria rubra* L., *Encyclia* sp., *Agave* sp., *Acacia* sp., *Crescentia alata* Kunth.



**Figura 3. 8** Distribución geográfica y biogeográfica *Hechtia guatemalensis* Mez.

**Estado de conservación:** Según Pech-Cárdenas (2015), basada en la extensión de presencia (96824 km) y área de ocupación de la especie (342 km), *Hechtia guatemalensis* no se encuentra amenazada (NT) según los criterios de la IUCN. A pesar de que las evaluaciones preliminares sugieren que las poblaciones están fuera de amenaza, poblaciones como la localidad tipo y localidades visitadas en Honduras, están siendo afectadas por presiones antropogénicas, como quema y desmonte para agricultura y ganadería, y fragmentación por construcción de carreteras.



**Figura 3. 9** *Hechtia guatemalensis* Mez. Población localidad tipo. A. Frutos. B. Roseta. C. Inflorescencia pistilada. D. Tipo de vegetación donde crece (orillas de Río Motagua). Fotografías: K. Romero.



**Figura 3. 10** *Hechtia guatemalensis* Mez. Población de Honduras (Intibucá). A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Roseta. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero.

**3.3.6. Hechtia lundelliorum L.B. Sm.**, N. Amer. Fl. 19: 97–98. 1938. Tipo: México: San Luis Potosí: Tamazunchale, July 1937, *C. L. Lundell & Amelia A. Lundell 7265* (Holotipo: MICH!; Isotipo: GH!). (Figura 3.11-3.13).

Hierbas arrosetadas, litofitas, acaulescentes, cespitosas, rosetas 30–90 cm de diámetro. **Hojas** muchas por roseta, suculentas, péndulas; *vainas* oblongas, 4–6 x 3–8 cm, blancas a amarillentas, márgenes enteros en la base a serrulados hacia el ápice; *laminas* lineares a triangulares, largamente atenuadas, hasta 185 cm de largo, 4–7 cm de ancho en la base, suculentas, verde claras en el haz, densamente lepidotas en la superficie abaxial, superficie adaxial con una capa de tricomas fina, aparentemente lustrosas, margen diminutamente serrulado. Inflorescencia central, erecta a péndula. **Inflorescencia estaminada**, paniculada tres veces dividida, hasta 1.8 m de largo; **pedúnculo** terete, 50–80 cm de largo, 0.8–1.2 cm de diámetro, glabro, verde, entrenudos 1.9–2.5; **brácteas del pedúnculo** lineares triangulares, largamente acuminadas, 18–40 x 1 cm, café claras, enteras en la base serruladas hacia el ápice, más largas que los entrenudos y recurvadas, blanco lepidotas en la superficie abaxial; **eje central** 1–1.3 m de largo, glabro, verde, entrenudos 2.7–4.5; **brácteas primarias** lineares a triangulares, acuminadas a largamente acuminadas, (1–)2–2.5 x 0.4–1.0 cm, margen diminutamente serrulado a entero, superficie adaxial tricomatosa en la basalmente a completamente glabra, blanco lepidota en la superficie abaxial, multinervadas; **ramas** numerosas, ascendentes, 18–40 cm de largo, 2–5 mm de diámetro en la base, multifloras, pediculadas 2–12.5 cm de largo, aplanado; **brácteas secundarias** triangulares, agudas, 1.5–3 x 1 mm, enteras, 1-nervada, caedizas; **ramas secundarias** 6–15 cm de largo, 2–5 mm de diámetro; **brácteas terciarias** triangulares, 1.3–2 x 0.4–0.6, caedizas; **ramas terciarias** 3–5.5 mm de largo; **brácteas florales** ovadas, agudas, 1–1.5 x 0.6 mm, verdes, margen entero a entero sinuoso, 1-nervadas; **flores** polísticas, divaricadas, pediceladas; *pedicelos* filiformes 1.4–2.5 mm de largo; **sépalos** libres, ovado-triangulares, agudos, 1.2–1.7 x 0.6–1 mm, enteros, violáceos, coriáceas, 3-nervados con el nervio central más conspicuo; **pétalos** libres, elípticos a oblongos, redondeados a agudos, 3.5–4.5 x 1.4–1.7 mm, enteros, blancos con tintes violáceos en la superficie abaxial, membranáceos, multinervados; **estambres** 2.5–3.5 mm; **filamentos** laminares, 2–3 mm, blancos; **anteras** oblongas, 0.8–1 x 0.5 mm, dorsifijas, polen amarillo; **pistilodio** cónico, blanco, 1 mm de

largo, 1 mm de diámetro, los lóbulos del estigma 1 mm largos. **Inflorescencia pistilada**, paniculada dos a tres veces dividida, 1 1.5 m de largo; **pedúnculo** terete, 50 75 cm de largo, 1.5 2 cm de diámetro, glabro, verde, entrenudos 2 5 cm; **brácteas del pedúnculo** linear triangulares, largamente acuminadas, 5 45 x 0.8 1 cm, enteras en la base serruladas hacia el ápice, más largas que los entrenudos y recurvadas, blanco lepidotas en la superficie abaxial; **eje central** 50 80 cm de largo, glabro, verde, entrenudos 2 4 cm; **brácteas primarias** lineares a triangulares, acuminadas, 3 12 x 0.5 cm, cafés claras, margen diminutamente serrulado a entero, superficie adaxial tricomatosa en la basalmente a completamente glabra, blanco lepidota en la superficie abaxial, multinervadas; **ramas primarias** numerosas, ascendentes, 17 38 cm de largo, 2 3 mm de diámetro, verdes, cada una numerosas flores, pediculadas 7 12 cm de largo, aplanados; **brácteas secundarias** triangulares, agudas, 2 x 1 mm, café claras, enteras, 1-nervadas, caedizas; **ramas secundarias** 14 17 cm de largo; **brácteas terciarias** triangulares, 2 x 1 mm, caedizas; **ramas terciarias** 2 4 cm de largo; **brácteas florales** linear triangulares a ovadas, agudas, 1.5 x 1.3 mm, verdes a pardas hacia el ápice, enteras, 1-nervadas; **flores** polísticas, divaricadas a difusas, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 1.4 1.7 mm de largo, verdes; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.5 x 0.9 1.3 mm, enteros y hialinos, verdes y pardos hacia el ápice, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, oblongos a elípticos, redondeados, 4 x 1.7 2 mm, enteros, blancos con tintes violáceos hacia el ápice, membranáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 1.5 x 0.5 mm, blancos; **ovario** supero, cónico, 3 mm de largo, 1.5 mm de diámetro, verde, lóbulos estigmáticos 1.5 mm de largo, blancos; **fruto** capsula septicida, ovoide, 5 7 mm de largo, 2 3 mm de diámetro, café y papiráceo cuando seco, depresos sobre el eje del raquis, los pétalos, sépalos y estaminodios persistentes; **semillas** fusiformes, 3.5 mm de largo, cuerpo café claro, bicaudadas o apendiculadas continuas, apéndice color blanquecino.

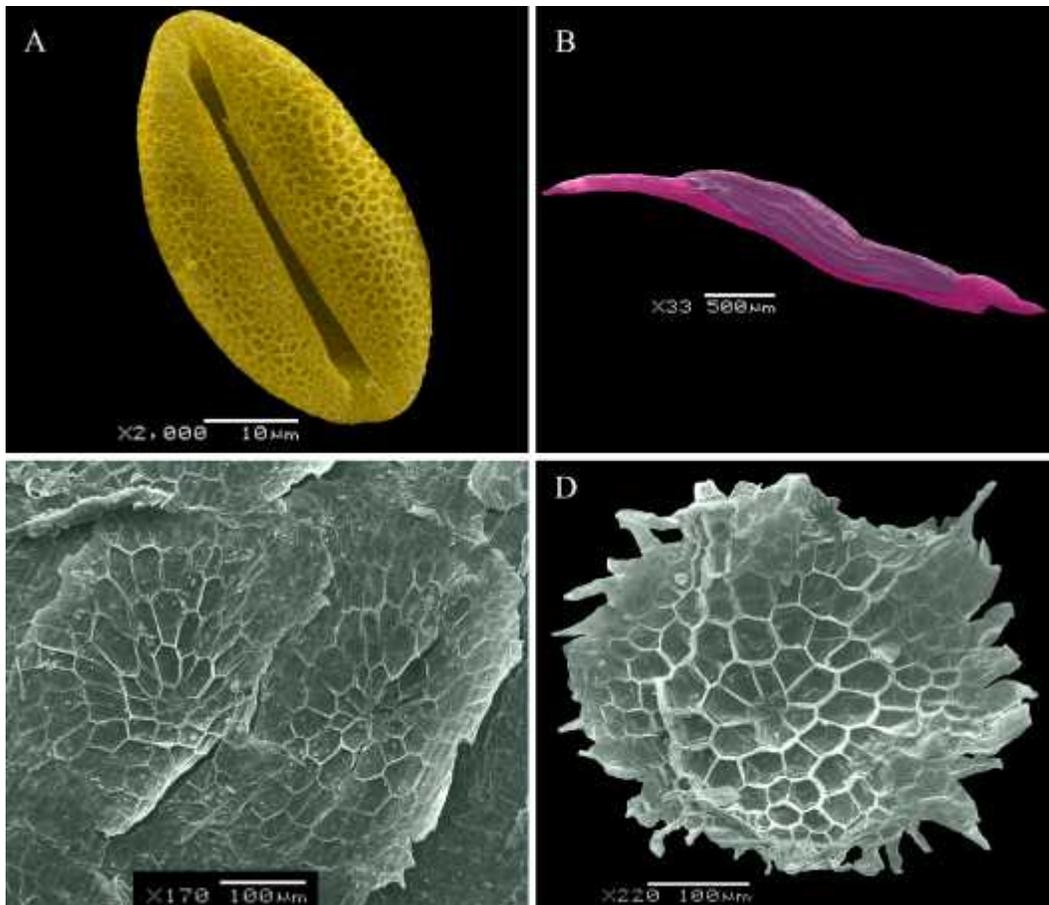
### **Micromorfología**

#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado opercular, diámetro polar de 38.3  $\mu\text{m}$ , diámetro ecuatorial de 29.98  $\mu\text{m}$  (figura 3.11 A).

**Semilla**

Fusiforame, basal y apicalmente diferenciables, apendiceladas, apéndice se extiende desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral (aparentando un ala lateral), las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isorectangulares, cuerpo 0.9 mm de largo, apéndice en zona basal 1 mm de largo, apéndice en zona apical 1.6 mm de largo (figura 3.11 B).

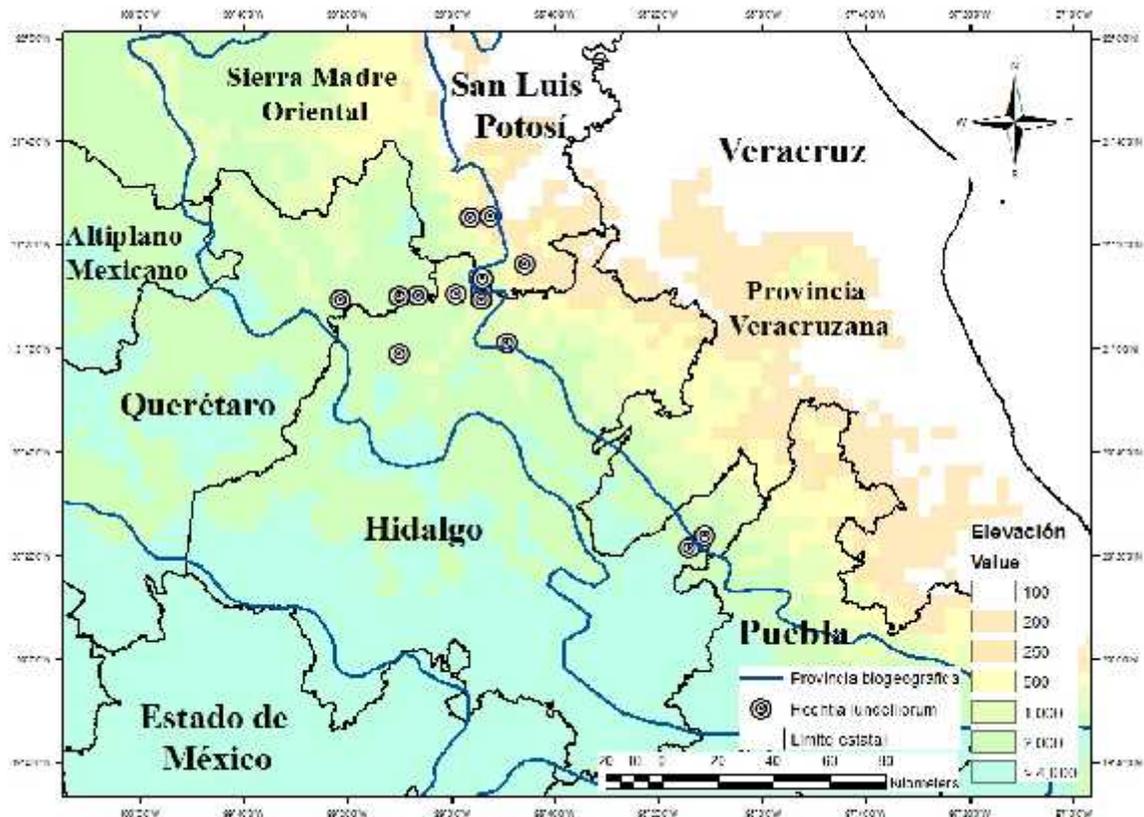


**Figura 3. 11** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia lundelliorum* L.B. Sm. A. Polen. B. Semillas. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera, B-D Lilia Can.

**Ejemplares examinados:** México, **HIDALGO: Mun. Chapulhuacán**, 30 km al Sur de Tamazunchale hacia Zimapán, [21°9'41.28"N, 98°54'12.02"W], 1600 m snm, 22 de abril de 1988, *Mahinda Martínez 1684* , 1685 (MEXU!); El Carrizal, 4 km después de Chapulhuacán, rumbo a Tamazunchale, 21°11'22" N, 98°54'13" W, 780 m, A. *Espejo, A.E.*

*López Ferrari, J. Ceja, A. Mendoza R., R. Valdés A. 6966 , 6967 (UAMIZ!, XAL!);*  
**Mun. Jacala**, Jacala-San Nicolás, 20°59'01.6"N, 99°10'09.6"W, 1263 m snm, 13 de mayo del 2012, *C.T. Hornung-Leoni, M. Gonzáles-Ledesma, I. Ramírez 1368 (HGOM!);* **Mun. Pisaflores**, Cabecera Municipal a la orilla del arroyo 9 km O de Chapulhuacan, 21°10'43.78" N, 98°59'6.85"W, 300 m snm, 03 de mayo del 2006, *Diana Castillo Gutiérrez 1452 (MEXU!);* **Mun. San Bartolo Totutepec**, 20°23'57.7" N, 98°11'09.4"W, 917 m, 09 de diciembre del 2011, *C.T. Hornung-Leoni, M. Gonzáles-Ledesma, B. Avendaño 1275 (HGOM!);* Cerca de la Capilla, 20°23'57.7" N, 98°11'09.4"W, 948 m snm, 16 de junio del 2015, *K. Romero, I. Ramírez, C.T. Hornung-Leoni, M. Gonzáles-Ledesma (CICY!);* **Mun. Tenango de Doria**, a 2 km de Temapa, 20°21'33.2" N, 98°14'10.9"W, 1325 m snm, 08 de diciembre del 2011, *C.T. Hornung-Leoni y M. Gonzáles-Ledesma 1264 (HGOM!);* Camino San Bartolo a Huehuetla, ca de La Capilla, 20°22'58.5"N, 98°11'50.6"W, 902 m snm, 24 de abril del 2012, *C.T. Hornung-Leoni y M. Gonzáles-Ledesma 1316 (HGOM!);* **Mun. Tepehuacán de Guerrero**, Tramo Zacatacal- San Simon 2 km al ENE-E de Cabecera Municipal, 21°01'12.97"N, 98°49'24"W, 500 m snm, *Diana Castillo Gutiérrez 1577 (MEXU!);* **SAN LUIS POTOSI, Mun. Axtla de Terrazas**, 4 km después del desvío a Xilitla de la Carretera Federal No. 85, 21°25'34" N, 98°52'27"W, 181 m snm, 27 de abril 2007, *I. Ramírez, J.L. Tapia & F. Chi May 1491 (CICY!);* **Mun. Xilitla**, aprox. 10 km carretera Xilitla-Huichihuayán, [21°25'30.42"N, 98°56'22.40"W], 390 m snm, *E. Carranza 4616 (MEXU!, XAL!);* **Mun. Tamazunchale**, Julio de 1937, *C. Lundell y A. Lundell 7265 (MICH!);* 2 mi. al S de Tamazunchale [3.2 km], [21°15'13.95"N, 98°48'48.03"W], [160 m snm], 09 de abril de 1948, *Kenoyer and Crum 3940 (GH!);* 3 miles north of Tamazunchale, [21°16'31.84"N, 98°45'56.55"W], [250 m snm], 07 de abril de 1975, *Neil A. Harriman y Bob Jansen 12304 (ASU!);* 20 km al SW de Tamazunchale, sobre carretera a Chapulhuacán, [21°13'34.89"N, 98°54'0.40"W], 600 m, 12 de abril de 1988, *Rzedowski, 46333 (ENCB, MEXU), 46334 (ENCB!, ITZA!, MEXU!).* **QUERETARO, Mun. Landa de Matamoros**, 4 km al Norte de Tilaco, por la brecha a Santa Inés, [21°10'17.20"N, 99°10'7.16"W], 1250 m snm, 14 de abril de 1988, *S. Zamudio 6284 (ENCB!, MEXU!, TEX!), 6283 (ENCB!, MEXU!, XAL!);* Cañada entre Las Mesitas y Tangojó, [21°10'25.04"N, 99° 6'34.28"W], 800 m snm, 17 de abril de 1988, *Sergio Zamudio 6329 (CHAPA!, MEXU!);* 2 km al S de Matzacintla, por el camino al Río Moctezuma, [21°9'40.67"N, 99°21'34.23"W], 1150 m snm, 18 de mayo de 1988, *S. Zamudio y E.*

*Carranza 6470* (ITZA!, MEXU!, TEX!); QRO: 5 km después de Tilaco a Santa Inés, *I. Ramírez 1437* (CICY!); Rio Montezuma, *I. Ramírez 1430* (CICY!). Sin localidad precisa, abril de 1964 *Wilson y Billing 59* (US!).



**Figura 3. 12** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia lundelliorum* L.B. Sm.

**Biogeografía y ecología:** Las poblaciones de esta especie se han registrado para Hidalgo, Querétaro y San Luis Potosí, a una altitud de 200–1250 m snm. Ubicadas dentro de las regiones biogeográficas Provincia Veracruzana y Sierra Madre Oriental. Se observan creciendo sobre paredes de barrancas y taludes formando densas colonias en selvas bajas caducifolias y raras veces en bosques húmedos en la subregión de Mesófilos de San Bartolo Tutotepec de la Huasteca Alta Hidalguense. Los periodos de floración y fructificación van de abril a julio. Algunas especies que se han observado asociadas a *H. lundelliorum* son *Tillandsia limbata* Schtdl., *Agave* sp., *Pitcairnia heterophylla* (Lindl.) Beer

---

y *Pitcairnia ringens* Link, Klotzsch & Otto, *Bletia* sp., *Prosthechea cochleata* (L.) W.E. Higgins entre otras. Las poblaciones de Querétaro se encuentran cerca, aproximadamente 24 km línea recta, de poblaciones de *Hechtia* sp. "Hidalgo", mientras que las poblaciones registradas al Sur de Hidalgo, en las localidades de San Bartolo Tutotepec y Tenango de Doria se encuentran aproximadamente a 12 km de la población de *Hechtia tillandsioides* en Puebla.

**Afinidades morfológicas:** *Hechtia lundelliorum* es una de las dos especies del complejo *H. tillandsioides* con mayores dimensiones, comparándose con *H. caerulea* en el tamaño de la inflorescencia, número de ramificaciones de inflorescencia estaminada y tamaño de ramas primarias. Sin embargo carece de rosetas caulinares; inflorescencias pistiladas de dos a tres veces divididas vs. tres; los pedicelos florales son mayormente reducidos 1.4 2.5 vs. 2 3; pétalos blancos vs. lilas; sépalos y pétalos ligeramente reducidos (0.5 mm). En cuanto a *H. purpusii*, solamente comparten la coloración blanca de los pétalos. Mientras que *H. tillandsioides* y *Hechtia* sp. "Hidalgo", poseen inflorescencias pequeñas (menos de 1.25 m), menor ramificación (1 a 2) y menor tamaño en sus ramas primarias (menor de 30 cm). Se diferencia de *Hechtia* sp. Hidalgo, por poseer pedicelos de menor tamaño 1.4 2.5 vs. 2.5 4 ( 7) mm, pétalos reducidos 3.5 4.5 vs. 4.5 6 mm de largo, filamentos de los estambres 2–3 vs. 2.7 4 mm, fruto 5–7 vs. 8–10. Difiere de *H. tillandsioides* por poseer un ovario reducido 3 vs. 4 mm. En cuanto a sus afinidades filogenéticas, es hermana de *Hechtia tillandsioides*.

**Estado de conservación:** Según Pech-Cárdenas (2015), basada en la extensión de presencia (1218 km) y área de ocupación (144 km) de la especie, *Hechtia lundelliorum* se encuentra dentro de la categoría de riesgo vulnerable (VU) según los criterios de la IUCN.



**Figura 3. 13** *Hechtia lundelliorum* L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Inflorescencia pistilada. D. Capsulas. E. Roseta. Fotografías: A. C. Leopardi. B-E. K. Romero.

**3.3.7. Hechtia malvernii Gilmartin**, Ceiba 11(2): 9, f. 4. 1965. Tipo: Honduras: El Paraíso: km 75 Tegucigalpa-Danli, 700 m alt., 11 Jul 1964, terrestre, en corte para la carretera, cerca de una quebrada pequeña, *A.J. Gilmartin 966* (Holotipo: US!; Isotipo: EAP!, US!) (Figura 3.14-3.16).

Hierbas arrosetadas, litofitas, acaulescentes, cespitosas; rosetas 20.5 27 cm de diámetro, 10.6 14 cm de alto. **Hojas** 20 42 por roseta, reflexas; *vainas* oblongas transversalmente, 1.5 2.5 x 2.5 5 cm, glabras a tricomatosas cerca del ápice, blancas, margen entero a diminutamente espinoso hacia el ápice; laminas triangulares, acuminadas, 19 49 de largo, 3-5 cm de ancho en la base, succulentas, verdes claras, en ocasiones rojizas hacia el ápice y/o márgenes rojizos, densamente lepidotas en la superficie abaxial, el indumento tricomatoso sobre la base de la lámina en la superficie adaxial, aparentemente caedizo y lustroso, margen espinoso, espinas generalmente antrorsas, raras ocasiones las espinas de la base de la lámina erectas, 2 5 mm de largo, 2 9 ( 12) mm separadas entre sí, color verde a ocres cuando viejas, con un mechón de escamas en la axila superior de las espinas. Inflorescencia central, erecta. **Inflorescencia estaminada**, paniculada una vez dividida, rara vez dos dividida, 1 1.5 cm de largo; **pedúnculo** terete, 18 29 cm de largo, 0.5 cm de diámetro, glabro, verde a rojizo, entrenudos 2 3 cm; **brácteas del pedúnculo** vaina oblonga transversalmente, verde, enteras en la base hacia espinosas en el ápice, glabras, laminas linear triangulares, largamente acuminadas a acuminadas, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, verdes a rojizas, espinosas, las basales blanco lepidotas en el envés, glabras hacia el ápice; **eje central** 1.20 m de largo, 0.3 cm de diámetro, glabro, verde a rojizo, entrenudos 2 6 (7.5) cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas, rara vez largamente acuminadas, 1 3.5 x 0.8 1.2 cm, verdes, enteras a enteras basalmente y espinosas hacia el ápice, multinervadas, las basales con el envés blanco lepidoto, la base de la lámina rara vez tricomatosa adaxialmente, las apicales glabras; **ramas** ascendentes, (4 ) 14 18 ( 26) cm de largo, 4 mm de diámetro en la base, verde claro a rojizas hacia el ápice, cada una con numerosas flores, flores apareciendo casi desde la base del pedúnculo, cuando pedunculadas este de 1 2.5 cm de largo, aplanado, el raquis con costillas; **brácteas secundarias** triangulares, acuminadas, 8 x 0.2 cm, verdes, enteras, trinervadas; **ramas**

**secundarias** 1-2 cm de largo, cuando existen apareciendo cerca de la base de la rama contigua a la terminal; **brácteas florales** lanceoladas, acuminadas, 3-8 (12) x 1.5-2.5 mm, rojizas, margen entero, glabras, 3-nervadas; **flores** polísticas, divaricadas a ascendentes, sésiles; **sépalos** libres, ovados a elípticos, agudos, 3.5-5 x 1.5-3 mm, enteros, rojizos, herbáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 4.5-6 x 1.5-3 mm, enteros, blancos con el ápice con tintes rojizos en el envés, herbáceos, multinervados; **estambres** 3.5-5.5 mm; **filamentos** cilíndricos, 3-5 mm, blancos; **anteras** oblongas, 1.5-2 mm de largas, dorsifijas, amarillas; **pistilodio** con los lóbulos del estigma 0.5 mm de largo, el ovario 1-2 x 1.5-2 mm, al ser ínfero aparente un receptáculo, exteriormente verde crema a rojizo. **Inflorescencia pistilada**, espiga o panícula 1-dividida, erecta cuando paniculada las ramas péndulas, 88-133 cm de largo; **pedúnculo** terete, 31-94 cm de largo, 0.5-0.9 cm de diámetro, glabro, color verde a rojizo, entrenudos (1.5-2.5) 2.5-8 cm; **brácteas del pedúnculo** vaina oblonga a cuadrada, 0.5-1.2 x 0.8-1.2 cm, enteras, laminas lineares triangulares, largamente acuminadas a acuminadas, 4.4-20 x 0.2-0.7 cm, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas, verdes a rojizas, espinosas, las basales con lamina blanco lepidotas en el envés, las apicales con envés glabro; **eje central** (11.5-23) 23-48 cm de largo, 0.3-0.7 cm de diámetro, glabro, verde a rojizo, entrenudos 2-5 (7) cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas, 1-1.9 x 0.3-0.9 cm, verdes a rojizas, enteras a enteras basalmente y espinosas hacia el ápice, multinervadas; **ramas** 5-8 en número cuando existentes, ascendentes a pendulas, 2-26 cm de largo hasta 55 cm de largo y completamente reflexas, 2 mm de diámetro en la base, verde claro o rojizas, cada una con 20-50 flores, laxas, flores apareciendo casi desde la base del pedúnculo, cuando pedunculadas este de 0.2-0.55 cm de largo, aplanado, el raquis con costillas; **brácteas florales** lanceoladas, acuminadas, 4-8 (10) x 2-3.5 mm, rojizas, margen entero, glabras, 3-nervadas o un nervio central marcado las apicales; **flores** polísticas, divaricadas, sésiles; **sépalos** libres, ovados a lanceolados, agudos, 3-5 x 2-3.5 mm, enteros, rojizos, herbáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, ovados a elípticos, agudos, 4.5-7 x 1.5-3 mm, enteros, blancos con el ápice con tintes rojizos en el envés, herbáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 1.5-3 x 0.5 mm; **ovario** ínfero, 5 mm de largo, 2-3 mm de diámetro, rara vez puede observarse el estilo de 1-2 mm de largo, lóbulos estigmáticos 2-3 mm de largo, blancos; **fruto** capsula loculicida,

elíptica, (7 ) 9 14 mm de largo, 5 7 ( 8) mm de diámetro, verdes a rojizas cuando inmaduro, tornándose café y crustáceo cuando seco, divaricadas sobre el eje del raquis, los pétalos y sépalos persistentes rara vez persistentes al abrir; **semillas** fusiformes, 4 mm de largo, cuerpo café, bicaudadas o apendiculadas aparentemente adherido al cuerpo en el medio, apéndice color amarillo rojizo.

### **Micromorfología**

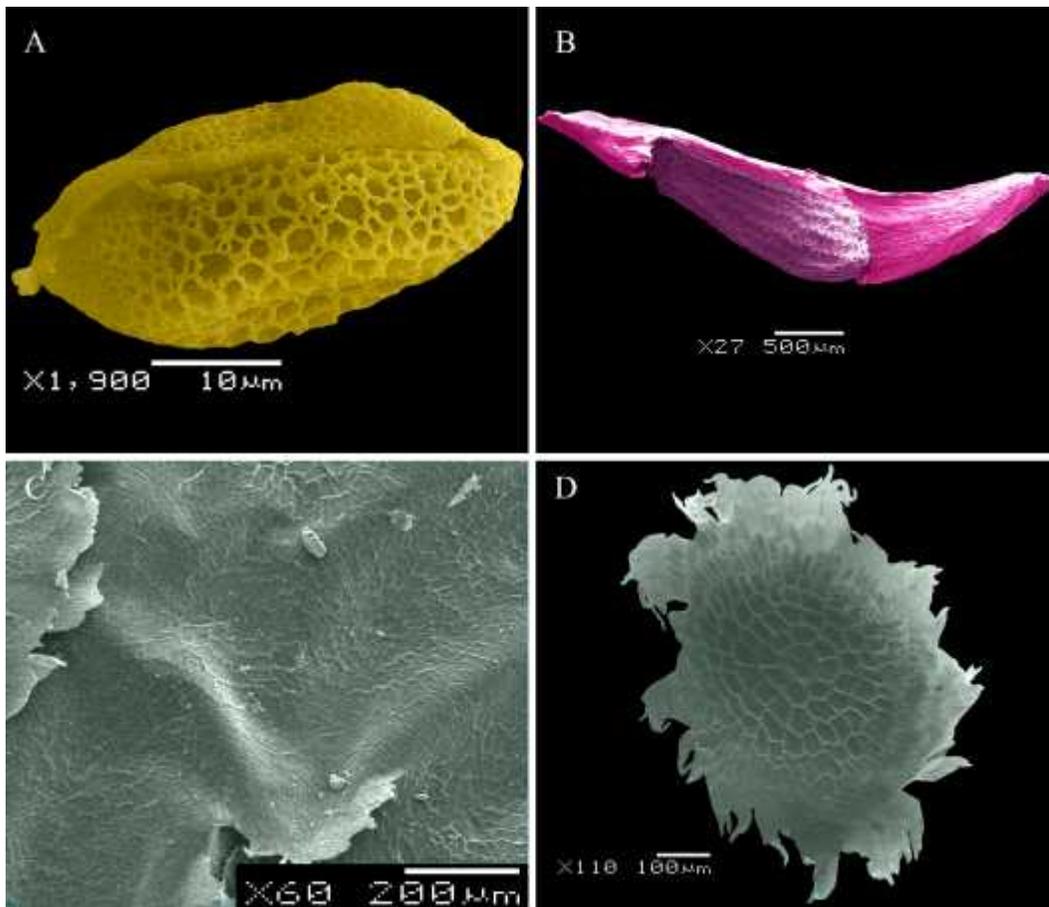
#### **Polen**

Grano heteropolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado opercular, diámetro polar de 37.40 µm, diámetro ecuatorial de 25.26 µm (figura 3.14 A).

#### **Semilla**

Fusiforme, basal y apicalmente diferenciables, apendiceladas, apéndice se extiende inconspicuamente desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral, las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isocuatriculares, cuerpo 1 2 mm de largo, apéndice en zona basal 0.3 0.5 mm de largo, apéndice en zona apical 0.8 1.5 mm de largo (figura 3.14 B).

**Ejemplares examinados:** Honduras, **EL PARAISO, Mun. Danlí**, El Empalme a Quebrada El Muro, 20 kms. al norte de Yuscarán, [14°2'7.10"N, 86°23'30.73"W], 600 m snm, 11 de julio 1951, *Antonio Molina R. 4000* / (EAP!, FI, GH!); Río Guayambre, Valle de Jamastrán, [14°4'4.18"N, 86°19'34.92"W], 400 m snm, 15 de julio de 1956, *Antonio Molina R. 7507* (EAP!); **Mun. Morocelí**, km 75 Tegucigalpa-Danlí, [14° 4'58.06"N, 86°46'32.01"W], 700 m snm, 11 de julio de 1964, *A. J. Gilmartin 966* (EAP!, US!); Cerro Neteapa entre Las Champas y Agua Blanca, 14°4'39.83"N 86°46'15.25"W, 902 m snm, 10 de julio del 2015, *K. Romero y Victor Bocanegra 1150* , 1151 , 1152 , 1153 (CICY!); Cerro Neteapa entre Las Champas y Agua Blanca, 14° 4'39.83"N 86°46'15.25"W, 902 m, 30 de julio del 2015, *K. Romero y Victor Bocanegra 1175* , 1176 , 1177 , 1178 (CICY!); **Mun. Güinope**, Las casitas, [13°54'4.31"N, 86°59'22.09"W], 950 m snm, 04 de diciembre de 1946, *Paul C. Standley, Louis Williams y Paul Allen 583* (EAP!, FI, NY!); Río Lizapa at Galeras [13°55'15.02"N, 86°59'32.34"W], 900 m snm, 27 de junio de 1948, *Louis O. Williams y A. Molina R. 14145* (EAP!, FI!); Near Galeras [13°54'57.95"N, 86°59'1.84"W], 900 m snm, 11 december 1948, *Paul C. Standley 14891* / (EAP!, FI!);

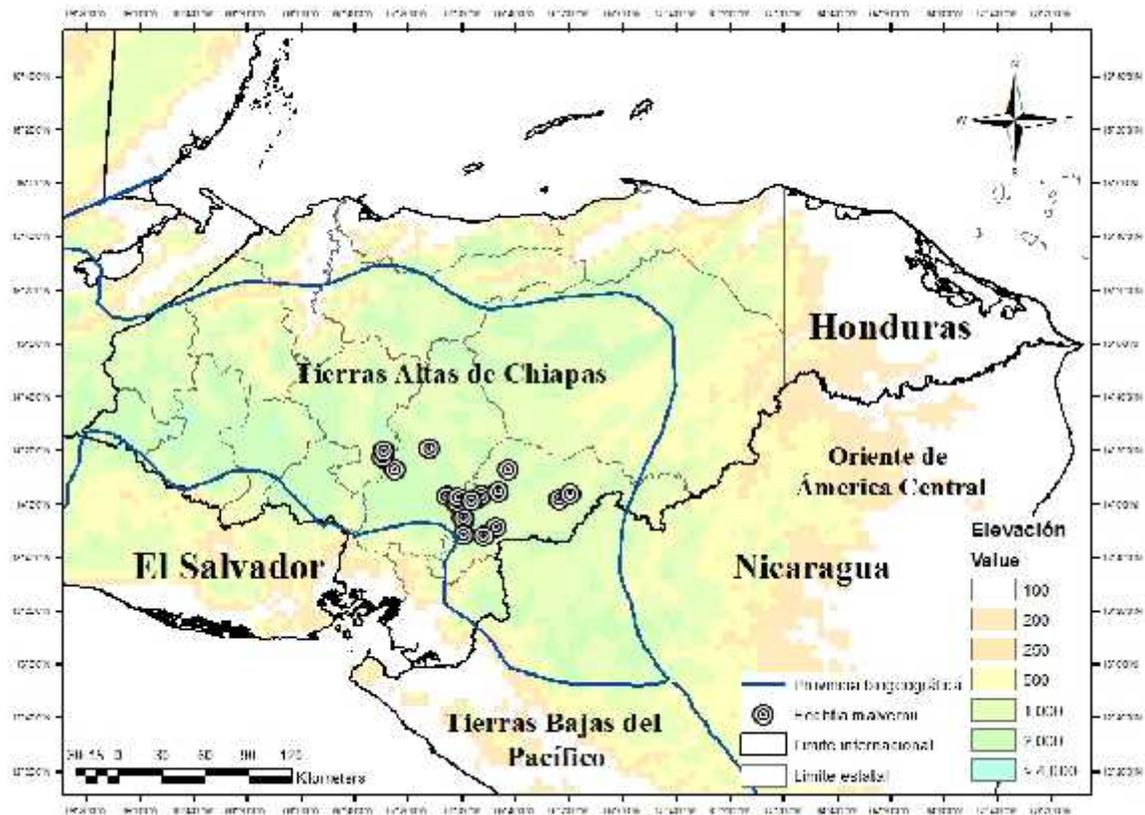


**Figura 3. 14** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia malvernii* Gilmartin. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera. B-D. Lilia Can.

Near Galeras [13°54'57.95"N, 86°59'1.84"W], 900-1255 m snm, 18 de noviembre de 1950, *Paul C. Standley 27578* (EAP!, F!); Moist woody quebrada near Ojo de Agua, on brushy bank, [14° 3'28.61"N, 86°52'30.46"W], 650 m snm, 06 de enero de 1951, *Paul C. Standley 28145* (EAP!, MO!); A 8 km. SE de la EAP, entre San Antonio de Oriente y Yuscarán, [14°1'38.96"N, 86°56'30.23"W], 1100-1300 m snm, 08 de octubre de 1991, *O. Andino 1* (EAP!); Galeras de Güinope, along the Río Leotuna, along road between El Zamorano and Morolica, 13°35'51"N, 86°39'00"W, 820 m snm, 16 de junio de 1994, *Gerrit Davidse, Mario Sousa & José L. Linares 35022* (EAP!), *35023* / (EAP!), *34983* / (EAP!, MO!, SEL!); **Mun. Oropolí**, Quebrada Las Dantas, [13°51'35.11"N, 86°47'20.22"W], 600 m snm, 23 de noviembre de 1943, *Paul C. Standley 14965a* (EAP!, F!); East of Las Mesas,

[13°48'8.01"N, 86°51'55.64"W], 900 m snm, 08 de enero de 1950, *Harriet Miller 25087* (EAP!); **Mun. Teupasenti**, Quebrada La Cursosa, vicinity of Teupasentí, [14°13'18.63"N, 86°42'43.74"W], 600 m snm, 30 de mayo de 1976, *Antonio Molina R. y Albertina R. Molina 31514* (EAP!, ENCB, FI, NY!, MO!); **Mun. Yuscarán**, Barranco Chupadero, 11 miles from Escuela [Escuela Agrícola Panamericana Zamorano] road to Yuscarán, [14°2'44.18"N, 86°53'21.98"W], 700 m snm, *Gilmartin 948* (US!); **FRANCISCO MORAZÁN, Mun. Distrito Central**, Cerro de Las Limas (El Cerrón), 5 km O. de Zambrano, [14°12'58.80"N, 87°25'1.91"W], 1600 m snm, 05 de septiembre de 1991, *Cirilo Nelson y Roberto Andino 12284* (TEFH!); El Salto, 19 km O. y 7 km N. de Zambrano, [14°20'0.48"N, 87°28'59.63"W], 1200 m snm, 10 de abril de 1992, *Cirilo Nelson y Roberto Andino 13684* (TEFH!); Colonia Milenio, La Pirámide, 46 km de Tegucigalpa via Comayagua, 14°17'30.50"N, 87°29'18.70"W, 1249 m snm, *I. Ramírez, C. Jiménez, W. Cetzal, I. Rivera, J. Ávila y W. Ávila 1828* (CICY!); **Mun. Talanga**, 14°21'00"N, 87°12'00"W, 900 msnm, *Thomas B. Croat y Dylan P. Hannon 63934* (MO!); **Mun. Tatumbla**, La Montañita, [14°3'3.35"N, 87° 5'30.01"W], 1800 msnm, 07 de junio de 1947, *Antonio Molina R. 52* / (EAP!, FI, GH!, US!); **Mun. San Antonio de Oriente**, Oeste de Zamorano, 800 m snm, 13 de octubre de 1943, *Juvenal Valerio Rodríguez 1188* (EAP!, FI); Along Quebrada el Gallo above El Jicarito, [14° 0'56.84"N, 87° 1'51.04"W], 900-1000 m snm, 12 de agosto de 1949, *Paul C. Standley 22465* (EAP!, FI); Along ridge by trail to San Antonio de Oriente, 1500 m snm, Agosto 1960, *Howard Wm. Pfeifer 1748* (US!); Vicinity San Antonio de Oriente cementery, [14°2'39.27"N, 87°1'26.01"W], 1000 m snm, 15 de abril de 1971, *Antonio Molina R. 25975* (EAP!, FI, NY!,MO!, US!).

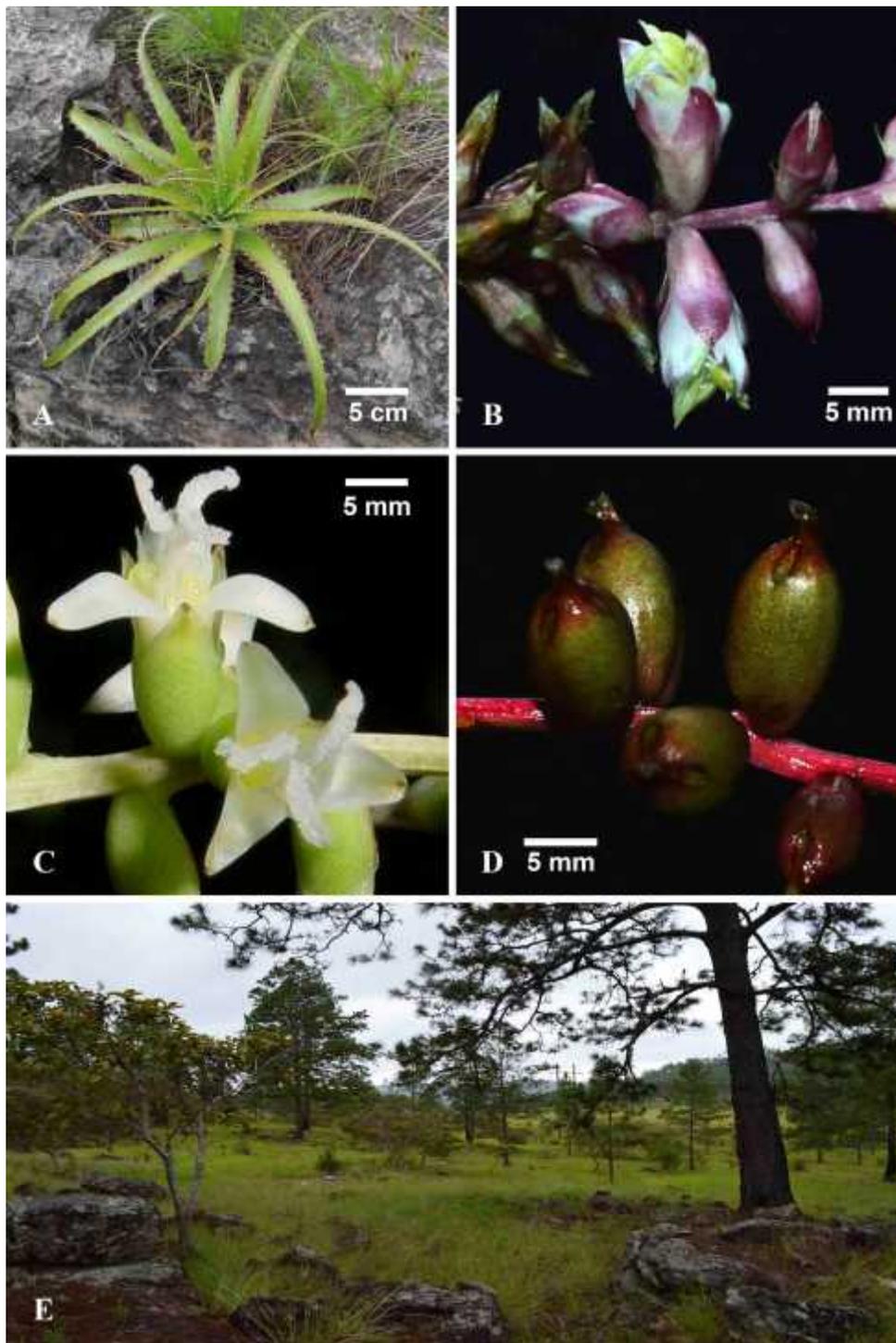
**Biogeografía y ecología:** *Hechtia malvernii* es endémica a Honduras. Las poblaciones de esta especie se distribuyen al sur de las Tierras Altas de Chiapas. Crecen sobre taludes rocosos formando pequeñas colonias en bosques de pino y encino a una altitud de 600 1,800 m snm. Los periodos de floración y fructificación son de abril a septiembre. Creciendo con *Agave sp.*, *Pitcairnia heterophylla* (Lindl.) Beer, *Encyclia sp.*, *Sobralia rogersiana* Christenson, *Mammillaria columbiana* Salm-Dyck, *Strophocactus testudo* (Karw. ex Zucc.) Ralf Bauer.



**Figura 3. 15** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia malvernii* Gilmartin.

**Afinidades morfológicas:** *Hechtia malvernii* es similar vegetativamente con *Hechtia dichroantha*. Sin embargo, *Hechtia malvernii* posee inflorescencias laxas, las pistiladas pueden no ramificar y cuando lo hacen tienden a ser péndulas de hasta 26 cm largo. B. Utley y Utley (1994) comentan que esta especie es similar a *Hechtia guatemalensis*, sin embargo, esta especie es extremadamente diferente a *H. malvernii*, ya que presenta grandes rosetas de hasta 150 cm de diámetro, las hojas centrales pueden ser erectas, con inflorescencias centrales de ca. 2 m., 2-3 veces divididas.

**Estado de conservación:** Según el análisis preliminar, basada en la extensión de presencia (4,819 km<sup>2</sup>) y área de ocupación (76 km<sup>2</sup>) de la especie, *Hechtia malvernii* se encuentra dentro de la categoría en peligro (EN) según los criterios de la IUCN. Esta especie es afectada por presiones antropogénicas como quema y desmonte.



**Figura 3. 16** *Hechtia malvernii* Gilmartin. A. Roseta. B. Flores estaminadas. C. Flores pistiladas. D. Frutos. E. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: A-B, D-E. K. Romero. C. I. Ramírez.

**3.3.8. Hechtia purpusii Brandegee**, Univ. Calif. Publ. Bot. 7: 325. 1920. Tipo: México, Veracruz, on steep rocks, Barranca de Tenampa, V-1919, C. Purpus 8420 (Holotipo: GHI; Isotipos: UC!, NY!, US!) (Figura 3.17-3.19).

*Hechtia lindmanioides* L.B. Sm., Contr. Gray Herb. 117: 14-15, t. 1, f. 24-26.1937. Tipo: México, Veracruz, dry stony slopes, Barranca de Consoquitla, near El Fortín, III.1842, F. Liebmann 7951 (Holotipo: FI; isotipo: CI).

Hierbas arrosetadas, litofitas, caulescentes, cespitosas; rosetas 20 50 cm de diámetro, compactas. **Hojas** 10 15 por roseta, reflexas; *vainas* oblongas transversalmente a ovadas, 5 7.5 x 3.5 5 cm, blanco crema a amarillas, margen diminutamente serrado hacia el ápice; *laminas* triangulares, largamente acuminadas, (18 ) 25 50 cm de largo, 1 1.5 ( 4.5) cm ancho en la base, suculentas, verde claras en el haz, densamente lepidotas en la superficie abaxial, superficie adaxial con una capa de tricomas fina, margen diminutamente serrulado. Inflorescencia central, erecta a péndula, las pistiladas completamente péndulas cuando en fruto. **Inflorescencia estaminada**, panículada dos veces dividida, erecta, 75 80 cm de largo; **pedúnculo** terete 20 32 cm de largo, 0.4 0.7 cm de diámetro, glabro, verde, entrenudos 3.6 cm de largo; **brácteas del pedúnculo** largamente triangulares a lineares, 2 10 x 0.2 0.5 cm, recurvadas, disminuyendo de tamaño hacia el ápice verdes a amarillentas, densamente blanco-lepidotas; **eje central** 42 60 cm de largo, 0.6 cm de diámetro, glabro, verde claro a pardo, entrenudos 2.1 4.2 cm; **brácteas primarias** triangulares a lineares, agudas, 1.5 1.8 x 0.2 0.25 cm, amarillentas, margen serrulado, multinerviadas; **ramas** 31 en número, ascendentes a reclinadas, 10 28 cm de largo, 1 2 mm de diámetro, verdes a pardas, cada una con 21 170 flores, pediculadas 2 5.4 cm de largo, aplanados; **brácteas secundarias** linear triangulares, 1 2 mm de largo; **ramas secundarias** 2.7 10 cm de largo; **brácteas florales** linear triangulares, 1 1.5 mm de largo, pardas, glabras, caedizas; **flores** polísticas, divaricadas a descendentes, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 3 5 mm de largo, pardos a violáceos; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.2 2 x 0.6 1 mm, enteros, blanquecinos a pardos, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, anchamente elípticos, redondeados, 4 5 x 1.5 2 mm, entero, blancos, membranáceos, multinervados; **estambres** 2.8 3.4 mm; **filamentos** laminares, 2.5 3 mm de largo, blancos; **anteras** oblongas, ca. 1 mm de largo, dorsifijas, amarillas o verdosas, polen amarillo; **pistilodio**

cónico, blanco, 1 mm de largo, 0.7–0.9 mm de diámetro, lóbulos del estigma desiguales en largo ca. de 1 mm de largos. **Inflorescencia pistilada**, panícula dos veces dividida, hasta de 1 m de largo; **pedúnculo** terete 25–50 cm de largo, 0.3–0.5 cm de diámetro, glabro, (color), entrenudos 2.6–5.5 cm de largo; **brácteas del pedúnculo** largamente triangulares a lineares, 5–13 cm de largo, 0.2–0.5 cm de ancho en la base, amarillentas, densamente blanco-lepidotas, enteras en la base con lamina serrulada, disminuyendo de tamaño hacia el ápice; **eje central** 50–75 cm de largo, 0.3–0.4 cm de diámetro, glabro, (color), entrenudos de 1–4.1 cm de largo; **brácteas primarias** triangulares a lineares, acuminadas, 5–10 x 2 mm, amarillentas, enteras, multinerviadas; **ramas** 17–20 en número, ascendentes en un ángulo de 45° con el raquis, 10–16 cm de largo, 1–2 mm de diámetro, cada una con 10–90 flores disminuyendo en número hacia el ápice, pediculadas 0.5–3.4 cm de largo, aplanados; **brácteas secundarias** filiformes, agudas, 2–3 x 1 mm, enteras; **ramas secundarias** 2.7–6.6 cm de largo; **brácteas florales** filiformes, 1.2–1.7 mm de largo, glabras, caedizas; **flores** polísticas, divaricadas a descendentes, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 1.5–3.3 mm de largo, violáceos oscuros; **sépalos** libres, ovados a angostamente triangulares, agudos, 0.8–1.2 x 0.5–1.2 mm, enteros, blanquecinos a pardos verdosos, coriáceos, 1-nervados; **pétalos** libres, elípticos a oblongos, redondeados, 4–6 x 1.5–3 mm, enteros, blancos a blancos rosados, membranáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, ca. de 2.5 x 0.5 mm, blancos; **ovario** supero, ovoide, 4–5 mm de largo, 2–3 mm de diámetro, color pardo con tintes violáceos claros en el ápice o violáceo, lóbulos estigmáticos ca. de 1 mm de largo, blancos; **fruto** capsula septicida, ovoide, 5–6 (–10) mm de largo, 2–3 mm de diámetro, verdes y pardo café cuando seco, péndulo, pétalos, sépalos, estaminodios persistentes; **semillas** fusiformes, 3 mm de largo, cuerpo café claro, bicaudadas o apendiculadas continuas, apéndice color blanquecino.

### **Micromorfología**

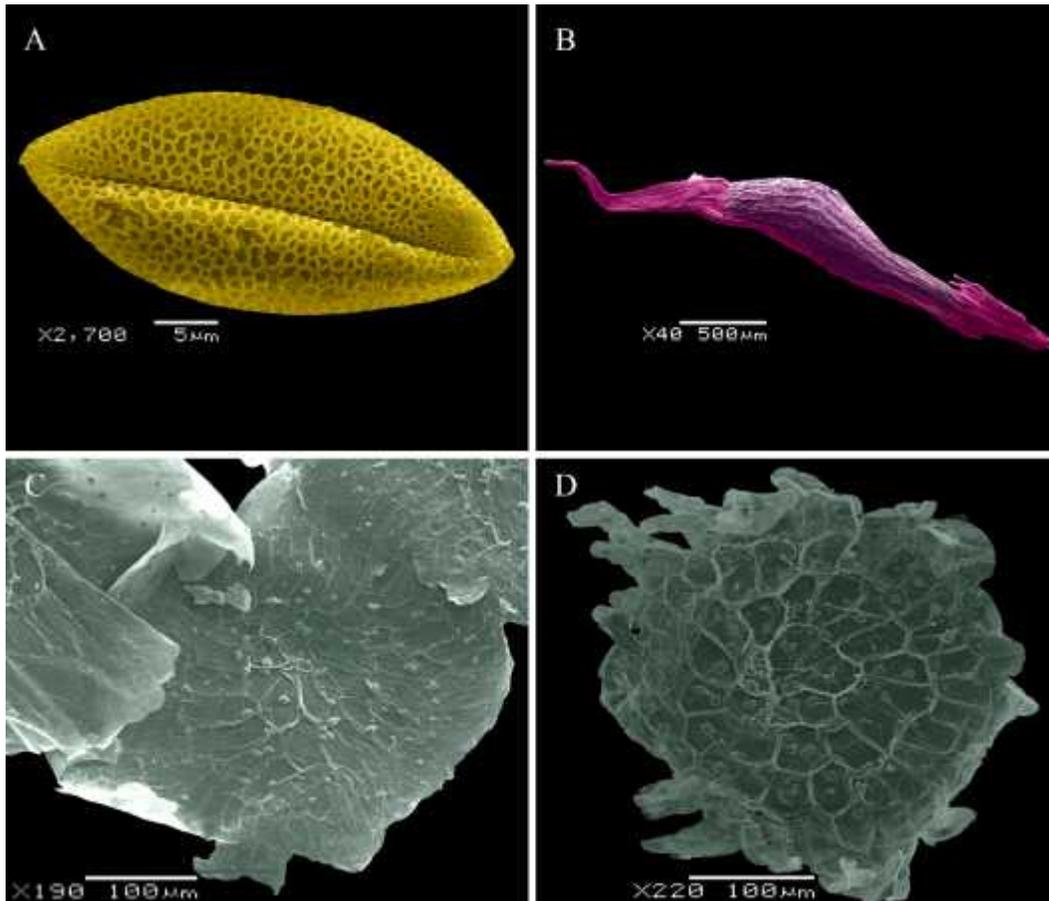
#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado simple, diámetro polar de  $36.38 \pm 2.14 \mu\text{m}$ , diámetro ecuatorial de  $23.46 \pm 3.26 \mu\text{m}$  (figura 3.17 A).

#### **Semilla**

Fusiforame, basal y apicalmente diferenciables, apendiculadas, apéndice se extiende

desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral (aparentando un ala lateral), las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isorectangulares a isocuadrangulares, cuerpo 1 1.5 mm de largo, apéndice en zona basal 0.5 0.6 de largo, apéndice en zona apical 1 mm de largo (figura 3.17 B).

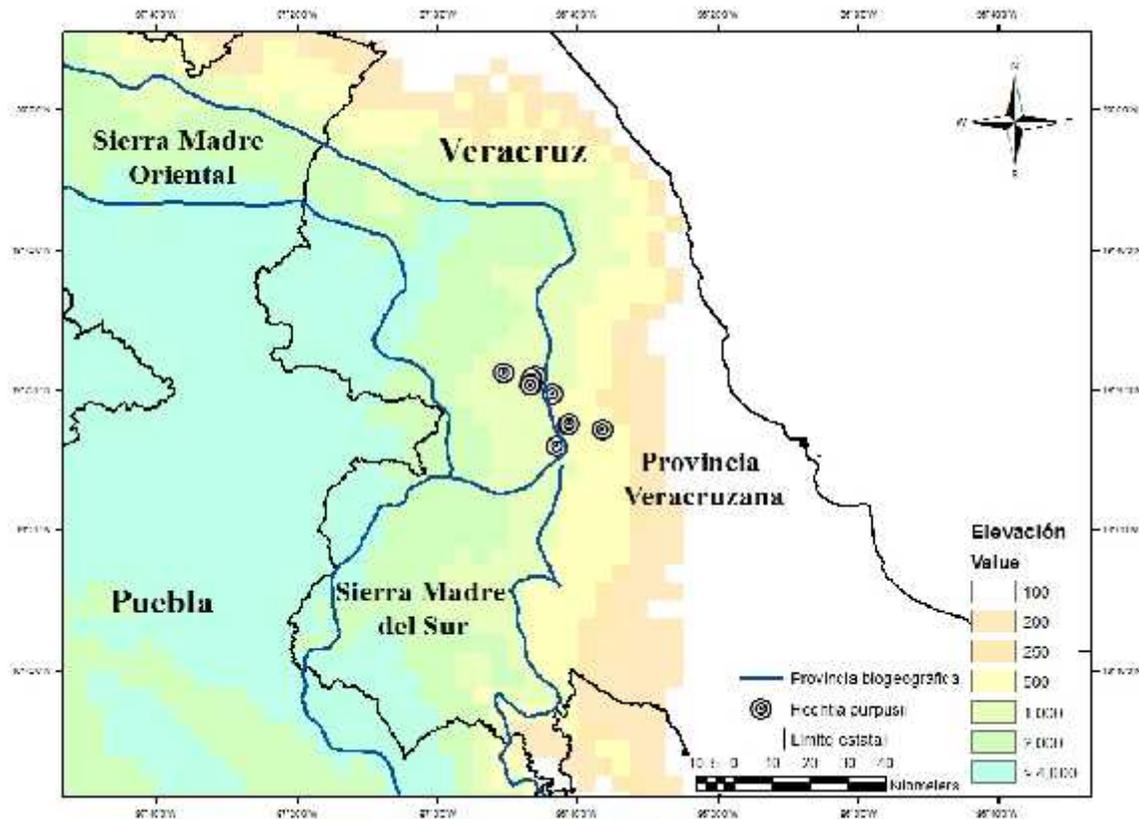


**Figura 3. 17** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia purpusii* Brandege. A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar. Fotografías: A. E. Herrera. B-D Lilia Can.

**Ejemplares examinados:** VERACRUZ, Mun. Comapa, Barranca de Panoaya, a.5 km al NO de El Coyol, 19°12'00"N, 96°43'00"W, 450 m snm, 30 de enero 1986, M.E. Medina A. y G. Castillo C. 883 (XAL); Mun. Jalcomulco, Coatepec: Ejido de Jalcomulco, 100 m antes de llegar a la Mesa del Barro, 19°22'00"N, 96°46'00"W, 600 m snm, 18 de septiembre de 1980, G. Castillo C. y L. Tapia 1141 (XAL); Cerro de Achichuca, entre Jalcomulco y Tuzamapan, [19°22'32.22"N, 96°50'34.85"W], 600 m snm, 17 de abril 1984,

*G. Castillo C. 3124* (XAL); 5 km al S de Santa María Tatetla, 19°15'3" N, 96°41'27"W, [440 m snm], 03 de septiembre de 1998, *G. Castillo-Campos, S. Avendaño R., R.A. Palestina G. 18247* (MEXU, XAL); 1.5 km al NO del poblado de Jalcomulco, 19°20'47" N, 96°46'37"W, [588 m snm], 17 de junio de 1998, *G. Castillo-Campos, S. Avendaño R., R.A. Palestina G. 17881* (MEXU, XAL); 4 km antes de Jalcomulco viniendo de Apazapan, 19°19'34.88" N, 96°43'36.19" W, 306 m snm, marzo del 2011, *I. Ramírez y G. Carnevali 1621, 1667* (CICY); 2.5 km antes de llegar a Jalcomulco, 19°20'51.1" N, 96°46'51.6" W, 484 m snm, 09 de abril del 2016, *K. Romero, V. Rebolledo Camacho y G. Avilés 1190, 1195, 1191, 1192, 1194* (CICY), **Mun. Puente Nacional**, Barranca de Pachuquilla, [19°14'29.64"N, 96°36'32.59"W], 450 m snm, 14 de abril de 1990, *M. Chazaro B. y C. Viveros C. 6211* (MEXU, MICH, TEX, WIS, XAL); ca. 8.5 km después de Mata de Jobo, rumbo Santa María de Tatetla, 19°15'16" N, 96°41'19" W, 467 m snm, 22 de abril 2004, *J. Ceja, A. Espejo, A.R. López-Ferrari 1642, 1643* (UAMIZ); **Mun. Tenampa**, Barranca de Tenampa, Mayo de 1919, *C.A. Purpus 8420* (GH, NY, UC, US); **Mun. Tlaltetela**, Camino Santa Maria Tatetla-Coetzalan, 19°17' N, 96°41' W, 450 m snm, 12 de abril de 1983, *L. Robles H. 85* (XAL); **Mun. Totutla**, dry stony slopes, Barranca de Consoquitla, near El Fortín, *F. Liebmann 7951* (C, F).

**Biogeografía y ecología:** *Hechtia purpusii* es endémica al estado de Veracruz. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la zona del golfo mexicano, entre el sur de la Sierra Madre Oriental y la Provincia Veracruzana. Crecen sobre paredes de barrancas y taludes formando densas colonias en selva baja caducifolia a una altitud de 300 600 m snm, siendo la de menor rango altitudinal del complejo *H. tillandsioides*. Al igual que *H. caerulea*, sus poblaciones se encuentran distantes al resto de especies del complejo. El periodo de floración va de los meses de marzo a mayo y fructifica de mayo a junio. En las localidades de Jalcomulco se ha observado creciendo en simpatria con *Hechtia stenopetala* Klotzsch, posiblemente no existe traslape en los momentos de floración de ambas especies, lo cual disminuiría las probabilidades de una posible hibridación. Entre otras especies que se han visto creciendo en la zona están *Cyrtopodium* sp., *Agave* sp., algunas cactáceas columnares y opuntias.



**Figura 3. 18** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia purpusii* Brandegee.

**Afinidades morfológicas:** *Hechtia purpusii*, comparte caracteres como hojas con márgenes diminutamente serrados, inflorescencia central y flores con pedicelos gráciles, con el resto de especies del complejo *H. tillandsioides*. Diferenciándose del complejo por poseer los pétalos anchamente elípticos con ápice redondeado. Vegetativamente es comparable con *H. caerulea*, ya que ambas son caulescentes, sin embargo, difiere por presentar rosetas pequeñas y entrenudos reducidos, rosetas de 20-50 cm de diámetro. Las flores son blancas como las de *H. lundelliorum*, sin embargo presenta una inflorescencia de menor tamaño (< 1 m de alto), dos veces divididas (estaminadas y pistiladas). Se diferencia de *Hechtia* sp. "Hidalgo" y *H. tillandsioides*, por la coloración de sus sépalos y pétalos blancos vs. violáceos, el tamaño de las inflorescencias es similar en las tres especies, las inflorescencias estaminadas de *H. tillandsioides* son ligeramente

más grandes (+- 20 cm). En cuanto a sus afinidades filogenéticas, *H. purpusii* es la especie hermana del resto de especies del clado *H. tillandsioides*.

**Comentario nomenclatural:** *Hechtia purpusii* había sido considerada por Smith (1951) como sinónimo de *H. tillandsioides*. Basado en la dioecia que caracteriza al género, Smith considero que el espécimen tipo de *H. purpusii*, donde se observan estambres diminutos (estaminodios) y un ovario de gran tamaño, correspondía a los individuos femeninos de *H. tillandsioides*, ya que el tipo de esta es un espécimen masculino con el ovario reducido (pistilodio) y grandes estambres, por lo que utilizó el nombre *H. tillandsioides* basado en el principio antigüedad. Posteriormente Espejo-Serna *et al.* 2004, reconocen a *H. purpusii* como una especie diferente de *H. tillandsioides* y le asignan como sinónimo heterotípico a *H. lindmanioides* L.B. Sm., debido a su similitud morfológica, presentando una inflorescencia dos veces dividida, pétalos blancos y elípticos con el ápice redondeado. Inclusive, los especímenes utilizados para la asignación de ambos nombres provienen de zonas geográficas aledañas, tomando así el nombre con mayor antigüedad, *Hechtia purpusii*, publicado en 1920.

**Estado de conservación:** Según Pech-Cárdenas (2015), basada en la extensión de presencia (902 km) y área de ocupación (99 km) de la especie, *Hechtia purpusii* se encuentra dentro de la categoría de riesgo vulnerable (VU) según los criterios de la IUCN.



**Figura 3. 19** *Hechtia purpusii* Brandegee. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Frutos. D. Roseta. E. Inflorescencia estaminada. Fotografías: A-B. I. Ramírez. C-E. K. Romero.

### 3.3.9. *Hechtia* sp. “Hidalgo” (Figura 3.20-3.22).

Hierbas arrosetadas, litofitas, acaulescentes, cespitosas, rosetas 30 cm de diámetro. **Hojas** muchas por roseta, reflexas; *vainas* cuadradas a oblongas en posición transversal, 2.5 x 2.5 cm, glabras, blancas, margen entero, hialino; *laminas* lineares triangulares, acuminadas a largamente acuminadas, 15-40 cm de largo, 1.5-2.5 cm de ancho en la base, succulenta, haz verde claro, densamente lepidota en superficie abaxial, superficie adaxial con escamas tricomas caedizas al tacto basalmente o hasta la parte media de la hoja, cuando jóvenes muy lepidotas en lugares expuestos, margen diminutamente serrulado. Inflorescencia central, erecta. **Inflorescencia estaminada**, panículada de una a dos veces dividida, erecta, 90 cm de largo; **pedúnculo** terete, 17-20 cm de largo, 0.4-1 cm de diámetro en la base, glabro, verdoso en la base violáceo hacia el ápice, entrenudos (1-3) 3-6.1 cm; **brácteas del pedúnculo** triangulares, largamente acuminadas, 3.5-12 x 1-1.6 cm, enteras, verdes a pardas, superficie abaxial blanco lepidota a glabras hacia el ápice, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales igual o más cortas que los entrenudos y erectas; **eje central** 72.5 cm de largo, 0.2-0.3 (8) cm de diámetro, glabro, verde y violáceo hacia el ápice, entrenudos (0.5-1.5) 5 cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas, 0.3-2 x 0.3-1.2 cm, café claro cuando secas, glabras, margen entero-sinuoso, multinervadas, abrazando los pedículos; **ramas** (10-23) 36 en número, ascendentes, (3-6) 26.5 (30.5) de largo, 1-2 (3) mm de diámetro en la base, raquis verde claro en la base violáceo hacia el ápice, cada una con 14-176 flores, pediculadas 0.5-2 (4.2) cm de largo, aplanado; **brácteas secundarias** lineares-triangulares, 2-2.5 x 1 mm, margen entero, 1-nervadas; **ramas secundarias** (1-3) 8.5 cm de largo, 1 mm de diámetro, violáceas; **brácteas florales** lineares triangulares, acuminadas, 1-2.5 x 0.5-1 mm, violáceas a café claras cuando secas, enteras, 1-nervadas; **flores** polísticas, divaricadas a difusas, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 2.5-4 (7) mm de largo, 1 mm de diámetro, violáceos; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.5-2.2 x 1.4-1.8 mm, enteros, violáceos, margen hialino, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 4.5-6 x (1-2) 3 mm, enteros, lilas, membranáceos, multinervados; **estambres** 4-4.5 mm; **filamentos** laminares, 2.7-4 x 0.5 mm, blancos; **anteras** oblongas, 1-1.6 x 0.5-0.6 mm, dorsifijas, verdes, polen amarillo; **pistilodio** cónico, lila, 1.4-2 x 1-1.5 mm, lóbulos del estigma 0.4-1 mm. **Inflorescencia**

**pistilada**, paniculada una vez dividida, erecta, 0.55-1.2 m de largo; **pedúnculo** terete, 38-77 cm de largo, 0.4-0.6 cm de diámetro, glabro, verdoso en la base violáceo hacia el ápice, entrenudos 2-7.1 (8.5) cm; **brácteas del pedúnculo** triangulares, largamente acuminadas a acuminadas, 1-13.1 x 0.5-1 cm, enteras, verdes a pardas, café claras cuando secas, superficie abaxial blanco lepidota a glabras hacia el ápice, las inferiores más largas que los entrenudos y recurvadas, las apicales más cortas que los entrenudos y erectas; **eje principal** 33-54 cm de largo, 0.2-0.4 cm de diámetro, glabro, verde y violáceo hacia el ápice, entrenudos 1-4.4 (6) cm; **brácteas primarias** triangulares, acuminadas, 0.4-1.5 x 0.2-0.4 cm, cafés cuando secas, margen entero-sinuoso, multinervadas, abrazando los pedículos; **ramas** 7-24 en número, ascendentes, (1.5-4.5) 17 cm de largo, 1-2 mm de diámetro en la base, raquis verde claro en la base violáceo hacia el ápice, cada una con 5-54 flores, las flores distales no terminan de desarrollarse, pediculadas 0.3-1.2 cm de largo, aplanado; **brácteas florales** lineares triangulares, acuminadas, 1.2-2 x 0.5-1 mm, violáceas a café claras cuando secas, enteras, 1-nervadas; **flores** polísticas, difusas a ascendentes, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 2-4 mm de largo, violáceos; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.6-2.4 x 1.1-2 mm, enteros, violáceos, margen hialino, coriáceos, 3 nerviados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 4-5.5 x 2-3 mm, entero, lilas, membranáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 1.6 x 0.5 mm, blancos; **ovario** supero, ovoide, 2.6-3 mm de largo, 2-2.2 mm de diámetro, verde claro en la base a violáceo en el ápice o completamente violáceo, lóbulos estigmáticos 0.8-1.5 mm de largo, blancos; **fruto** capsula ovoide, 8-10 mm de largo, 4-5 mm de diámetro, verde a marrón, depresos sobre el eje del raquis, pétalos, sépalos, estaminodios persistentes; **semillas** fusiformes, inmaduras de 2.5 mm de largo, cuerpo café, bicaudadas o apendiculadas continuas, apéndice color blanquecino.

### **Micromorfología**

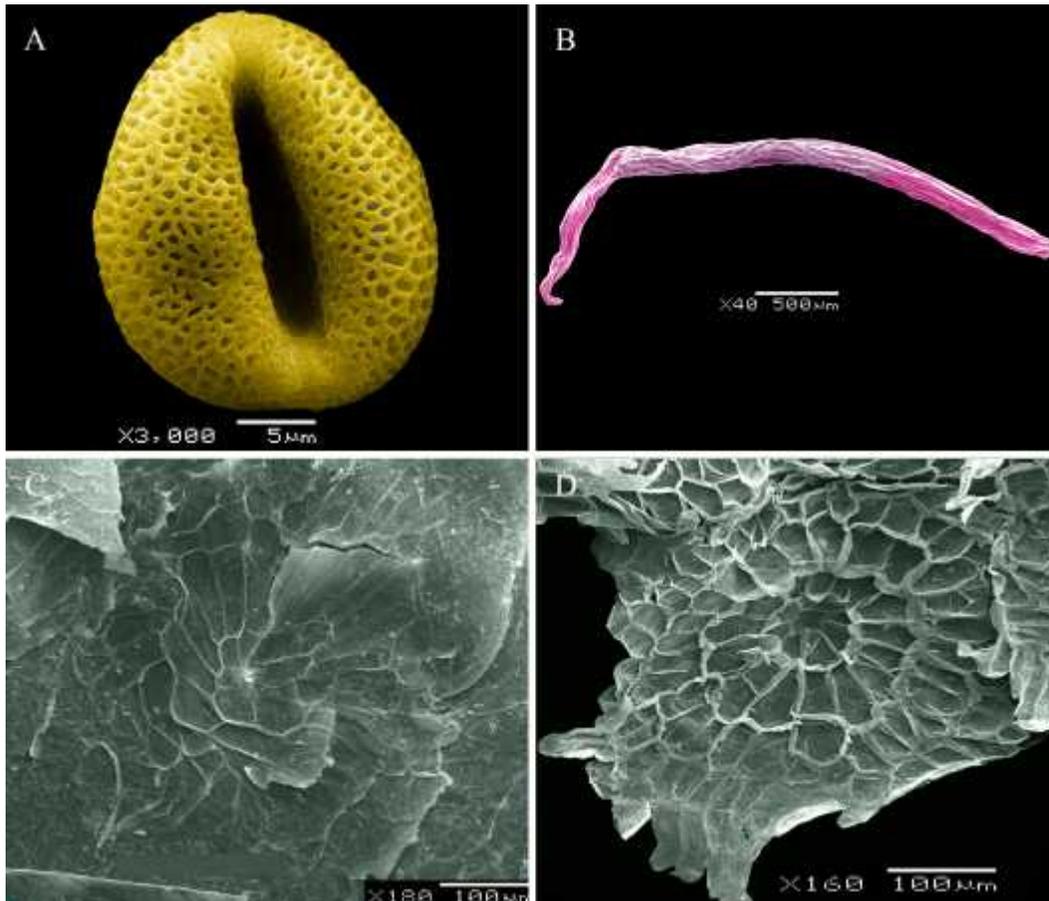
#### **Polen**

Grano isopolar, esférico, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado opercular, diámetro polar de 25.8-26.7  $\mu\text{m}$ , diámetro ecuatorial de 18.4-21.3  $\mu\text{m}$  (figura 3.20 A).

#### **Semilla**

Fusiforme, basal y apicalmente diferenciables, apendiculadas, apéndice se extiende

desde la base hasta el ápice sobre la superficie ventral (aparentando un ala lateral), las células de los apéndices elongadas, las células del cuerpo isorectangulares, cuerpo 1 mm de largo, apéndice en zona basal 0.5 0.8 mm, apéndice en zona apical de 1 1.5 mm (figura 3.20 B).



**Figura 3. 20** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia* sp. "Hidalgo". A. Polen. B. Semilla. C. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar.

**Ejemplares examinados:** México, **HIDALGO**, *Christian Halbinger s.n.* (GH!); **Mun. Pacula**, Río Moctezuma, 20°57'37.1"N, 99°23'27.6"W, 1076 m snm, 22 de marzo del 2012, *C.T. Hornung-Leoni, M. González-Ledesma, J. Bueno-Villegas 1294, 1296* (HGOM!); 20°57'37.1"N, 99°23'27.6"W, 1076 m snm, 4 de mayo del 2012, *C.T. Hornung-Leoni, M. González-Ledesma, I. Ramírez : 1390,1392, :1389,1391* (HGOM!); 20°57'37.1"N, 99°23'27.6"W, 1076 m snm, 4 de mayo del 2012, *C.T. Hornung-Leoni, M.*

*González-Ledesma, I. Ramírez 1389* (HGOM!); Camino hacia Pacula a 7 km de Jacala, 21°02'06.1"N, 99°15'11.7"W, 1052 m snm, 20 de junio del 2015, *K. Romero, I. Ramírez, C.T. Hornung-Leoni, M. González-Ledesma 1148* (CICY!); **QUERÉTARO, Mun. Jalpan de Serra**, Las Adjuntas, confluencia entre los ríos Moctezuma y Estórax, [21°06'25.9"N 99°23'26.3"W], 650-700 m snm, *S. Zamudio et al. 9085* (IEB!); Cañada del río Estórax, cerca de las adjuntas con el río Moctezuma, 21° 06' 50" N, 99° 24' 39" W, 790 m snm, 11 de abril de 2007, *A. Espejo, A.E. López Ferrari, J. Ceja, A. Mendoza R., S. Zamudio R. 6952* (UAMIZ!); **Mun. Landa de Matamoros**, cerca del Río Moctezuma, al S de Landa de Matamoros, [21° 6'13.11"N, 99°25'6.13"W], 700 m snm, 07 de junio de 1988, *E. Carranza G. 572* / (ENCB!, MEXU!); cañón del río Estórax, cerca de Las Adjuntas con el río Moctezuma, 700 m snm, 18 de noviembre del 2000, *E. Pérez et al. 4111* (MEXU!, XAL!).

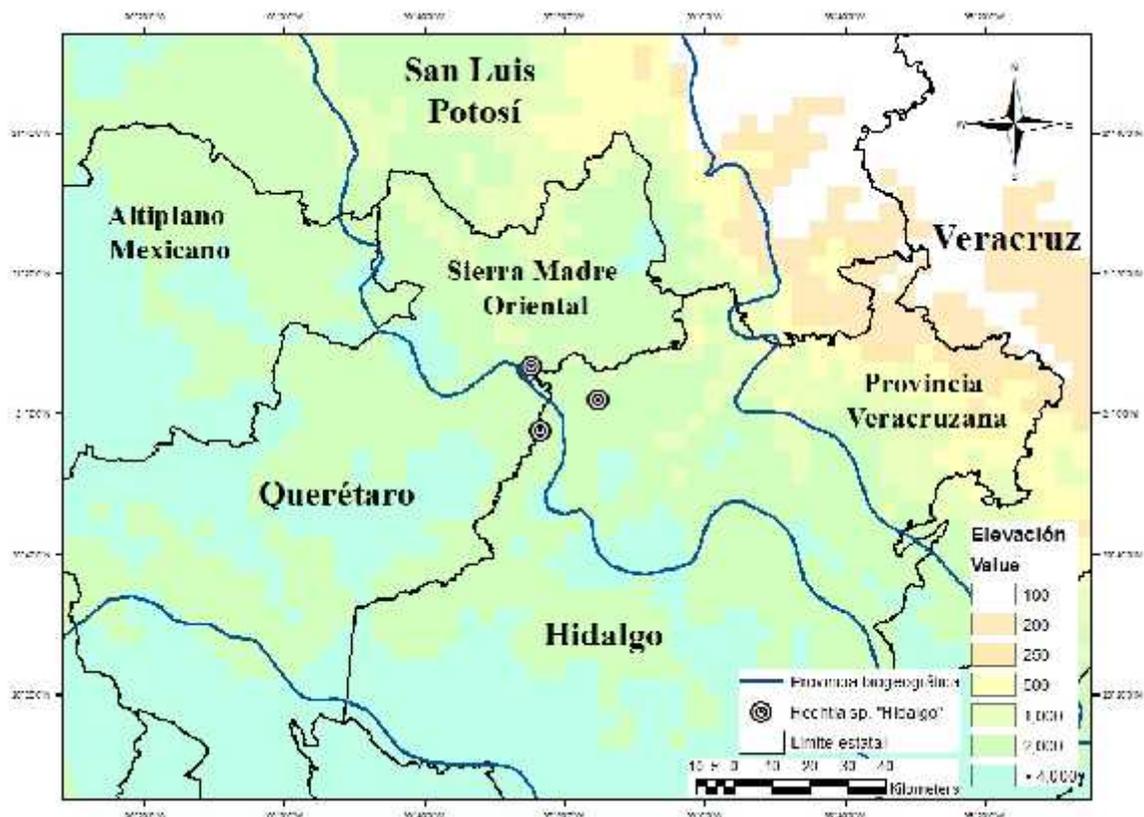


Figura 3. 21 Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia* sp. "Hidalgo".

**Biogeografía y ecología:** *Hechtia* sp. "Hidalgo" se distribuye entre los estados de Hidalgo

---

y Querétaro. Las poblaciones de esta especie se ubican en las regiones biogeográficas Sierra Madre Oriental y en una pequeña porción del Altiplano Mexicano. El periodo de floración y fructificación para esta especie se ha registrado en los meses de marzo a junio. Crecen sobre las paredes de barrancas y taludes formando densas colonias en selva baja caducifolia, se han observado creciendo cerca del cauce del Río Moctezuma, a una altitud de 650 1076 m snm. Creciendo con *Agave* sp., *Tillandsia* sp., *Cyrtopodium* sp., *Mammillaria* sp.

**Afinidades morfológicas:** *Hechtia* sp. Hidalgo es similar a *Hechtia caerulea* y *H. tillandsioides*, las tres especies presentes flores lilas a rosas. Sin embargo, *Hechtia* sp. Hidalgo presenta una inflorescencia 1 a 2-divididas, diferentes de las 3-divididas de *H. caerulea* y 2 a 3-divididas de *H. tillandsioides*. *Hechtia* sp. “Hidalgo” se diferencia de *H. tillandsioides* por presentar inflorescencias laxas, corola de la flor pistilada en antesis es campanulada con los pétalos dispuestos en un ángulo de 45°, los pétalos son más largos van de 4 a 6 mm, el ovario y pistilodio son de menor tamaño, 2.5 3 mm y 1.4 2 mm, respectivamente. A nivel de micromorfología *Hechtia* sp. Hidalgo, presenta un polen esférico, mientras que el polen del resto de especies del complejo *H. tillandsioides* es prolado. En cuanto a sus afinidades filogenéticas, los análisis aquí presentados no encuentran una posición exacta, sin embargo, sí le relacionan con *H. lundelliorum* y *H. tillandsioides*.

**Comentario nomenclatural:** Esta especie se encuentra en proceso de descripción. Las poblaciones de esta especie han sido reconocidas hasta el momento bajo el nombre de *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm.

**Estado de conservación:** Según el análisis preliminar, basada en la extensión de presencia (141.8 km<sup>2</sup>) y área de ocupación (17 km<sup>2</sup>) de la especie, *Hechtia* sp. “Hidalgo” se encuentra dentro de la categoría de riesgo en peligro (EN) según los criterios de la IUCN.



**Figura 3. 22** *Hechtia* sp. "Hidalgo". A. Flores pistiladas. B. Flores estaminadas. C. Inflorescencia estaminada. D. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: K. Romero.

**3.3.10. Hechtia tillandsioides (André) L.B. Sm.**, Contr. U.S. Natl. Herb. 29(10): 431. 1951. – *Bakeria tillandsioides* André, Rev. Hort. 61: 84. 1889. – *Bakerantha tillandsioides* (André) L.B. Sm., Contr. Gray Herb. 104: 72. 1934. Tipo: Cultivated from material collected in "Colombia" [México] André Hortus s.n. (Holotipo: K!) (Figura 3.23-3.25).

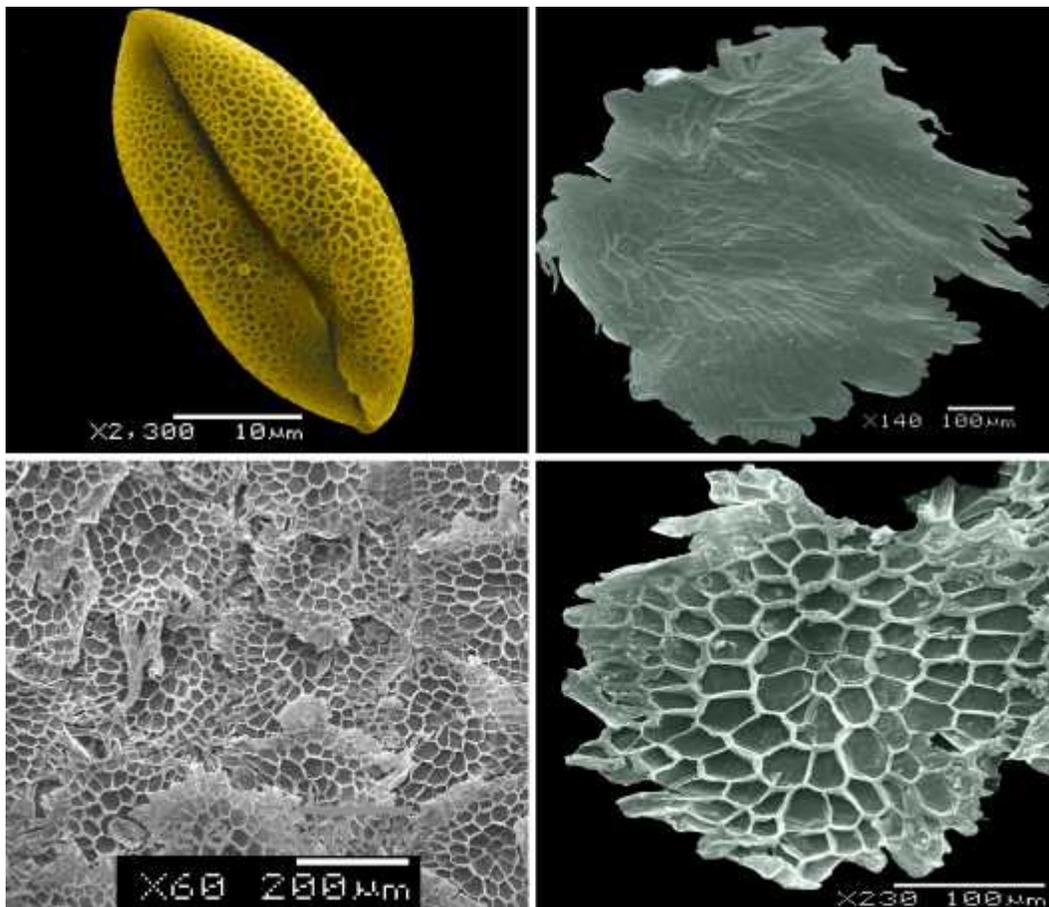
Hierbas arrosetadas, litofitas, acaulescentes, cespitosas. **Hojas** reflexas; *vainas* transversalmente oblongas, superficie adaxial y abaxial tricomas, blancas, márgenes enteros en la base a serrulados hacia el ápice, *laminas* triangulares, largamente acuminadas, suculentas, verde claras en el haz, densamente lepidotas en la superficie abaxial, superficie adaxial con una capa de tricomas fina, márgenes diminutamente serrulados. Inflorescencia central, erecta. **Inflorescencia estaminada**, paniculada de dos a tres veces dividida, erecta, 0.55 1.25 m de largo; **pedúnculo** terete, 28 48 cm de largo, 0.8 1.4 cm de diámetro, glabro, verde y violáceo hacia el ápice, entrenudos (1.5 ) 2.3 4.7 ( 6.5 ) cm; **brácteas del pedúnculo** vaina cuadrangular a oblonga transversalmente, 0.7 1.4 x 0.7 1.4 cm, lamina linear triangular, largamente acuminadas, 7 25 x 0.2 0.5 cm, verdes a pardas, vainas enteras, laminas serruladas, las inferiores más largas que los entrenudos, disminuyendo de tamaño hacia el ápice, recurvadas, blanco lepidotas en la superficie abaxial; **eje central** 71 77 cm de largo, 0.5 cm de diámetro, glabro, verde y violáceo hacia el ápice, entrenudos 1 4 (5) cm; **brácteas primarias** linear triangulares, acuminadas a largamente acuminadas las basales, 0.8 2.5 ( 7 ) x 0.4 1 cm, café claro cuando secas, las basales en ocasiones serruladas, las apicales enteras, multinervadas; **ramas** aprox. 30 en número, ascendentes, 4 20 cm de largo, 2 3 mm de diámetro en la base, pardas, cada una con 150 300 flores, pediculadas, 1 5 cm de largo, aplanados; **brácteas secundarias** linear triangulares, agudas, 1.5 3 x 1 2 mm, enteras, glabras, 3-nervadas a 1-nervadas, caedizas; **ramas secundarias** 2.5 8 cm de largo; **brácteas terciarias** linear triangulares, agudas, 1.2 1.5 x 0.5 mm, enteras, glabras 1-nervadas; **ramas terciarias** 1 1.8 cm; **brácteas florales** linear triangulares, agudas a acuminadas, 1 2 x 0.5 0.8 mm, rosáceas, margen entero, 1-nervadas; **flores** polísticas, divaricadas a difusas, pediceladas; *pedicelos* filiformes, 2 4 mm de largo, pardos; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.1 2 x 0.6 1.2 mm, enteros, rosáceos, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, 3.5 4 x 1.1 2 mm, enteros, rosas, membranáceos, multinervados; **estambres** 3-3.5 mm, 3 opuestos a los

pétalos, 3 opuestos a los sépalos; **filamentos** laminares, 2.5 3 x 0.5 mm, blancos; **anteras** oblongas, 1 1.2 mm, dorsifijas, verdes, polen amarillo; **pistilodio** cónico, 2 3 mm de largo, 1 mm de diámetro, lóbulos del estigma 0.6 0.7 mm de largos. **Inflorescencia pistilada**, panícula dos vez dividida, erecta, 0.70 m de largo; **pedúnculo** terete, 35 cm de largo, 0.8 cm de diámetro, glabro, verde, entrenudos 3 5 cm; **brácteas del pedúnculo** triangulares, largamente acuminadas, 0.7 cm de ancho en la base, verdes a pardas, vainas enteras, laminas serruladas, las inferiores más largas que los entrenudos, disminuyendo de tamaño hacia el ápice, recurvadas, blanco lepidotas en la superficie abaxial; **eje principal** 28 cm de largo, 0.6 cm de diámetro, glabro, verde a violáceo, entrenudos 1 2.4 cm; **brácteas primarias** linear triangulares, acuminadas, 2.4 3.1 x 0.5 0.8 cm, cafés cuando secas, enteras, multinerviadas, envolviendo al pedículo; **ramas** ascendentes, (7 ) 9 23 cm de largo, 1 4 mm de diámetro en la base, pardas, cada una con 60 200 flores, las flores distales no terminan de desarrollarse, pediculadas, 0.2 1 cm de largo, aplanados; **brácteas secundarias** linear triangulares, agudas, 1.5 2 x 1 mm, enteras, glabras, 3-nervadas a 1-nervadas, caedizas; **ramas secundarias** 1.5 10 cm de largo; **brácteas florales** linear triangulares, acuminado, 1.2 2 x 0.5 1 mm, violáceas a cafés cuando maduras, margen entero, un nervio central bien marcado; **flores** polísticas, divaricadas a difusas, pediceladas, *pedicelos* filiformes 1.1 2 mm de largo, verde a pardos; **sépalos** libres, ovados, agudos, 1.3 x 1.6 mm, enteros, rosáceos, coriáceos, 3-nervados; **pétalos** libres, elípticos, agudos, recurvados en anthesis, 3.8 4 x 1.1 1.4 mm, enteros, lilas, membranáceos, multinervados; **estaminodios** laminares, 1.1 1.4 x 0.5 mm, blancos; **ovario** supero, cónico, 4 mm de largo, 1 mm de diámetro, pardo a lila cerca del ápice, lóbulos estigmáticos 1.2 1.5 mm de largo, blancos; **fruto** capsula septicida, pequeña, ovoide; **semillas** no conocidas.

### **Micromorfología**

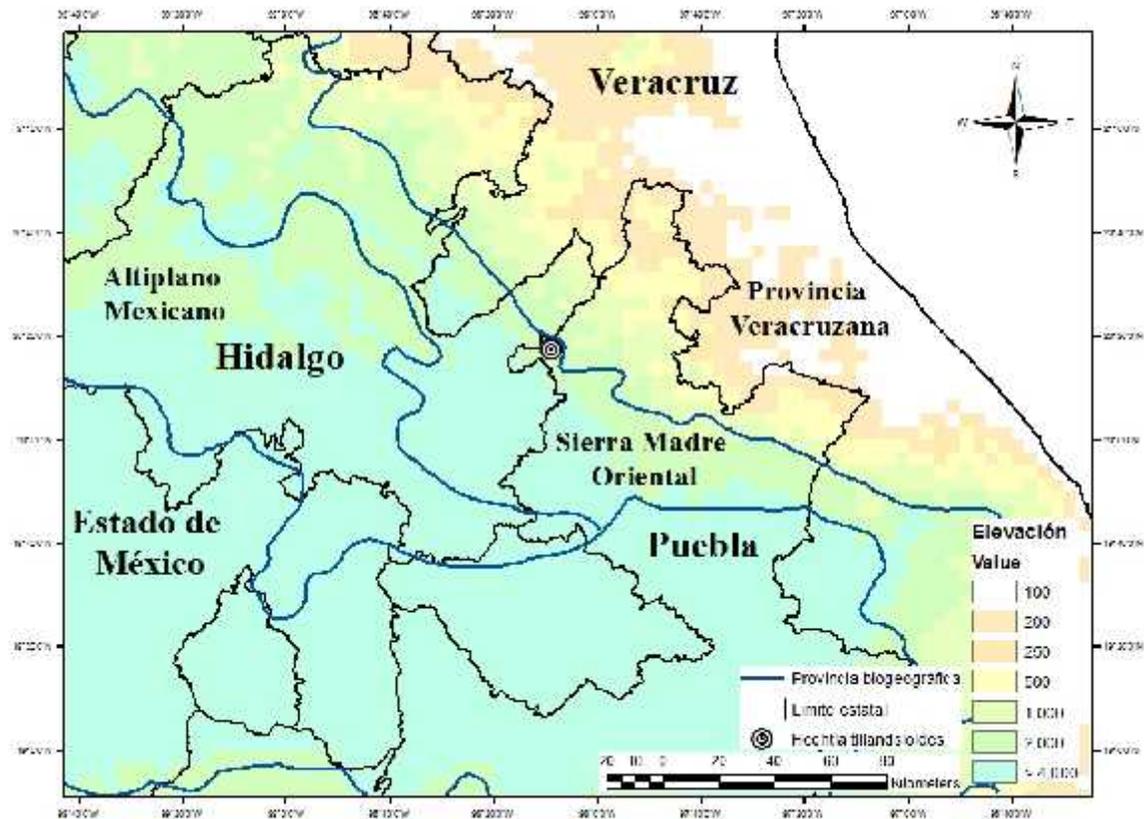
#### **Polen**

Grano isopolar, prolado, la exina presenta un patrón heterobrocado, monosulcado simple, diámetro polar de 34.09 µm, diámetro ecuatorial de 24.40 µm (figura 3.23 A).



**Figura 3. 23** Caracteres micromorfológicos en *Hechtia tillandsioides* (André)  
 L.B: Sm. A. Polen. B. Detalle de tricoma presente en el haz foliar. C. Vista  
 tricomas sobre envés foliar. D. Detalle de tricoma presente en el envés foliar.  
 Fotografías: A. E. Herrera. B-D. Lilia Can.

**Ejemplares examinados:** México, **PUEBLA, Mun. Pahuatlán**, El Río, a 3 Km al N de Pahuatlán, carr. a San Pablito, 20°18'N, 98°13'W [20 17 29.6 N 98 08 49.1 W], 850 m snm, 04 de mayo de 1989, *Pedro Tenorio 15730* (MEXU!); 20°17'33.5" N, 98°08'50" W, 767 m snm, 26 de abril del 2007, *Ivón Ramírez, J.L. Tapia Muñoz y F. Chi May 1475a* , 1475 (CICY!); *Ivón Ramírez y German Carnevali 1851* (CICY!).



**Figura 3. 24** Distribución geográfica y biogeográfica de *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm.

**Biogeografía y ecología:** Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica Sierra Madre Oriental muy cerca del límite con la Provincia Veracruzana, a una altitud de 750-850 m snm. Florece en los meses de marzo a abril y no se han observado individuos en fructificación. Crecen sobre las paredes de barrancas y taludes formando densas colonias en selva baja caducifolia.

**Afinidades morfológicas:** *Hechtia tillandsioides*, comparte caracteres como hojas con márgenes diminutamente serrados, inflorescencia central y flores con pedicelos gráciles, con el resto de especies del complejo *H. tillandsioides*. Bajo el nombre de esta especie han sido llamadas poblaciones de *H. caerulea* y *Hechtia* sp. "Hidalgo", ya que comparten la coloración lila o violácea de los pétalos, carácter único en el género. Sin embargo, *Hechtia tillandsioides* tiene flores estaminadas más bien rosáceas y flores pistiladas lilas.

El ovario es de un color pardo, a diferencia del verde o verde violáceo de *Hechtia caerulea* y *Hechtia* sp. “Hidalgo”, respectivamente. Se diferencia de *H. caerulea* por carecer de rosetas acaules, sépalos más cortos (1.6 vs. 3 mm), los pétalos de las flores pistiladas tienden a recurvarse en antesis y el de las flores estaminadas abren completamente. A diferencia de *Hechtia* sp. “Hidalgo” las inflorescencias son de dos a tres veces ramificadas, los pétalos son recurvados y de menor tamaño (3.5 vs. 6 mm) y los pétalos de las flores pistiladas tienen a recurvarse en antesis.

**Comentario nomenclatural:** *Hechtia tillandsioides* fue descrita bajo el nombre de *Bakeria tillandsioides* André (1889), posteriormente transferido a *Bakerantha tillandsioides* por Smith (1934), debido a que el nombre *Bakeria* había sido asignado a un género de la familia Araliaceae. En 1951 Smith, transfiere esta especie al género *Hechtia* por su similitud con *Hechtia purpusii*, asignando a esta como sinónimo de *H. tillandsioides*. Sin embargo, Espejo-Serna *et al.* (2005, 2004), reconocen a *H. purpusii* como una entidad diferente a *H. tillandsioides*. Espejo-Serna *et al.* (2010) asignan a *H. caerulea* como sinónimo, en este trabajo se provee de la evidencia para sugerir que *H. caerulea* es una especie diferente a *H. tillandsioides*, como sugiere recientemente Villaseñor (2016).

**Estado de conservación:** No se cuentan con datos suficientes para realizar una evaluación acerca del estado de conservación de *Hechtia tillandsioides*.



**Figura 3. 25** *Hechtia tillandsioides* (André) L.B. Sm. A. Flores estaminadas. B. Flores pistiladas. C. Inflorescencia estaminada. D. Tipo de vegetación donde crece. Fotografías: I. Ramírez.

---

## CAPITULO IV

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

#### 4.1. CONCLUSIONES

El complejo *Hechtia guatemalensis* es monofilético, caracterizándose por tener hojas suaves y de menor succulencia que el resto de especies de *Hechtia*, espinas no pungentes, flores sésiles, pétalos blancos con tintes rojizos hacia el ápice o completamente blancos, ovario ínfero, frutos capsulares loculicidas y erectos a péndulos, distribuyéndose en Centroamérica (Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua) dentro de las regiones biogeográficas Tierras Altas de Chiapas y Tierras Bajas del Pacífico.

El complejo *Hechtia tillandsioides* es monofilético, definido por presentar hojas con márgenes diminutamente serrados, una inflorescencia central con cientos de flores con un pedicelo grácil, los pétalos son blancos, cerúleos o lilas, pétalos y sépalos delgados y papiráceos y un ovario súpero, habitando selvas bajas caducifolias y subcaducifolias, y bosques mesófilos en el Estado de México, Hidalgo, San Luis Potosí, Querétaro, Veracruz, dentro de las regiones biogeográficas de la Provincia Veracruzana, Sierra Madre Oriental, Altiplano Mexicano y Depresión del Balsas.

Aunque no se encontró apoyo para nuestra hipótesis que sugiere que las especies centroamericanas que forman el complejo *Hechtia guatemalensis* son el clado hermano del resto de la subfamilia Hechtioideae, sí logramos identificar la existencia de tres clados dentro de Hechtioideae: complejo *Hechtia guatemalensis*, complejo *H. tillandsioides* y el clado “Grupo nuclear de *Hechtia*”.

Cada uno de los linajes dentro de Hechtioideae podrían ser asignados como un género. Por lo tanto, Hechtioideae dejaría de ser una subfamilia monotípica, incluyendo *Hechtia* s. str., el género *Bakerantha* L.B. Sm. es asignado a las especies del complejo *Hechtia tillandsioides*, y un nuevo nombre será propuesto para las especies del complejo *Hechtia guatemalensis*.

Según los análisis filogenéticos con base a evidencia molecular de ADN del cloroplasto, *Hechtia guatemalensis* es parafilética. Sin embargo, no se incluyeron poblaciones de esta especie en todo su rango de distribución, y en caso del espécimen *Hechtia guatemalensis*

GT: El Progreso que resulta anidado entre el clado *Hechtia dichroantha*-*H. malvernii* según evidencia materna, aún no tenemos evidencia del ADN nuclear que soporte dicha relación. Por ello, un número mayor de taxones y evidencia del ADN del núcleo deben estudiarse para poder corroborar esta hipótesis.

La especie *Hechtia dichroantha* antes registrada para Honduras y Guatemala, se restringe a Guatemala.

El complejo *Hechtia guatemalensis* está formado por tres especies *Hechtia dichroantha*, *H. guatemalensis* y *H. malvernii*. No obstante, un estudio más amplio debe realizarse en las poblaciones de *H. guatemalensis*.

*Hechtia caerulea*, considerada por Espejo-Serna *et al.* (2010) como sinónimo de *Hechtia tillandsioides*, es una especie distinta a *Hechtia tillandsioides*.

Existe más de una especie en las poblaciones disyuntas referidas como *Hechtia tillandsioides*, en donde el nombre *Hechtia tillandsioides* puede ser aplicado a las poblaciones de Puebla, mientras que las poblaciones de Hidalgo corresponden a una nueva especie.

El complejo *Hechtia tillandsioides* está formado por cinco especies y posiblemente un híbrido: *H. purpusii*, *H. lundelliorum*, *H. tillandsioides*, *H. caerulea*, *Hechtia* sp. "Hidalgo" y *Hechtia lundelliorum* × *Hechtia tillandsioides*.

## 4.2. PERSPECTIVAS

En este trabajo se logró corroborar la monofilia de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, así como el hecho de que se encuentran fuera del Grupo nuclear de *Hechtia*. Sin embargo, no logramos obtener una posición clara con respecto al resto de *Hechtia*. Posiblemente, un análisis con mayor cantidad de regiones de ADN, sobre todo aquellas correspondientes al núcleo, pueden ayudarnos a resolver la posición de estos complejos. Así como también, la inclusión de mayor número de taxones de las diferentes subfamilias de Bromeliaceae y la inclusión de especies de Lindmanioideae, subfamilia que no pudo ser representada en este trabajo.

Para mejorar las relaciones y los soportes entre las especies de los complejos *Hechtia guatemalensis* y *H. tillandsioides*, podría realizarse un estudio con mayor número de caracteres moleculares, sobre todo nucleares ya que contienen mayor variación, y caracteres anatómicos que han resultado ser muy informativos en otros grupos de Bromeliaceae.

Uno de las propuestas en este trabajo fue incluir especímenes de diferentes poblaciones de *Hechtia guatemalensis*, esto no fue posible por falta de material, sin embargo, la evidencia sugiere la posible parafilia de esta especie. Por ello, sería interesante poder realizar un estudio de tipo poblacional, incluyendo individuos a lo largo de toda su distribución (Guatemala, Honduras, El Salvador y Nicaragua) de las especies del complejo *H. guatemalensis*, ya sea utilizando un enfoque filogeográfico, o estudios de variabilidad genética como los AFLP, que ya han sido utilizados con mucho éxito en otros grupos de Bromeliaceae (Pitcairnioideae, Puyoideae y Bromelioideae), especialmente en taxones o muy relacionados o morfológicamente muy similares.

Debido a la posible existencia de un híbrido entre *H. lundelliorum* y *H. tillandsioides*, y para poder realizar una correcta delimitación de especies, así como conocer su origen y evolución, estudios de tipo poblacional, en este caso estudios filogeográficos, podrían brindar respuestas a estas inquietudes. Así mismo, valdría la pena explorar otro tipo de marcadores nucleares (codominantes) para confirmar esta hipótesis y mejorar la resolución dentro de estos clados.

---

**BIBLIOGRAFÍA**

- Aguirre-Santoro, J., F.A. Michelangeli y D.W. Stevenson (2016). Molecular phylogenetics of the *Ronnbergia* Alliance (Bromeliaceae, Bromelioideae) and insights into their morphological evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 100: 1–20.
- André, E. (1889). *Bakeria tillandsioides*. *Revue Horticole*, 61: 84–85.
- Bachman, S., J. Moat, A.W. Hill, J. de la Torre y B. Scott (2011). Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool, en: e-Infrastructures for data publishing in biodiversity science, Smith V. y L. Penev (ed.). *ZooKeys* 150: 117–126.
- Bacon, C.D., D. Silvestro, C. Jaramillo, B.T. Smith, P. Chakrabarty y A. Antonelli (2015). Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19): 6110–6115.
- Baker, J.G. (1889). *Handbook of the Bromeliaceae*. G. Bell & Sons, London. pp. 244.
- Barfuss, M.H.J. (2012). *Molecular studies in Bromeliaceae*. Tesis de Doctorado, Vienna University. Alemania. pp. 244.
- Barfuss, M.H.J., W. Till, E.M.C. Leme, J.P. Pinzón, J.M. Manzanares, H. Halbritter, R. Samuel y G.K. Brown (2016). Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa*, 279 (1): 1–97.
- Brandege, T.S. (1920). *Plantae Mexicanae Purpusianae*, X. *University of California Publications in Botany*, 7(10): 325–331.
- Burt-Utley, K. y J. Utley (1994). *Hechtia* Mez, en: *Alismataceae a Cyperaceae*. 6: i–xvi, 1–543. *Flora Mesoamericana*, Davidse, G., M.S. Sousa y A.O. Chater (ed.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 6–{98}
- Burt-Utley, K., J. Utley y A. García-Mendoza (2011). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). I. New and noteworthy species of *Hechtia*

- 
- from México. *Phytoneuron*, 59: 1–17.
- Castello, L.V., M.H.J. Barfuss, W. Till, L. Galetto y J.O. Chiapella (2016). Disentangling the *Tillandsia capillaris* complex: phylogenetic relationships and taxon boundaries in Andean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(3): 391–414.
- Crayn, D.M, K. Winter y J.A. Smith (2004). Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(10): 3703–3708.
- Cutter, A.D. (2013) Integrating phylogenetics, phylogeography and population genetics through genomes and evolutionary theory. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 1178–1185.
- Donnell-Smith, J. (1906). Undescribed plants from Guatemala and other Central American Republics. XXVIII. *Botanical Gazette*, 42(4): 299–300.
- Espejo-Serna, A. y A. López-Ferrari (1994). Parte III Bromeliaceae, Burmanniaceae, Calochortaceae y Cannaceae, en: *Las monocotiledóneas mexicanas una sinopsis florística*, Espejo-Serna, A. (ed.). Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. México, D. F.
- Espejo-Serna, A., A. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo, B.K. Holst, H.E. Luther y W Till (2004). Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana*, 25(1): 33–86.
- Espejo-Serna, A., A. López-Ferrari y I. Ramírez-Morillo (2005). Bromeliaceae. *Flora de Veracruz*. Fascículo 136. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México, pp. 307.
- Espejo-Serna, A., A. López-Ferrari y I. Ramírez-Morillo (2010). Bromeliaceae. Fascículo 165. En *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Espejo-Serna, A., A. López-Ferrari, I. Ramírez-Morillo y N. Martínez-Correa (2007). Dos

- 
- Nuevas Especies de *Hechtia* (Bromeliaceae) de México. *Acta Botánica Mexicana*, 78: 97–109.
- Farris, J.D., M. Källersjö, A.G. Kluge y C. Bult (1995). Testing significance of incongruence. *Cladistics*, 10: 315–319.
- Gilmartin, A.J. (1965). Las Bromeliáceas de Honduras. *Ceiba*, 11(2): 1–81.
- Givnish, T.J., M.H.J. Barfuss, B. Van Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P.A. Gonsiska, R.S. Jabaily, D.M. Crayn, J.A.C. Smith, K. Winter, G.K. Brown, T.M. Evans, B.K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P.E. Berry y K.J. Sytsma (2011). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany*, 98(5): 872–895.
- Givnish, T.J., K. Millam, P. Berry y K.J. Sytsma (2007). Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhf* sequence data. *Aliso*, 23:3–26.
- Givnish, T.J., M.H.J. Barfuss, B. Van Ee, R. Riina, K. Schulte, R. Horres, P.A. Gonsiska, R.S. Jabaily, D.M. Crayn, J.A.C. Smith, K. Winter, G.K. Brown, T.M. Evans, B.K. Holst, H. Luther, W. Till, G. Zizka, P.E. Berry y K.J. Sytsma (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 55–78.
- Goloboff, P., S. Farris y K. Nixon (2000). TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA) ver. Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- Granados-Mendoza, C. (2008). Sistemática del complejo *Tillandsia macdougallii* (Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. pp. 75.
- Herrera-Canto, E. (2016). Caracterización morfológica del polen en el género *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae: Hechtioideae). Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. México.

- 
- Hornung-Leoni, C.T. y A.G. Pintado-Peña (2011). Preliminary Exploration of Bromeliad Biodiversity in Hidalgo State, México. *Journal of the Bromeliad Society*, 61(4): 162–168.
- Horres, R., G. Zizka, G. Kahl, y K. Weising (2000). Molecular Phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) Intron Sequences of the Chloroplast Genome. *Plant Biology*, 2: 306–315.
- IUCN Standards and Petitions Subcommittee (2012). *Guidelines for using the IUCN Red List categories and criteria*. Version 12. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee in February 2012. Available from: <http://jr.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines>. Pdf
- Jiménez, C. (2011). Sistemática del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae). Tesis de Licenciado en Biología. Instituto Tecnológico de Conkal. México.
- Jiménez, C. (2014). Sistemática y Filogenia del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Hechtioideae: Bromeliaceae). Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica de Yucatán. México. pp. 148.
- Katoh, K., K. Misawa, K.I. Kuma, T. Miyata (2002). MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30(14): 3059–3066.
- Kearse, M., R. Moir, A. Wilson, S. Stones-Havas, M. Cheung, S. Sturrock, S. Buxton, A. Cooper, S. Markowitz, C. Duran, T. Thierer, B. Ashton, P. Mentjies, y A. Drummond (2012). Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12): 1647–1649.
- Klotzsch, J. F. (1835). *Hechtia*. *Allgemeine Gartenzeitung* 3: 401.
- López-Ferrari, A.R. y A. Espejo-Serna (2014). *Hechtia rubicunda* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie de Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 107: 153-164.

- 
- López-Ferrari, A.R., A., Espejo-Serna, J. Ceja-Romero y A. Mendoza-Ruiz (2010). *Hechtia lundelliorum*, another spectacular and little known bromeliad from México. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 60(5): 211–215.
- Maddison, W.P. y D.R. Maddison (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04 <http://mesquiteproject.org>
- Martínez, N.C. (2008). Sistemática del complejo de especies de *Hechita podantha* Mez (Pitcairnioideae, Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. pp. 214.
- Martínez-Correa, N., A. Espejo-Serna, A. López-Ferrari y I. Ramírez-Morillo (2010). Two Novelties in *Hechtia* (Bromeliaceae, Hechtioideae) from México. Systematic Botany, 35(4): 745–754.
- Matuda, E. (1965). *Niveophyllum caeruleum*. Cactáceas y Suculentas Mexicanas, 10: 3–5.
- Mez, C. (1906). Additamenta monographica, en: Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis, Fedde F. (ed.), 3: 4–15.
- Mez, C. (1935). Bromeliaceae, en Das Pflanzenreich. Vol. 4. W. Engelmann, Engler A. (ed.), pp. 362–667.
- Molina, R.A. (1975). Enumeración de las plantas de Honduras. Ceiba, 19: 1–118.
- Molvray, M., P.J. Kores y M. Chase (2000). Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters, en: Monocots: systematics and evolution, Wilson, K.L. y D.A. Morrison (ed.). Collingwood, Vic.: CSIRO Publishing, 441–448.
- Morrone, J.J. (2014). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. Zootaxa, 3782(1): 1–110.
- Müller, K. (2005). SeqState - primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. Applied Bioinformatics, 4(1): 65–69.

- 
- Müller, K., J. Müller, C. Neinhuis y D. Quandt (2008). PhyDE – Phylogenetic data editor, Version 0.9971. <http://www.phyde.de/>
- Nelson, C. (2008). Catálogo de las plantas vasculares de Honduras. Espermatofitas. SERNA/Guaymuras. Tegucigalpa, Honduras.
- Neubig, K.M., W.M. Whitten, B.S. Carlsward, M.A. Blanco, L. Endara, N.H. Williams, M. Moore (2009). Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: a plastid gene more variable than *matK*. *Plant Systematics and Evolution*, 277:75–84
- Pech-Cárdenas, F.D. (2015). Análisis de la distribución geográfica y del estado de conservación de *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae) en Megaméxico 3. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. pp. 126.
- Pinzón, J.P., I.M. Ramírez-Morillo, G. Carnevali, M.H.J. Barfuss, W. Till, J. Tun y J.J. Ortiz-Díaz (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.
- Posada, D. (2008). jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25 (7): 1253–1256.
- Pulido-Esparza, V.A., A.R. López-Ferrari y A. Espejo-Serna (2004). Flora bromeliológica del estado de Guerrero, México: riqueza y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 55–104.
- Rambaut, A., M.A. Suchard, D. Xie, y A.J. Drummond (2014). Tracer, version 1.6. <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ramírez-Morillo, I. (2008). A new *Hechtia* (Bromeliaceae) from the states of Querétaro and Hidalgo, México. *Acta Botanica Mexicana*, 85: 63–74.
- Ramírez-Morillo, I., G. Carnevali-F., J.P. Pinzón-Esquivel, J.L. Tapia-Muñoz y C.F. Jiménez-Nah (2012). Recircumscription and epitypification of *Hechtia schottii*

- 
- Baker and *H. stenopetala* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club, 139(3): 248–259.
- Ramírez-Morillo, I., P. Carrillo-Reyes, J.L. Tapia-Muñoz y W. Cetzal-Ix (2016). An addition to genus *Hechtia* (Hechtioideae; Bromeliaceae) from Jalisco, Mexico. Phytotaxa, 266(4): 261–270.
- Ramírez-Morillo, I., A. Espejo-Serna y A.R. López-Ferrari (2011). A New Species of *Hechtia* (Bromeliaceae) from Chihuahua, México. Novon, 21(3): 362–367.
- Ramírez-Morillo, I., C.F. Jiménez, G. Carnevali-F. y J.P. Pinzón-Esquivel (2014). Three new species and growth patterns in *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae). Phytotaxa, 178(2): 113–127.
- Ranker, T.A., D.E. Soltis, P.S. Soltis y A. J. Gilmartin (1990). Subfamilial phylogenetic relationships of the Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation. Systematic Botany, 3: 425–434.
- Ronquist, F. y J.P. Huelsenbeck (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19:1572–1574.
- Rzedowski, J. (1991). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botanica Mexicana, 14: 3–21.
- Schulte, K., M.H.J. Barfuss y G. Zizka (2009). Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. Molecular Phylogenetics and Evolution, 51(2):327–39.
- Seemann, B.C. (1864). Revision of the natural order Hederaceae. Journal of Botany, 2: 239–248.
- Shaw, J., E. Lickey, E.E. Schilling y L.S. Randall (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. American Journal of Botany, 94(3): 275–288.

- 
- Simmons, M. y H. Ochoterena (2000). Gaps as Characters in Sequence-Based Phylogenetic Analyses. *Systematic Biology*, 49(2): 369–381.
- Smith, L.B. (1934). Studies in the Bromeliaceae, -V. Contributions from the Gray Herbarium, 104: 71–82.
- Smith, L.B. (1938). *Hechtia lundelliorum*. *North American Flora*, 19: 97–98.
- Smith, L.B. (1951). Studies in the Bromeliaceae, XVI. Contributions from the United States National Herbarium, 29(10): 420–520.
- Smith, L.B. (1958). Bromeliaceae, en *Flora of Guatemala*, Standley, P.C. y J.A. Steyermark (ed.). *Fieldiana: Botany*, 24(1): 380–476.
- Smith, L.B. (1961). Notes on Bromeliaceae, XVII. *Phytologia*, 8(1): 1–13.
- Smith, L.B. (1972). Notes on Bromeliaceae, XXXIV. *Phytologia*, 24(5): 419–453.
- Smith, L.B. y R.J. Downs (1974). Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph 14 (1)*. Hafner Press New York. pp. 658.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis y J.J. Doyle. 1998. *Molecular systematics of plants II. DNA sequencing*. Kluwer Academic Publishers. Boston. E. U. pp. 574.
- Swofford, D.L. (2003). *PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony, version 4.0 b10*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Utlely, J.F. y K. Burt-Utlely (2001). Bromeliaceae, en: *Flora de Nicaragua Introducción Gimnospermas y Angiospermas (Acanthaceae-Euphorbiaceae)*, Steven, W. D., C. Ulloa Ulloa, A. Pool y O.M. Montiel (ed.). *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 85(1): 460–495.
- Varadarajan, G.S. y A.J. Gilmartin (1988). Phylogenetic Relationships of Groups of Genera within the Subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematic Botany*, 13(2): 283–293.

- Vázquez-Lobo, A. (1996). Filogenia de hongos endófitos del género *Pinus* L.: Implementación de técnicas moleculares y resultados preliminares. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 73.
- Villaseñor, J.L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 1–344.
- Willis, F., J. Moat y A. Paton (2003). Defining a role for herbarium data in Red List assessments: a case of study of *Plectranthus* from eastern and southern tropical África. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1537–1552.

## ANEXOS

## ANEXO 1. Instituciones donde se encuentra depositado el material examinado.

<b>Acrónimo</b>	<b>Institución</b>
<b>BIGU</b>	Herbario de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala, Guatemala.
<b>CHAPA</b>	Herbario del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
<b>CICY</b>	Herbario del Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, México.
<b>EAP</b>	Herbario Paul C. Standley, Escuela Agrícola Panamericana Zamorano, Tegucigalpa, Honduras.
<b>ENCB</b>	Herbario del Instituto Politécnico Nacional, Ciudad de México, México.
<b>F</b>	Field Museum of Natural History, Illinois, U.S.A.
<b>GH</b>	Gray Herbarium, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.
<b>HGOM</b>	Herbario Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, México.
<b>IZTA</b>	Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala, Ciudad de México, México.
<b>LAGU</b>	Asociación Jardín Botánico La Laguna, Urbanización Plan de La Laguna, La Libertad, El Salvador.
<b>MEXU</b>	Herbario Nacional de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
<b>MO</b>	Missouri Botanical Garden, Missouri, U.S.A.
<b>MICH</b>	Herbarium University of Michigan, Michigan, U.S.A.
<b>NY</b>	The New York Botanical Garden, New York, U.S.A.
<b>SEL</b>	Marie Selby Botanical Gardens, Florida, U.S.A.
<b>TEFH</b>	Herbario Cyril Hardy Nelson Sutherland, Universidad Nacional Autónoma de Honduras, Tegucigalpa, Honduras.
<b>TEX</b>	Herbario de la University of Texas at Austin, Texas, U.S.A.
<b>US</b>	Smithsonian Institution, Washington, U.S.A.
<b>XAL</b>	Herbario del Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

## ANEXO 2. Especímenes utilizados

Taxon	Voucher	Origen	Región				
			rpl32-trnL	ycf1-6	PRK	ycf1-4	matk-trnk
<b>Araeococcus flagellifolius</b>	I. Ramírez s.n.		IR	IR	IR	Este trabajo	IR
<b>Brocchinia reducta</b>	A. M. Piliackas s.n.		IR	OK	IR	IR	IR
<b>Bromelia hemisphaerica</b>	I. Ramírez 1806 (CICY)		IR	IR	IR	Este trabajo	
<b>Bromelia karatas</b>	I. Ramírez 1805 (CICY)		IR	IR	IR	Este trabajo	IR
<b>Catopsis nutans</b>	JPPinzón s.n.		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Cottendorfia florida</b>	S.C. 3692	Intercambio	IR	IR		IR	IR
<b>Encholirium magalhaesii</b>	M. Moura 36	Intercambio	IR	IR	IR		
<b>Hechtia aquamarina</b>	I. Ramírez 1283	Puebla, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia caerulea</b>	I. Ramírez 1516 (CICY)	Estado de México, México	IR	IR	Este trabajo	IR	Este trabajo
<b>Hechtia cordylinioides</b>	I. Ramírez 1441 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia deceptrix</b>	I. Ramírez 1723 (CICY)		IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia dichroatha</b>	K. Romero 1169 (CICY)	Baja Verapaz, Guatemala	Este trabajo	Este trabajo		Este trabajo	
<b>Hechtia dichroantha</b>	I. Ramírez 1842 (CICY)	Francisco Morazán, Honduras	IR	IR	IR	IR	Este trabajo
<b>Hechtia edulis</b>	I. Ramírez 1326 (CICY)	Chihuahua, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia elliptica</b>	I. Ramírez 1347 (CICY)	Coahuila, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia epigyna</b>	I. Ramírez 1956 (CICY)	Tamaulipas, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia flexilifolia</b>	GC 7136	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR

<b>Hechtia fosteriana</b>	I. Ramírez 1747 (CICY)		IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia gayorum</b>	Andy Siekkenen s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia ghesbreghtii</b>	GC 7488	Chiapas, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia glauca</b>	GC s/n; I. Ramírez s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia guatemalensis</b>	I. Ramírez 1837 (CICY)	Santa Barbara, Rio Ulúa, Honduras	IR	IR	Este trabajo	IR	Este trabajo
<b>Hechtia guatemalensis</b>	I. Ramírez 1838 (CICY)	Cueva del León, Honduras	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia guatemalensis</b>	K. Romero 1162 (CICY)	El Progreso, Guatemala	Este trabajo	Este trabajo		Este trabajo	Este trabajo
<b>Hechtia guatemalensis</b>	K. Romero 1173 (CICY)	Guatemala, Guatemala	Este trabajo	Este trabajo		Este trabajo	Este trabajo
<b>Hechtia hernandez-sandovalii</b>	I. Ramírez 1610 (CICY)	Tamaulipas, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia iltisii</b>	I. Ramírez 1937 (CICY)	Jalisco, México		IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia ithsmusiana</b>	I. Ramírez 1536 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia ixtlanensis</b>	I. Ramírez 1379 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia lepidophylla</b>	I. Ramírez 1503 (CICY)	Querétaro, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia lundelliorum SLP</b>	I. Ramírez 1491 (CICY)	San Luis Potosi, México	IR	IR	IR	IR	Este trabajo
<b>Hechtia lundelliorum QRO_1</b>	I. Ramírez 1437 (CICY)	Querétaro, México	IR	IR	Este trabajo	Este trabajo	IR
<b>Hechtia lundelliorum HDG</b>	I. Ramírez 2035 (CICY)	San Bartolo Totutepec, Hidalgo, México	Este trabajo	Este trabajo		Este trabajo	Este trabajo
<b>Hechtia lundelliorum QRO_2</b>	I. Ramírez 1430 (CICY)	Queretaro, México	IR	IR	IR	IR	Este trabajo
<b>Hechtia lyman-smithii</b>	I. Ramírez 1038 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia malvernii</b>	K. Romero 1184	El Paraiso, Honduras	Este trabajo		Este trabajo	Este trabajo	Este trabajo
<b>Hechtia mapimiana (=papl. Ramírezocarpa)</b>	I. Ramírez 1317 (CICY)	Durango, México	IR	IR	IR	IR	IR

<b>Hechtia matudae</b>	I. Ramírez 918 (CICY)	Morelos, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia melanocarpa</b>	GC s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia meziana</b>	I. Ramírez 962 A (CICY)	Chiapas, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia michoacana</b>	I. Ramírez 1105 (CICY)	Michoacán, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia montana</b>	SEL s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia mooreana</b>	Gómez-Juárez, s.n.	Guerrero, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia myriantha</b>	I. Ramírez 1462 (CICY)	Veracruz, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia nuusaviorum</b>	GC 7133	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia oaxacana</b>	I. Ramírez 1546 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia podantha</b>	I. Ramírez 1479 (CICY)	Hidalgo, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia pretiosa</b>	A. Siekenen s/n		IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia pringlei</b>	I. Ramírez 1442	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia purpusii</b>	I. Ramírez 787 (CICY)	Veracruz, México	IR	IR	Este trabajo	IR	IR
<b>Hechtia rosea</b>	I. Ramírez 924 (CICY)	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia roseana</b>	I. Ramírez 1293 (CICY)	Puebla, México	IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia schottii</b>	I. Ramírez 529 (CICY)	Yucatan, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia sp. (GTO: Xichú )</b>	I. Ramírez 1525 (CICY)	Guanajuato, México	IR	IR	IR	IR	
<b>Hechtia sp. "Salto del Tigre"</b>	I. Ramírez 1599 (CICY)		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia sp. (CHIS: Comitán)</b>	GC & JP s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia sp. (HOND: Comayagua) 101</b>	I. Ramírez 1832 (CICY)	Comayagua, Honduras	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia sp. (HOND: La Pirámide)</b>	I. Ramírez 1828 (CICY)	Comayagua, Honduras	IR	IR	IR	IR	Este trabajo
<b>Hechtia sp. (TAMPS: "Jaumave")</b>	I. Ramírez 1607 (CICY)	Tamaulipas, México	IR	IR	IR	IR	IR

---

<b>Hechtia sphaeroblasta</b>	GC 7152	Oaxaca, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia stenopetala</b>	I. Ramírez 1269 (CICY)	Veracruz, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia tehuacana</b>	I. Ramírez 1566 (CICY)	Puebla, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia tillandsioides</b>	I. Ramírez 1475 (CICY)	Puebla, México	IR	IR	IR	IR	IR
<b>Hechtia tillandsioides (Hidalgo)</b>	I. Ramírez 2076 (CICY)	Hidalgo, México	Este trabajo	Este trabajo		Este trabajo	Este trabajo
<b>Hohenbergia mesoamaericana</b>	I. Ramírez 1666 (CICY)		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Pitcarinia breedlovei</b>	I. Ramírez 957 (CICY)		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Puya mirabilis</b>	GC s/n		IR	IR	IR	IR	IR
<b>Tillandsia dasyliiriifolia</b>	Jardin Botánico CICY		IR	IR	IR	IR	Este trabajo
<b>Tillandsia limbata</b>	I. Ramírez 1464 (CICY)		IR	IR	IR	IR	IR

---

## ANEXO 3. Matriz de caracteres morfológicos. ?= Dato faltante; /=No aplica

Taxon	CARACTERES																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Araecoccus flagellifolius</i>	0	1	0	0	0	0	0	/	/	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	/	/	1	/
<i>Brocchinia reducta</i>	2	1	0	0	0	0	0	/	/	1	1	0	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>Bromelia hemispherica</i>	2	1	1	0	0	0	1	/	/	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	/	/	1	/
<i>Bromelia karatas</i>	2	1	1	0	0	0	0	/	/	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	/	/	1	/
<i>Catopsis nutans</i>	0	1	0	0	1	0	0	?	?	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	/
<i>Cottendorfia florida</i>	1	1	0	0	0	0	0	/	/	?	0	?	0	?	0	0	1	1	0	1	1	1	?
<i>Encholirium magalhaesii</i>	1	1	1	0	0	0	1	/	/	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	?
<i>Hechtia aquamarina</i>	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Hechtia caerulea</i> EDM	1	0	0	1	1	0	0	1, 2	2	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Hechtia cordylinioides</i>	1	1	1	0	1	2	0	?		0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	1	?
<i>Hechtia deceptrix</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0,1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Hechtia dichroantha</i> HN: Rio Canoa	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Hechtia dichroantha</i> GT: Loc Tipo	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Hechtia edulis</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	?	0,1	?	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Hechtia elliptica</i>	1	1	1	0	1	1	0	?		1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<i>Hechtia epigyna</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Hechtia flexilifolia</i>	1	1	1	0	1	2	0	0	0,1	?	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	?	1	?
<i>Hechtia fosteriana</i>	1	1	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	?
<i>Hechtia gayorum</i>	1	1	1	0	1	0	0	?		?	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<i>Hechtia ghiesbreghtii</i>	1	1	1	0	1	1	0	1,2	0,1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Hechtia glauca</i>	1	1	1	0	1	2	0	0,1	1	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	?
<i>Hechtia guatemalensis</i> HN: Cueva de Leon	1	1	1	0	1	0	0	1, 2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hechtia guatemalensis</i> GT: Loc Tipo	1	1	1	0	1	0	0	1, 2	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hechtia guatemalensis</i> GT: El Progreso	1	1	1	0	1	0	0	1,2	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	?

<b>Hechtia guatemalensis HN: Rio Ulua</b>	1	1	1	0	1	0	0	1,2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<b>Hechtia hernandez-sandovalii</b>	1	1	1	0	1	1	0	0,1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia iltisii</b>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	1	0	0	1	0	1	?
<b>Hechtia isthmusiana</b>	1	0	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia ixtlanensis</b>	1	1	1	0	1	2	0	0,1	0,1	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia lepidophylla</b>	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia lundelliorum SLP</b>	1	1	0	1	1	0	0	1,2	2	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<b>Hechtia lundelliorum QRO_1</b>	1	1	0	1	1	0	0	1,2	2	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?
<b>Hechtia lundelliorum QRO_2</b>	1	1	0	1	1	0	0	1,2	2	0	1	?	?	0	?	?	1	0	0	0	1	0	?
<b>Hechtia lundelliorum HDG</b>	1	1	0	1	1	0	0	1,2	2	0	1	?	?	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?
<b>Hechtia lyman-smithii</b>	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia malvernii HN: Loc Tipo</b>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
<b>Hechtia mapimiana</b>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<b>Hechtia matudae</b>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	?
<b>Hechtia melanocarpa</b>	1	1	1	0	1	0	0	?		1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia meziana</b>	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia michoacana</b>	1	1	1	0	1	0	0	0,1	0,1	?	1	?	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia montana</b>	1	1	1	0	1	0	0	0		0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<b>Hechtia mooreana</b>	1	0	1	0	1	1	0	0		0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<b>Hechtia myriantha</b>	1	1	1	0	1	1	0	1,2	1,2	1	0	1	2	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia nuusaviorum</b>	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<b>Hechtia oaxacana</b>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	1	2	1	1	0	0	1	0	1	0
<b>Hechtia podantha</b>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia pretiosa</b>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	?	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia pringlei</b>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0,1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<b>Hechtia pumila</b>	1	1	1	0	1	2	0	0	0	?	0,1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0

<b>Hechtia purpusii VRA</b>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<b>Hechtia rosea</b>	1	1	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1
<b>Hechtia roseana</b>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0,1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia schottii</b>	1	1	1	0	1	1	0	1	1,2	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia sp. CHIS: Comitan</b>	1	1	1	0	1	1	0	0,1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia sp. GTO: Xichu</b>	1	1	1	0	1	1	0	?	?	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia sp. HN: Comayagua</b>	1	1	1	0	1	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	?	?
<b>Hechtia sp. HN: La Piramide</b>	1	1	1	0	1	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	¿	?
<b>Hechtia sp. TAMPS: Jaumave</b>	1	1	1	0	1	1	0	1	0,1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia sp. TAMPS: Salto</b>	1	1	1	0	1	1	0	1	1,2	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	?
<b>Hechtia sphaeroblata</b>	1	1	1	0	1	0	0	?	1	0	0,1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<b>Hechtia stenopetala</b>	1	1	1	0	1	2	0	0		0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<b>Hechtia tehucana</b>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<b>Hechtia tillandsioides HDG</b>	1	1	0	1	1	0	0	0	0,1	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	?	0	1
<b>Hechtia tillandsioides PUE</b>	1	1	0	1	1	0	0	1	1,2	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
<b>Pitcairnia breedlovei</b>	2	1	0	0	0	0	0	/	/	1	1	?	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0
<b>Puya mirabilis</b>	2	1	0	1	0	0	1	/	/	1	1	?	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
<b>Tillandsia dasyliriifolia</b>	0	1	0	0	0	0	0	/	/	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	/
<b>Tillandsia limbata</b>	0	1	0	0	0	0	0	/	/	0	0		0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	/