



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DEL COMPLEJO  
*HECHTIA GLOMERATA* ZUCC. (HECHTIOIDEAE:  
BROMELIACEAE)

Tesis que presenta

CARLOS FRANCISCO JIMÉNEZ NAH

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS  
(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México  
Diciembre, 2014





## RECONOCIMIENTO



Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado **Sistemática y filogenia del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Hechtioideae: Bromeliaceae)**, fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., bajo la dirección de la Dra. Ivón Mercedes Ramírez Morillo, dentro de la Opción de Recursos Naturales perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,

---

Dr/ Manuel Martínez Estévez

Director de Docencia

Centro de Investigación Científica de Yucatán, AC.



Mérida, Yucatán, México; a diciembre de 2014

### **DECLARACIÓN DE PROPIEDAD**

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



---

Nombre: Carlos Francisco Jiménez Nah

## DEDICATORIA

*A todos aquellos que de una u otra manera contribuyeron en mi desarrollo académico y como persona hasta este punto de mi vida en el cual he logrado un objetivo más...**Padres, Profesores, Amigos, Compañeros, Conocidos, etc...***

## **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo no hubiera sido posible sin la ayuda de las instituciones y personas que contribuyeron al desarrollo y realización del mismo, por lo tanto mis más sinceros agradecimientos a todos ellos.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con el número de apoyo 448679, así como el apoyo de Beca Mixta como parte de la Convocatoria Becas Mixtas 2013-Marzo 2014 para Movilidad Nacional (290748). De igual forma, bajo el financiamiento del CONACYT, al proyecto "Sistemática, filogenia y biogeografía de *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae) en Megaméxico III" dirigido por la Dra. Ivón Ramírez, por el apoyo en el trabajo de campo y de herbario, realizado en México y el extranjero.

Al CICY por las instalaciones prestadas, y por el apoyo económico a través de la beca de movilidad (2013-II), para la presentación de un cartel científico en el XIX Congreso Mexicano de Botánica, realizado en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas en Noviembre del 2013.

A la Dra. Ivón Ramírez por su asesoría durante estos dos años, durante el cual siempre estuvo dispuesta a aclarar mis dudas y/o escuchar mis comentarios del trabajo de tesis, con sus acertadas y enriquecedoras sugerencias.

A los miembros del comité tutorial: Dr. Germán Carnevali, Dr. Duno de Stefano y Dra. Claudia Hornung, por las evaluaciones, comentarios y sugerencias en cada uno de los tutoriales, que fueron muy importantes para darle forma a esta tesis.

A los miembros del Comité Revisor de Tesis y Sínodo de Examen de grado: Dra. Ivón Ramírez, Dr. Germán Carnevali, Dr. Rodrigo Duno de Stefano, Dra. Claudia Hornung y Dr. Juan Pablo Pinzón, por las correcciones y sugerencias realizadas al trabajo escrito, que le dieron cuerpo y estructura a esta última versión de la tesis.

Al Dr. Germán Carnevali y a los alumnos del posgrado CICY Opción Recursos Naturales, Juan Pablo Pinzón y Carlos Leopardi, por el apoyo y las facilidades brindadas durante el

viaje de trabajo de campo realizado en el estado de Chiapas, durante el cual se visitaron algunas localidades del complejo de especies en estudio.

Al Jardín Botánico "Roger Orellana" ubicado en el CICY, por la disponibilidad de su colección de plantas cultivadas, que incluye varios ejemplares de algunas de las especies incluidas en los análisis filogenéticos.

Al Dr. Jacinto Treviño y a sus alumnos Adán de León Contreras, Tania Hernández y Oscar López, por su ayuda y compañerismo en el trabajo de campo realizado en el estado de Tamaulipas. Del mismo modo a la familia Terán Treviño, en especial a Sergio Terán y la Sra. Rosalba Treviño, por todas las atenciones prestadas y por hacerme sentirme como en casa durante mi estancia en Cd. Victoria, Tamaulipas.

A la Universidad Nacional Autónoma de Honduras (UNAH), en especial al Dr. Paul House y la M. C. Margarita Rivas por las facilidades brindadas para realizar una estancia de trabajo de campo y revisión de material de herbario en la República de Honduras. En este contexto, un agradecimiento particular a los alumnos asociados al Herbario TEFH, Iliam Rivera y Hermes Vega, en el primer caso por todas las atenciones prestadas y los trámites administrativos realizados, así como su invaluable ayuda en el trabajo de campo; en el segundo caso por su ayuda en la ubicación de localidades de colecta y el hospedaje en una de las localidades visitadas. Igualmente un agradecimiento a la Escuela Agrícola Panamericana y a la Dra. Lilian Ferrufino, por permitirnos el acceso al Herbario EAP, para la revisión de su colección herborizada.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y el Instituto de Biología por permitirme el ingreso y el uso de sus instalaciones, equipos y demás materiales. Un agradecimiento con especial énfasis a la Dra. Teresa Terrazas, por sus enseñanzas en la realización de cortes anatómicos foliares en especies de *Hechtia* y la posterior selección de caracteres anatómicos producto de las observaciones en los cortes obtenidos, durante la estancia en la UNAM. Asimismo, a Dalia Grego por su orientación, ayuda y paciencia para conmigo, durante el proceso de aprendizaje de la microtecnia de cortes anatómicos foliares en el laboratorio, así como a Silvia, Oscar y demás alumnos de la Dra. Teresa

Terrazas, con los que compartí algunas dudas, experiencias y compañerismo, que hicieron más agradable el ambiente de trabajo.

A los curadores de los herbarios de la Cd. de México, por las facilidades prestadas para la revisión del material de herbario disponible del género *Hechtia*, por orden de visita: El Dr. David Germandt del Herbario MEXU; el Dr. Joaquín Cifuentes el Herbario FCME; a los Drs. Adolfo Espejo-Serna Serna y Ana López-Ferrari del Herbario UAMIZ; y a la Dra. María de la Luz Arreguín Sanchez del Herbario ENCB.

A Wilberth Chan quien me ayudó a arribar a la Cd. de México e instalarme de forma segura en esta gran metrópoli. A la familia Barrera Peñalosa, en cuya casa me hospede durante casi cinco semanas, tiempo durante el cual me hicieron sentir como parte de la familia, con su amabilidad y atención para conmigo. Asimismo a Ricardo, inquilino de la casa donde me hospedé, por enseñarme como llegar a la UNAM y como desplazarme dentro de CU.

Los técnicos del Herbario CICY que atendieron con amabilidad mis dudas y solicitudes: Silvia Hernández Aguilar, Lilia Can Itzá, Dolores Chan Puc, José Luis Tapia y Amílcar Castillo, este último además por su ayuda en el trabajo de campo realizado en algunas localidades del estado de Yucatán.

Al Coordinador de la Opcion en Recursos Naturales Dr. Juan Manuel Dupuy por la revisión del formato de tesis; y asimismo a los integrantes del Departamento de Posgrado, que siempre aclararon mis dudas, me ofrecieron su ayuda y/o orientación; Lic. Gilma Michell, Alejandra Arceo, Landy Rodríguez, Liligelia García, Nancy Sulub y Marcós Chalé.

A los compañeros de la línea de sistemática y florística, con los cuales compartí experiencias, realicé intercambio de ideas, aclaré dudas, recibí apoyo técnico, entre muchas otras cosas más: Eliseo Pool, Reyna Santana, Manuel Chalé, Sergio García, Julián Parra, Carlos Leopardi, Enrique López, Cindy Kantún, Esther Herrera, Flor Pech, William Cetzal, Jannet Escobedo, Lizandro Peraza, Juan Pablo Pinzón.



---

**ÍNDICE GENERAL**

	Página
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
ÍNDICE DE ANEXOS.....	xv
RESUMEN .....	1
ABSTRACT.....	3
CAPÍTULO I.....	5
1.1. INTRODUCCIÓN.....	5
1.2. ANTECEDENTES GENERALES .....	9
1.2.1. La familia Bromeliaceae.....	9
1.2.2. La parafilia de la subfamilia Pitcairnioideae y su recircunscripción.....	10
1.2.3. El género <i>Hechtia</i> en Megaméxico III .....	11
1.2.4. El complejo de especies con inflorescencia lateral ( <i>H. glomerata</i> ).....	12
1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	14
1.4. OBJETIVOS.....	15
1.4.1. Objetivo general.....	15
1.4.2. Objetivos específicos .....	15
1.5. HIPÓTESIS .....	16
LITERATURA CITADA .....	16
CAPÍTULO II. SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DEL COMPLEJO <i>HECHTIA GLOMERATA</i> ZUCC. (HECHTIOIDEAE: BROMELIACEAE).....	23
2.1. INTRODUCCIÓN.....	23
2.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	27
2.2.1. Análisis filogenético del género <i>Hechtia</i> .....	27
Selección de las especies.....	27
Selección de caracteres y codificación de los estados de caracter .....	28

---

---

Análisis cladístico .....	37
2.2.2. Análisis filogenético del complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	38
Selección de las especies .....	38
Estudio anatómico foliar del complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	38
Selección de caracteres morfológicos .....	40
Análisis cladístico .....	44
2.3. RESULTADOS .....	44
2.3.1. Filogenia <i>Hechtia</i> .....	44
2.3.2. Filogenia complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	48
Análisis filogenético .....	48
Evolución de caracteres femeninos y masculinos .....	51
2.4. DISCUSIÓN .....	52
LITERATURA CITADA .....	58
CAPÍTULO III. TRATAMIENTO TAXONÓMICO .....	63
3.1. INTRODUCCIÓN .....	63
3.2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	65
3.2.1. Delimitación de las especies .....	65
3.2.2. Análisis de los caracteres morfológicos .....	65
3.2.3. Descripciones morfológicas .....	67
3.2.4. Mapas de distribución e imágenes compuestas .....	68
3.2.5. Recomendaciones para el uso de las claves de identificación .....	68
3.3 RESULTADOS .....	69
3.3.1. Delimitación de las especies .....	69
3.3.2. Diagnóstico del complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	70
3.3.3. Clave de identificación para las especies del complejo <i>Hechtia glomerata</i> (plantas vivas) .....	71

---

3.3.4. Clave de identificación para las especies del complejo <i>Hechtia glomerata</i> (material de herbario) .....	73
3.3.5. <i>Hechtia argentea</i> Baker .....	75
3.3.6. <i>Hechtia ghiesbreghtii</i> Lem. ....	81
3.3.7. <i>Hechtia glomerata</i> Zucc.....	89
3.3.8. <i>Hechtia hernandez-sandovalii</i> I. Ramírez, C. F. Jiménez y Treviño.....	99
3.3.9. <i>Hechtia mexicana</i> L. B. Sm. ....	106
3.3.10. <i>Hechtia myriantha</i> Mez .....	110
3.3.11. <i>Hechtia schottii</i> Baker .....	118
3.3.12. <i>Hechtia</i> sp. "Comitán" .....	124
3.3.13. <i>Hechtia</i> sp. "Tzimol" .....	132
3.3.14. <i>Hechtia</i> sp. "Salto del Tigre" .....	138
3.3.15. <i>Hechtia</i> sp. "Jaumave" .....	145
3.3.16. <i>Hechtia</i> sp. "Honduras" .....	152
LITERATURA CITADA.....	155
CAPÍTULO IV. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS .....	157
4.1. Conclusiones.....	157
4.2. Perspectivas .....	159

ÍNDICE DE FIGURAS	Página
<b>CAPÍTULO II</b>	
<b>Figura 2.1.</b> Caracteres anatómicos utilizados en el análisis filogenéticos del complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	43
<b>Figura 2.2.</b> Uno de los 141 árboles más parsimoniosos encontrados en las relaciones filogenéticas de las especies en <i>Hechtia</i> (L=181, CI= 31, RI= 63), utilizando caracteres morfológicos .....	45
<b>Figura 2.3.</b> Árbol de consenso estricto de las relaciones filogenéticas del género <i>Hechtia</i> (L=181, CI= 31, RI= 63), calculado a partir de los 141 árboles más parsimoniosos, utilizando caracteres morfológicos.....	47
<b>Figura 2.4.</b> Uno de los cuatro árboles más parsimoniosos encontrados en las relaciones filogenéticas del complejo <i>Hechtia glomerata</i> (L=162, CI = 51, RI =46), utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares.....	49
<b>Figura 2.5.</b> Árbol de consenso estricto de las relaciones filogenéticas del complejo <i>Hechtia glomerata</i> (L=162, CI = 51, RI =46), calculado a partir de los cuatro árboles más parsimoniosos, utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares. ....	50
<b>Figura 2.6.</b> Uno de los cuatro árboles más parsimoniosos encontrados en las relaciones filogenéticas del complejo <i>Hechtia glomerata</i> (L=162, CI = 51, RI =46), utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares, donde se muestran los caracteres masculinos y femeninos sinapomórficos (círculos negros sobre las ramas).....	52
<b>CAPÍTULO III</b>	
<b>Figura 3.1.</b> Mapa de distribución en las regiones biogeográficas ( <i>sensu</i> Morrone, 2001) del complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	70
<b>Figura 3.2.</b> Distribución de <i>Hechtia argentea</i> (cruz blanca) .....	78
<b>Figura 3.3.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia argentea</i> .....	79
<b>Figura 3.4.</b> <i>Hechtia argentea</i> : planta masculina y planta femenina .....	80
<b>Figura 3.5.</b> Distribución de <i>Hechtia ghiesbreghtii</i> (doble círculo blanco).....	86
<b>Figura 3.6.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia ghiesbreghtii</i> .....	87

---

<b>Figura 3.7.</b> <i>Hechtia ghiesbreghtii</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>88</b>
<b>Figura 3.8.</b> Distribución de <i>Hechtia glomerata</i> (círculo blanco con círculo negro),.....	<b>96</b>
<b>Figura 3.9.</b> Ilustración botánica vegetativa y floral de <i>Hechtia glomerata</i> .....	<b>97</b>
<b>Figura 3.10.</b> <i>Hechtia glomerata</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>98</b>
<b>Figura 3.11.</b> Distribución de <i>Hechtia hernandez-sandovalii</i> (triángulo blanco con triángulo negro).....	<b>103</b>
<b>Figura 3.12.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia hernandez-sandovalii</i> .....	<b>104</b>
<b>Figura 3.13.</b> <i>Hechtia hernandez-sandovalii</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>105</b>
<b>Figura 3.14.</b> Distribución de <i>Hechtia mexicana</i> (estrella blanca) .....	<b>108</b>
<b>Figura 3.15.</b> <i>Hechtia mexicana</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>109</b>
<b>Figura 3.16.</b> Distribución de <i>Hechtia myriantha</i> (círculo negro con cruz blanca),.....	<b>115</b>
<b>Figura 3.17.</b> Ilustración botánica vegetativa y floral de <i>Hechtia myriantha</i> .....	<b>116</b>
<b>Figura 3.18.</b> <i>Hechtia myriantha</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>117</b>
<b>Figura 3.19.</b> Distribución de <i>Hechtia schottii</i> (asterisco blanco),.....	<b>122</b>
<b>Figura 3.20.</b> Ilustración botánica vegetativa y floral de <i>Hechtia schottii</i> .....	<b>123</b>
<b>Figura 3.21.</b> <i>Hechtia schottii</i> : planta masculina y planta femenina .....	<b>124</b>
<b>Figura 3.22.</b> Distribución de <i>Hechtia</i> sp. "Comitán" (pentágono blanco con punto negro),.....	<b>129</b>
<b>Figura 3.23.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia</i> sp. "Comitán" .....	<b>130</b>
<b>Figura 3.24.</b> <i>Hechtia</i> sp. "Comitán": planta masculina y planta femenina .....	<b>131</b>
<b>Figura 3.25.</b> Distribución de <i>Hechtia</i> sp. "Tzimol" (círculo blanco con equis),.....	<b>135</b>
<b>Figura 3.26.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia</i> sp. "Tzimol" .....	<b>136</b>
<b>Figura 3.27.</b> <i>Hechtia</i> sp. "Tzimol": planta masculina y planta femenina .....	<b>137</b>
<b>Figura 3.28.</b> Distribución de <i>Hechtia</i> sp. "Salto del Tigre" (círculo blanco con punto negro), .....	<b>142</b>
<b>Figura 3.29.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia</i> sp. "Salto del Tigre" .....	<b>143</b>
<b>Figura 3.30.</b> <i>Hechtia</i> sp. "Salto del Tigre": planta masculina y planta femenina .....	<b>144</b>

---

---

<b>Figura 3.31.</b> Distribución de <i>Hechtia</i> sp. "Jaumave" (cuadrado blanco con punto negro).....	149
<b>Figura 3.32.</b> Ilustración botánica floral de <i>Hechtia</i> sp. "Jaumave".....	150
<b>Figura 3.33.</b> <i>Hechtia</i> sp. "Jaumave": planta masculina y planta femenina .....	151
<b>Figura 3.34.</b> Distribución de <i>Hechtia</i> sp. "Honduras" (circulo blanco y negro) .....	153
<b>Figura 3.35.</b> <i>Hechtia</i> sp. "Honduras": planta masculina y planta femenina .....	154
<b>ANEXOS</b>	
<b>Figura 4.1.</b> Holotipo (LG) e isotipo (B) de <i>Hechtia morreniana</i> .....	166
<b>Figura 4.2.</b> Probable isotipo (B) de <i>Hechtia capituligera</i> .....	167
<b>Figura 4.3.</b> Otras poblaciones (morfos con inflorescencia lateral) de Tamaulipas y Nuevo León .....	170

---

<b>ÍNDICE DE ANEXOS</b>	<b>Página</b>
<b>ANEXO I.</b> Matriz de caracteres morfológicos del análisis filogenético de <i>Hechtia</i> .....	<b>161</b>
<b>ANEXO II.</b> Matriz de caracteres morfológicos y anatómicos del análisis filogenético de complejo <i>Hechtia glomerata</i> .....	<b>164</b>
<b>ANEXO II.</b> Nombres excluidos .....	<b>166</b>
<b>ANEXO IV.</b> Otras poblaciones (morfos con inflorescencia lateral) .....	<b>168</b>



---

**RESUMEN**

Se estudia la sistemática del complejo *Hechtia glomerata*, definido morfológicamente por una combinación de caracteres: inflorescencia lateral con indumento tomentoso-viloso, pétalos blancos, y una distribución geográfica que va desde Honduras hasta el norte de México (Tamaulipas) en la vertiente del Golfo de México. En este contexto y bajo los paradigmas de la escuela cladística, se sometió a prueba la monofilia del género *Hechtia* y del complejo *Hechtia glomerata*, así como la búsqueda de las relaciones filogenéticas del complejo y la evolución de los caracteres florales femeninos y masculinos. Para tal efecto, se realizaron dos análisis filogenéticos: el primero incluyó 37 taxones, 34 del género *Hechtia* y tres de grupos externos, utilizando caracteres morfológicos; el segundo incluyó diez del complejo *H. glomerata* y tres especies de *Hechtia* cercana y lejanamente relacionadas con base al primer análisis, utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares; ambos análisis incluyeron caracteres cualitativos y cuantitativos. Los caracteres cuantitativos fueron codificados con el método de gap weighting. Los resultados obtenidos a través del análisis de caracteres morfológicos, sugieren la monofilia del género *Hechtia* y del complejo *H. glomerata*, apoyadas el primero por varias sinapomorfias (dioecia, fragancia floral y el estilo floral reducido) y la inflorescencia lateral y el indumento tomentoso-viloso para el complejo *H. glomerata*. Dentro del complejo *H. glomerata* se conformaron dos clados, uno con especies que presentan ramas cortas y flores aglomeradas, y otro con especies que presentan ramas largas y flores laxas, que además están definidos por caracteres adicionales. Por otra parte, algunos caracteres dentro del complejo parecen haber evolucionado más de una vez. Los caracteres femeninos y masculinos sinapomórficos apoyan en igual proporción algunos clados en el complejo, de modo que los caracteres femeninos no son más variables que los caracteres masculinos, como se había propuesto inicialmente, sin embargo, los femeninos parecen definir al complejo *H. glomerata* dentro de *Hechtia*, mientras que los masculinos definen mejor las relaciones entre las especies del complejo. Aunque estas hipótesis son atractivas y biológicamente coherentes, el soporte bootstrap en los clados fue bajo, lo que nos sugiere una baja señal filogenética de los caracteres empleados en este estudio. Se presenta un tratamiento taxonómico para todas las especies del complejo, que incluye claves de identificación, descripciones morfológicas, ilustraciones, imágenes, mapas de distribución y datos adicionales.



---

**ABSTRACT**

A systematic study of *Hechtia glomerata* complex was performed under the paradigms of the cladistics school. The complex is defined by a unique combination of characters: lateral inflorescence with tomentose-villose indumentum, and white petals; taxa in this complex are distributed from Honduras to north of Mexico (Tamaulipas), along the Gulf of Mexico drainage. We tested the monophyly of the genus *Hechtia* and the complex and study the phylogenetic signal of staminate as well as pistillate characters. For this, we performed two phylogenetic analysis: the first one aimed to test the monophyly of the genus and the complex using 37 taxa, 34 of the genus *Hechtia* y three from different outgroups, based on morphological characters; the second analysis one aimed to test the internal relationships of *H. glomerata* complex based on morphological as well as anatomical (foliar) characters; both analysis employed qualitative as well as quantitative characters, the former were codified using Gap weighting method. Results suggest the monophyly of the genus *Hechtia* and the *H. glomerata* complex, supported by dioecy, floral fragrance, and reduce style for the genus, and lateral inflorescence and indumentun tomentose-villose for the complex. Within the complex, the analysis resulted in two major clades: one with species presenting short branches and condensed flowers, and a second one with laxly arranged flowers in long branches, supported both clades with additional characters. On the other hand, some characters within the complex have evolved more than once. Pistillate and staminate floral characters support in similar proportion the internal clades in the complex; pistillate characters are equally variable than staminate ones, although characters from pistillate flowers defined the *H. glomerata* complex within the genus, while those staminate characters defined clades inside the complex. Although these assumptions are attractive and biologically coherent, bootstrap supports for all clades were low, which suggests a lower phylogenetic signal of the characters used in this study. This study includes a taxonomic treatment for all the species in the complex, which includes keys, morphological descriptions, iconography, distribution maps and additional data.



---

## CAPÍTULO I

### 1.1. INTRODUCCIÓN

México constituye un centro de diversificación de algunos grupos de bromeliáceas (Ramírez *et al.*, 2004). Esta diversidad está representada por 19 géneros y 400 especies (Espejo-Serna *et al.*, 2012). Los géneros de bromeliáceas que presentan un mayor número de especies en México, son *Tillandsia* L. con 220 (López-Ferrari y Espejo-Serna, 2007), *Hechtia* Klotzsch con 65 (Ramírez y Jiménez, 2012) y *Pitcairnia* L'Hér. con 45 (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2010). Un solo género es endémico de la república mexicana, el cual es *Ursulaea* Read y Baensch, con dos especies.

*Hechtia* es un género que agrupa plantas herbáceas, arrosietadas, acaulescentes o caulescentes, rara vez estoloníferas, las hojas son suculentas con los márgenes espinosos a aserrados y presentan una inflorescencia paniculada terminal o lateral. Las especies son dioicas con flores unisexuales, con excepción de *Hechtia gayorum* L. W. Lenz, que presenta flores unisexuales y bisexuales en un solo individuo (Espejo-Serna *et al.*, 2010a; Espejo-Serna *et al.*, 2005; Smith y Till, 1998). El género tiene una distribución que va desde el sur de Estados Unidos de América (Texas: Parque Nacional Big Bend) y norte de México hasta el norte de Nicaragua (Departamentos de Nueva Segovia y Jinotega) (Ramírez *et al.*, 2013), área que coincide con el concepto de Megaméxico III (*sensu* Rzedowski, 1991). Junto con *Ursulaea* se puede considerar un género endémico de México, ya que el 95.01 % de las especies descritas están restringidas al país.

La delimitación de los taxones en el género es compleja debido principalmente a varios problemas biológicos y logísticos, como son: plantas con flores unisexuales, robustas, espinosas y con periodos de floración muy cortos, y una distribución por lo general restringida a sitios de complicado acceso (paredes rocosas, montañas, riscos, cañadas), que han dificultado tener colecciones completas y representativas de las especies que lo conforman (Ramírez, 2008). Algunos caracteres que son importantes para la identificación de las especies (caracteres que se pierden al herborizar), no se mencionan en la etiquetas de colecta, como el tipo de desarrollo de la inflorescencia (lateral o terminal), el color de las flores, la textura y color de las hojas, las fragancias, entre otros; por otra parte, muchos taxones fueron descritos a partir de plantas de un solo sexo (estaminadas, pistiladas, o frutos) y comúnmente las descripciones originales son poco detalladas y pueden ajustarse a la descripción de varias especies,

---

otras más fueron elaboradas con base en plantas cultivadas, sin datos precisos de localidad y/o colecta (Espejo-Serna *et al.*, 2005).

Dentro del género *Hechtia*, existen grupos de especies que conforman "complejos". Un complejo es un nombre informal para un grupo de especies que comparten ciertas características morfológicas, tanto vegetativas como florales, así como una distribución geográfica coherente, que hacen complicado diferenciarlas unas de otras. Uno de estos complejos está constituido por las especies de inflorescencia lateral, aquí denominada complejo *Hechtia glomerata*, con base al nombre más antiguo de las especies que presenta este carácter, y con una distribución que va del norte de México (Tamaulipas) hasta Honduras. Otras características del complejo son: indumento tomentoso-viloso en la inflorescencia y pétalos blancos, que si bien no son únicas al complejo, es una combinación de caracteres constante en todas las especies con inflorescencia lateral.

Por otra parte, algunos trabajos utilizando evidencia molecular, así como evidencia morfológica y anatómica, sugieren la monofilia del género (Givnish *et al.*, 2011, 2007, 2004; Barfuss *et al.*, 2005; Crayn *et al.*, 2004; Reinert *et al.*, 2003; Horres *et al.*, 2000; Terry *et al.*, 1997). Se ha propuesto al clado conformado por *Hechtia* como una nueva subfamilia (Hechtioideae) (Givnish *et al.*, 2007), sin embargo, poco se conoce de las relaciones filogenéticas dentro del género, ya que hasta ahora no existe una filogenia exclusiva del mismo, y el número de especies incluidos en los trabajos antes mencionados es bastante reducido, de 3 a 4, representando tan solo el 10% del total de especies en el género. Por consiguiente, tampoco se conoce la posición ni las relaciones internas de los "complejos" presentes en *Hechtia*, como es el caso particular de las especies con inflorescencia lateral (complejo *H. glomerata*).

La finalidad del presente trabajo es estudiar las relaciones filogenéticas del complejo *H. glomerata*, identificado hipotéticamente como monofilético por características morfológicas y distribución geográfica. Someteremos a prueba inicialmente la monofilia del género con caracteres morfológicos y con más de un 50% de las especies del género y grupos externos; luego se someterá a prueba la monofilia del complejo, propondremos hipótesis sobre las relaciones internas y la evolución de los caracteres femeninos y masculinos del complejo con más del 80% del grupo y grupos externos, de modo que todo esto nos ayude a la delimitación y reconocimiento de las especies dentro de nuestro grupo de estudio, su distribución, fenología y ecología. Una contribución importante de este trabajo, es el tratamiento taxonómico que incluye

claves de identificación, descripciones morfológicas, imágenes, ilustraciones, mapas de distribución, caracteres diagnósticos, afinidades morfológicas, entre otros.



---

## 1.2. ANTECEDENTES GENERALES

### 1.2.1. La familia Bromeliaceae

Bromeliaceae es la familia más grande de angiospermas con una distribución restringida en el Neotrópico, que abarca desde el sur de Estados Unidos de América hasta el Norte de la Patagonia (Argentina) en Sudamérica (Smith y Till, 1998), con cerca de 3,140 especies en 58 géneros (Givnish *et al.*, 2011), y una sola especie en el oeste de África, *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms y Mildbr (Porembski y Barthlott, 1999). Los géneros más diversos dentro de la familia son *Tillandsia* L. con 590 especies, *Pitcairnia* L'Hér con 329, *Vriesea* Lindl. con 256, *Aechmea* Ruiz y Pav. con 244 y *Puya* Molina con 216 (Vivas y Holst, 2007). Taxonómicamente, se ubica en el clado de las Monocotiledóneas Commelinioideas, en el orden Poales (APG III, 2009; APG II, 2003; APG, 1998).

Las bromeliáceas se caracterizan por ser plantas herbáceas arrosetadas que pueden ser epífitas, terrestres o rupícolas, con un tallo generalmente corto e inconspicuo; las flores con el perianto diferenciado en tres sépalos y tres pétalos, seis estambres y un pistilo, el ovario súpero o/a ínfero (p.e. Brochinioideae, Puyoideae, Pitcairnioideae), súpero (p.e. Tillandsioideae, Hechtioideae) e ínfero (Bromelioideae), tricarpelado, trilobulado, placentación axilar, con nectarios septados, el estigma conduplicado-espinalado, fruto una cápsula o una baya, semillas pequeñas, aladas o plumosas (Espejo-Serna, *et al.*, 2010a; Espejo-Serna *et al.*, 2005; Hammel *et al.*, 2003; Stevens *et al.*, 2001; Smith y Till, 1998).

Ocupan una gran diversidad de hábitats, propios de los diferentes tipos de vegetación y el relieve del continente americano, que van desde sitios méxicos, semiméxicos y xéricos, los cuales han sido colonizados con éxito debido a las adaptaciones especiales que las bromelias poseen para establecerse en diversos ambientes, como son la succulencia de las hojas, el metabolismo CAM, el hábito epifito y la presencia de tricomas peltados absorbentes (Crayn *et al.*, 2004; Benzing, 2000).

En el aspecto ecológico, el hábito epifito de muchas de las especies dentro de la familia es un elemento importante de los bosques húmedos, constituyendo un estrato adicional de la vegetación, que además aporta una gran cantidad de servicios a la biota con la que se asocian, desde los detritívoros hasta los polinizadores (Benzing, 2000). Una de las características más sobresalientes de las bromeliáceas es la capacidad de almacenar agua en los espacios formados por la vainas foliares, lo cual

---

hace posible captar agua con nutrientes lixiviados provenientes de la copa de los árboles, este reservorio de agua es conocido como fitotelmata, y es habitado por plantas y animales, desde microorganismos, algas, insectos, invertebrados y pequeños vertebrados (Frank, 2008, Kitching, 2000).

Muchos de los taxones de la familia son valiosos desde el punto de vista económico, ya que son explotados y comercializados a nivel local o incluso nacional para diversos fines, como fuente de fibras (*Aechmea magdalenae* (André) André ex Baker), como alimento (*Ananas sativus* Schult. & Schult. f.), forraje (*Bromelia karatas* L.), combustible, medicina o como elementos ornamentales o ceremoniales (*Tillandsia deppeana* Steud., *Tillandsia eizii* L. B. Sm.) (Pulido *et al.*, 2004). Por ejemplo, en Chiapas el té de heno navideño (*Tillandsia usneoides* (L.) L.) se toma para aliviar el malestar ocasionado por comer en exceso (Miranda *et al.*, 2007), otras especies son utilizadas como arreglos florales en hoteles, jardines, plazas y camellones, dada la belleza de sus inflorescencias y, en algunos casos, de sus frutos y su follaje.

### 1.2.2. La parafilia de la subfamilia Pitcairnioideae y su recircunscripción

Bentham y Hooker (1883) y Mez (1896) reconocieron tres tribus dentro de la familia Bromeliaceae: Pitcairnieae, Bromelieae y Tillandsieae, mientras Hutchison (1973) reconoció cuatro: Navieae, Pitcairnieae, Bromelieae y Tillandsieae. Por otra parte, Harms (1930) y Smith y Downs (1979, 1977, 1974) propusieron tres subfamilias: Pitcairnioideae, Bromelioideae, Pitcairnioideae. De este modo tradicionalmente se reconocen tres subfamilias, con base a caracteres morfológicos vegetativos, florales, del fruto, de la semilla y del hábito.

Estudios basados en ocho regiones del ADN de cloroplasto sugieren la monofilia de Tillandsioideae y Bromelioideae, mientras que Pitcairnioideae resulta parafilética (Barfuss *et al.*, 2005; Terry *et al.*, 1997) y/o polifilética (Givnish *et al.*, 2011, 2007, 2004; Horres *et al.*, 2000). En este contexto, se propone una nueva clasificación de la familia Bromeliaceae, con un total de ocho subfamilias (Givnish *et al.*, 2011, 2007), donde Tillandsioideae y Bromelioideae se reconocen como monofiléticas, mientras que Pitcairnioideae *s.l.* se recircunscribe en varias subfamilias que corresponden a los clados obtenidos en los análisis filogenéticos antes mencionados: Pitcairnioideae *s. str.*, Brocchinioideae, Lidmanioideae, Hechtioideae, Navioideae y Puyoideae.

Bajo este nuevo esquema de clasificación, el género *Hechtia*, antes ubicado en la subfamilia Pitcairnioideae, es ahora el único miembro en la subfamilia Hechtioideae Givnish, la cual se caracteriza morfológicamente por presentar frutos capsulares, semillas aladas a casi desnudas, flores unisexuales, hojas suculentas, espinosas o raramente denticuladas, y anatómicamente por la ausencia de clorénquima estrellado (Givnish *et al.*, 2007).

### 1.2.3. El género *Hechtia* en Megaméxico III

El género *Hechtia* fue descrito por Klotzsch en el año de 1835. La especie tipo del género es *Hechtia stenopetala*, descrita de un ejemplar con frutos, obtenido de una planta cultivada en el Jardín Botánico de Berlín que fue colectada en México por C. Schiede y F. Deppe. Los primeros aportes al conocimiento del género *Hechtia* los realizó Mez (1896) en su obra *Monographiae Phanerogamarum*, en el cual presentó claves de identificación y descripciones para las 27 especies descritas hasta ese momento; posteriormente Smith (1938, 1937), en la Flora de Norteamérica (1958), en la Flora de Guatemala (1961), y Smith y Downs (1974), en la Flora Neotrópica, realizan una nueva revisión del género, actualizando el número de especies, proporcionando descripciones y claves de identificación, y por consecuencia, definen la distribución actual conocida, que abarca una extensión territorial definida como Megaméxico III por Rzedowski (1991).

Dadas las características de las especies en el género *Hechtia*, anteriormente mencionados, fue hasta hace poco, uno de los menos atendidos por los botánicos mexicanos (Espejo-Serna *et al.*, 2008). Desde la Flora Neotrópica (Smith y Downs, 1974), se han realizado diversos aportes que comprenden trabajos florísticos, tanto regionales (Espejo-Serna *et al.*, 2010a, 2007b, 2005; Pulido-Esparza *et al.*, 2004; Ramírez *et al.*, 2004, 2000; Flores, 1998; Utley y Burt-Utley, 1994; Mc Vaugh, 1989); como nacionales (Espejo-Serna *et al.*, 2004; Espejo-Serna, A. y López-Ferrari, 1998, 1994; García-Franco, 1987). Por otra parte, se han descrito nuevas especies (Ramírez *et al.*, 2014, 2013; López-Ferrari y Espejo-Serna, 2013; Ramírez y Jiménez, 2012; Burt-Utley *et al.*, 2011; Ramírez *et al.*, 2011; Martínez *et al.*, 2010; López-Ferrari *et al.*, 2009; Espejo-Serna *et al.*, 2008, 2007a; Ramírez, 2008; Lenz, 1995; Burt-Utley y Utley, 1993, 1988, 1987), se ha realizado el estudio de complejos de especies dentro del género (Jiménez, 2011; Martínez, 2008); así como el redescubrimiento de especies de las cuales no se tenían reportes recientes (Espejo-Serna *et al.*, 2012; Espejo-Serna *et al.*, 2010b), trabajos de epitipificación y lectotipificación de las especies (Espejo-Serna

---

*et al.*, 2013; Ramírez *et al.*, 2012); finalmente se han realizado trabajos sobre biología reproductiva y dispersión de polen (Ramírez *et al.*, 2008; Chuc, 2002). Pero se carece hasta el momento de algún trabajo monográfico y filogenético reciente exclusivo para *Hechtia*.

Anatómicamente *Hechtia* es caracterizada por no presentar una clara diferenciación entre clorénquima y tejido de almacenamiento de agua, junto con: *Abromeitiella*, *Deuterocohnia*, *Dyckia* y *Encholirium* (Robinson, 1969). Por otra parte Varadarajan y Gilmartin (1988), como parte de su estudio filogenético de la subfamilia Pitcairnioideae, sugieren tres grupos monofiléticos, que nombran como tribus dentro de la subfamilia, ubicando a *Hechtia* dentro de la tribu Puyeeae, definida por características anatómicas tales como: superficie epidérmica con valles y crestas, clorénquima diferenciado en esponjoso y en empalizada, tejido de almacenamiento de agua periférico o interno y la presencia de hipodermis esclerenquimática. Los trabajos realizados por Derwidueé y González (2010) y Martínez (2008), sugieren que *Hechtia* presenta un patrón anatómico dorsiventral foliar, con base a la distribución del parénquima, clorénquima y aerénquima, el cual se caracteriza porque la lámina presenta dos caras, hacia el haz posee parénquima acuífero y hacia el envés posee clorénquima interrumpido por cámaras de aerénquima, el parénquima acuífero ocupa aprox. el 70% de la lámina foliar en la cara adaxial.

Sobre el origen del género, Givnish *et al.* (2011) proponen a partir de la reconstrucción de zonas ancestrales, que *Hechtia* surgió hace ca. 16.6 m.a. e invadió América Central, y hace 10.3 m.a. los ancestros de *Hechtia*, se empezaron a diferenciar. Esta colonización de América Central (aprox. 30° N) sugiere que fue a través del Istmo de Panamá (que cerró cerca del Mioceno Medio), como parte de tres grandes radiaciones adaptativas de algunas bromelias terrestres a regiones áridas y semi-áridas (*Hechtia*, *Deuterocohnia-Dyckia-Encholirium* y *Puya*), favorecidas por la evolución de la fotosíntesis CAM (Givnish *et al.*, 2014).

#### **1.2.4. El complejo de especies con inflorescencia lateral (*H. glomerata*)**

Ramírez *et al.* (2014), reconocen tres patrones arquitectónicos en *Hechtia* que están relacionados con el desarrollo de la roseta y el origen de la inflorescencia: patrón simpodial estricto (SSP), patrón pseudomonopodial (PMP) y patrón simpodial con floración precoz (SPFP). El patrón pseudomonopodial (PMP), hace referencia a las rosetas de larga vida que producen inflorescencias laterales verdaderas (en su mayor

parte basales), originándose de las axilas foliares, y por lo consiguiente con el escapo floral aplanado, atributos que permiten que las rosetas tengan un crecimiento indefinido, llegando a ser muy grandes. En este aspecto, se puede afirmar, que la inflorescencia lateral es una característica morfológica presente únicamente en las especies con el patrón de crecimiento pseudomonopodial, y que, además, estas especies presentan otros caracteres que son constantes entre ellas, como son: indumento tomentoso-viloso en la inflorescencia y pétalos blancos, con una distribución confinada a la vertiente del Golfo de México.

Este juego de caracteres, únicos y persistentes, definen un complejo de especies en *Hechtia*, y dan pauta para identificar a los taxones que lo conforman. Por lo tanto, las especies incluidas en este complejo son: *Hechtia argentea* Baker, *H. capituligera* Mez, *H. ghiesbreghtii* Lem., *H. glomerata* Zucc., *H. gamopetala* Mez, *H. macrophylla* Greenm., *H. mexicana* L. B. Smith, *H. morreniana* Mez, *H. myriantha* Mez, y *H. schottii* Baker. Debido a que es una categoría taxonómica informal, el procedimiento para aplicarle un nombre consiste en identificar el nombre más antiguo que este caso corresponde a *H. glomerata*.

Debido a la similitud morfológica entre las especies del complejo *H. glomerata*, algunas especies se han propuesto con un rango de distribución geográfica bastante amplia producto de un mal entendimiento de los límites específicos. En el caso particular de *H. glomerata*, ha sido reportada por mucho tiempo para varios estados de México, como San Luis Potosí (Burt-Utley *et al.*, 2011; Smith, 1961), Tamaulipas (Burt-Utley *et al.*, 2011; Smith, 1974; Smith, 1961), Chiapas (Burt-Utley *et al.*, 2011; Utley y Burt-Utley, 1994; Reyes-García y Sousa, 1997; Breedlove, 1986; Smith, 1974;), Guerrero (Smith, 1974), Hidalgo (Burt-Utley *et al.*, 2011; Smith, 1974); e incluso para otros países, como por ejemplo Guatemala (Burt-Utley *et al.*, 2011; Utley y Burt-Utley, 1994; Smith, 1974,) y Estados Unidos (Texas) (Burt-Utley *et al.*, 2011; Utley y Burt-Utley, 1994; Smith, 1974; Correl y Johnston, 1970). Jiménez (2011) y Espejo-Serna *et al.* (2010) proponen que *H. glomerata* es endémica de los estados de Guanajuato, Querétaro, Aguascalientes, San Luis Potosí e Hidalgo. En cuanto a cuestiones nomenclaturales de *H. glomerata*, Smith (1958) propone como sinónimo a *H. morreniana*, Smith (1961) propone *H. ghiesbreghtii*, *H. morreniana* y *H. pitcairniifolia*, y Smith y Downs (1974) le asignan *H. ghiesbreghtii*, *H. morreniana* y *H. gamopetala*. Recientemente Espejo-Serna *et al.* (2010) y Jiménez (2011) le asignan *H. gamopetala* como único sinónimo.

---

Otro taxón de complicada historia nomenclatural es *H. schottii*, descrita a partir de una colecta de Schott en el cerro de Maxcanú, Yucatán, México. Smith (1961), así como Smith y Downs (1974) le asignan como sinónimos *H. macrophylla*, *H. bracteata* y *H. myriantha*; sin embargo en Espejo-Serna *et al.* (2005) y Jiménez (2011) reconocen a *H. myriantha* como una especie diferente a *H. schottii*, asignándole como sinónimo *H. macrophylla*, con una distribución que se limita a la región central de Veracruz; mientras que *H. bracteata* es una especie con una distribución restringida en el centro del país, y que pertenece al complejo *H. podantha* (Martínez, 2008), la cual presenta ramas condensadas con brácteas primarias igual o más largas que éstas. En cuanto a su distribución fue reportada para Veracruz (Burt y Utley, 1994; Smith, 1974, 1961), Chiapas (Reyes-García y Sousa, 1997; Breedlove, 1986; Smith, 1961), San Luis Potosí (Smith, 1974), y para la Península de Yucatán (Yucatán y Campeche) (Jiménez 2011; Ramírez *et al.*, 2004; Martínez *et al.*, 2001), restringen esta especie a la Península de Yucatán. Por otra parte, *H. ghiesbreghtii* se la ha asignado como sinónimo *H. morreniana* (Smith, 1938; Smith, 1937), y aunque también ha estado bajo la sinonimia de *H. glomerata* como se mencionó anteriormente, Jiménez (2011) la reconoce como una especie diferente que se distribuye en Chiapas. Finalmente, *H. mexicana* L.B. Smith ha sido recientemente asignado como sinónimo de *H. glomerata* (Burt-Utley *et al.*, 2011).

Además, de las especies ya mencionadas, se tiene conocimiento de poblaciones que presentan inflorescencia lateral, así como los caracteres morfológicos adicionales (indumento tomentoso-viloso en la inflorescencia y pétalos blancos) correspondientes al complejo *H. glomerata*, y que se han propuesto tentativamente como especies diferentes a los taxones ya descritos. Estas poblaciones fueron denominadas por Jiménez (2011), como *Hechtia sp. 1* (Comitán, Chis.), *Hechtia sp. 2* (Tzimol, Chis.), *Hechtia sp. 3* (Jaumave, Tamp.), *Hechtia sp. 4* (Salto del Tigre, Tamp.) y *Hechtia sp. 5* (San Carlos, Tamp.). Adicionalmente hemos encontrado otra población en Tamaulipas (*H. hernandez-sandovalii* I. Ramírez, C. F. Jiménez y Treviño) y una población más de la República de Honduras, así un total de 17 taxones.

### 1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

I. ¿Es el género *Hechtia* monofilético?

II. ¿Es el complejo *H. glomerata* monofilético?

III. ¿Son la inflorescencia lateral y los caracteres adicionales que definen al complejo *H. glomerata* sinapomórficos?

IV. De resultar monofilético el complejo *H. glomerata* ¿Cuáles son las relaciones internas?

V. ¿Cuáles caracteres definen cada uno de los clados internos del complejo *H. glomerata*?

VI. ¿Son los caracteres femeninos más variables que los masculinos dentro del complejo *H. glomerata*?

## 1.4. OBJETIVOS

### 1.4.1 Objetivo general

Estudiar las relaciones filogenéticas del complejo *Hechtia glomerata*, mediante el uso de caracteres morfológicos, así como producir un tratamiento taxonómico de las especies que lo componen.

### 1.4.2 Objetivos específicos

I. Someter a prueba la monofilia del género *Hechtia* y del complejo *Hechtia glomerata* mediante la evidencia morfológica.

II. Dilucidar las relaciones internas del complejo *H. glomerata*, utilizando toda la evidencia morfológica y la anatomía foliar.

III. Analizar y comparar la evolución de los caracteres florales masculinos y femeninos del complejo *H. glomerata*.

IV. Elaborar el tratamiento taxonómico del complejo *H. glomerata*, incluyendo datos biogeográficos, fenológicos, ecológicos, así como iconografía y mapas de distribución geográfica.

---

## 1.5. HIPOTESIS

I. La presencia de inflorescencia lateral debe haber evolucionado una sola vez en el género *Hechtia*, por lo que las especies que presentan este carácter deben formar todas y solamente ellas parte de un solo clado, definido además por caracteres adicionales como la presencia de un indumento tomentoso-viloso en las inflorescencias y pétalos blancos.

II. Las relaciones internas del complejo *H. glomerata*, estarán definidas por la presencia de dos clados, uno donde las especies presentan flores aglomeradas y el otro donde las especies presentan flores densamente dispuestas, pero no aglomeradas, hasta laxas, con una distribución geográfica y ecológica coherente.

III. Los caracteres florales masculinos son menos variables que los femeninos dentro de los taxones del complejo *H. glomerata*, por lo que las relaciones internas del mismo estarán dadas por los caracteres florales femeninos (sinapomorfias).

## LITERATURA CITADA

- APG (1998). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531-553.
- APG II (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399-436.
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105-121.
- Barfuss, M., Samuel, R., Till, W. y T. F. Stuessy. (2005). Phylogenetic relationship in Subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany*, 92 (2), 337 – 351.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. (1883). *Genera Plantarum 3(2). Sistens Monocotyledonum Ordines XXXIV. Hydrocharideas-Gramíneas*. London: Reeve & Co., Williams & Norgate. 811 p.
- Benzing, D. H. (2000). *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. United Kingdom. 690 p.
- Breedlove, D. E. (1986). Flora de Chiapas. Listados Florísticos de México, 4, 1–246.

- Burt-Utley, K. y J. F. Ultey. (1987). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae). *Brittonia*, 39 (1), 37-43.
- Burt-Utley, K. y J. F. Ultey. (1988). New and noteworthy species of *Hechtia* (Bromeliaceae) from Guerrero, Mexico. *Systematic Botany*, 13 (2), 276-282.
- Burt-Utley, K. y J. F. Ultey. (1993). Two new species of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) from Western Mexico. *Brittonia*, 45 (3), 219-225.
- Burt-Utley, K., Ultey, J. F. y A. García-Mendoza. (2011). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). I. New and noteworthy species of *Hechtia* from Mexico. *Phytoneuron*, 59, 1-17.
- Chuc, M. G. (2002). Dispersión de polen de *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley (Bromeliaceae). Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán.
- Correll, D. S. y M. C. Johnston. (1970). *Manual of the Vascular Plants of Texas*. The University of Texas at Dallas, Richardson, Estados Unidos. 1881 p.
- Crayn, D. M., Winter, K. y J. A. C. 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, 3703-3708.
- Derwidueé, F. S. y A. M. Gonzalez. (2010). Anatomía foliar en Bromeliaceae del nordeste argentino y Paraguay. *Bonplandia*, 19 (2), 153-173.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. (1994). *Bromeliaceae. Las monocotiledóneas mexicanas, una sinopsis florística 1*. Lista de referencia, parte III. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C., Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mexico, D.F. 74 p.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. (1998). Current floristic and phytogeographic knowledge of Mexican Bromeliaceae. *Revista Biología Tropical*, 46 (3), 1-21.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. (2010). *Pitcairnia yocupitziae* (Bromeliaceae; Pitcairnioideae), notable nueva especie de Guerrero, México. *Acta Botanica Mexicana*, 93, 103-110.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B. K., Luther, H. E. 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., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2005). *Bromeliaceae, Flora de Veracruz*, Fascículo 136. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 307 p.

- 
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I. y N. Martínez-Correa. (2007a). Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana*, 78, 97-109.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Martínez-Correa, N. y V. A. Pulido-Esparza. (2007b). Bromeliad flora of Oaxaca, Mexico: richness and distribution. *Acta Botanica Mexicana*, 81, 71-147.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2008). Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae; Pitcairnioideae) del centro de México. *Acta Botanica Mexicana*, 83, 49-61.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2010a). Bromeliaceae, en: *Flora del bajo y de regiones adyacentes*, Fascículo 165, Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. (eds.). Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 145 p.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y S. Zamudio. (2010b). Reencuentro con *Hechtia epigyna* Harms (Bromeliaceae). *Acta Botanica Mexicana*, 90, 11-18.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ceja-Romero J. y A. Mendoza-Ruiz. (2012). Neotipificación de *Hechtia lanata* (Bromeliaceae; Hechtioideae), especie endémica de Oaxaca, México. *Botanical Sciences*, 90 (4), 385-388.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Martínez-Correa, N. y W. Till. (2013). A note on the typification of *Hechtia galeottii* (Hechtioideae, Bromeliaceae). *Phytotaxa*, 94 (2), 41-48.
- Flores, C. M. (1998). Flora genérica de la familia Bromeliaceae en el Estado de México. Manual para la identificación de las especies de la familia Bromeliaceae presentes en el estado. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de México (UNAM). Facultad de Ciencias. Mexico.
- Frank, J. H. (2008). Bromeliad fauna, en: Capinera, J. L. (editor), *Encyclopedia of Entomology*. Springer Science+Business Media B.V. pp. 565-574
- García-Franco, J. G. (1987). *Las Bromelias de México. Revisión bibliográfica y de herbario*. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz. 94 p.
- Givnish, T. J., Millam, K. C., Evans, T. M., Hall, J. C., Pires, J. C., Berry, P. E. y K. J. Sytsma. (2004). Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and south American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndhf sequence data. *International Journal of Plant Sciences*, 165, S35-S54.

- Givnish, T. J., Millam, K. C., Berry, P. E. 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., Barfuss, M. H. J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E. 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, 872–895.
- Givnish, T. J., Barfuss, M. H. J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabaily, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E. y K. J. Sytsma. (2014). Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 71: 55–78
- Hammel, B. E., Grayum, M. H., Herrera, C. y N. Zamora. (2003). *Manual de Plantas de Costa Rica, Volumen II, Gimnospermas y Monocotiledóneas (Agavaceae-Musaceae)*. Missouri Botanical Garden Press, USA. 297 p.
- Harms, H. (1930). Bromeliaceae, en: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, 2a ed., vol. 15a, Engler, A. y Prantl, K. (eds.). Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig, Alemania. pp. 65-159.
- Horres R., Zizka, G., Kahl, G. y K. Weising. (2000). Molecular Phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from trnL (UAA) Intron Sequences of the Chloroplast Genome. *Plant Biology*, 2, 306-315.
- Hutchinson, J. (1973). *The families of flowering plants, arranged according to a new system based on their probable phylogeny*, 3rd ed. Clarendon Press, Oxford, England. 968 p.
- Jiménez-Nah, C. (2011). Sistemática del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae). Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán. 157 p.
- Kitching, R. L. (2000). *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmat*. Cambridge Univ Press, New York. 431 p.
- Klotzsch, J. F. (1835). *Hechtia*, eine neue gattung der Bromeliaceen. *Allgemeine Gartenzeitung*, 3, 401-403.
- Lenz, L. W. (1995). A New Species of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) from The Cape Region, Baja California Sur, Mexico. *Aliso*, 14, 59-61.

- 
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. (2007). *Tillandsia borealis* (Bromeliaceae), una nueva especie del norte de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 80, 63-71.
- López-Ferrari, A. R., Espejo-Serna, A. y N. Martínez-Correa. (2009). *Hechtia caulescens* (Bromeliaceae), a New Species from Central Mexico. Novon, 19 (2), 197-200.
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. (2013). *Hechtia mapimiana* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie del estado de Durango, México. Acta Botanica Mexicana, 102, 89-97.
- Martínez, E., Sousa, M. S. y C. H. Ramos Álvarez. (2001). Región de Calakmul, Campeche. Listados Florísticos de México, 22, 1-55.
- Martínez, Correa N. (2008). Sistemática del complejo de especies de *Hechtia podantha* Mez (Pitacairnioideae, Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 154 p.
- Martínez-Correa, N., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2010). Two novelties in *Hechtia* (Bromeliaceae, Hechtioideae) from Mexico. Systematic Botany, 35, 745-754.
- Miranda, J. M. E., Arellano, M. J. J., Salazar, A. B. Z., Hernández, M. F., Quero, C. R. y L. Pérez. (2007). *Base para el manejo de bromelias ornamentales*. Colección Manejo Campesino de Recursos Naturales. GAIA A.C, Oaxaca. 98 p.
- Mc Vaugh, Rogers. (1989). Bromeliaceae to Dioscoreaceae, en: *Flora Novo Galiciana, a descriptive account of the vascular plants of western México*, Volumen 15, Anderson, W (ed.). The University of Michigan Press. Ann Arbor. 398 p.
- Mez, C. (1896). Bromeliaceae, en: *Monographiae Phanerogamarum*, Vol. 9, De Candolle, C. (ed.). Sumptibus G. Masson, Via ditca Boulevard Saint-Germain, 120 (Cobeil, Imprimerie Éd. Crète). Paris, Francia. 990 p.
- Porembski, S. y W. Barthlott. (1999). *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African Bromeliad. Harvard Papers Botany, 4 (1), 175-184.
- Pulido-Esparza, V. A., Lopez-Ferrari, A. R. 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.
- Ramírez-Morillo, I., Chi-May, F., Carnevali, G., May-Pat, F. y G. Chuc-Puc. (2000). Portraits of Bromeliaceae from the Mexican Yucatan Peninsula-I: *Hechtia schottii* Baker ex Hemsley. Journal Bromeliad Society, 50 (1), 20-24.

- Ramírez-Morillo, I., Carnevali, G. y F. Chi-May. (2004). Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán. Instituto de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY). México. 124 p.
- Ramírez-Morillo, I. (2008). A new *Hechtia* (Bromeliaceae) from the states of Querétaro and Hidalgo, Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, 85, 63-74.
- Ramírez-Morillo, I., Chi-May, F., Carnevali, G. y F. May-Pat. (2008). Reproductive biology of *Hechtia schottii* a dioecious Bromeliaceae, in Mexico. *Revista de Biología Tropical* (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744), Vol. 56 (1), 279-289.
- Ramírez-Morillo, I., Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. (2011). A new species of *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae) from Chihuahua State, Mexico. *Novon*, 21 (3), 362-367.
- Ramírez-Morillo, I. y C. Jiménez-Nah. (2012). A new *Hechtia* (Hechtioideae: Bromeliaceae) from Puebla, Mexico. *Phytotaxa*, 42, 1-8.
- Ramírez-Morillo, I., Jiménez-Nah, C. y J. Treviño-Carreón. (2013). A new species of *Hechtia* (Bromeliaceae) from southwestern Tamaulipas, Mexico. *Phytotaxa*, 112 (2), 33-42.
- Ramírez-Morillo, I., Carnevali, G., Pinzón, J. P., Tapia-Muñoz, J.L. y C. Jiménez-Nah. (2012). Recircumscriptions and epitypifications in *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae). *Journal of the Torrey Botanical Club*, 139 (3), 248-259.
- Ramírez-Morillo, I.; C. F. Jiménez, G. Carnevali and J. P. Pinzón. (2014). Three new species and growth patterns in *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae). *Phytotaxa* 178(2): 113-127.
- Ranker, T. A., Soltis, D. E., Soltis P. M. y A. J. Gilmartin. (1990). Subfamilial Phylogenetic Relationships of the Bromeliaceae: Evidence from Chloroplast DNA Restriction Site Variation. *Systematic Botany*, 15 (3), 425-434.
- Reinert, F., Russo, C. A. M. y L. O. Salles. (2003). The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 261-268.
- Reyes-García, A. M. y S. Sousa. (1997). Depresión central de Chiapas. La Selva baja caducifolia. *Listados Florísticos de México*, 17, 1-41.
- Robinson, H. (1969). A monograph on foliar anatomy of the genera *Connellia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). *Smithsonian Contributions of Botany*, 2, 1-41.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Smith, L. B. (1937). Studies in the Bromeliaceae VIII. Contributions from the Gray Herbarium, 117, 3-33.

- 
- Smith, L. B. (1938). Bromeliaceae, en: *North American Flora*, Vol. 19 part 2. The New York Botanical Garden. pp. 61-228.
- Smith, L. B. (1958). Bromeliaceae, en: *Flora of Guatemala*, Volume 24, Part I, Standley, C.P. y J.A. Steyermark (eds.). Fieldiana: Botany. Chicago Natural History Museum, USA. pp. 380-476.
- Smith, L. B. (1961). Notes on Bromeliaceae XVII. *Phytologia*, 8, 217-230
- Smith, L. B. y R. J. Downs. (1974). Pitcairnioideae (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph* no. 14 (1). Hafner Press New York. 658 p.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. (1977). Tillandsioideae (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph* no. 14 (2). Hafner Press New York. 835 p.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. (1979). Bromelioideae (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph* 4 (3). Hafner Press New York. 651 p.
- Smith, L. B. y W. Till. (1998). Bromeliaceae, en: *The families and genera of vascular plants IV. Flowering plants monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Graminae)*, Kubitzki, K. (ed.). Institut für Allgemeine Botanik und Botanischer Garten. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 74–99.
- Stevens, W. D., Ulloa, U. C., Pool, A. y M. Montiel. (2001). *Flora de Nicaragua, Introducción, Gimnospermas y Angiospermas (Acanthaceae y Euphorbiaceae)*. Missouri Botanical Garden Press, USA. 943 p.
- Terry, R. G., Brown, G. K. y R. G. Olmstead. (1997). Examination of subfamilies phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *American Journal Botanical*, 84 (5), 664-670.
- Utlley, J., y K. Burt-Utlley. (1994). Bromeliaceae, en: *Flora Mesoamericana*, Vol. 6 Alismataceae a Cyperaceae, Davidse, G., Sousa, M. S. y A. O. Chater (eds.). UNAM. Missouri Botanical Garden. The Natural History Museum (London). pp. 89-156.
- Varadarajan, G. S. & A. J. Gilmartin. (1988). Phylogenetic relationships of groups of genera within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematic Botany*, 13(2), 283-293.
- Vivas, Y. y B. Holst. (2007). Aspectos taxonómicos y de biodiversidad de la familia Bromeliaceae en Venezuela. XVIII Convencion Venezolana de Botanica 2007. Simposio.

---

## CAPÍTULO II

### SISTEMÁTICA Y FILOGENIA DEL COMPLEJO *HECHTIA GLOMERATA* ZUCC. (HECHTIOIDEAE: BROMELIACEAE)

#### 2.1. INTRODUCCIÓN

En el amplio campo de la biología, existen dos disciplinas que cumplen funciones muy importantes en el conocimiento de los organismos, estas son la taxonomía y la sistemática, la primera describe, identifica, nombra y clasifica a las especies (Simpson, 2006), mientras que la segunda estudia la diversidad biológica, sus relaciones y evolución (Henderson, 2005; Judd *et al.*, 1999); y son por lo tanto complementarias.

Partiendo de las definiciones anteriores, se propone como esquema de trabajo: un enfoque sistemático, que tiene como objetivo conocer las relaciones filogenéticas de las especies incluidas en el complejo *H. glomerata*; y un enfoque taxonómico, esto es: 1) el número de especies incluidas en el complejo, y 2) la correcta circunscripción de las mismas. Se espera que el estudio sistemático pueda aportar evidencias adicionales a la taxonomía del complejo, tal como lo demuestran diversos trabajos, donde a partir de la sistemática se modificó la delimitación y clasificación de las especies (Pinzón, 2012; Granados, 2008; Espejo, 2003).

La reconstrucción filogenética es el proceso por el cual a través de la aplicación de un conjunto de técnicas y metodologías, se obtiene una hipótesis sobre las relaciones genealógicas o evolutivas entre los organismos (Arnedo, 1999). En el contexto de la sistemática moderna, el paradigma dominante, sin duda alguna, es la cladística, la cual ofrece un método sencillo y práctico para la elaboración de clasificaciones que reflejen las relaciones de ancestro y descendiente, dicha hipótesis de relación se representa por medio de un cladograma (diagrama arborescente), donde las sinapomorfias (caracteres derivados compartidos) indican o definen grupos monofiléticos (todos y solamente los descendientes de un ancestro común). Son por lo tanto los grupos monofiléticos, objeto de estudio de la cladística en la sistemática filogenética. De este modo, para realizar la filogenia del complejo *H. glomerata*, primero se debe someter a prueba si existen caracteres sinapomórficos. La monofilia del género *Hechtia* ya ha sido propuesta en diversos trabajos utilizando en mayor medida evidencia molecular (Givnish *et al.*, 2011, 2007, 2004; Crayn *et al.*, 2004; Reinert *et al.*, 2003; Horres *et al.*, 2000; Terry *et al.*, 1997), sin embargo el número de

---

especies analizadas para el género apenas alcanza el 10% del total. Es por ello, que en este proyecto, se realizan dos análisis filogenéticos, el primero con la finalidad de someter a prueba la monofilia del complejo *H. glomerata* y la del género (denominado "filogenia del género *Hechtia*"), y el segundo para conocer las relaciones y la evolución de caracteres del complejo *H. glomerata* (denominado "filogenia del complejo *H. glomerata*"), así como la monofilia del complejo. Para cada filogenia usaremos juegos de caracteres diferentes, debido principalmente a la disponibilidad de material de estudio y los objetivos planteados.

Otro aspecto importante de la cladística, es el estudio de los caracteres y estados. Un carácter es una característica, un atributo de un organismo que puede ser adecuadamente descrito o definido (Arnedo, 1999); un estado de carácter son las variaciones en las que se puede presentar este carácter en un taxón determinado. Desde una perspectiva teórica, cada carácter es un sistema de por lo menos dos estados discretos u homólogos transformacionales. Bajo un enfoque filogenético, cada uno de estos caracteres implica una hipótesis de homología, entendiendo homología como la correspondencia histórica entre dos o más características o procesos entre organismos. Asimismo, cada estado de un carácter puede ser considerado como una pieza de evidencia para postular la existencia de un grupo monofilético. Esto significa que cada estado de un carácter es una sinapomorfía para un grupo a algún nivel particular en la jerarquía filogenética (De Luna y Mishler, 1996)

Aunque la utilidad de los caracteres morfológicos (forma, tamaño, dimensión) en los análisis filogenéticos ha sido duramente cuestionada (Scotland *et al.*, 2003), otros autores argumentan que la morfología es una buena herramienta informativa que debe utilizarse como evidencia evolutiva en las reconstrucciones filogenéticas (Smith & Turner, 2005; Jenner, 2004; Wiens, 2001). Más aún, dentro de la misma morfología existe la discrepancia entre la utilización de caracteres morfométricos o cuantitativos (largo, ancho, alto, diámetro, ángulos) con respecto a los cualitativos (posición, relación, textura, orientación, color, etc.). Sin embargo varios trabajos han demostrado la utilidad de los datos morfométricos en la reconstrucción filogenética de grupos de especies, igual o con mayor apoyo que los datos cualitativos o moleculares (García-Lara, 2013; Hornung-Leoni y Sosa, 2008; García-Cruz y Sosa, 2006; Guerrero *et al.*, 2003; Wiens, 2001; Thiele, 1993). Aunado a esto, se han desarrollado métodos de codificación para discretizar caracteres continuos, como fuente importante de variación y filogenéticamente informativos, de modo que disminuyan notablemente su subjetividad, y faciliten su incorporación y análisis en los programas de cómputo

(software). Es por ello, que para el presente trabajo, se utilizaron caracteres cualitativos y cuantitativos, en los dos análisis filogenéticos, y en las dos fuentes de información utilizadas (morfología y anatomía).

La anatomía foliar en Bromeliaceae ha aportado evidencia para la delimitación taxonómica a nivel de tribus en la subfamilia Pitcairnioideae (Varadarajan y Gilmartin, 1988), y de subfamilias en Bromeliaceae (Givnish *et al.*, 2011, 2007). Los caracteres usados a ambos niveles son, entre otros, posición del parénquima acuífero, forma de las células del parénquima, presencia/ausencia de la hipodermis esclerenquimática, presencia/ausencia del colénquima.

Para el género *Hechtia* en particular, Martínez (2008) analiza caracteres anatómicos foliares para delimitar especies dentro del complejo *Hechtia podantha* Mez, tanto cualitativos (presencia/ausencia de rafidios, disposición del clorénquima, forma de las células del parénquima, presencia/ausencia de aerénquima), además de caracteres cuantitativos (dimensiones de células epidérmicas, número de capas de las epidermis e hipodermis, dimensiones de los haces vasculares, largo de la proyección esclerenquimatosa de los haces vasculares, grosor de la lámina foliar, de la cutícula, del clorénquima y del parénquima acuífero).



---

## 2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

### 2.2.1. Análisis filogenético del género *Hechtia*

Para someter la monofilia del género *Hechtia* y del complejo *H. glomerata*, se realizó un análisis cladístico del género y grupos externos, que representa la primera hipótesis filogenética incluyendo más del 50% de las especies en *Hechtia* y el 83% de las especies del complejo.

#### Selección de las especies

Se incluyó el mayor número de especies pertenecientes a *Hechtia*, que representarían la variabilidad morfológica (vegetativa y floral) y distribución geográfica (de diferentes regiones biogeográficas en todo su rango) del género, y de las cuales se tuviera acceso a material de herbario completo, descripciones botánicas, fotografías y material en líquido.

Uno de los criterios de más peso al momento de seleccionar las especies fue que existieran descripciones botánicas completas publicadas recientemente en trabajos o revistas nacionales e internacionales, donde se circunscribieran claramente y confiablemente a las especies, desde aquellas nuevas para la Ciencia hasta de las que no se tenía clara su delimitación años atrás, evitando así incluir especies de dudosa identidad taxonómica. Esto último fue muy importante, ya que a partir de dichas descripciones se obtuvieron parte de los datos morfológicos para realizar la matriz de datos, de manera que los ejemplares de herbario, y otras fuentes de información como imágenes (plantas vivas), dibujos botánicos y material en líquido, fueron complementarios y/o auxiliares. Solamente las especies *H. rosea*, *H. meziana*, *H. aff. rosea* "laxa" y *H. pringlei*, no contaron con alguna publicación reciente donde se circunscriban y describan ampliamente, sin embargo se tenía suficiente material de ellas, para obtener todos los caracteres sin ningún problema.

El grupo externo fue seleccionado tomando como referencia la hipótesis filogenética de las Bromeliaceae basada en ocho regiones del ADN de cloroplasto (*atpB-rbcL*, *matK*, *ndhF*, *psbA-trnH*, *rpl32-trnL*, *rps16*, *trnL intron*, *trnL-trnF*) llevado a cabo por Givnish *et al.* (2011), donde se puede observar las relaciones entre las subfamilias bajo el nuevo sistema de clasificación previamente propuesto por Givnish *et al.* (2007), y en el cual el grupo hermano del clado que incluye las especies de *Hechtia*, sugerida como una nueva subfamilia (Hechtioideae), es el clado conformado por las subfamilias

---

Navioideae, Puyoideae, Pitcairnioideae s. str. y Bromelioideae. De esta manera se seleccionó una especie de la subfamilia Puyoideae, otra de la subfamilia Pitcairnioideae s. str., y por último, otra de la subfamilia Tillandsioideae (utilizada como raíz), siguiendo el criterio anterior, es decir, aquellas especies con descripciones botánicas publicadas recientemente, material de herbario, fotografías o material en líquido. De este modo, se tuvo como grupo externo, especies cercanas (grupo hermano de Hechtioideae) y lejanas (clado cuyo grupo hermano incluye a Hechtioideae) al grupo interno, esto con la finalidad de polarizar los estados de carácter en ancestrales y derivados.

Siguiendo el criterio de la presencia de un juego de caracteres, únicos y constantes, como son la inflorescencia lateral, el indumento tomentoso-viloso en la inflorescencia y pétalos blancos, así como una distribución confinada a la vertiente del Golfo de México, las especies del complejo *H. glomerata* incluidas en este análisis, deberían de ser las mencionadas en la sección de antecedentes del capítulo 1, sin embargo debido a la falta de material de herbario y a que la identidad de algunas de ellas aun no está totalmente determinada, solo se incluyeron las siguientes: *H. argentea*, *H. ghesbreghtii*, *H. glomerata*, *H. hernandez-sandovalii*, *H. myriantha*, *H. schottii*, y las poblaciones adicionales aquí denominadas *Hechtia* sp. "Salto del Tigre", *Hechtia* sp. "Jaumave", *Hechtia* sp. "Tzimol" y *Hechtia* sp. "Comitán". Mientras que las especies excluidas para el análisis fueron: *H. capituligera*, *H. mexicana*, *H. morreniana*, *Hechtia* sp. 5 y la población de Honduras (*Hechtia* sp. "Honduras").

#### Selección de caracteres y codificación de los estados de carácter

La selección de los caracteres se realizó analizando el patrón de variación observada que presentan los taxa bajo comparación. En el caso particular de las especies del complejo, dada su naturaleza policárpica, existe un amplio rango de variabilidad en el tamaño de las rosetas e inflorescencias, siendo más pequeñas cuando jóvenes y de mayor porte cuando adultas. Este amplio rango de variabilidad nos planteó el problema de cómo tratar esos caracteres y sus correspondientes estados de carácter, de modo que expresen las diferencias entre especies y no de tamaño o edad de los individuos de cada especie. Una propuesta aquí formulada fue tomar en cuenta primero aquellos caracteres discretos entre especies y luego, para aquellos caracteres que varían según la edad y/o tamaño de los individuos, se consideró el máximo tamaño o estado de desarrollo conocido de la estructura o estructuras en comparación, como una hipótesis de que esto representa el tamaño límite en la

especie. Es probable que la mejor aproximación a este problema sea medir todos los individuos y obtener una media de cada carácter, pero la poca disponibilidad de ejemplares de la mayoría de las especies consideradas en este análisis, no permitió aplicar este criterio, razón por la cual la estrategia seleccionada nos permitió hacerlo con mayor homogeneidad a la mayor cantidad de especies.

Se seleccionaron un total de 39 caracteres morfológicos, de los cuales seis son vegetativos (hoja, espinas, roseta, etc.) y 33 son florales o reproductivos (inflorescencia, ramas, flores, frutos, etc.). De los 39 caracteres morfológicos, 31 son cualitativos (posición, colores, orientación, etc.), 17 de dos estados y 14 multiestados (más de dos estados). Ocho cuantitativos (dimensiones), específicamente de las partes florales (filamento, antera, pistilodio, lóbulos del pistilodio, estaminodio, ovario, estigma, lóbulos del estigma, semilla y fruto).

A continuación se describe los caracteres cualitativos seleccionados y los criterios usados para el establecimiento de cada uno de los estados considerados, así como su codificación. El programa Winclada toma el primer carácter con el número cero:

#### **A. Vegetativos (roseta, hojas)**

- 0. Tamaño de la roseta:** El tamaño de una roseta está definido por el largo de las hojas, independientemente de su orientación, de modo que hay dos patrones: las rosetas grandes tienen hojas largas, y las rosetas pequeñas tienen hojas cortas. Se ha observado que las rosetas de tamaño pequeño tienen hojas de aproximadamente 40 cm de largo (ej. *H. isthmusiana*, *H. edulis*), por lo tanto aquellas de más de 50 cm se consideraran como rosetas grandes. Codificación: rosetas pequeñas: menos de 40 cm largo de la hoja (0), rosetas grandes: más de 50 cm largo de la hoja (1).
- 1. Número de hojas:** El número de hojas en una roseta varía desde pocas hojas y anchas en la base, hasta muchas y delgadas en la base, en el grupo de especies estudiadas, formando dos grupos. Codificación: paucifolias: máximo de 30 hojas (0), multifolias: más de 40 hojas (1).
- 2. Tallo de la roseta:** La gran mayoría de las rosetas no presentan tallo, sin embargo, en algunas plantas pueden formar tallos que pueden

- 
- alargarse dando origen a rosetas caulescentes. Codificación: acaulescente (0), caulescente (1).
3. **Producción de nuevas rosetas**: Algunas rosetas producen brotes laterales basales, llamados estolones (Moreno, 1998), que desarrollan una nueva planta en el extremo de la misma. Asimismo, hay rosetas en donde las nuevas plantas se originan de la base de la roseta o de las axilas de las hojas formando densas agrupaciones. Codificación: estolonífera (0), cespitosa (1).
4. **Margen de la hoja**: En el margen de las hojas puede haber espinas o no. Para el caso de las hojas con espinas existen dos tipos: hojas fuertemente espinosas, y una forma reducida del carácter espinoso, aquí denominado como diminutamente serrado. Codificación: espinoso (0), finamente serrado (1), entero (2).
5. **Indumento en la superficie adaxial foliar**: El indumento puede estar, o no, presente en la parte de arriba (adaxial), mientras que en la parte de abajo (abaxial) siempre está presente. Cuando está presente en la cara adaxial, puede ser como una cubierta blanca homogénea (densamente) que por lo general le da una apariencia plateada a la hoja o bien, como una capa fina poco conspicua heterogénea (esparcidamente). Codificación: glabra (0), esparcidamente lepidota (1), densamente lepidota (2).

#### **B. Reproductivos (inflorescencia, flor, fruto)**

6. **Sexo de la planta**: *Hechtia* es el único género dentro de la familia Bromeliaceae en el cual prácticamente todas las especies son dioicas (exceptuando a *H. gayorum*, el cual es poligamonoica). Se agregó el carácter hermafrodita para el grupo externo. Codificación: hermafrodita (0), dioica (1).
7. **Tipo de inflorescencia**: En este trabajo, se consideró a la inflorescencia como el conjunto conformado por el pedúnculo (parte estéril que presenta brácteas/nudos/entrenudos) y el eje central (parte reproductiva que presenta ramas o flores). Existen diferentes tipos de inflorescencia en la plantas con flores. Para las especies de este estudio se consideraron las siguientes: panícula: inflorescencia cuyo eje central posee ramas, y racimo: inflorescencia

---

cuyo eje central presenta flores pediceladas. Codificación: panícula (0), racimo (1).

- 8. Patrón de crecimiento:** Ramírez *et al.* (sometido), reconocen tres patrones arquitectónicos en *Hechtia* que están relacionados con el desarrollo de la roseta y el origen de la inflorescencia, y que bien podrían ser aplicados en otros géneros dentro de la familia, aunque pueden haber sus excepciones. El primero es el simpodial estricto (SSP): el meristemo apical de una roseta totalmente desarrollada produce una inflorescencia; después de fructificar la roseta muere, produciendo uno o más brotes en posición basal, dando lugar a plantas cespitosas, que generalmente forman colonias. El segundo es el pseudomonopodial (PMP): las rosetas son de larga vida produciendo inflorescencias laterales verdaderas (en su mayor parte basales), originándose de las axilas foliares, y por lo consiguiente con el escapo floral aplanado, atributos que permiten que las rosetas tengan un crecimiento indefinido, llegando a ser muy grandes. El último es el simpodial con floración precoz (SPFP): la inflorescencia surge desde el centro de una nueva roseta juvenil (precoz) que nunca se desarrolla, ubicada en las axilas de las hojas basales o subapicales. Las rosetas mayores eventualmente dejan de crecer y ocasionalmente florecen. Generando, de este modo, plantas compactas (pocas rosetas), que pueden o no ser cespitosas con inflorescencias aparentemente "laterales" y terminales. Codificación: simpodial estricto (0), simpodial con floración precoz (1), pseudomonopodial (2).
- 9. Indumento en la inflorescencia:** El indumento en la inflorescencia puede estar conformado por una cubierta de tricomas en forma de "pelos" homogéneos, que pueden ser densos, largos y entretejidos (tomentoso-viloso) o densos y cortos (tomentuloso); o heterogéneos, que puede estar esparcidos, erectos y cortos (pubescente); o bien, por pequeños glomérulos posiblemente de cera, esparcidos y poco visibles, en este caso dado que no hay presencia de tricomas se denomina como glabro. Codificación: tomentoso-viloso (0), tomentuloso (1), pubescente (2), glabro (3).
- 10. Proporción alto de la roseta-largo de la inflorescencia:** El largo de la inflorescencia es variable en las especies, su relación con la altura de la roseta conforma diferentes arquitecturas de la planta. Esto se expresa a través de las diferencias en tamaño de la inflorescencia y la roseta, por ejemplo, una planta

---

con una inflorescencia de 90 cm de altura y una roseta de 30 cm de altura es arquitectónicamente diferente a una planta con una inflorescencia de 90 cm de altura y una roseta de 45 cm de altura, aunque en su tamaño total midan lo mismo. Codificación: largo de la inflorescencia tres veces o más la altura de la roseta (0), largo de la inflorescencia entre una y dos veces la altura de la roseta (1), el largo de la inflorescencia menos de una vez la altura de la roseta (2).

**11. Relación largo del pedúnculo-largo de las hojas:** El pedúnculo es variable en las especies, pero medir su longitud, tal vez no nos diga nada en cuanto a la arquitectura de la planta, es por ello que se decidió compararla con el largo de las hojas en la roseta (hojas más largas), independientemente de su orientación. El objetivo de esta comparación es evidenciar las discrepancias en longitud entre ambas partes en una roseta. Se puede afirmar que algunos pedúnculos son más exertos que otros, ya que son bastante visibles, mientras que otros no lo son, debido a que se encuentran cubiertas por las hojas. Codificación: pedúnculo más corto o igual que las hojas (0), pedúnculo mucho más largo que las hojas (1).

**12. Diferenciación vaina-lámina de las brácteas del pedúnculo:** Las brácteas del pedúnculo constan de una vaina y una lámina, las cuales pueden o no diferenciarse. Cuando la forma de vaina es diferente a la de la lámina, se dice que están diferenciadas, de modo que se puede distinguir una estructura de la otra, sin embargo, si ambas estructuras tienen la misma forma, entonces son continuas, de modo que parecen una sola estructura. Codificación: vaina y lámina continuas (0), vaina y lámina diferenciadas (1).

**13. Orientación de las láminas de las brácteas del pedúnculo (base):** Según el largo de las brácteas y su consistencia, las láminas pueden estar formando un ángulo agudo con el pedúnculo, o dobladas hacia atrás, formando ángulos más abiertos (más de 45° a 135°). Codificación: erectas (0), reflexas (1).

**14. Ramificación del eje central:** Las tres variantes del patrón de ramificación son: inflorescencias con ramas primarias (1-dividida), inflorescencias con ramas primarias y secundarias (2-dividida) e inflorescencia cuyas ramas secundarias también tienen ramas (3-dividida). Este patrón de ramificación a veces es diferente en machos y hembras de una misma especie, de ser así

---

será tomado como un polimorfismo. Codificación: 1-dividida (0), 2-dividida (1), 3-dividida (2).

- 15. Densidad de ramas en el eje central (número/longitud):** El número de ramas es variable en las inflorescencias, para una mejor expresión de la densidad de ramas, lo expresaremos en una unidad de longitud. Se tomó como referencia el número de ramas y la longitud del eje central de *Hechtia rosea* (15-20 ramas en menos de 1 m de longitud) para indicar especies con pocas ramas, especies con mayor número de ramas en la misma longitud se consideraron que tienen muchas ramas. Codificación: pauciramas: menos de 20 ramas en 1 m o menos del eje central (0), multiramas: 30 ramas o más en un 1 ó menos del eje central (1).
- 16. Proporción largo de las ramas primarias-largo de los entrenudos del eje central:** Las ramas primarias tienen longitudes diferentes entre las especies, esta longitud al compararse con la de los entrenudos del eje central nos permite observar diferentes arquitecturas de la inflorescencia, por ejemplo inflorescencias con ramas primarias largas y entrenudos cortos, ramas primarias cortas y entrenudos largos, entre otros. Por último, para no generar ambigüedad, debido a las diferentes longitudes de las ramas y los entrenudos, que por lo general van de largos en la base a cortos hacia el ápice, la comparación entrenudo-rama, se realizó en la región media del eje central como una manera de evitar variaciones en las estimaciones. Codificación: las ramas más cortas o subiguando los entrenudos (0), las ramas al menos dos veces más largas que los entrenudos (1).
- 17. Proporción diámetro del eje central/diámetro del raquis:** En la arquitectura de la inflorescencia se puede observar dos patrones en cuanto a la proporciones entre el diámetro del eje central y el del raquis de la rama primaria. Los diámetros pueden ser iguales o conspicuamente diferentes. Codificación: diámetro de la rama principal igual o mayor que la mitad del diámetro del eje central (0), diámetro del raquis de la rama primaria la mitad o menos que el diámetro del eje central (1).
- 18. Largo relativo de las brácteas primarias:** La bráctea primaria por lo general es más corta que las ramas primarias, pero en algunas especies la bráctea primaria puede llegar a ser igual o más larga que las ramas primarias.

---

Codificación: siempre más cortas que la ramas (0), igual o más largas que las ramas (1).

- 19. Relación largo del pedicelo de las ramas-brácteas primarias.** Las ramas primarias presentan un área basal en la que no hay flores o ramas secundarias, aquí denominada como pedicelo de la rama, el cual puede ser más largo o corto que la bráctea primaria. Esta medida fue realizada en la parte media del eje central. Codificación: más corto o igual que la bráctea primaria (0), más largo que la bráctea primaria (1).
- 20. Color de las flores:** Para la definición del color de la flor, se decidió que será determinado a partir de dos criterios: primero el color predominante, es decir que todos o la mayoría de los verticilos compartan, y segundo si el color no es uniforme en los verticilos, se tomara en cuenta solo el color de los pétalos. Codificación: blancas (0), amarillas/verdes (1), rosadas, rojas, lilas (2).
- 21. Fragancia floral:** Las flores de las especies del género *Hechtia* son bastantes fragantes (ambos morfos) en antesis, atrayendo a un gran número de abejas. Además de *Hechtia*, dentro de la familia Bromeliaceae es bastante escaso los géneros o especies cuyas flores posean fragancia floral en antesis (*Tillandsia duratii* Vis.). Codificación: flores con fragancia floral (0), flores sin fragancia floral (1).
- 22. Pedicelo floral:** Las flores en las especies pueden presentar un soporte o "tallito" que las une con la rama, o bien puede estar ausente. Se consideró que una flor presentaba pedicelo cuando éste tenía una longitud de 1 mm o más. Si la longitud del pedicelo era de menos de 1 mm, se consideró que la flor no presentaba dicha estructura. Codificación: inconspicuo (0), conspicuo (1).
- 23. Largo relativo de la bráctea floral:** Se han observado diferencias en longitud de la bráctea floral con respecto al pedicelo floral, de modo que partiendo del punto de inserción de la bráctea floral, ésta puede ser más larga que el pedicelo o más corta que este. Codificación: más corta o subigualando el pedicelo (0), más larga que el pedicelo (1).

- 24. Largo relativo del estambre en antesis:** En antesis, los estambres aunque siempre son erectos, pueden estar expuestos o poco expuestos, este nivel de exposición varía entre especies, y está relacionado con el largo relativo y/o orientación de los pétalos. Codificación: más corto que los pétalos (0), más largo que los pétalos (2).
- 25. Posición del ovario:** La posición del ovario está definido por la inserción de los verticilos florales en el mismo, y presenta tres variantes: en la base (súpero), en el ápice (infero) o en la parte media (semi-infero). En *Hechtia* todas las especies tiene un ovario súpero, excepto *H. epigyra* (ovario infero), y en el grupo externo hay especies con ovario semi-infero. Codificación: semi-infero (0), súpero (1).
- 26. Presencia del estilo:** El estilo en las flores femeninas de *Hechtia* esta prácticamente ausente. En la familia Bromeliaceae, es bastante raro los géneros en los cuales algunas de sus especies presenten esta característica en la parte reproductiva femenina (ej. *Catopsis*) Codificación: inconspicuo (0), conspicuo (1).
- 27. Textura del fruto:** Los frutos son cápsulas, cuyas paredes por lo general son duras al tacto, aunque en algunas especies son más frágiles o quebradizas. Codificación: cartáceo (0), crustáceo (1).
- 28. Tipo de dehiscencia del fruto:** Se presenta de dos formas: cuando el fruto se abre por hendiduras que se originan a lo largo de los nervios medios de los carpelos, y cuando el fruto se abre por separación de los septos o tabiques comunes a dos carpelos. Codificación: loculicida (0), loculicida y septicida (1).
- 29. Forma de la semilla:** La forma más común de las semillas es la fusiforme (en forma de huso: alargada, elipsoide y con las extremidades más estrechas que el centro), seguida por una forma irregular algo redondeada. Sin embargo, debido a que la forma fusiforme es algo variable, en *Hechtia* y el grupo externo, para estandarizar esta variación en un solo término, se decidió denominarlas como alargadas. Para un taxón del grupo externo se adicionó, una forma que no está presente en todas las demás especies, la cual es triangular. Codificación: redondeada (0), alargada (1), triangular (2).

---

**30. Número de alas de la semilla:** Las semillas son aladas, el ala puede recubrir de forma diferente a la semilla. En las formas fusiformes, el ala recubre a la semilla parcialmente: iniciando por el ápice, el ala es apenas una punta reducida de un color blanquecino, conforme desciende recubre a la semillas solo por los costados laterales, dejando los costados frontales descubiertos, y finalmente hacia la base conforma una especie de "cola" a veces muy alargada; en el caso de las formas redondeadas, el ala recubre totalmente a la semilla, sin dejar entrever a la semilla en ninguno de sus lados. En este contexto, se propone, que para el primer caso la semilla tiene dos alas o puntas distalmente separadas, una en el ápice y otra en la base, y para el segundo caso, solo tiene un ala que rodea a la semilla. La forma triangular presenta dos alas. Codificación: uno (0), dos (2).

Por otra parte, mientras que para los caracteres discretos es relativamente sencilla la codificación, la codificación de los caracteres cuantitativos requiere de otras aproximaciones. Estos caracteres se obtienen como un conjunto de cantidades numéricas que discrepan entre sí, por lo que resulta difícil describirlos de forma sencilla, muchas veces se tratan como rangos, medias y, desviaciones estándar o varianzas, pero siempre existen problemas para definirlos objetivamente como estados discretos de carácter, quedando muchas veces a criterio del investigador. Para resolver este problema, los caracteres cuantitativos seleccionados en los dos análisis, fueron codificados utilizando el método de codificación de gap-weighting (Thiele, 1993). El método consiste en tomar en cuenta las diferencias entre los valores de los caracteres continuos observados, asignando pesos menores a diferencias pequeñas y pesos mayores a diferencias grandes.

De acuerdo con Wiens (2001), el gap-weighting tiene la ventaja sobre otros métodos de codificación cuantitativa de incorporar información de las distancias entre estados, pesando cambios de acuerdo a diferencias entre los valores de la media de cada taxa. Por otra parte, Garcia-Cruz y Sosa (2006) evaluaron la eficacia de algunos métodos de codificación de caracteres continuos, entre los que se encontraba el de gap-weighting y cuatro más (gap-coding, simple-gap, ANOVA/MRT y un método arbitrario), con base a cuatro criterios que están relacionados con la precisión filogenética: igual número de árboles parsimoniosos, número de caracteres informativos, señal filogenética, número de ramas soportadas por Bootstrap. Los resultados obtenidos demuestran que el método que incluyó mayor información filogenética significativa del grupo de estudio

fue el método de gap-weighting.

El problema práctico de este método, es que por ejemplo, para una matriz de taxones de 35 y 40 caracteres, se requieren muchos cálculos, ya que la fórmula de gap-weighting deberá aplicarse a 1400 estados de carácter. Para resolver este problema, se utilizó la función GapW (Bardin no publicado) que transforma los datos a una resolución máxima de 65,000 estados de carácter, empleando el programa R versión 3.0.1 como plataforma. El producto final es un archivo listo para utilizarse en el programa elegido, y así realizar el análisis correspondiente, para este caso se eligió el formato de archivo Nexus (.nex) que reconoce Winclada ver 1.00.08. El número máximo de estados de carácter se definió en 3 (0, 1 y 2). Los valores obtenidos al aplicar el método de gap-weighting se codificaron de acuerdo al código IUPAC, que emplea los números 0-9 para los mismos estados de carácter (10 en total), y las letras A-V para los estados de carácter del 11-31.

Los 8 caracteres cuantitativos seleccionados fueron los siguientes: **31.** Largo del filamento, **32.** Largo de la antera, **33.** Largo del pistilodio, **34.** Largo de los lóbulos del pistilodio, **35.** Largo del ovario, **36.** Largo del estaminodio, **37.** Largo del fruto y **38.** Largo de la semilla. Los datos (mediciones) primero fueron transformados a  $\log(x+1)$ , para que las varianzas de los grupos fuera igual a cero (homocedasticidad), requisito que todas las variables seleccionadas cumplieron.

#### Análisis cladístico

La matriz de caracteres morfológicos se elaboró utilizando el programa Winclada ver. 1.00.08 (Nixón, 1999-2002). Los taxa que presentaron más de un estado de carácter fueron codificados como polimórficos. Los estados de carácter faltantes fueron representados con un signo de pregunta (?), esto se refiere a que la información (forma, medida, color, etc.) de dicho estado de carácter no se pudo obtener del material disponible. Por otra parte cuando un carácter no estaba presente en un taxón, el estado de carácter se representó con un guion corto (-), lo cual nos indica que el estado de carácter no aplica para dicho taxón.

Se utilizó parsimonia de Fitch para los caracteres cualitativos, tratados como no aditivos y desordenados, donde cada estado puede derivarse de cualquier otro y en cualquier secuencia, contabilizando como máximo un paso por transformación (Fitch, 1971). Para los caracteres cuantitativos, se utilizó la parsimonia de Farris, tratados aditivamente y ordenados, donde se contabiliza un paso para cada transformación adyacente, en caso de transformaciones no adyacentes, el número de

---

pasos corresponde a la suma de las transformaciones (Farris, 1970), lo cual para el caso de los caracteres cuantitativos es más parsimonioso pensar que el estado de carácter evolucionó de algo pequeño a algo grande o viceversa.

La búsqueda de los árboles más parsimoniosos se realizó en el programa TNT sin límite de taxa (Goloboff *et al.*, 2000), para lo cual la matriz elaborada en Winclada se salvó en formato NONA, indicando una memoria total de 10000 árboles. Se utilizó una búsqueda tradicional o heurística (15-200 taxones), con 500 replicas por búsqueda, y posterior reajuste de las ramas con el algoritmo TBR (Tree Bisection Reconnection), guardando 10 árboles por réplica. Una vez completada la búsqueda se guardó todos los árboles obtenidos, y posteriormente se visualizaron y editaron en Winclada. A cada árbol obtenido se le calculó la longitud (L), la homoplasia se evaluó con el índice de consistencia (IC) (Kluge y Farris, 1969) y el índice de retención (IR) (Farris, 1989). Se realizó un análisis de consenso estricto para evaluar los puntos de acuerdo entre todas las topologías de los diferentes árboles fundamentales obtenidos. El soporte estadístico de las ramas ( $50\% \geq$ ), fue obtenido a partir de un análisis de Bootstrap (Felsenstein, 1985), con 100 repeticiones (Gelli de Faría *et al.*, 2004).

### **2.2.2. Análisis filogenético del complejo *H. glomerata***

#### Selección de especies

Además de las diez especies del complejo *H. glomerata* (especies con inflorescencia lateral) que fueron incluidas en el análisis filogenético del género, se agregaron para este análisis otras especies (del género), como grupo externo. La selección del grupo externo estuvo determinado por los resultados obtenidos del primer análisis, de modo que se tuviera especies cercanas y lejanas filogenéticamente al complejo. Para este análisis se utilizó juego de caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos, y adicionalmente, se incluyeron caracteres anatómicos foliares que se consideraron filogenéticamente informativos, esto a través del estudio anatómico foliar de las especies del complejo *H. glomerata*.

#### Estudio anatómico foliar del complejo *H. glomerata*

Los cortes anatómicos se realizaron en el Instituto de Biología de la UNAM, bajo la asesoría de la Dra. Tereza Terrezas. Se aplicaron dos metodologías para los cortes anatómicos foliares. En el primero de ellos los cortes fueron realizados manualmente a partir de material fijado en FAA (ácido acético glacial, formol, alcohol 95% y agua

destilada). La segunda metodología, incluyó la realización de cortes con micrótopo de material incluido en parafina. En ambos casos se buscó observar la vista transversal y paradermal de la lámina foliar.

Para los cortes manuales procedimos de la siguiente manera: en el caso de los cortes transversales se realizaron "a mano alzada", utilizando un filo comercial, luego los cortes obtenidos se deshidrataron en una serie de alcoholes (alcohol etílico) al 50, 70, 96 y 99 %, enseguida se tiñeron, utilizando primero safranina y luego verde rápido, en ambos casos se eliminó el exceso de colorante con alcohol etílico (50, 70 y 90%), y finalmente se dejan reposar en xilol por un día; en el caso de los cortes paradermales (epidermis adaxial y abaxial), se realizaron pequeños cortes de las hojas de 5 x 5 mm y se pusieron en solución de Jeffrey, cuyos componentes son óxido crómico ( $\text{CrO}_3$ ), ácido nítrico ( $\text{HNO}_3$ ) y agua destilada, aproximadamente por un día, para macerar los tejidos internos, y poder desprender fácilmente las epidermis. Finalmente en la epidermis desprendida se elimina el exceso de solución con cloro (10, 50, 75 %) y se tiñe siguiendo la metodología anterior. Ya con los cortes teñidos, en ambos casos, se procedió al montaje de los mismos en los portaobjetos, utilizando resina sintética marca Hylcel.

La segunda metodología: 1) primero se depositaron trozos pequeños de la región central de la hoja en canastillas de plástico y se depositaron en un recipiente con etilendiamina para suavizar los tejidos por casi una semana; 2) utilizando un cambiador automático Leica (TP1020) las muestras se deshidrataron por espacio de 12 horas con alcohol terbutílico (TBA: 10%-100%); 3) los trozos foliares se depositaron primero en una mezcla de 40% de histoparafina (Paramex) y 60% de aceite vegetal, luego se colocaron en cassetes de inclusión (moldes) en posición transversal y paradermal, y se les agregó histoparafina al 100% con punto de fusión de 56-58 °C, se esperó que endurezca la parafina, y luego se refrigeraron por un día; 4) se retiró la parafina dura y seca de los moldes, y se realizaron los cortes, con un espesor de 12 ó 14  $\mu\text{m}$  utilizando un micrótopo de rotación Leica RM2125RT; 5) se montaron los cortes realizados en los portaobjetos, utilizando adhesivo de Haup; 6) se eliminó el exceso de parafina de los cortes en un tren ascendente de alcohol etílico de 100-50 % (20 minutos en cada grado), luego se tiñó con safranina acuosa por una hora y azul rápido por 20 segundos, en ambos casos se eliminó el exceso de colorante, para finalmente dejarlos en xilol por 30 minutos; 7) una vez montados y teñidos los cortes, se colocaron cubreobjetos utilizando resina sintética marca Hylcel, para poder observarlos en el microscopio.

---

Finalmente con la observación de los cortes en el microscopio y el análisis de las imágenes tomadas con un microscopio Olympus BX41 adaptado a un analizador de imágenes (Image Pro-plus versión 6.1, Media Cybernetics 2006), se seleccionaron algunos caracteres informativos, para incluir en el análisis filogenético del complejo de especies con inflorescencia lateral.

#### Selección de caracteres morfológicos

Debido a que existe una similitud morfológica floral a simple vista entre las especies del complejo *H. glomerata*, se consideró importante adicionar, a los caracteres cualitativos y cuantitativos, ya seleccionados en el análisis a nivel genérico, nuevos caracteres cuantitativos florales, para ampliar la variación morfológica cuantitativa floral, junto con los caracteres vegetativos y los demás caracteres reproductivos. Por otra parte, algunos caracteres utilizados en el análisis anterior no fueron empleados en este análisis, debido a que no presentaban variación entre las especies analizadas.

Se consideraron los mismos criterios de selección de caracteres morfológicos, que se mencionó para el análisis filogenético del género, incluyendo la policarpiá de las plantas. Para la obtención de los caracteres cuantitativos morfológicos adicionales se midió material de herbario usando una regla milimétrica. Para aquellas estructuras demasiado pequeñas, como sépalos, pétalos, estambres, pistilodio, ovario, estaminodio, semillas, etc., se realizaron disecciones de las flores y/o frutos, a través de la rehidratación del material herborizado, para así ablandar los tejidos florales, de modo que las flores y sus partes sean fácilmente manipulados. La rehidratación de las flores, se realizó depositándolas en un vaso de precipitado con agua, y calentando el líquido en un horno de microondas en un tiempo máximo de dos minutos. Para la disección de las flores, se utilizó un microscopio estereoscópico Zeiss, pinzas, agujas y una caja de Petri con un papel milimétrico adherido en la parte posterior. Todas las estructuras fueron medidas en milímetros, tomando como referencia el patrón milimétrico del papel adherido a la caja de Petri. A partir de las medidas obtenidas se realizó una base de datos de cada especie y los caracteres medidos, para su posterior codificación y análisis.

Se seleccionaron un total de 61 caracteres morfológicos, de los cuales 8 son vegetativos (hoja, espinas, roseta, etc.) y 53 son florales o reproductivos (inflorescencia, ramas, flores, frutos, ect.). De estos 61 caracteres, 22 son cualitativos

(posición, colores, orientación, etc.) y 39 cuantitativos (dimensiones). Los caracteres cualitativos ya estaban codificados, sin embargo para algunos caracteres se eliminaron estados de carácter que no estaban presentes en las especies del complejo *H. glomerata* y el grupo externo seleccionado. Los caracteres cuantitativos se codificaron con el método de gap-weighting, con un máximo de tres estados siguiendo los pasos anteriormente mencionados, sin embargo de los 39 caracteres cuantitativos seleccionados, seis caracteres no cumplieron el principio de homocedacidad, por lo que fueron descartados en el análisis. De este modo, la cantidad de caracteres se redujo a 33: 3 vegetativos, 28 florales (13 masculinos y 15 femeninos), y 2 anatómicos foliares. Por lo tanto, el número final de caracteres para este análisis fue de 55.

A continuación se enlista los caracteres cualitativos seleccionados para el análisis filogenético del complejo *H. glomerata*, así como su codificación. El programa Winclada toma el primer carácter con el número cero:

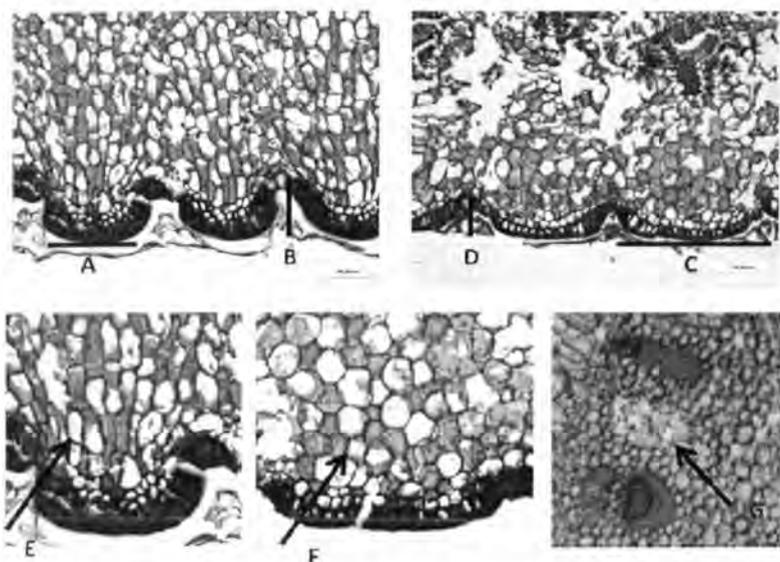
0. **Tamaño de la roseta:** Codificación: rosetas pequeñas: menos de 40 cm largo de la hoja (0), rosetas grandes: más de 50 cm largo de la hoja (1).
1. **Número de hojas:** Codificación: paucifolias: máximo de 30 hojas (0), multifolias: más de 40 hojas (1).
2. **Tallo de la roseta:** acaulescente (0), caulescente (1).
3. **Producción de nuevas rosetas:** Codificación: estolonífera (0), cespitosa (1).
4. **Margen de la hoja:** espinoso (0), finamente serrado (1).
5. **Indumento en la superficie adaxial foliar:** Codificación: glabra (0), esparcidamente lepidota (1), densamente lepidota (2).
6. **Patrón de crecimiento:** Codificación: simpodial estricto (0), simpodial con floración precoz (1) pseudomonopodial (2).
7. **Tipo de indumento en la inflorescencia:** Codificación: tomentoso-viloso (0), tomentuloso (1), pubescente (2), glabro (3).

- 
- 8. Relación largo del pedúnculo-largo total de las hojas masculino:**  
Codificación: pedúnculo más corto o igual que las hojas (0), pedúnculo mucho más largo que las hojas (1).
- 9. Relación largo del pedúnculo-largo total de las hojas femenino:**  
Codificación: pedúnculo más corto o igual que las hojas (0), pedúnculo mucho más largo que las hojas (1).
- 10. Diferenciación vaina-lámina de las brácteas del pedúnculo:** Codificación: vaina y lámina continuas (0), vaina y lámina diferenciadas (1).
- 11. Ramificación del eje central:** Codificación: 1-dividida (0), 2-dividida (1), 3-dividida (2).
- 12. Densidad de ramas en el eje central (numero/longitud):** Codificación: pauciramias: al menos 15 ramas en 1 m o menos del eje central (0), multiramias: más de 30 ramas en un 1 ó menos del eje central (1).
- 13. Proporción largo de las ramas primarias-largo de los entrenudos del eje central:** Codificación: las ramas más cortas o subigualando los entrenudos (0), las ramas al menos dos veces más largas que los entrenudos (1).
- 14. Proporción diámetro del eje central/diámetro del raquis:** Codificación: diámetro de la rama principal igual o mayor que la mitad del diámetro del eje central (0), diámetro del raquis de la rama primaria la mitad o menos que el diámetro del eje central (1).
- 15. Relación largo del pedicelo de la rama-brácteas primarias:** Codificación: más corto o igual (0), más largo (1).
- 16. Color de los sépalos:** Codificación: verdes (0), pardos/rojizos (1).
- 17. Color de los pétalos:** Codificación: blanco (0), verde (1).
- 18. Color del pistilodio:** Codificación: verde (0), rojizo/rosado (1), blanco (2).

19. **Color del ovario:** Codificación: verde (0), rojizo/rosado (1), blanco (2).

20. **Organización del mesófilo:** Codificación: solo esponjoso (0), esponjoso y en palizada (1). (Figura 2.1).

21. **Aerénquima entre los haces vasculares:** Codificación: presente (0), ausente (1). (Figura 2.1).



**Figura 2.1.** Caracteres anatómicos utilizados en el análisis filogenético del complejo *H. glomerata*. Cuantitativos: Largo horizontal de los valles epidermis abaxial: A y C; Largo vertical de las crestas epidermis abaxial: B y D. Cualitativos: Forma de las células parénquima empalizada: E=oblongas, F=globulares; Aerénquima entre haces vasculares (G). Fotos Dra. Teresa Terrazas

Los caracteres cuantitativos seleccionados fueron los siguientes: (22) Largo de la lámina foliar; (23) Ancho basal de la lámina foliar; (24) Ancho en la parte media de la lámina foliar; (25) Diámetro del pedúnculo en la base masculina; (26) Largo de la rama primaria masculina; (27) Largo de la flor masculina; (28) Largo de la bráctea floral masculina; (29) Ancho de la bráctea floral masculina; (30) Largo del sépalo masculina; (31) Ancho del sépalo masculina; (32) Largo del pétalo masculina; (33) Ancho del pétalo masculina; (34) Largo del filamento; (35) Largo de la antera; (36) Largo del pistilodio; (37) Largo de los lóbulos del pistilodio; (38) Diámetro del pedúnculo en la base femenina; (39) Largo de la rama primaria femenina; (40) Largo de la flor femenina; (41) Largo de la bráctea floral femenina; (42) Ancho de la bráctea floral femenina; (43) Largo del sépalo femenina; (44) Ancho del sépalo femenina; (45) Largo

del pétalo femenina; **(46)** Ancho del pétalo femenina; **(47)** Largo del ovario; **(48)** Largo de los lóbulos del estigma; **(49)** Largo del estaminodio; **(50)** Largo del fruto; **(51)** Largo de la semilla; **(52)** Largo de la cauda de la semilla; **(53)** Ancho de los valles en la epidermis abaxial (Figura 1.1 ); **(54)** Largo de los crestas en la epidermis abaxial (Figura 1.1)

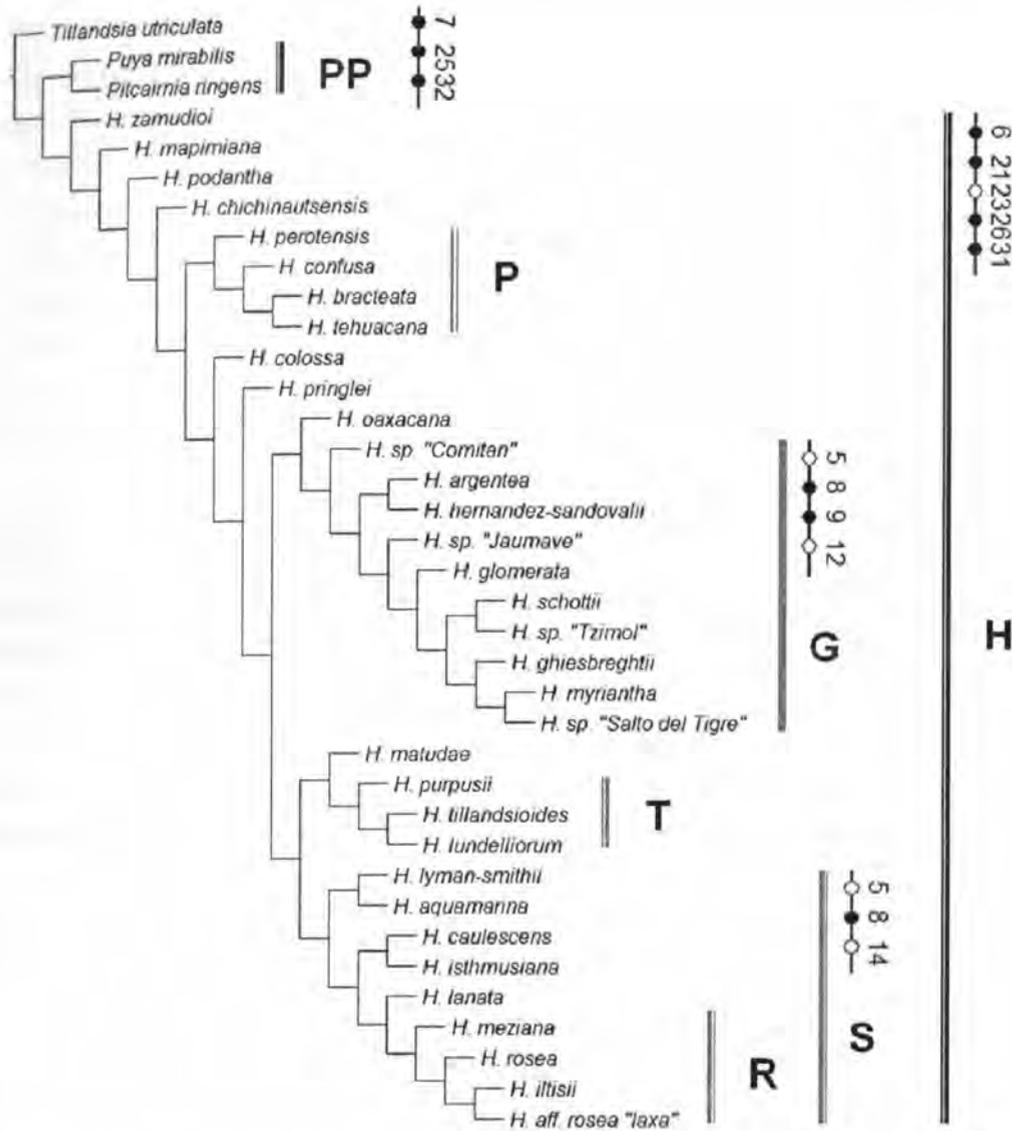
### Análisis cladístico

De igual forma que en el análisis del género, la matriz se elaboró utilizando el programa Winclada, y el análisis cladístico se realizó en el programa TNT sin límite de taxa, siguiendo los pasos ya mencionados. Se utilizó una búsqueda exacta o enumeración implícita (menos de 15 taxones). Se tomaron en cuenta los mismos parámetros (parsimonia de Fitch y de Farris) e índices (IC, IR), mencionados en el análisis filogenético del género. Asimismo se realizó un análisis de consenso estricto y un análisis de Bootstrap, con 1000 repeticiones.

## **2.3. RESULTADOS**

### **2.3.1. Filogenia de *Hechtia***

La matriz comprendió 37 taxones, 34 especies del género *Hechtia* (10 del complejo *Hechtia glomerata*), y tres especies como grupo externo (*Tillandsia utriculata*, *Pitcairnia ringens* y *Puya mirabilis*), con un total de 39 caracteres (Anexo 1). El análisis produjo 124 árboles igualmente parsimoniosos (L=181, CI = 31, RI = 63). La hipótesis filogenética seleccionada, considerada como la que mejor representa las relaciones entre los taxones (Figura 2.2), muestra a todas las especies de *Hechtia* en mismo clado (H), por lo tanto se sugiere que el género es monofiletico. La monofilia del género esta soportada por cuatro sinapomorfias: carácter 6 (sexo de la planta), carácter 21 (fragancia floral), carácter 26 (presencia del estilo) y carácter 31 (largo del filamento). A la luz de la evidencia analizada, el género está definido filogenéticamente por los caracteres morfológicos: condición dioica de las especies, fragancia floral (ambos sexos), estilo prácticamente ausente en las flores femeninas, y reducido tamaño de los filamentos. El grupo hermano del género, está representado por el clado (PP) conformado por las especies de la subfamilias Puyoideae (*Puya mirabilis*) y Pitcairnioideae s. str. (*Pitcairnia ringens*), cuyas sinapomorfias son el carácter 7 (tipo de inflorescencia: racimo), carácter 25 (posición del ovario: ínfero) y el carácter 32 (largo de la antera: 10-13 mm de largo).



**Figura 2.2.** Uno de los 124 árboles mas parsimoniosos, encontrados en las relaciones filogenéticas en *Hechtia* (L=181, CI= 31, RI= 63), utilizando caracteres morfológicos. El clado que incluye a todo el género es indicado con la letra H. El clado hermano del género es señalado con las letras PP. Las especies del complejo *H. glomerata* se encuentran el clado G. Otros clados sugeridos como monofilético son indicados con las letras P, T, S y R. Los números por arriba de los círculos son los caracteres. Los círculos claros indican homoplasias, mientras los negros son sinapomorfias.

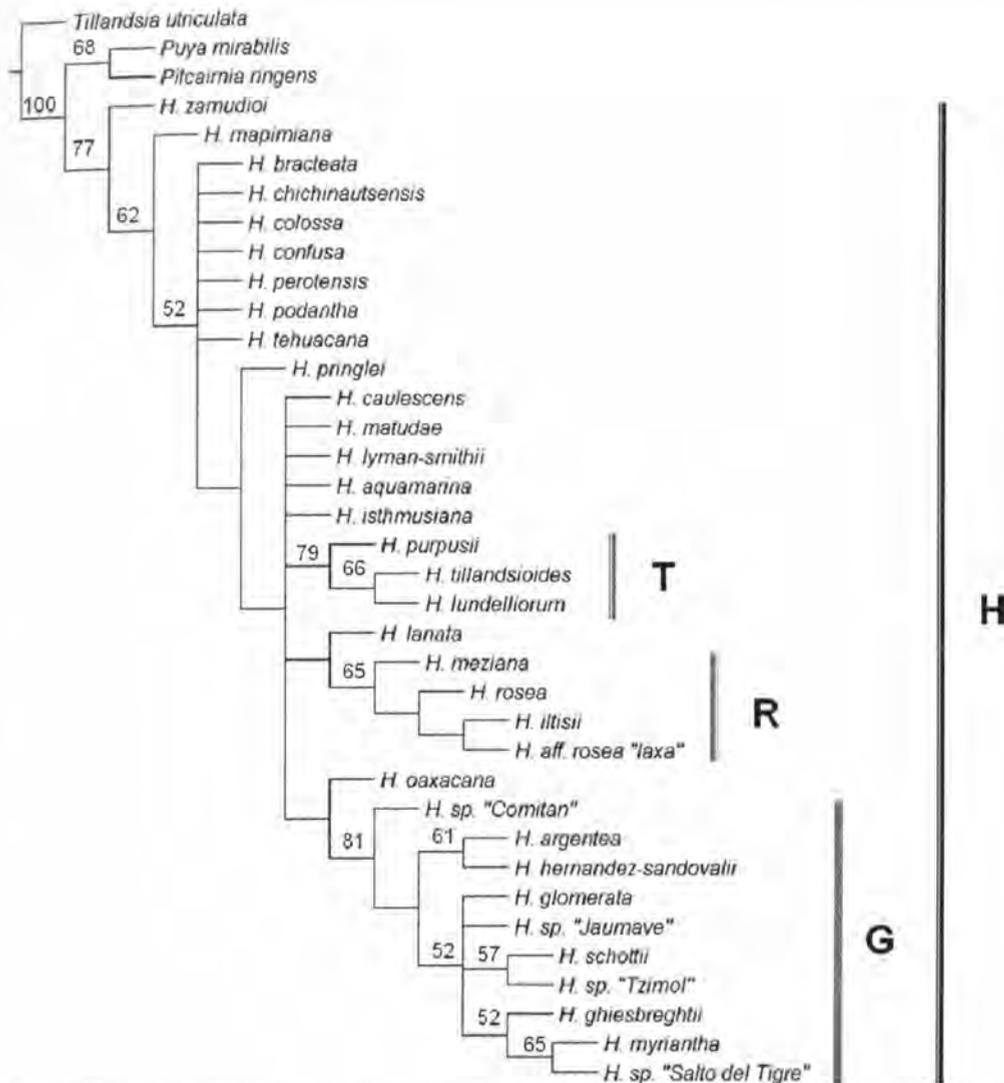
Por otra parte, dentro de *Hechtia* se puede apreciar la conformación de clados que se sugieren como grupos monofiléticos, debido a la sinapomorfia (s) que comparten, y/o los caracteres únicos que presentan las especies (Figura 2.2). El primero de ellos no

---

presenta caracteres sinapomórficos (clado P), e incluye cuatro especies (*H. perotensis*, *H. confusa*, *H. bracteata* y *H. tehuacana*), que comparten algunos caracteres morfológicos como: ramas condensadas igual o más cortas que las brácteas primarias, hojas por lo general erectas y semillas redondeadas. El segundo clado está conformado por las especies con inflorescencia lateral en el clado G (grupo de estudio), cuyas sinapomorfias son el carácter 8 (patrón de crecimiento), con el estado de carácter pseudomonopodial, y el carácter 9 (indumento en la inflorescencia), con el estado de carácter tomentoso-viloso. El clado que incluye a las especies con inflorescencia lateral tiene como especie hermana a *H. oaxacana*, que si bien no presentan inflorescencia lateral, tiene ciertas características similares a las especies del complejo *H. glomerata*, como son el indumento en la inflorescencia y flores aglomeradas en la ramas primarias (plantas femeninas).

Las especies con espinas diminutamente serradas en el margen de las hojas (*H. tillandsioides*, *H. lundelliorum* y *H. purpusii*), conforman otro grupo monofilético (T), aquí denominado complejo *H. tillandsioides*, pero ningún carácter sinapomórfico lo soporta. El último clado, es el S, el cual tiene como sinapomorfia el carácter 8 (patrón de crecimiento), con el estado de carácter simpodial con floración "precoz". Por otra parte, las especies incluidas en el clado S, presentan caracteres adicionales que no son únicos para todas ellas, (rosetas pequeñas: *H. confusa*, caulescencia: *H. purpusii*), pero si para algunas de ellas, específicamente las especies del clado indicado con la letra R (*H. meziana*, *H. rosea*, *H. aff. rosea "laxa"* y *H. iltisii*), que tienen inflorescencias y flores con tonalidades rojas, el cual podría sugerirse como un grupo monofilético dentro del clado S, aquí denominado complejo *H. rosea*.

La filogenia obtenida, presenta cierta estructura con respecto a un carácter: el patrón de crecimiento, de la siguiente forma. De la base en "escalera" (*H. zamudioi*, *H. mapimiana*, especies complejo *H. podantha* y *H. pringlei*) se presenta el patrón de crecimiento simpodial estricto (inflorescencias centrales en rosetas maduras), luego el cladograma se ramifica en dos grandes clados: el primero donde se ubican *H. oaxacana* (simpodial estricto) y las especies del complejo *H. glomerata*, que presentan el patrón pseudomonopodial, y el segundo donde están los clados de las especies del complejo *H. tillandsioides* y la especie *H. matudae* (ambos simpodial estricto), y las especies con el patrón simpodial con floración precoz, que incluye al complejo *H. rosea*.



**Figura 2.3.** Árbol de consenso estricto de las relaciones filogenéticas del género *Hechtia*, calculado a partir de los 141 árboles más parsimoniosos, utilizando caracteres morfológicos (L=181, CI= 31, RI= 63). Los clados indicados con la letra H (género), G (complejo *H. glomerata*), T (espinas diminutamente serradas) y R (flores rojas), se conservan. Los números por arriba de las ramas son el soporte estadístico (bootstrap: 100 repeticiones).

El árbol de consenso estricto (Figura 2.3), rescata la monofilia del género (clado H), del complejo *H. glomerata* (clado G), de las especies con espinas diminutamente serradas (T) y del grupo con flores rojas (R). Sin embargo, las relaciones entre los clados G, T y R son poco claras y se presentan como una politomía. La especie hermana del complejo *H. glomerata* es *H. oaxacana*. Los valores de bootstrap (100 repeticiones) (Figura 1.3), arroja un apoyo del 100% al clado que contiene las

subfamilias Puyoideae, Pitcairnioideae y Hechtioideae, y un 68% a la relación de *Puya mirabilis* y *Pitcairnia ringens*. El clado que incluye todas las especies del género *Hechtia* recibe un apoyo del 77%, el clado de las especies del género excepto *H. zamudioi* un 62 %, y el clado de las especies del género excepto *H. zamudioi* y *H. mapimiana* un 52%. Mientras el clado del complejo *H. tillandsioides* recibe un apoyo del 79% y la relación entre *H. tillandsioides* y *H. lundelliorum* un 66%. La relación filogenética entre las especies con flores rojas tiene un apoyo estadístico del 65%, y el complejo *H. glomerata* del 81%. Las relaciones internas del complejo también reciben un apoyo por arriba del 50% (p.e. *H. argentea* y *H. hernandez-sandovalii*: 61%; *H. schottii* y *H. sp. Tzimol*: 57%; *H. myriantha* y *H. sp. Salto del Tigre*: 65%).

### 2.3.2. Filogenia complejo *H. glomerata*

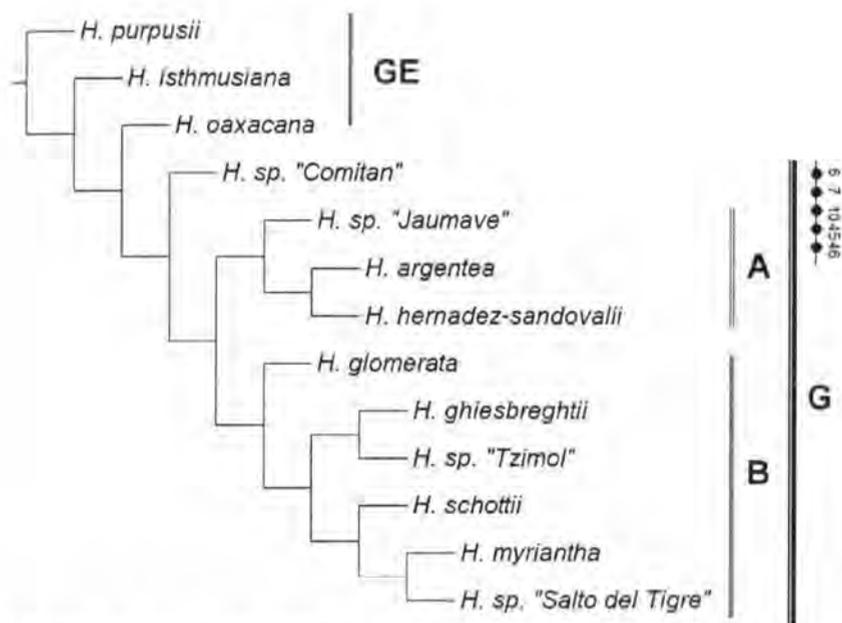
#### Análisis filogenético

La matriz comprendió 13 taxones, 10 del complejo de especies con inflorescencia lateral y tres especies como grupo externo (*H. oaxacana*, *H. isthmusiana* y *H. purpusii*), con un total de 55 caracteres (Anexo 2). El grupo externo se seleccionó, con base a la filogenia obtenida en el análisis del género, donde *H. oaxacana* es la especie más cercana filogenéticamente al complejo, mientras *H. purpusii* y *H. isthmusiana* son especies del clado hermano de donde se localiza el complejo. Como consecuencia se incluyó en el análisis especies con los tres patrones de crecimiento: PMP= complejo *H. glomerata*; SSP= *H. oaxacana* y *H. purpusii*; SPFP= *H. isthmusiana*. El análisis filogenético encontró cuatro árboles más parsimoniosos (L=162, CI = 51, RI =46) (Figura 2.4).

La hipótesis filogenética obtenida, presenta al complejo *H. glomerata* como un grupo monofilético (G). De nueva cuenta el patrón de crecimiento (pseudomonopodial) y el indumento en la inflorescencia (tomentoso-viloso) son sinapormorficos para el complejo, además de tres caracteres: las vainas no diferenciadas del escapo (triangulares), el largo y el ancho del pétalo femenina. Por otra parte, *H. oaxacana* sigue siendo la especie más cercana filogenéticamente al complejo, con respecto a las otras dos especies incluidas como grupo externo (GE).

Dentro del complejo, *Hechtia sp.* "Comitán es la especie hermana del resto de las especies incluidas en el análisis. Asimismo, se observa la formación de dos clados, en el clado A se encuentran las especies donde las flores por lo general están densamente dispuestas en las ramas y éstas pueden ser cortas (2-15 cm) (*Hechtia sp.*

"Jaumave", *H. hernandez-sandovalii* y *H. argentea*), y en el clado B las especies donde las flores pueden estar laxamente dispuestas en las ramas (por lo general hacia el ápice de las ramas primarias) y éstas pueden ser largas (16-30 cm o más) (*H. myriantha*, *H. schottii*, *H. ghiesbreghtii*, y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre"). La excepción a la regla, en el clado B es la especie *H. glomerata*, que presenta por lo general ramas cortas y flores condensadas.

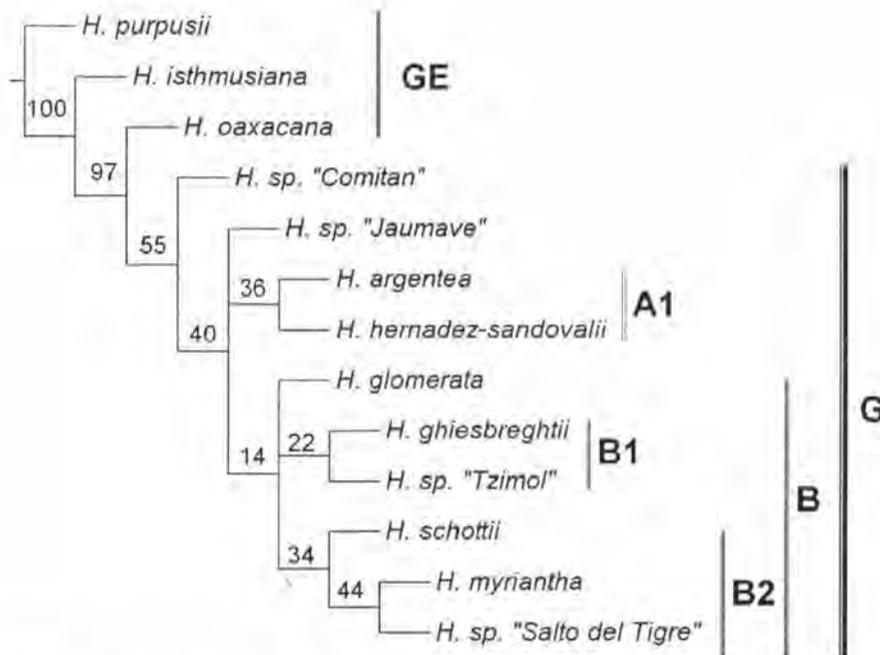


**Figura 2.4.** Uno de los cuatro árboles más parsimoniosos encontrados en las relaciones filogenéticas del complejo *H. glomerata* (L=162, CI = 51, RI =46), utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares. Las letras indican los clados dentro del complejo y el grupo externo (GE). Los números por arriba de los círculos son los caracteres. Los círculos negros indican sinapomorfias.

Además, del largo de las ramas y la disposición de las flores, hay otros caracteres que relacionan a las especies en los clados. Por ejemplo, en el clado A (*H. hernandez-sandovalii*, *H. argentea* y *Hechtia* sp. "Jaumave"), poseen flores de gran tamaño, y por consiguiente también verticilos florales, como es el caso particular de *H. hernandez-sandovalii* y *H. argentea* que presentan las brácteas florales femeninas más grandes dentro del complejo. La relación entre *H. schottii*, *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" y *H. myriantha*, está dada por la presencia de rosetas robustas (80-100 cm de diámetro) e inflorescencias profusamente ramificadas (3-dividida).

Anatómicamente, las especies del clado A (sin incluir a *H. argentea* de la que no se

obtuvo cortes anatómicos), presentan células del mesófilo sólo esponjoso, y una epidermis abaxial con crestas ligeramente estrechas y valles altos, y las del clado B (sin incluir a *Hechtia* sp. "Tzimol" de la que no se obtuvo cortes anatómicos), poseen células del mesófilo solo esponjoso, con crestas ligeramente anchas y valles de poca altura. Los casos, excepcionales son: *H. schottii* que aunque las crestas y los valles son más similares a las especies del clado B, sus células del mesófilo son esponjosas y en palizada; y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" cuyas células del mesófilo son esponjosas y en palizada, con crestas estrechas y valles altos. Las células del mesófilo esponjosas y en palizada en el complejo, están presentes en *Hechtia* sp. "Comitán", lo que sugiere que ese carácter es plesiomórfico para las dos últimas especies mencionadas.



**Figura 2.5.** Árbol de consenso estricto de las relaciones filogenéticas del complejo *H. glomerata* (L=162, CI = 51, RI =46), calculado a partir de los cuatro árboles más parsimoniosos, utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares. Las letras indican los clados dentro del complejo y el grupo externo (GE). Los números por arriba de las ramas son el soporte estadístico (bootstrap: 1000 repeticiones).

El árbol de consenso estricto (Figura 2.5), conserva la monofilia del complejo (G). Las relaciones internas se presentan en general como una politomía, entre las especies del clado A (que no se conserva) y las del clado B (que sí se conserva), y a su vez en el clado B, también se presenta una politomía entre los clados de las especies de

ramas largas y flores laxas. De este modo, las relaciones de parentesco entre las especies del clado A, entre las especies del clado B, y entre los clados A-B, no están del todo resueltas. Sin embargo, algunas relaciones entre las especies del complejo se mantienen: *H. hernandez-sandovalii* y *H. argentea* (A1), *H. ghiesbreghtii* y *Hechtia* sp. "Tzimol" (B1), y *H. schotii*, *H. myriantha* y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" (B2).

El apoyo estadístico de los clados a partir del análisis bootstrap (1000 repeticiones) nos da para el clado que incluye al complejo *H. glomerata*, *H. isthmusiana* y *H. oaxacana* un apoyo del 100%, para el clado que incluye al complejo y *H. oaxacana* un apoyo del 97%, y el clado que incluye solo las especies del complejo recibe un soporte del 55%. Las relaciones internas reciben un apoyo por debajo del 50% o cercano a este. El clado que incluye a las especies de los clados A y B, tiene un apoyo del 40%, y el clado B un 14%. Las relaciones que se mantienen (ya mencionadas), tienen el siguiente soporte: A1 (36%), B1 (22%), B2 (34%). Finalmente la relación entre *H. myriantha* y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" presenta un soporte del 44%.

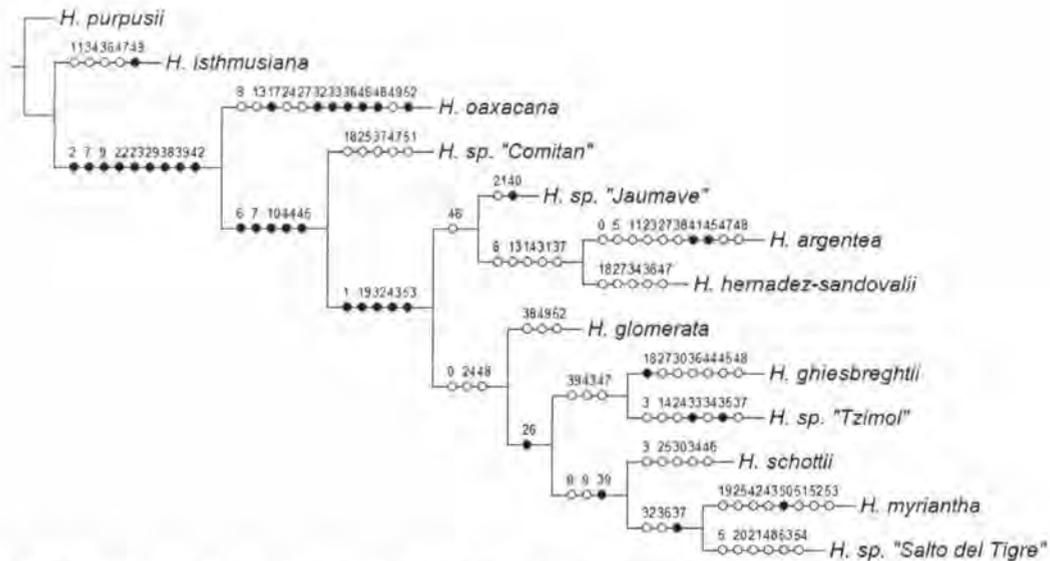
#### Evolución de caracteres femeninos y masculinos

El clado que incluye a *H. oaxacana* y el complejo *H. glomerata*, está definido por nueve caracteres sinapomórficos, tres cualitativos: 2 (tallo de la roseta), 7 (tipo de indumento en la roseta), y 9 (relación largo del pedúnculo-largo total de las hojas); y seis cuantitativos: 22 (largo de lámina foliar), 23 (ancho basal de la lámina foliar), 29 (ancho de la bráctea floral masculina), 38 (diámetro del pedúnculo en la base femenina), 39 (largo de la rama primaria femenina), 42 (ancho de la bráctea floral femenina).

Las relaciones internas del complejo *H. glomerata*, están dadas en una proporción relativamente mayor por los caracteres cuantitativos más que por los cualitativos, y en este aspecto, dado que los caracteres cuantitativos se seleccionaron para plantas femeninas y masculinas, los caracteres femeninos (sinapomorfias) que definen los clados (Figura 2.6) son cinco: 19 (color del ovario), 39 (largo de la rama), 43 (largo del sépalo), 44 (ancho del sépalo) y 45 (largo del pétalo); y 3 caracteres masculinos: 26 (largo de la rama primaria), 32 (largo del pétalo) y 37 (largo de los lóbulos del pistilodio). Dos caracteres exclusivos para un sexo fueron sinapomórficos (el carácter 19 para las plantas femeninas y el carácter 37 para las plantas masculinas).

Tres caracteres cualitativos fueron sinapomórficos en el complejo: 6 (patrón de

crecimiento), 7 (tipo de indumento en la inflorescencia), 10 (diferenciación vaina-lámina de las brácteas del pedúnculo); un carácter vegetativo 1 (número de hojas); y un carácter anatómico: 53 (largo de las crestas en la epidermis adaxial).



**Figura 2.6.** Uno de los cuatro árboles más parsimoniosos encontrados en las relaciones filogenéticas del complejo *H. glomerata* (L=162, CI = 51, RI =46), utilizando caracteres morfológicos y anatómicos foliares, donde se muestran los caracteres masculinos y femeninos sinapomórficos (círculos negros sobre las ramas). Las letras indican los clados dentro del complejo y el grupo externo (GE). Los números por arriba de los círculos son los caracteres. Los círculos claros indican homoplasias.

## 1.4. DISCUSIÓN

Givnish *et al.* (2011, 2007) en su estudio filogenético molecular de la familia Bromeliaceae, propone que *Hechtia* es un género monofilético y único miembro de una nueva subfamilia: Hechtioideae. Nuestro análisis filogenético morfológico, también nos sugiere que *Hechtia* es monofilético. Sin embargo, bajo el modelo utilizado (pobre muestreo de especies como grupo externo), era de esperarse que el género resultará monofilético. La inclusión de más taxones como grupo externo, que incluya todas las subfamilias en Bromeliaceae, nos dará mayor confiabilidad a la hipótesis planteada de la monofilia del género con caracteres morfológicos. Las sinapomorfias del género son cuatro: sexo de la planta, fragancia floral, presencia del estilo y largo del filamento. El primero de ellos, se refiere a la condición dioica que todas las especies del género presentan, excepto *H. gayorum* que es poligamodioica, y que no fue incluida en este

estudio. La dioecia de las flores en el género, es un carácter que define a la subfamilia Hechtioideae *sensu* Givnish *et al.*, 2007, cuyo único miembro es *Hechtia*. De este modo, este conjunto de caracteres, definen al género *Hechtia* filogenéticamente, utilizando caracteres morfológicos.

Dentro del género *Hechtia*, se proponen tres grupos monofiléticos. El primero de estos es el complejo *H. glomerata* (Jiménez, 2011), apoyado por las sinapomorfias: patrón pseudomonopodial (inflorescencia lateral) y el indumento tomentoso-viloso en la inflorescencia, y con una distribución que abarca seis regiones biogeográficas *sensu* Morrone (2001): Oriente de América Central, Chiapas, Golfo de México, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental y Altiplano Mexicano. Por lo tanto, se apoya la hipótesis planteada de que la inflorescencia lateral evolucionó una sola vez en el género *Hechtia*, por lo que las especies que presentan este carácter formaron todas y solamente ellas parte de un solo clado (clado G), con un buen apoyo bootstrap del 81%. Las especies con hojas diminutamente serradas (complejo *H. tillandsioides*), incluidas en el clado T, es otro de los grupos monofiléticos, con una distribución biogeográfica en las regiones del Golfo de México, Sierra Madre Oriental y Depresión del Balsas. Aunque el clado T está contenido en el clado que incluye a *H. matudae*, y por lo tanto se podría sugerir como un grupo monofilético debido a que todas las especies incluidas en él comparten el carácter de la textura cartácea de los frutos, este carácter de igual forma lo presentan *H. zamudioi* y *H. mapimiana*, ubicados en distinta posición filogenética. Mientras que el carácter de hojas con espinas diminutamente serradas en el margen es único para las especies ya mencionadas. El último grupo monofilético lo conforman las especies con flores rojas (complejo *H. rosea*, ubicado en el clado R, y con una distribución biogeográfica a lo largo de la región Costa Pacífico Mexicana desde de Chiapas hasta Jalisco.

Las cuatro especies incluidas en el clado P, forman parte del complejo *H. podantha* (Martínez, 2008), definido morfológicamente por presentar ramas condensadas igual o más cortas que las brácteas primarias, hojas por lo general erectas y semillas redondeadas, con una distribución geográfica en zonas altas del centro-sur del país, que abarca las regiones biogeográficas *sensu* Morrone (2001) del Altiplano Mexicano, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur y la Depresión del Balsas. Otras especies con estas características y distribución geográfica son *H. podantha*, *H. chichinautsensis* y *H. colossa*. Sin embargo, estas últimas especies no se ubicaron en el mismo clado que las otras especies del complejo, tal y como se hubiera esperado por los caracteres morfológicos que comparten, por lo tanto y con el juego de

---

caracteres analizados el complejo *sensu* Martínez, 2008 no resultó monofilético. El clado S, no se conserva, aun cuando presentaba un carácter sinapomórfico (patrón de crecimiento), las relaciones de cuatro de las especies incluidas en dicho clado (*H. caulescens*, *H. lyman-smithii*, *H. aquamarina* y *H. isthmusiana*) quedaron poco resultas, y solo *H. lanata* continuó presentando una relación cercana con las especies de flores rojas (clado R).

En el caso particular del indumento en la inflorescencia que fue sinapomórfico para el complejo, cabría someter a prueba la evolución del mismo en el género, incluyendo en el análisis especies con un indumento similar en la inflorescencia pero que no presenten inflorescencia lateral, tal como puede ser *H. lepidophylla* I. Ramírez, descrita hace unos años atrás (Ramírez, 2008) y con una distribución en el estado de Querétaro, o las especies del grupo de *H. texensis* S. Watson, que incluye *H. texensis*, *H. scariosa* L. B. Sm., *H. zacatecae* L. B. Sm. y *H. elliptica* L. B. Sm, con una distribución al norte de México (Durango, Nuevo León, Coahuila, Chihuahua, Zacatecas) y en Texas (Estados Unidos de América), y que han sido de complicada delimitación taxonómica: Espejo-Serna *et al.* (2004) proponen como especies válidas a *H. elliptica* y *H. texensis*, mientras que *H. zacatecae* y *H. scariosa* son sinónimos del primero y el segundo, respectivamente; recientemente Burt-Utley *et al.* (2011), sugieren como sinónimos de *H. texensis* a *H. elliptica* y *H. zacatecae*, mientras que *H. scariosa* es propuesta como una especie diferente. La inclusión de estas especies, en el análisis filogenético, pudiera arrojar resultados, donde el indumento en la inflorescencia no sea sinapomórfico, sino homoplásico, tal como lo fue el carácter color blanco en los pétalos que presentan todas las especies del complejo, pero que no es exclusivo de estas, lo que nos indica que este carácter ha evolucionado varias veces y en diferentes linajes, o bien, que se ha retenido y perdido en varias ocasiones (simplesomorfía).

Un aspecto evolutivo importante dentro del género que la filogenia obtenida nos sugiere, tiene que ver con el patrón de crecimiento (Ramírez *et al.*, 2014). Se sugiere que el patrón de crecimiento simpodial estricto (SSP) es ancestral, mientras que el patrón pseudomonopodial (PMP) y el simpodial con floración precoz (SPFP) son derivados en el género. La hipótesis de que el patrón SSP es ancestral, tiene como evidencia biogeográfica la presencia de especies en América Central (*H. guatemalensis*, *H. malvernii* y *H. dichroantha*) con este patrón de crecimiento, y como evidencia filogenética (datos moleculares) la ubicación de estas especies en la base del género (comunicación personal I. Ramírez). Todo esto, concuerda con la

propuesta realizada por Givnish *et al.* (2014) que sugieren que *Hechtia* invadió América Central a través del Canal de Panamá, y de ahí migró hacia México y el sur de Texas (Estados Unidos de América). Es decir, que el ancestro común para todas las especies de *Hechtia* poseía un patrón de crecimiento SSP, tal como lo presenta aun las especies centroamericanas, de ahí derivó al patrón PMP y al SPFP, pero siempre a partir de un ancestro con el patrón SSP: en nuestra filogenia las especies o clados cercanos a los clados que presentan especies con PMP y SPFP, presentan SSP. Asimismo, parece haber una relación biogeográfica de las especies con su patrón de crecimiento, así las especies con el patrón PMP, se distribuyen hacia la vertiente del Golfo de México (desde Honduras hasta Tamaulipas, Mex.), mientras las especies con el patrón SPFP, tienen una distribución hacia la vertiente del Pacífico en México, áreas geográficas donde se han diversificado.

La conformación de dos clados en el complejo *H. glomerata*, uno integrado por especies con inflorescencias profusamente ramificadas, las ramas alargadas con flores laxas a densamente dispuestas (excepto *H. glomerata*), y el otro por especies que poseen inflorescencias poco ramificadas, ramas condensadas con las flores densas a aglomeradas, así como la correspondencia biogeográfica y altitudinal de las especies en los clados, respalda la hipótesis planteada de las relaciones internas en el complejo. Sin embargo, los bajos valores de soporte de los clados obtenidos y de las relaciones entre las especies, así como la posición "errante" de *H. glomerata*, nos dice que la evidencia utilizada, en este caso, la morfología (en gran medida) como una importante fuente de variación, para este grupo no contiene una fuerte señal filogenética.

El caso particular de *H. glomerata* es bastante interesante, porque es la única especie dentro del complejo, que puede presentar "morfos" con caracteres de los dos clados (A y B), es decir individuos con ramas cortas y flores densas, pero también en ocasiones individuos con ramas largas, lo cual nos sugiere, que estos caracteres evolucionaron más de una vez en el complejo: especies clado A y *H. glomerata* en el clado B; y que además son plesiomórficos, dado que el taxón basal del complejo (*Hechtia* sp. "Comitán") también presenta estas características. Por lo tanto, los caracteres de ramas largas y flores laxas son derivados para las especies ya mencionadas. Aunque la posición filogenética de *H. glomerata* la relacionan con las especies de ramas largas, la especie es más similar a las especies del clado con ramas cortas. Es precisamente este polimorfismo, la razón por la cual, durante muchos años se tenía una idea errónea de sus límites específicos, con una distribución desde Texas (USA) hasta Guatemala (Utley y Burt-Utley, 1994; Smith,

---

1974), y aunque en este trabajo se propone con una distribución en los estados de Querétaro e Hidalgo, también se sugiere la posibilidad de que las poblaciones de esta especie representen más de una especie, para lo cual es necesario estudiar toda la variación morfológica de las diferentes poblaciones, lo cual en este estudio no se realizó en su totalidad.

Las relaciones internas del complejo, también sugieren que algunos caracteres evolucionaron más de una vez: indumento blanco-lepidoto en la cara adaxial de la hoja (*H. argentea*: clado A y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre": clado B), ramas cortas y flores aglomeradas (*Hechtia* sp. "Comitán", clado A y *H. glomerata*: clado B), y el hábito rizomatoso (*Hechtia* sp. "Comitán" y *H. glomerata*, *H. schottii* y *Hechtia* sp. "Tzimol": clado B). Las células del mesófilo esponjosas y en palizada en el complejo, están presentes en *Hechtia* sp. "Comitán", lo que sugiere que ese carácter es plesiomórfico para *H. schottii* y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre", en el clado B. Los caracteres anatómicos no son sinapomórficos para ningún clado. La selección de más caracteres anatómicos pueden optimizar el panorama evolutivo de la anatomía foliar en el complejo.

En cuanto a cuestiones biogeográficas, las especies del clado A presentan una clara correspondencia con respecto a su distribución: Sierra Madre Oriental y el Altiplano Mexicano, en el norte de México. Por el contrario, las especies del clado B tienen una distribución más disyunta con taxones hacia el sur y el norte de la república mexicana, sin embargo las especies que se distribuyen hacia el sur, y que conforman subclados dentro del clado B, si presentan una correspondencia biogeográfica, como lo son *H. ghiesbreghtii* y *Hechtia* sp. "Tzimol" en el Golfo de México y Chiapas, así como *H. schottii*, *H. myriantha* y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" en la Península de Yucatán, el Golfo de México y algunas incursiones al Altiplano Mexicano, para el caso de la última especie. Del mismo modo, parece haber una correspondencia con respecto a la altitud donde crecen las especies, y esto tiene que ver con el carácter largo de las ramas, que se comentó anteriormente. Las especies del clado A, de ramas cortas con las flores densamente dispuestas se distribuyen de los 1500-2200 msnm, mientras las del clado B (excepto *H. glomerata*) de ramas largas con flores laxamente dispuestas, se distribuyen de los 0-800 msnm. En resumen, todo parece sugerir que algunos de los caracteres que relacionan a las especies de los clados, han evolucionado acorde a las condiciones ambientales presentes en las regiones biogeográficas donde se distribuyen, es decir regiones con zonas de baja altitud (0-800 msnm) presentan especies con ramas largas y flores laxas, y regiones con zonas de gran altitud (1500-

2200 msnm) presentan especies con ramas cortas y flores aglomeradas, sin embargo hay sus excepciones.

Los caracteres femeninos sinapomórficos definen en mayor medida las relaciones de los clados menos inclusivos: el clado que contiene todas las especies del complejo (44 y 45), y el clado que incluye todas las especies del complejo, excepto *Hechtia* sp. "Comitán" (19 y 43), mientras que los masculinos solamente el último caso, lo cual nos sugiere que los caracteres femeninos definen al complejo con respecto al grupo externo o incluso con otras especies de *Hechtia*, pero no así las relaciones internas; por el contrario, los caracteres masculinos definen en mayor medida las relaciones de los clados más inclusivos: el clado que incluye todas las especies con ramas largas y flores laxas (26) y el clado de la relación entre *H. myriantha* y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" (37), mientras los femeninos solamente el clado que incluye la relación anterior y a *H. schottii* (39), de modo que los caracteres masculinos al definir clado internos, definen especies o grupos de especies dentro del complejo *H. glomerata*. Solamente un carácter vegetativo cualitativo y un carácter anatómico fueron sinapomórficos en el complejo: carácter 1 (número de hojas) y carácter 53 (largo de las crestas en la epidermis adaxial), respectivamente. Ambos caracteres sinapomórficos se localizan en el clado del complejo que no incluye a *Hechtia* sp. "Comitán", definiendo de cierto modo al complejo vegetativa y anatómicamente con respecto al grupo externo.

Estos resultados nos sugieren que no existe una clara variación de los caracteres femeninos con respecto a los masculinos, o viceversa, dentro del complejo, de modo que las relaciones internas estén dadas en mayor medida por algunas de estas. Aunque los caracteres femeninos presentan más sinapomorfias, estas definen clados menos inclusivos, que poco nos dicen de las relaciones internas del complejo; mientras que los caracteres masculinos aunque presentan menos sinapomorfias, definen clados más internos, presentando más relaciones entre especies o grupos de especies, pero esto no está del todo claro y no se puede generalizar. Para ambos casos, los caracteres sinapomórficos fueron escasos, lo cual puede sugerir una reciente diferenciación morfológica de ambos sexos entre las especies. Esto se puede apreciar, en grupos de especies dentro de *Hechtia*: por ejemplo dentro del complejo en estudio, resulta difícil diferenciar las plantas masculinas entre las diferentes especies, ya que son bastantes homogéneas en sus caracteres, mientras que las plantas femeninas por el contrario han adoptado cierta heterogeneidad, que las diferencian entre las especies, como las brácteas florales de gran tamaño de *H. argentea* y *H. hernandez-sandovalii* que las caracterizan de otras especies dentro del

---

complejo; para el caso de las especies con flores rojas, tanto las plantas femeninas como las masculinas, son bastante homogéneas en sus caracteres de modo que es complicado diferenciar las especies en ambos sexos. En algunos grupos las plantas femeninas son más variables que las plantas masculinas, mientras que en otros grupos ambas presentan poca variación.

Cabe mencionar, que el clado que incluye *H. oaxacana* y todas las especies del complejo, presenta un gran número de sinapomorfías (2, 7, 9, 22, 23, 29, 38, 39, 42), lo cual sugiere un grupo monofilético, sin embargo *H. oaxacana* no concuerda con el concepto morfológico y biogeográfico de las especies del complejo *H. glomerata*, y la ausencia de sinapomorfías que definen al complejo en estudio, como es el patrón de crecimiento pseudomonopodial y el indumento tomentoso-viloso, así lo secundan. La inclusión de nuevas especies o caracteres (morfológicos/anatómicos) podrían sugerir nuevas hipótesis que sustenten o refuten las relaciones filogenéticas del complejo *H. glomerata* aquí planteadas.

Finalmente, aunque todos los análisis filogenéticos del género y del complejo, sugieren grupos monofiléticos apoyados además, por diferentes patrones biogeográficos, los bajos soportes estadísticos e índices de consistencia y retención, introducen cierta incertidumbre en las hipótesis monofiléticas. Los caracteres empleados, al menos en este estudio, presentan una débil señal filogenética posiblemente reflejando una radiación reciente del complejo, tal como lo sugiere el concepto unificado de especie (De Queiroz, 1997); posiblemente otras fuentes de información (molecular por ejemplo), podrían darle apoyo a esta hipótesis. Por lo tanto, cada fuente de información es igualmente legítima para ser analizada, ya que cada una representa una fracción de la historia evolutiva, como un rompecabezas en el que al unir las partes se obtiene el todo.

## LITERATURA CITADA

- Arnedo, M. A. (1999). Cladismo, la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. Evolución y filogenia de Arthropoda. Sección I. Conceptos y métodos en el estudio de la filogenia. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, 26, 57-84.
- Burt-Utley, K. y J. F. Utley. (1987). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae). Brittonia, 39 (1), 37-43.

- (1993). Two new species of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) from Western Mexico. *Brittonia*, 45 (3), 219-225.
- Burt-Utley, K., Utley, J. F. y A. García-Mendoza. (2011). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). I. New and noteworthy species of *Hechtia* from Mexico. *Phytoneuron*, 59, 1-17.
- Burt-Utley, K. (2012). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) II. New and noteworthy *Hechtia* species from Oaxaca, México. *Phytoneuron*, 69, 1-14.
- De Luna, E. y B. D. Mishler. (1996). El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59, 131-146.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B. K., Luther, H. E. 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., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2005). Bromeliaceae, Flora de Veracruz, Fascículo 136. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 307 p.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ramírez-Morillo, I. y N. Martínez-Correa. (2007). Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae) de México. *Acta Botánica Mexicana*, 78, 97-109.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2008). Dos nuevas especies de *Hechtia* (Bromeliaceae; Pitcairnioideae) del centro de México. *Acta Botánica Mexicana*, 83, 49-61.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2010a). Bromeliaceae, en: Flora del bajo y de regiones adyacentes, Fascículo 165, Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. (eds.). Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 145 p.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ceja-Romero J. y A. Mendoza-Ruiz. (2012). Neotipificación de *Hechtia lanata* (Bromeliaceae; Hechtioideae), especie endémica de Oaxaca, México. *Botanical Sciences*, 90 (4), 385-388.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenetic: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39, 783-791.
- García-Lara, S. (2013). Sistemática de *Pithecellobium* Mart. sección spicate L. Rico y taxonomía de *P. lanceolatum* (Willd.) Benth. (Leguminosae). Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán. Mérida, Yucatan. 127 p.

- 
- García-Cruz J. y V. Sosa. (2006). Coding Quantitative Character Data for Phylogenetic Analysis: A Comparison of Five Methods. *Systematic Botany*, 31 (2), 302–309.
- Gelli de Faria, A. P., Went, T y G. K. Brown. (2004). Cladistic relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91 (2), 303-319.
- Givnish, T. J., Millam, K. C., Berry, P. E. 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., Barfuss, M. H. J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P. A., Jabally, R. S., Crayn, D. M., Smith, J. C., Winter, K., Brown, G. K., Evans, T. M., Holst, B. K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P. E. 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, 872-895.
- Goloboff, P., Farris S. y K. Nixón. (2000). TNT (Tree analysis using New Technology). Disponible en: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt/> [Acceso 20 de Agosto 2013].
- Google Inc. (2009). Google Earth Disponible en: <http://www.google.com.mx/intl/es/earth> [Acceso 5 de Diciembre 2013].
- Granados, C. (2008). Sistemática del complejo *Tillandsia macdougallii*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico D. F
- Guerrero, J. A., De Luna, E. y C. Sánchez-Hernández. (2003). Morphometrics in the quantification of character state identity for the assessment of primary homology: an analysis of character variation of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 80, 45-55.
- Henderson, A. (2005). The methods of herbarium taxonomy. *Systematic Botany*, 30 (2), 456-459.
- Hornung- Leoni, C. T. & Sosa, V. (2008). Morphological Phylogenetics of *Puya* subgenus *Puya* (Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 93-110.
- Jenner, R. A. (2004). Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology*, 53, 333-342.

- Jiménez-Nah, C. (2011) Sistemática del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae). Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán. 157 p.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A. y P. F. Stevens. (1999). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sinauer Associates, Inc. 410 p.
- López-Ferrari, A. R., Espejo-Serna, A. y N. Martínez-Correa. (2009). *Hechtia caulescens* (Bromeliaceae), a New Species from Central Mexico. *Novon*, 19 (2), 197-200.
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. (2013). *Hechtia mapimiana* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie del estado de Durango, México. *Acta Botánica Mexicana*, 102, 89-97.
- Martínez-Correa, N. (2008). Sistemática del complejo de especies de *Hechtia podantha* Mez (Pitacairnioideae, Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 154 p.
- Martínez-Correa, N., Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2010). Two novelties in *Hechtia* (Bromeliaceae, Hechtioideae) from Mexico. *Systematic Botany*, 35, 745-754.
- Morrone, J. J. (2001). Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, España. 148 p.
- Mez, C. (1896). Bromeliaceae, en: *Monographiae phanerogamarum*, Vol. 9, De Candolle, C. (ed.), Sumptibus G. Masson, Via ditca Boulevard Saint-Germain, 120 (Cobeil. Imprimerie Éd. Crété). Paris, Francia. 990 p.
- Moreno, P. N. (1984). *Glosario botánico ilustrado*. Editorial Continental. Instituto de Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Primera Edición. México. 300 p.
- Nixon, K. C. (1999-2002). Winclada ver 1.00.08. Published by the autor, Ithaca, Nueva York.
- Ramírez-Morillo, I., Carnevali G. y F. Chi-May. (2004). *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la Porción Mexicana de la Península de Yucatán*. Instituto de Investigación Científica de Yucatán A.C. (CICY). México. 124 p.
- Ramírez-Morillo, I. (2008). A new *Hechtia* (Bromeliaceae) from the states of Querétaro and Hidalgo, México. *Acta Botánica Mexicana*, 85, 63-74.
- Ramírez-Morillo, I. y C. Jiménez-Nah. (2012). A new *Hechtia* (Hechtioideae: Bromeliaceae) from Puebla, Mexico. *Phytotaxa*, 42, 1-8.
- Ramírez-Morillo, I., Carnevali, G., Pinzón, J. P., Tapia-Muñoz, J.L. y C. Jiménez-Nah. (2012). Recircumscriptions and epitypifications in *Hechtia* Klotzsch (Hechtioideae: Bromeliaceae). *Journal of the Torrey Botanical Club*, 139 (3), 248-259.

- 
- Ramírez-Morillo, I., Jiménez-Nah, C. y J. Treviño-Carreón. (2013). A new species of *Hechtia* (Bromeliaceae) from southwestern Tamaulipas, Mexico. *Phytotaxa*, 112 (2), 33–42.
- Ramírez-Morillo, I.; C. F. Jiménez, G. Carnevali and J. P. Pinzón. (2014). Three new species and growth patterns in *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae). *Phytotaxa* 178(2): 113-127.
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G. y J. R. Bennett. (2003). Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Systematic Biology*, 52, 539-548.
- Simpson, M. G. (2006). *Plant systematics*. Elsevier Academia Press. 608 p.
- Smith, L. B. (1961). Notes on Bromeliaceae XVII. *Phytologia*, 8, 217-230.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. (1974). Pitcairnioideae (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph* no. 14 (1). Hafner Press New York. 658 p.
- Smith, N.D. y A. H. Turner. (2005). Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology*, 54, 166-173.
- Thiele, K. (1993). The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9, 275-304.
- Utlley, J., y K. Burt-Utlley. (1994). Bromeliaceae, in: Davidse, G., M. Sousa S. y A. O. Chater (eds.) *Flora Mesoamericana*. Vol. 6 Alismataceae a Cyperaceae. UNAM. Missouri Botanical Garden. The Natural History Museum (London). pp. 89-156.
- Wiens, J. J. (2001). Character analysis in morphological phylogenetics: Problems and solutions. *Systematic Biology*, 50, 689-699.

## CAPÍTULO III

### TRATAMIENTO TAXONÓMICO

#### 3.1. INTRODUCCIÓN

La Flora Neotrópica representa una de las principales aportaciones al conocimiento taxonómico del género *Hechtia* con la monografía de Pitcairnioideae (Bromeliaceae) de Smith y Downs (1974), donde se incluyen todas las especies conocidas para el género para esa fecha, entre las cuales se encuentran algunas de las especies del complejo *H. glomerata*. Sin embargo, a pesar de la importancia de dicho trabajo en el recuento de las especies, su circunscripción, descripción y distribución geográfica, quizá debido a lo fragmentario del material de herbario, las descripciones son poco detalladas y dicen prácticamente lo mismo para casi todas las especies, omitiendo caracteres importantes para diferenciarlas, generando de este modo confusión al momento de identificarlas usando la clave, sobre todo aquellas que son morfológicamente similares como las del complejo *Hechtia glomerata*. Aunado a esto, la distribución geográfica sugerida para algunas especies es bastante extensa (p.e. *H. stenopetala*, *H. podantha*, *H. glomerata*, *H. schottii*), lo cual por cuestiones biológicas y ecológicas (dispersión, especificidad de sustrato, vagilidad) es poco probable. Todo esto en un contexto taxonómico, llevó al desconocimiento casi total de la biología de las especies y a la incorrecta circunscripción de las mismas.

Recientemente varios trabajos han ido aclarando el panorama taxonómico del género, desde la correcta delimitación, descripción y distribución de las especies ya conocidas, así como la descripción de especies nuevas para la Ciencia y aclaraciones en la circunscripción de especies, aportando epítipos para una correcta delimitaciones de varios taxones. Todos estos trabajos contienen descripciones detalladas y precisas de las especies, imágenes, ilustraciones, comparación con otros taxa, entre otros, que son de gran ayuda para la identificación de las mismas, además de que abordan cuestiones biológicas, biogeográficas y de conservación. En este contexto, se han estudiado complejos de especies que presentan características morfológicas similares, como los propuestos por Martínez (2008) (complejo *H. podantha*) y Jiménez (2011) (complejo *H. glomerata*).

Una de las aportaciones más importantes del presente trabajo es el circunscribir correctamente las especies del complejo *Hechtia glomerata*, con base a un juego de

---

caracteres únicos y constantes, como un grupo monofilético. Los resultados obtenidos en el capítulo 2 nos muestran que las especies incluidas en el complejo *H. glomerata* forman parte de un solo clado, aunque con bajo soporte, pero es importante como contribución de este estudio, presentar un tratamiento taxonómico de las especies ya que es muy útil para la identificación de las mismas: *H. argentea*, *H. ghiesbreghtii*, *H. glomerata*, *H. hernandez-sandovalii*, *H. myriantha* y *H. schottii*, así como dos entidades de Tamaulipas (*Hechtia* "Salto del Tigre" y *Hechtia* "Jaumave") y dos de Chiapas (*Hechtia* "Tzimol" y *Hechtia* "Comitán"); y adicionalmente *H. mexicana* y una entidad más de Honduras (*Hechtia* "Honduras"), que no fueron incluidas en los análisis filogenéticos. Así, el tratamiento taxonómico que se presenta en este trabajo, constituye una actualización de la taxonomía de las especies del complejo *H. glomerata*, con respecto a trabajos anteriores, incluyendo especies no descritas y realizada con base en el análisis de más información proveniente de diversas fuentes.

Por lo tanto, con base en los resultados obtenidos de los análisis filogenéticos, y al análisis morfológico realizado con el estudio de material de campo, bibliográfico, morfológico, anatómico, etc., se elaboraron claves de identificación de los taxones, así como descripciones morfológicas completas, para cada uno de los taxones definidos para el complejo. Asimismo, se incluyó una pequeña discusión de las afinidades morfológicas, información para su identificación con material de herbario o vivo, mapas de distribución, fenología, tipo de vegetación y finalmente, se anexaron dibujos botánicos que mejor representen las partes reproductivas de ambos sexos, así como imágenes que nos muestren las características en vivo de la plantas, hojas, flores, inflorescencias, entre otros.

## 3.2. MATERIALES Y METODOS

### 3.2.1. Delimitación de las especies

A partir del estudio de material herborizado disponible en herbarios nacionales e internacionales: CICY, MEXU, ENCB, FCME, XAL, UAT, IEB, CHIP, HGOM, QMEX, UAMIZ, CHAPA, OAX, ZEA, B, BM, MICH, F, MO, GH, US, TEX-LL, K, UC, WU, NY, LG, C y EAP (acrónimos según el Index Herbariorum: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>), así como material preservado en líquido, fotografías e ilustraciones de los ejemplares incluidos en el complejo, incluyendo material tipo, y el trabajo de campo realizado, se delimitaron las especies dentro del complejo *H. glomerata*, considerando de esta manera la mayor cantidad de información posible: morfológica, ecológica, anatómica y biogeográfica, incluyendo también los resultados de los análisis filogenéticos, bajo el paradigma de la taxonomía integrativa (Dayrat, 2005). El trabajo de herbario y de biblioteca, ayudó a caracterizar a cada una de las especies, tomando como base la descripción original y el material tipo, complementado con material de herbario adicional y descripciones botánicas publicadas; el trabajo de campo, permitió complementar aquellas características que no son observables en material seco, como lo son tamaños, formas y colores. Los datos biogeográficos, ecológicos y fenológicos, se obtuvieron de las etiquetas de material de herbario, y formaron parte importante al momento de delimitar las especies. Adicionalmente se realizaron ilustraciones botánicas, para comparar los tamaños y formas de las estructuras de la flor.

Cabe mencionar que en algunos casos, el material herborizado solo fue consultado en formato digital o fotocopia, como algunos ejemplares tipo depositados en herbarios extranjeros (holotipos de *H. mexicana*, *H. morreniana*, *H. gamopetala*; isotipo de *H. mexicana*, *H. schottii*, *H. macrophylla*, *H. morreniana*, *H. capituligera*, *H. myriantha*). Solamente los ejemplares que representan el holotipo de *H. schottii* y el posible clonotipo de *H. argentea* fueron estudiados ya que se encuentran en préstamo en el herbario CICY. Los especímenes estudiados fueron examinados bajo luz de un microscopio estereoscópico marca ZEISS modelo Stemi 2000-C.

### 3.2.2. Análisis de los caracteres morfológicos

Los caracteres cualitativos como los colores de las hojas, inflorescencia, flores, o el diámetro, altura, forma y desarrollo vegetativo de las rosetas, se observaron en

---

plantas vivas o fotografías. Los caracteres cuantitativos se midieron en material herborizado, plantas vivas y material en líquido. En ambos casos, la información obtenida se comparó o complementó con lo reportado en la literatura. La medición de las rosetas (diámetro y altura) y la altura de la planta con inflorescencia, se realizaron con una cinta métrica de 150 cm o utilizando una escala humana, y están dadas en centímetros. Todas las demás mediciones de la planta, asociadas a las hojas (vainas, lámina, espinas) y la inflorescencia (pedúnculo, eje central, ramas, brácteas del pedúnculo, brácteas primarias), se realizaron utilizando una regla milimétrica de 30 cm; las medidas se expresan en centímetros, excepto el largo de las espinas que están dadas en milímetros.

Las estructuras de la flor ( $\sigma/\varphi$ ), como la bráctea floral, sépalos, pétalos, anteras, filamentos, pistilodio, lóbulos del pistilodio, ovario, lóbulos del estigma, y los estaminodios, así como las semillas y las caudas de las semillas (apical y basal), se midieron a partir de la disección de flores y/o frutos, mediante la rehidratación de material herborizado, para así ablandar los tejidos, de modo que sean fácilmente manipulables; o bien de material preservado en líquido. La rehidratación de las flores, se realizó depositándolas en un vaso de precipitado con agua, y calentando el líquido en un horno de microondas en un tiempo máximo de dos minutos. Para la disección de las flores, se utilizó un microscopio estereoscópico Zeiss modelo Stemi 2000-C, pinzas, agujas, bisturí y una caja de Petri con un papel milimétrico adherido en la parte posterior. Todas las estructuras fueron medidas en milímetros, tomando como referencia el patrón milimétrico del papel adherido a la caja de Petri.

Con la finalidad de representar la mayor variación posible de algunos caracteres asociados a la inflorescencia, y debido a la reducción gradual en tamaño de estas de la base hacia el ápice, se midieron una estructura basal, una de la parte media y una apical según corresponda, p.e. el largo y ancho de las brácteas del pedúnculo, el largo y ancho de las brácteas primarias, el largo de las ramas, número de flores en las ramas, entre otros. Se buscó que estas tres mediciones correspondieran a una misma región de la inflorescencia (p.e. la rama basal, media y apical de un mismo eje central), y así los demás casos. Sin embargo, debido a lo fragmentado y en ocasiones escaso material de herbario, esto no siempre fue posible, de modo que a veces solo había estructuras de una sección (basal, media o apical). Para el caso de las mediciones florales, se procuró diseccionar de una a tres flores por ejemplar, o hasta cinco en los casos donde el material era escaso.

### 3.2.3. Descripciones morfológicas

Al inicio de las descripciones, se indica el nombre científico de la especie, el o los autores, la publicación, la página o páginas donde se describió la especie y el año de publicación, seguidamente se citaron el o los especímenes tipo ya sean holotipo, isotipo, lectotipo, sintipo o epitipo. Debajo de este primer párrafo, se citaron los sinónimos taxonómicos o nomenclaturales, dado el caso, con la misma estructura del nombre aceptado. Para aquellas especies propuestas como nuevas que aun no han sido publicadas, fueron nombradas como *Hechtia* sp. seguido en comillas del nombre de la localidad de mayor referencia, según corresponda.

Las descripciones, siguieron en todos los casos una misma secuencia: parte vegetativa, inflorescencia masculina e inflorescencia femenina y frutos. Las mediciones de cada una de los caracteres vegetativos y florales, se presentan con el siguiente orden: la media aritmética (promedio: desde 3 hasta 10 mediciones, según estuviera disponible), la desviación estándar ( $\pm$ ) y el rango (valores extremos); sin embargo en algunos caracteres esta secuencia no fue respetada debido a la recurrente ausencia en los ejemplares de herbario, lo que nos generaba a lo más dos mediciones (p.e. largo y ancho de las vainas), o porque se consideraron caracteres que forman parte de otros (largo del estambre: incluye el filamento y la antera), o son poco variables (ancho del filamento, diámetro de la antera, diámetro del pistilodio, diámetro de la semilla, largo del ala hacia la base). Se procuró describir todas las partes visibles de la planta, tanto cualitativa como cuantitativamente, con la finalidad de tener descripciones detalladas de las especies, aunque en algunos casos debido a la falta de material de herbario, este objetivo no se pudo lograr (p.e. fruto y semillas en *Hechtia* sp. "Tzimol"). Se adoptó el esquema descriptivo de las especies publicadas en años recientes (Espejo *et al.*, 2013, 2012, 2010; López-Ferrari *et al.*, 2013, 2009; Ramírez *et al.*, 2013, 2011, 2008; Burt-Utley *et al.*, 2011), adicionando nuevas mediciones o características.

Enseguida, en un párrafo aparte, se encuentra la citación de otros especímenes revisados. Con respecto a la localidad de colecta, las correcciones o aclaraciones de los nombres de pueblos, ranchos, montañas, ríos, etc., están entre paréntesis. Las coordenadas geográficas y la altitud que se encuentran entre corchetes son una propuesta para complementar la información ausente en la etiqueta de colecta, o bien una corrección de las mismas. Cuando la altitud está dada en ft (pies), la conversión a m (metros) se encuentra entre paréntesis. Esto mismos criterios se aplicó para la

---

citación de los especímenes tipo. Finalmente se añaden varias secciones que complementan la información taxonómica y morfológica de las especies, como: biogeográfica y ecología, que incluye distribución, altitud, fenología y tipos de vegetación, comentario nomenclatural, cuando fue necesario, caracteres diagnósticos y afinidades morfológicas.

#### **3.2.4. Mapas de distribución e imágenes compuestas**

Para la realización de los mapas, los datos de las coordenadas geográficas fueron obtenidos de la etiquetas de los ejemplares examinados, cuando este dato no estuvo disponible, se realizó una búsqueda de la localidad a partir de los datos de la misma en la etiqueta de colecta, procurando ser lo más preciso posible, para lo cual se consultaron las páginas Pueblos América (<http://mexico.pueblosamerica.com/>) y GeoNames (<http://www.geonames.org/>), y Google Earth 5.2 (Google Inc., 2009), como motor de búsqueda. Las localidades fueron georreferenciadas con Google Earth. Los mapas se realizaron con el programa Arc View GIS 8 (ESRI, 2002), utilizando capas de relieve y capas de las regiones biogeográficas de América Latina y el Caribe (Morrone, 2001).

A partir de la disección de las flores y frutos, se elaboraron ilustraciones botánicas para ambos sexos (pistiladas y estaminadas). En un papel cuadrulado se dibujaron en primera instancia las partes florales a una escala de 1/10, es decir donde 1 cm en el papel cuadrulado representa un 1 mm en la estructura floral o carpológica. El dibujo trazado en el papel cuadrulado se calcó en papel vegetal utilizando un estilógrafo, y después se digitalizó para tener así una imagen de la misma. Finalmente, se realizaron imágenes compuestas, de las ilustraciones botánicas con los dos sexos en un mismo gráfico y en otro gráfico plantas vivas de ambos sexos y sus partes (hojas, inflorescencias, ramas, flores, etc.) y/o su hábitat, utilizando el programa Adobe Photoshop 7.0.1.

#### **3.2.5. Recomendaciones para el uso de las claves de identificación**

Se presentan dos claves de identificación, la primera utilizando caracteres observables en plantas vivas y la segunda utilizando caracteres observables en ejemplares de herbario. Para el primer caso, es importante señalar que la clave aplica solo en plantas que están en antesis (inflorescencia y flores bien desarrolladas) y de preferencia en su máximo estado de desarrollo (las plantas más grandes de la

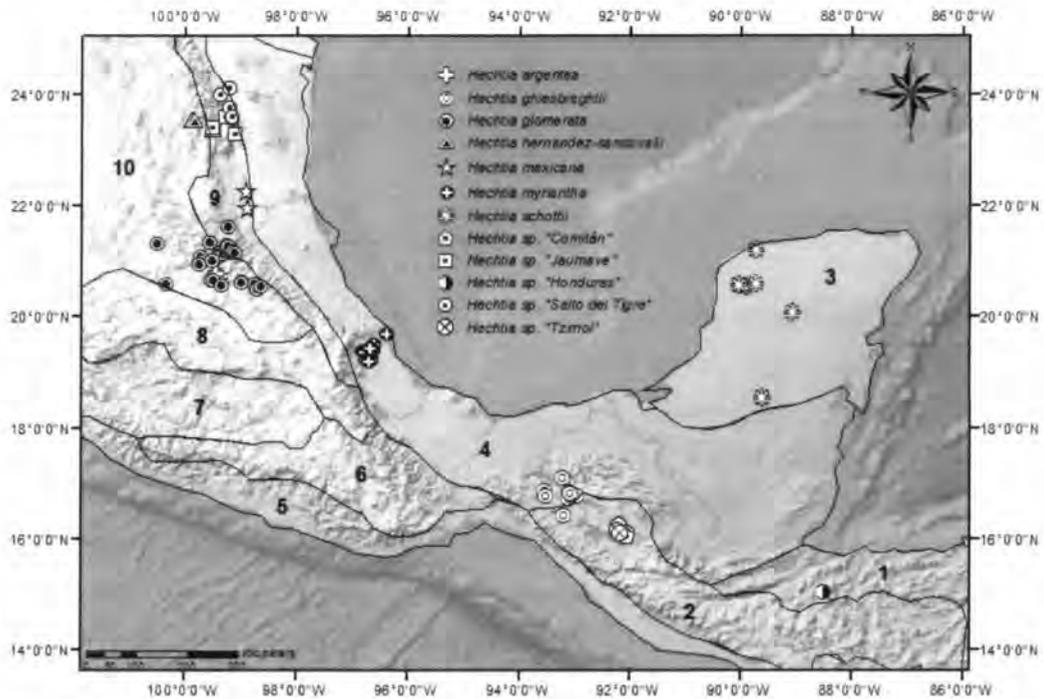
población). En el segundo caso, se recomienda tener a la mano ejemplares que al menos tengan una hoja, la sección basal del pedúnculo (dado el caso) y una sección del eje central, de preferencia de la sección media o basal, y que las flores estén totalmente desarrolladas. Al momento de seleccionar una flor para diseccionar y comparar los caracteres de sus verticilos (largo, ancho o forma), de preferencia que sean las de mayor tamaño.

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Delimitación de las especies

Se delimitaron doce especies dentro del complejo *H. glomerata*. Siete de ellas son especies ya descritas, *H. argentea*, *H. ghiesbreghtii*, *H. glomerata*, *H. myriantha*, *H. schottii*, *H. mexicana* y *H. hernandez-sandovalii*, y cinco son nuevas especies, dos especies del estado de Tamaulipas (*Hechtia* sp. "Jaumave" y *Hechtia* sp. "Salto del Tigre", y dos del estado de Chiapas (*Hechtia* sp. "Comitán" y *Hechtia* sp. "Tzimol"), en México, y una más de Honduras (*Hechtia* sp. "Honduras" (Figura 3.1). Los nombres *H. gamopetala* y *H. macrophylla* son sinónimos de *H. glomerata* y *H. myriantha* respectivamente. Cabe aclarar que aunque la información con la que se cuenta de *H. mexicana* y la especie de Honduras es suficiente para proponerlas como especies diferentes en el complejo, no se incluyeron en los análisis filogenéticos, debido a la falta de material de herbario disponible para obtener todos los caracteres morfológicos seleccionados, sin embargo sí fueron incluidos en el tratamiento taxonómico. Los nombres *H. capituligera* y *H. morreniana*, por el momento y con la información disponible, fueron excluidos del complejo (Anexo 3).

Las poblaciones del sureste de Tamaulipas, en los municipios de Miquihuana y Palmillas, fue descrita recientemente como una nueva especie para la ciencia (Ramírez *et al.*, 2012), bajo el nombre de *H. hernandez-sandovalii* I. Ramírez, C. F. Jiménez & Treviño. Las poblaciones de San Carlos (San Carlos, San Nicolás, Las Vírgenes) en Tamaulipas, antes reconocidas como una sola especie (*Hechtia* sp. 5) por Jiménez (2011), probablemente puedan representar más de un taxón, o un taxón muy variable. Otras poblaciones, como las de El Pensil y Gómez Farías en Tamaulipas y la de Peña Nevada en Nuevo León, podrían representar nuevos taxones. Sin embargo el problema con todas estas poblaciones, es que se tiene muy poco material de herbario, y mucho de este material no presenta flores, lo cual es muy importante para delimitar a las especies.



**Figura 3.1.** Mapa de distribución en las regiones biogeográficas (*sensu* Morrone, 2001) del complejo *Hechtia glomerata*. 1) Este de América Central; 2) Chiapas; 3) Península de Yucatán; 4) Golfo de México; 5) Costa Pacífico Mexicana; 6) Sierra Madre del Sur; 7) Depresión del Balsas; 8) Eje Volcánico Transmexicano; 9) Sierra Madre Oriental; 10) Altiplano Mexicano.

### 3.3.2. Diagnósis del complejo *Hechtia glomerata* Zucc.

Rosetas policárpicas, acaulescentes; hojas reflexas raramente falcadas, glabras pero a veces blanco lepidotas en el haz, espinosas; inflorescencia lateral, originándose en las axilas de las hojas (patrón de crecimiento pseudomonopodial), cubierta por un indumento tomentoso-viloso que se observa como una delgada capa blanca de "pelos", verde a verde claro, aunque a veces bajo acción del sol tomando tonalidades rojizas a pardas; el escapo aplanado en la base, las brácteas del escapo triangulares, erectas; el eje central 1-3 dividida; las flores aglomeradas hasta laxamente dispuestas en las ramas, sésiles en anthesis; las brácteas florales siempre más cortas que los sépalos y pétalos en anthesis, pétalos blancos, estambres por lo general exsertos, filamentos blancos, anteras verdes, el pistilodio siempre conspicuo a veces de gran tamaño (3.7-3.9 mm), verde a blanco con tonalidades verdosas a rosado-rojizas, los lóbulos del pistilodio blancos, ovario verde a blanco con tonalidades verdosas a

rosado-rojizas, estigma blanco; fruto de textura crustácea, loculicida y septicida, en ocasiones con un reducido pedicelo, semillas fusiformes, con dos alas, el ala hacia la base siempre más larga.

### 3.3.3. Clave de identificación para las especies del complejo *Hechtia glomerata* (plantas vivas)

1. Rosetas estoloníferas u ocasionalmente estoloníferas
  2. Rosetas de 60–100 cm de diámetro
    3. Eje central 2–3 dividido, ramas primarias 30–50 cm de largo en la parte media del eje central, inflorescencia de color verde con tonalidades pardas a rojizas, pistilodio blanco con tintes rosados a rojizos, ovario pardo-rojizo. Península de Yucatán: Yucatán y Campeche.....*Hechtia schottii*
    3. Eje central 2-dividido, ramas primarias 15–25 cm de largo en la parte media del eje central, inflorescencia de color verde, pistilodio y ovario blanco-verdosos. Chiapas: Uninajap y Tzimol.....*Hechtia* sp. "Tzimol"
  2. Rosetas 30–50 cm de diámetro
    4. Hojas estrechamente triangulares, eje central 1-dividido (ramas primarias 3.9–8 cm de largo), ocasionalmente 2-dividido (ramas primarias 15–18 cm de largo), inflorescencia verde con tonalidades rojizas, pistilodio y ovario blancos con tintes rojizos. Hidalgo y Querétaro.....*Hechtia glomerata*
    4. Hojas triangulares, eje central 2-dividido, ramas primarias 9–9.5 cm de largo en la parte media del eje central, inflorescencia de color verde con tonalidades pardas, pistilodio verde claro, ovario verde. Chiapas: La Trinitaria, Comitán de Domínguez y Motozintla.....*Hechtia* sp. "Comitán"
1. Rosetas cespitosas
  5. Hojas blanco-lepidotas adaxialmente
    6. Roseta 30–50 cm de diámetro, indumento en la cara adaxial de la hoja distribuido homogéneamente, eje central 1-dividido, ramas primarias 2–3 cm de largo en la parte media del eje central, pistilodio y ovario blancos con tintes rojizos. Hidalgo: Zimapán.....*Hechtia argentea*
    6. Roseta 60–100 cm de diámetro, indumento en la cara adaxial de la hoja distribuido heterogéneamente formando franjas longitudinales en el margen, eje central 2–3 dividido, ramas primarias 40–45 cm de largo en la parte media del eje central, pistilodio y ovario blancos. Tamaulipas: Ciudad Victoria, Hidalgo y Güémez.....*Hechtia* sp. "Salto del Tigre"
  5. Hojas glabras adaxialmente

- 
7. Rosetas 60–100 cm de diámetro
8. Eje central 2-3 dividida, ramas primarias 45–50 cm de largo en la parte media del eje central, inflorescencia de color verde con tonalidades rojizas, pistilodio blanco, ovario blanco verdoso. Veracruz  
.....*Hechtia myriantha*
8. Eje central (1-) 2 dividida, ramas primarias 30–40 cm de largo en la parte media del eje central, inflorescencia de color verde, pistilodio y ovario blancos con tintes rosados. Chiapas: Tuxtla Gutiérrez, Ocozocouatla, Chiapa de Corzo, Chicoásen, Copainala y Villaflores..*Hechtia ghiesbreghtii*
7. Rosetas 30–50 cm de diámetro
9. Hojas estrechamente triangulares (0.5-1.2 cm de ancho parte media), eje central 2-dividido
10. Ramas primarias 7–18 cm de largo en la parte media del eje central
11. Indumento en la inflorescencia de color pardo claro, hojas por lo general totalmente deflexas y largamente atenuadas, rosetas largamente globosas. San Luis Potosí: Ciudad Valles  
.....*Hechtia mexicana*
11. Indumento en la inflorescencia de color blanco, hojas reflexas, rosetas oblongas, inflorescencia de color verde, pistilodio blanco, ovario blanco-verdoso. Tamaulipas: Ciudad Victoria y Jaumave  
.....*Hechtia sp.* "Jaumave"
10. Ramas primarias 4–6 cm de largo en la parte media del eje central, hojas erectas y falcadas, rosetas infundibuliformes (en forma de embudo), más largas que anchas, flores y ramas totalmente cubiertas por un denso indumento blanco a pardo como algodón, pistilodio blanco, ovario verde claro. Tamaulipas: Miquihuana y Palmillas  
.....*Hechtia hernandez-sandovaliii*
9. Hojas triangulares (1.5 cm o más de ancho parte media), eje central 2-3 dividido, ramas primarias 15–18 cm de largo en la parte media del eje central. Honduras: Santa Bárbara.....*Hechtia sp.* "Honduras"

**3.3.4. Clave de Identificación para las especies del complejo *Hechtia glomerata* (material de herbario)**

1. Flores densamente dispuestas en las ramas primarias: 15–25 flores en 1–2.5 cm en las áreas más densas de las ramas
  2. Brácteas florales más grandes o subigualando la longitud de los pétalos
    3. Hojas 0.5–1.1 cm de ancho en la parte media de la lámina
      4. Espinas laxamente dispuestas en el margen foliar, ramas y flores de ambos sexos cubiertas por un denso indumento blanco similar al algodón que se torna café con el tiempo, flores 6.5–7.5 mm de largo (♂/♀), estambres 3.2–4 mm de largo, pistilodio 1.5 mm de largo, semillas 3.3–3.9 mm de largo.....*Hechtia hernandez-sandovalii*
      4. Espinas nunca laxamente dispuestas en el margen, ramas y flores de ambos sexos cubiertas por una delgada capa de indumento blanco lepidoto, flores 6–8.2 mm de largo ♂ y 9–11 mm de largo ♀, estambres 4.5–5.3 mm de largo, pistilodio 1.6–3.2 mm de largo, semillas 4.1–7.7 mm de largo.....*Hechtia* sp. "Jaumave"
    3. Hojas 1.2–2.1 cm de ancho en la parte media, densamente blanco-lepidotas en el haz, ramas pistiladas obovadas, estambres 4–5 mm de largo, pistilodio 1.3 mm de largo, semillas 4.7–6.2 mm de largo.....*Hechtia argentea*
  2. Brácteas florales más pequeñas que la longitud de los pétalos
    5. Eje central de color pardo oscuro cuando seco, brácteas primarias basales 6.8–7.3 cm de largo, estambres 3–4 mm de largo, pistilodio 1.4–1.9 mm de largo, estigma 1.1–1.2 mm de largo, fruto 6.5–9.2 mm de largo .....*Hechtia* sp. "Comitán"
    5. Eje central de color pardo claro cuando seco, brácteas primarias basales 2.2–3.3 cm de largo, estambres ca. 4.5 mm de largo, pistilodio 1.9–3 mm de largo, estigma 1.3–2.1 mm de largo, fruto 7.8–12.4 mm de largo .....*Hechtia glomerata*
1. Flores laxamente dispuestas en las ramas primarias: 3–12 flores en 1–2.5 cm en las áreas más laxas de las ramas
  6. Brácteas basales del pedúnculo 6–10 cm de largo aproximadamente
    7. Flores 6–8 mm de largo en ambos sexos
      8. Pétalos de la flor estaminada obovados y de la flor pistilada anchamente obovados, estambres 4–5 mm de largo, la antera 1.5–2 mm de largo, pistilodio 1.4–2.2 mm de largo, ovario 4–5.2 mm de largo

- .....*Hechtia schottii*
8. Pétalos de la flor estaminada anchamente obovados y la de la flor pistilada oblongos a oblongo-ovados, estambres 5–5.8 mm de largo, antera 2.5–2.6 mm de largo, pistilodio 2.1–2.2 mm de largo, ovario 3.5 mm de largo.....*Hechtia sp.* "Tzimol"
7. Flores aprox. 5 mm de largo en ambo sexos.....*Hechtia sp.* "Honduras"
6. Brácteas basales del pedúnculo 11.5–12 cm de largo aproximadamente
9. Hojas blanco lepidotas en el haz, el indumento formando líneas paralelas en el margen de la hoja, pistilodio 1.9–3.9 mm de largo, lóbulos del pistilodio 1.5–2.9 mm de largo, frutos 6–9 mm de largo, semillas 4.9–7.3 mm de largo, la cauda apical de la semilla 1.9-3 mm de largo...*Hechtia sp.* "Salto del Tigre"
9. Hojas glabras en el haz
10. Flores hacia el ápice de la rama primaria ampliamente laxas, pistilodio 2.6–3.7 mm de largo, lóbulos del pistilodio 1.7–2.5 mm de largo, frutos 8-11.2 mm de largo, semillas 5.8–9.2 mm de largo, cauda apical 1.2-3.7 mm de largo.....*Hechtia myriantha*
10. Flores hacia el ápice de la rama primaria nunca ampliamente laxas
11. Brácteas basales del pedúnculo densamente imbricadas, a veces dando la apariencia de una pequeña roseta inmadura  
.....*Hechtia mexicana*
11. Brácteas basales del pedúnculo laxamente imbricadas, pistilodio 1.4–3.5 de largo, lóbulos del pistilodio 0.9–2.2 mm de largo, fruto 7–9 mm de largo, semillas 4.4–6 mm de largo, cauda apical 0.8–2 mm de largo.....*Hechtia ghiesbreghtii*

**3.3.5. *Hechtia argentea* Baker**, Biol. Cent-Ameri., Bot. 3(17): 317–318. 1884. Tipo: México, 1870, *Kew Hortus s.n.* (holotipo: K (foto GH)).

*Hierbas* arrosetadas, rupícolas, acaules, cespitosa, globosa, 30–50 (–70) de diámetro, en flor de 0.8–1.4 m de alto. *Hojas* 80–100 por planta, las vainas foliares no vistas, las láminas foliares estrechamente triangulares, agudas, largamente acuminadas,  $47.1 \pm 10.3$  38–57 (–80) cm de largo,  $2.6 \pm 0.73$  1.8–3.4 cm de ancho en la base,  $1.28 \pm 0.47$  1–1.2 (–2.1) cm de ancho en la parte media, recurvadas hacia adentro formando un ángulo de casi 180°, verdes, blanco-lepidotas adaxialmente y abaxialmente, con márgenes espinosos, espinas antrorsas, uncinadas,  $4.75 \pm 1.71$  3–7 mm de largo,  $1.2 \pm 0.69$  0.5–2.1 cm de distancia entre una y otra, con un denso mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 0.7 m de largo, 1 (–2) dividida, ligeramente arqueadas, *pedúnculo* de ca. 25 cm de largo, 0.4–0.5 cm diámetro en la base, aplanada en la base, pardo-rojizo, blanco-lepidoto, *brácteas del pedúnculo* triangulares, corto-acuminadas, pungentes, 2.2 cm de largo, 0.5 cm de ancho, las inferiores mucho más largas a iguales que los entrenudos, las superiores más cortos que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros en la base a esparcidamente serrulados hacia el ápice, fuertemente nervadas, nervios pardos oscuros; *entrenudos del pedúnculo*  $2.93 \pm 0.51$  2.8–3.5 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central* 42 cm de largo, 0.2–0.3 cm diámetro basalmente, pardo a pardo-rojizo, densamente blanco-lepidoto; *ramas* entre 20–22 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias aprox. 1.7 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $2.43 \pm 0.65$  1.5–3 de largo; *brácteas primarias* triangulares, corto-acuminadas, de 0.7–1 cm de largo, 0.4–0.6 cm ancho, lepidotas, márgenes serrulados, con algunas espinas más largas dispersas por el margen, fuertemente nervadas, nervios pardos oscuros, superando por mucho la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas a aglomeradas, usualmente 12–20 flores por rama, sésiles, 5–6 mm de largo; *brácteas florales* anchamente ovadas, apiculadas, 4–5 mm de largo, 3.2–4.2 mm de ancho, pardas, lepidotas, cóncavas, 7-nervadas, erosas, más largo que los sépalos; *sépalos* estrechamente oblongos, agudos, 3.5–4 mm de largo, 2.1–2.3 mm de ancho, libres, rojizos en la base, pardos hacia el ápice, lepidotos, asimétricos, 3-nervados, entero a finamente eroso, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados, obtusos, 5.8–6.4 mm de largo, 3–3.6 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9–12 nervados, los nervios flabelados, enteros; *estambres* más corto que los pétalos y

adnados a estos en la base, 4–5 mm de largo, *filamentos* angosto-trianguulares, 3.5–4.5 mm de largo, 0.7 mm de ancho, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* 1.6 mm de largo, 0.8 mm de ancho, amarillo-verdosas, dorsifijas; *pistilodio* muy reducido, 1.3 mm de largo, 0.8–1 mm de ancho, blanco, lóbulos de 0.5 mm de largo, blancos con tintes rojizos; las pistiladas, 1–1.3 mm de largo, 1-dividida, ligeramente arqueadas; *pedúnculo*  $53.5 \pm 23.1$  29–58 (–74) cm de largo,  $0.70 \pm 0.26$  (0.4–) 0.8–0.9 cm diámetro en la base, aplanado hacia la base, blanco-lepidoto, pardo-rojizo, *brácteas del pedúnculo* triangular-ovado, acuminadas,  $2.84 \pm 1.17$  1.7–4.5 cm de largo,  $0.98 \pm 0.34$  0.6–1.5 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros en la base a esparcidamente serrulados hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $2.67 \pm 1.06$  1.6–4.3 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $33.33 \pm 11.85$  27–47 cm de largo,  $0.38 \pm 0.13$  0.3–0.6 cm diámetro basalmente, ligeramente geniculado o retorcido, cuando seco longitudinalmente surcado, pardo a pardo-rojizo, densamente blanco-lepidoto; *ramas* obcónicas, entre 14–21 ramas por inflorescencia, con un capa cerosa-lanosa, las primarias  $2.03 \pm 0.13$  1.9–2.2 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas a corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $2.84 \pm 1.04$  1–4 cm de largo; *brácteas primarias* anchamente triangulares, acuminadas a corto-acuminadas,  $1.63 \pm 0.83$  0.7–2.7 cm de largo,  $0.73 \pm 0.22$  0.5–1 cm ancho, lepidotas, fuertemente nervadas, las inferiores con los márgenes esparcidamente serrulados, las superiores con los márgenes enteros, superando por mucho la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas a aglomeradas, usualmente 8–16 flores por rama, sésiles, 6–8 mm de largo, 4 mm de ancho, pedicelos muy reducidos, ca. 1 mm de largo, cubiertos por la bráctea floral; *brácteas florales* ovado-oblongas, apiculados, 8–9 mm de largo, 4.3–5.4 mm de ancho, pardas, lepidotas, fuertemente quilladas, cóncavas, 7-nervado, erosas, mucho más largas que los sépalos y los pétalos; *sépalos* ovados a ovado-oblongos, agudos, 5.7–6.5 mm de largo, 3.2–3.7 mm de ancho, libres, rojizos en la base, pardos hacia el ápice, lepidotos, hialinos, 5-nervado, erosas, iguales o más cortos que los pétalos; *pétalos* oblongos, obtusos, 6.5–6.8 mm de largo, 3.5–3.6 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 15-nervado, enteros; *estaminodios* angosto-trianguulares a triangulares, 2–2.2 mm de largo, 1 mm de ancho, blancos, capitado, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* casi igual de largo que los pétalos, el *ovario* ovoide, 4.8 mm de largo sin el estigma, 2.8 mm de ancho, blanco con tintes rojizos, tomentoso, el estilo ausente, el estigma trilobular, los lóbulos filiformes, casi 2–2.2 mm de largo, blancos; *cápsulas* pardas, ovoides, 8–9 mm de

largo, 4.5–5 de diámetro, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, blanco-lepidotas; *semillas* pardas, fusiformes, 4.7–6.2 mm de largo, 1–1.2 mm de diámetro, el largo del ala hacia el ápice de 0.8–2 mm, el largo del ala hacia la base 0.7–1 mm.

EJEMPLARES REVISADOS: **MÉXICO: HIDALGO, Mun. Zimapán**, 10 km al NO de Zimapán. [20°47'08" N, 99°26'41" O, 1565 msnm], 30 de abril 1965, *L. González Quintero* 2356 frutos (MICH); a lo largo de la carretera Zimapán a Río Tollimán. *R. Ellen et al.* EM982501 ♂ (WU); Zimapán. [20°44'13" N, 99°22'59" O, 1770 msnm], planta en cultivo HI5591965 ♀ (K, probablemente de la misma planta de donde se preparó el holotipo); Barranca de Toliman. [20°46'55" N, 99°26'34" O, 1800 msnm], 24 de noviembre 1973, *Hernando Sánchez-Mejorada* 2172 ♂ (MEXU); Barranca de Tolimán algo por encima de las minas en la carretera de Zimapán a la mina Loma (Lomo) del (de) Toro y Balcones. [20°46'55" N, 99°26'34" O, 1524 msnm], 8 de agosto 1948, *H. E. Moore Jr.* y *C. E. Wood Jr.* 4400 frutos (MICH).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *H. argentea* es endémica del estado de Hidalgo en el municipio de Zimapán. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica del Altiplano Mexicano, en una altitud que va de los 1565–1800 msnm (Figura 3.2). Florece en el mes de noviembre y fructifica en el mes de abril. Crece en los matorrales de las laderas calizas rocosas.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS: *H. argentea* presenta indumento blanco tanto en la cara adaxial como en la cara abaxial de la hoja, la roseta tiene un diámetro aprox. de 30–50 cm, aunque a veces se puede encontrar más robustas, posee una inflorescencia 2-dividida (♂) y 1-dividida (♀), las ramas son cortas (1.7–2.2 cm), a veces aglomeradas, las flores estaminadas presentan sépalos estrechamente oblongos y el pistilodio es bastante reducido (1.3 mm), las flores femeninas tienen un bráctea floral muy larga (8–9 mm), mucho más larga que sépalos y pétalos y el ovario es blanco con tintes rojizos.

AFINIDADES MORFOLÓGICAS: *H. argentea* comparte con *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" las hojas densamente lepidotas en la cara adaxial de la hoja, pero esta última especie presenta el indumento en la cara adaxial foliar en ocasiones como bandas blancas en los márgenes, rosetas mucho más robustas 80–100 cm de diámetro, una inflorescencia 2–3 dividida (♂) y 2-dividida (♀), y las ramas de la parte media del eje central son largas (hasta 40 cm), las flores estaminadas poseen sépalos ovados a oblongos y el pistilodio es mucho más largo (2.9–3.8 mm), la bráctea floral en las flores

femeninas son mucho más pequeñas (3.4–4.3 mm) y el ovario es blanco. Los ejemplares femeninos en flor o en fruto de *H. argentea* pudiera confundirse, en material de herbario que careciera de hojas, con *H. glomerata*, *Hechtia sp.* "Comitán" y *Hechtia sp.* "Jaumave", ya que estas especies presentan en ocasiones inflorescencias 1-dividida con ramas densas, pero se diferencia de las dos primeras debido a que posee brácteas florales bastante largas (8–9 mm), que son mas grandes o subigualan el largo de los pétalos, mientras que *H. glomerata* y *Hechtia sp.* "Comitán" presentan brácteas florales de 4–6 mm de largo; por otra parte, aunque *Hechtia sp.* "Jaumave" también poseen brácteas florales que son casi del mismo largo que los pétalos, se diferencian por el tamaño floral: *H. argentea* ♂: 5-6 mm y ♀: 6-8 mm/*Hechtia sp.* "Jaumave" ♂: 7-8 mm y ♀: 9-11 mm. Los ejemplares masculinos de *H. argentea* solo pudieran confundirse, en material de herbario que careciera de hojas, con *H. glomerata* (morfos con inflorescencia 1-dividida), pero se diferencian de esta especie porque presentan sépalos oblongos y un pistilodio de apenas 1.3 mm de largo, mientras que *H. glomerata* tiene sépalos ovados a anchamente elípticos y un pistilodio de 1.9–3 mm de largo. En todo caso que el material en comparación no careciera de hojas, *H. argentea* fácilmente se diferenciaría de *H. glomerata*, *Hechtia sp.* "Comitán" y *Hechtia sp.* "Jaumave", ya que presenta indumento blanco-lepidoto en la cara adaxial foliar, mientras que las otras especies no.

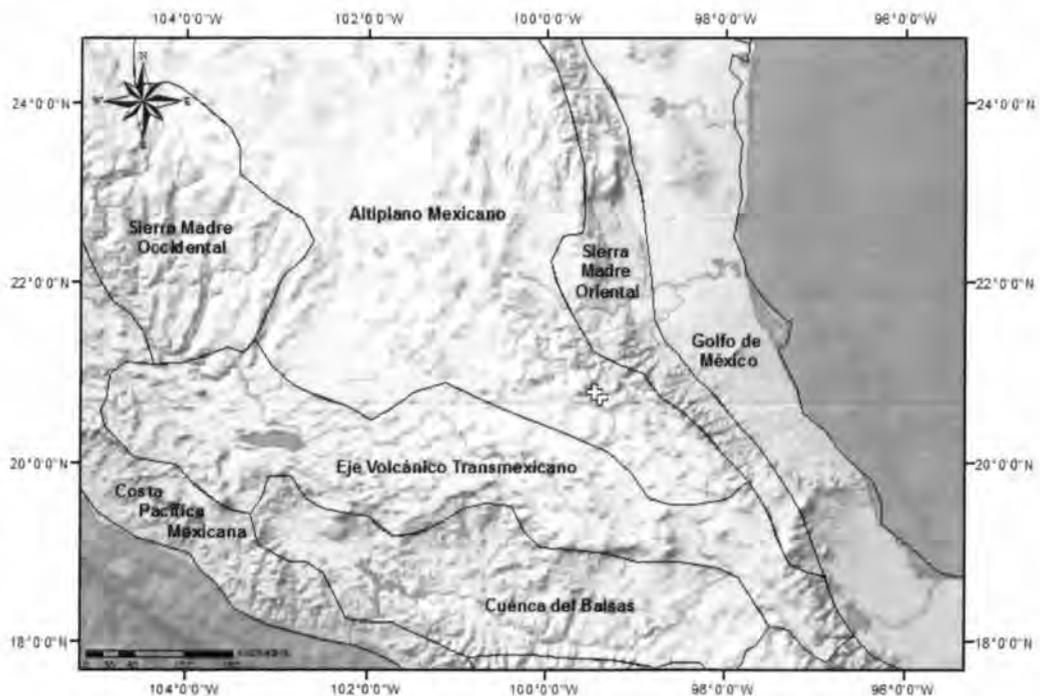


Figura 3.2. Distribución de *Hechtia argentea* (cruz blanca).

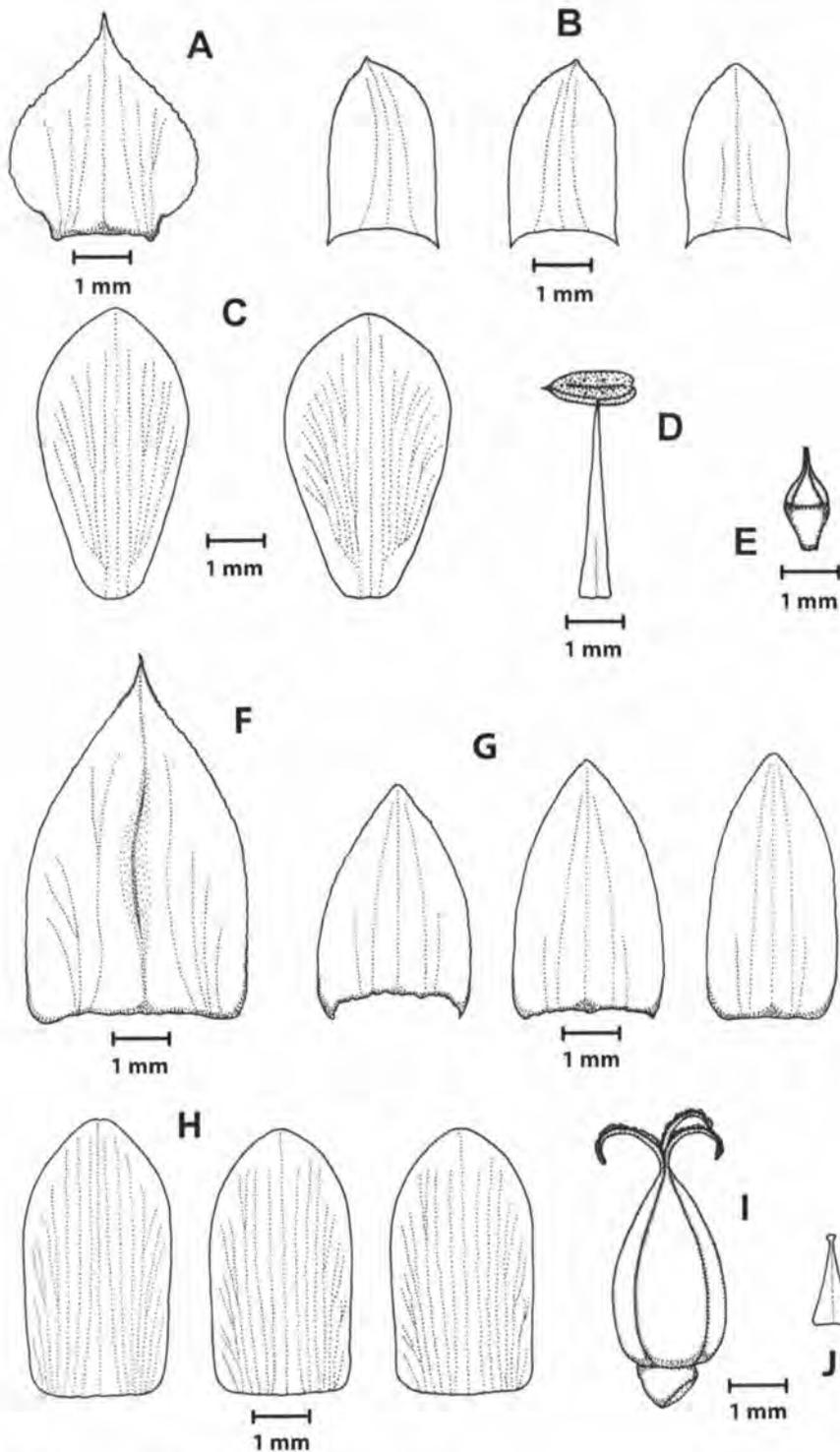
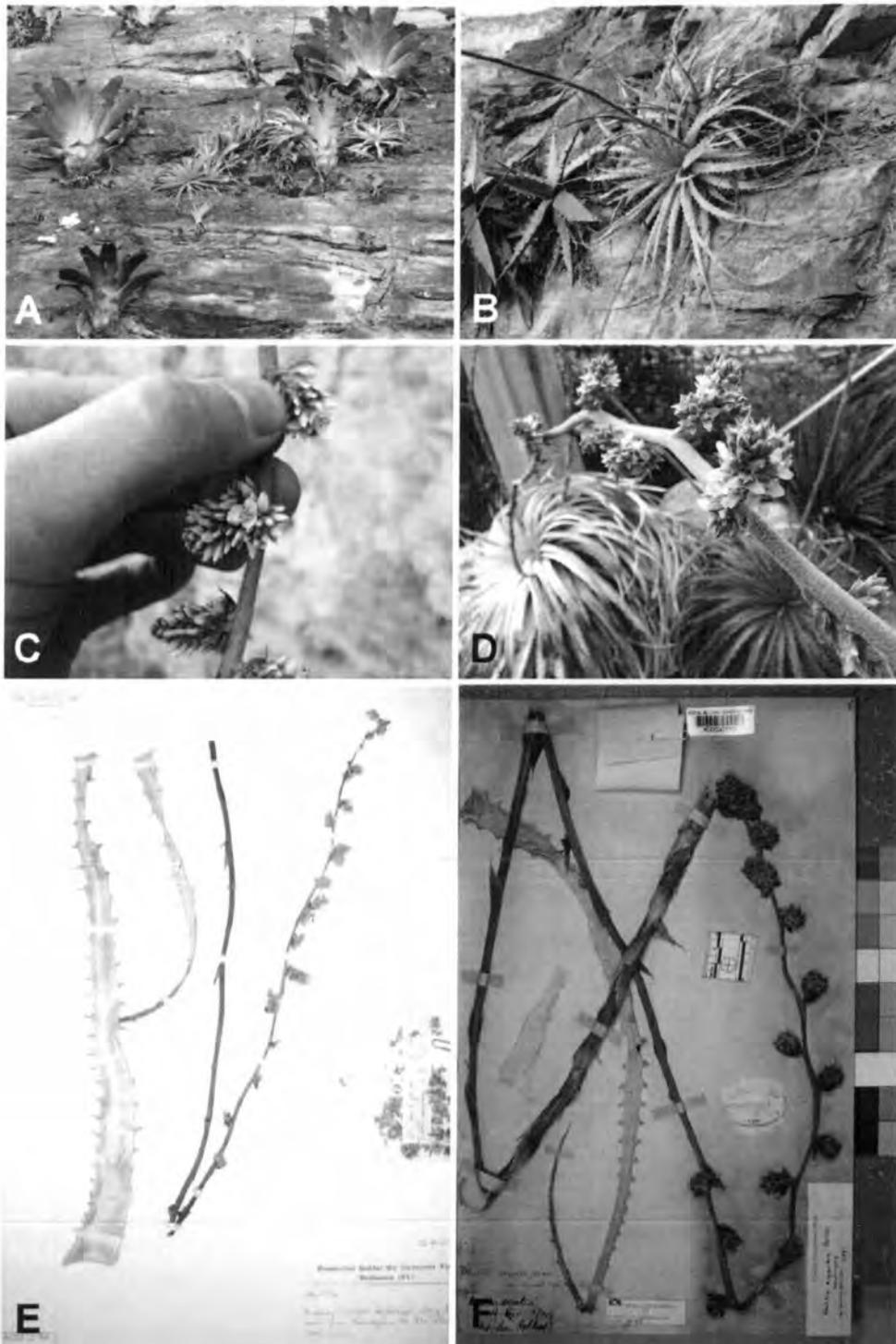


Figura 3.3. Ilustración floral de *Hechtia argentea*.

Flor estaminada: A. Bráctea floral, B. Sépalos, C. Pétalos, D. Estambre, E. Pistilodio; Flor pistilada: F. Bráctea floral, G. Sépalos, H. Pétalos, I. Ovario, J. Estaminodio. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.4.** *Hechtia argentea*: Planta estaminada y pistilada

**A.** Plantas creciendo en asociación con *Tillandsia grandis* Schlechtendal, **B.** Roseta con inflorescencia, **C.** Ramas estaminadas, **D.** Ramas pistiladas (planta cultivada en Kew Gardens), **E.** Ejemplar de herbario estaminado (WU) **F.** Holotipo. Fotografías Andy Siekkinen (A-C), Kew Gardens (D), Carlos Jiménez (E), Ivón Ramírez (F).

**3.3.6. *Hechtia ghiesbreghtii* Lem.**, Ill. Hort. 10: 378. 1863. Tipo: México, *Ghiesbreght in hort Verschaffelt Ghent s.n.*, tipificada por la descripción e ilustración.

*Hierbas* arrosetadas, terrestres a rupícolas, acaules, cespitosas, infundibuliformes a semiglobosas, de 50–60 (–100) cm de diámetro, en flor de 1–2.3 m de alto. *Hojas* 30–80 por planta, vainas foliares transversalmente oblongas,  $3.5 \pm 0.5$  3–4 cm de largo,  $8.16 \pm 0.76$  7.5–9 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas en el envés, márgenes enteros en la base, espinulosas hacia el ápice, blancas con una mancha pardo clara en el ápice de la cara adaxial, pardas oscuras con fragmentos blancos en la base de la cara abaxial, las láminas foliares triangulares a estrechamente triangulares, agudas y acuminadas, pungentes, de  $55.86 \pm 17.33$  35–88 cm de largo,  $3.57 \pm 1.34$  (1.5–) 2.3–5.3 cm de ancho en la base,  $1.97 \pm 0.77$  1–2.9 cm de ancho en la parte media, sin una orientación bien definida pudiendo ser erectas, reclinadas, recurvadas o retorcidas, verdes a verdes claros, en ocasiones con los márgenes púrpura-rojizo, glabras y brillantes en el haz, blanco-lepidotas en el envés, los márgenes espinosos, las espinas antrorsas, raramente retrorsas, a veces uncinadas,  $4 \pm 2.16$  2–7 mm de largo, la distancia entre ellas de  $1.63 \pm 0.88$  (0.8–) 1.1–3.5 cm, raramente con un mechón de escamas blancas en las axilas de las espinas basales de la lámina. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 1–1.8 m de largo, 2 dividida o hasta 1-dividida, erectas, a veces retorcidas, *pedúnculo*  $65.5 \pm 20.92$  40–80 (–100) cm de largo,  $1.17 \pm 0.52$  (0.6–) 1.2–2 cm de diámetro en la base, aplanado a subcilíndrico hacia la base, verde a verde olivo, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* estrechamente triangulares, anchamente triangulares a triangular ovadas, largo-acuminadas a acuminadas, pungentes,  $4.38 \pm 2.5$  (1.5–) 2.9–11.5 cm de largo,  $1.6 \pm 0.98$  (0.6–) 1–3.9 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros a finamente serrados o serrados, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $3.47 \pm 1.47$  1.5–5.8 cm, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $65.75 \pm 39.99$  (29–) 42–79 (–110) cm de largo,  $0.68 \pm 0.5$  (0.4–) 0.7–1.5 (–1.8) cm de diámetro basalmente, verde claro, blanco lepidoto, *ramas* largas, de entre 12 a 29 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $13.8 \pm 7.75$  (2.7–) 7.5–23 (–27) cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1.2–5.5 cm de largo, pedunculadas a corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $4.83 \pm 1.94$  2.5–7.5 de largo; *brácteas primarias* las inferiores estrechamente triangulares, las superiores

triangulares, acuminadas,  $2.19 \pm 1.52$  (0.8–) 1.1–4.5 (–6) cm de largo,  $0.79 \pm 0.35$  0.5–1.3 cm de ancho, lepidotas, márgenes entero a esparcidamente serruladas, fuertemente nervadas, las inferiores casi tan largas como la parte media de la rama; flores siempre agrupadas en las ramas secundarias, a veces casi aglomeradas, raramente laxamente dispuestas hacia el ápice de las ramas primarias y en la base de las ramas de segundo orden, usualmente de 120 hasta 300 flores en ramas primarias largas, y de 40–85 flores en ramas primarias cortas, 10–25 flores por ramas secundarias, sésiles,  $5.5 \pm 1.29$  4–7 mm de largo; brácteas florales variables en forma y tamaño, desde ovadas, anchamente ovadas a anchamente triangulares, agudas a apiculadas o hasta largo-apiculadas,  $4.49 \pm 0.58$  3.7–5.3 mm de largo,  $3.66 \pm 0.6$  3–4.7 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas, más largas que los sépalos; sépalos ovados a largamente ovados o triangular ovados, agudos a obtusos, variables en tamaño, de  $3.96 \pm 0.69$  2.6–4.7 mm de largo,  $2.84 \pm 0.3$  2.2–3.2 mm de ancho, libres, verdes en la base, pardos hacia el ápice, lepidotos, 5–7 nervado, erosos a finamente erosos, más corto que los pétalos; pétalos obovados a obovado-elípticos, obtusos a redondeados, raramente agudos, variables en tamaño, de  $5.51 \pm 0.94$  3.9–6.9 mm de largo,  $3.07 \pm 0.36$  2.3–3.5 mm de ancho, libres, blancos, glabros, (5-) 7-nervados, enteros; estambres iguales o más cortos que los pétalos en antesis y adnados a estos en la base, 3–6 mm de largo, filamentos agostotriangulares,  $4.16 \pm 0.86$  2.6–5.6 mm de largo, 0.5–1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos; anteras  $1.41 \pm 0.28$  1–1.8 mm de largo, 0.5–0.8 de diámetro, amarillo-verdoso, dorsifijas; pistilodio  $2.6 \pm 0.64$  1.4–3.5 de largo, 1–1.9 mm de diámetro, blanco con tintes rosados, los lóbulos  $1.5 \pm 0.44$  0.9–2.2 mm de largo, blancos; las pistiladas 1.4–2.2 m de largo, 2–3 dividida, erectas, a veces retorcidas, pedúnculo  $105 \pm 9.58$  86–113 cm de largo,  $1.33 \pm 0.77$  0.7–2.2 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde a verde olivo, blanco-lepidoto; brácteas del pedúnculo estrechamente triangulares a triangulares, largo-acuminadas a acuminadas, pungentes,  $7.02 \pm 3.17$  3–12 cm de largo,  $2 \pm 1.07$  1–4.4 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros a finamente serrados, fuertemente nervados; entrenudos del pedúnculo  $4.32 \pm 1.54$  1.5–6.5 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; eje central  $86.67 \pm 50.33$  (40–) 80–140 cm de largo,  $0.71 \pm 0.32$  0.4–1.2 cm de diámetro basalmente, verde claro, lepidoto, ramas largas, de entre 19 a 24 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $21.6 \pm 14.79$  (4.5–) 10.5–41 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1–6 cm de largo, corto-

pedunculadas, las de tercer orden 0.8–1 cm de largo, corto pedunculadas a sésiles; *entrenudos del eje central*  $4.04 \pm 1.65$  1.7–6.5 cm de largo; *brácteas primarias* las inferiores estrechamente triangulares, las superiores triangulares, acuminadas,  $3.54 \pm 1.87$  1.8–6.1 cm de largo,  $1.34 \pm 0.67$  0.6–2.2 cm de ancho, lepidotas, márgenes enteros a esparcidamente serradas, fuertemente nervadas, las inferiores casi tan largas como la parte media de la rama; *flores* siempre agrupadas, a veces casi aglomeradas en la ramas secundarias y en la ramas terciarias, a veces casi laxamente dispuestas hacia el ápice de las ramas primarias, usualmente de (15–) 35–110 flores por rama primaria, 8–32 flores por ramas secundarias, 4–6 flores por de tercer orden, sésiles,  $5.5 \pm 0.5$  5–6 mm de largo; *brácteas florales* anchamente triangulares a ovado-trianguulares, apiculadas a corto-apiculadas,  $3.6 \pm 0.46$  3.2–4.3 mm de largo,  $3.32 \pm 0.7$  2.6–4.3 mm de ancho, siendo a veces más anchas que largas, lepidotas, 5-nervadas, erosas, casi igual en tamaño que los sépalos; *sépalos* ovados a triangular-ovados, agudos a obtusos,  $3.33 \pm 0.45$  2.9–4 mm de largo,  $2.96 \pm 0.4$  2.4–3.5 mm de ancho, libres, verdes en la base, pardos hacia el ápice, lepidotos, (3–) 5–7 nervados, erosos a finamente erosos, más cortos que los pétalos; los *pétalos* oblongo-obovados a oblongos, obtusos a redondeados,  $4.09 \pm 0.3$  3.7–4.5 mm de largo,  $2.55 \pm 0.44$  2–3 mm de ancho, libres, blancos, lepidotos, 7-nervados, enteros; *estaminodios* angosto-trianguulares,  $2.1 \pm 0.36$  1.8–2.5 mm de largo, 0.5–0.8 mm de ancho, blancos, con el ápice generalmente capitado, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* más largo que los pétalos; *ovario* ovoide,  $3.34 \pm 0.39$  2.9–3.7 mm de largo sin el estigma,  $2.15 \pm 0.07$  2.1–2.2 mm de ancho, blanco con tintes rosados, el estilo ausente, el estigma trilobular, los lóbulos estigmáticos  $1.4 \pm 0.1$  1.3–1.5 mm de largo, blancos, placentación central; *cápsulas*, pardas oscuras, elipsoides a estrecho-elipsoides,  $7.18 \pm 1.3$  7–9 mm de largo,  $3.73 \pm 0.38$  3.3–4 mm de ancho, lepidotas, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice; *semillas* pardas, fusiformes,  $5.32 \pm 0.6$  4.4–6 mm de largo, 0.8–1.2 mm de diámetro, el largo del ala hacia el ápice de  $1.2 \pm 0.42$  0.8–2 mm, el largo del ala hacia la base de 0.7–1 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: CHIAPAS, Chiapa de Corzo**, 15 km de Chiapa de Corzo hacia San Cristóbal. Alado de la carretera (Mex 190). 16°40' N, 93°00' O [16°45'44" N, 92°57'31" O], 1130 msnm, 1 de febrero 1990, P.J. Stafford, R. J. Hampshire y A. Reyes-García 169 frutos (MEXU, BM), ♂ (BM); **Mun. Chicoasén**, 2 km al N de Chicoasén. [16°58'26" N, 93°07'29" O], 200 msnm, 13 de diciembre 1987, A. Reyes-García y E. Martínez 160 ♂ (BM, MEXU); Cañón del Sumidero, mirador "Manos que Imploran, km 27 carretera a Chicoasén. 16°56' N, 93°06' O, 1000 msnm, 24 de

febrero 1996, *F. J. Santana M. y O. Ferrara S.* 7884 frutos/♂ (ZEA); **Mun. Tuxtla Gutiérrez**, El Zapotal, al SE de Tuxtla Gutiérrez. [16°43'07" N, 93°05'21" O], 830 msnm, 19 de agosto 1988, *E. Palacios* 668 frutos (CHIP); km 17 pasando a lo largo de la carretera al Cañón del Sumidero de Tuxtla Gutiérrez. [16°49'42" N, 93°05'42" O], ca. 4250' (1295 msnm), 6 de febrero 1981, *J. Bauml, M. Kimmach y H. Sánchez-Mejorada* 535 ♂ (MICH); Cañón del Sumidero. [16°49'41" N, 93°06'22" O, 1251 msnm], *Germán Carnevali s/n* ♀ frutos (CICY); **Mun. Ocozocoautla**, 3 km al norte de Ocozocoautla a lo largo del camino a Mal Paso. [16°47'36" N, 93°23'33" O], 900 msnm, 1 de febrero 1972, *D. E. Breedlove* 23916 ♂ (MICH, ENCB); a 9.8 km al ONO de Piedras paradas, camino a Rancho El Ocote, pedregal. 16°51'22" N, 93°31'53" O, 922 msnm, 8 de junio 2005, *E. Martínez* 37580 ♀ (MEXU), ♂ (UAMIZ); carretera de terracería que va de la carretera federal Cintalapa-Ocozocoautla hasta las Cascadas del Aguacero en la Reserva del Ocote, al SE de la reserva. 16°45'27.01" N, 93°31' 32.86" O, 690-700 msnm, 10 de julio 2009, *G. Carnevali, R. Duno, G. Romero y J. P. Pinzón* 7488 ♀ (CICY); Ocozocoautla de Espinosa. [17°05'33" N, 93°12'36" O, 432 msnm], 14 de Mayo 1954, *G. Gúzman* 23 ♂ (ENCB); **Mun. Copainala**, Copainala. [17°05'33" N, 93°12'36" O, 432 msnm], 2 de mayo 1941, *W. R. Handerley* 13 ♂ (MICH); **Mun. Villaflores**, Rancho El Belem. [6°25'05" N, 93°11'28" O], 1000 msnm, 13 de junio 1989, *Ursula Bachem C. y Ricardo Rojas C.* 914 frutos (MEXU, UAMIZ).

**BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA:** *H. ghiesbreghtii* es endémica del estado de Chiapas en los municipios de Tuxtla Gutiérrez, Chiapa de Corzo, Ocozocoautla, Chicoásen y Copainala y Villaflores. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en las regiones biogeográficas del Golfo de México y Chiapas, en una altitud que va de los 450–1130 msnm (Figura 3.5). Florece entre los meses de diciembre a julio y fructifica entre los meses de junio y febrero. Crece en diferentes tipos de vegetación: selva baja caducifolia, vegetación secundaria de selva mediana y vegetación muy alterada en mosaico de encinares tropicales y remanentes de bosque seco y semihúmedo.

**COMENTARIO NOMENCLATORIAL:** El protólogo de *H. ghiesbreghtii* no menciona una localidad precisa de colecta de la planta a partir de la cual se describió, sin embargo se indica que fue colectada en México por el médico y naturalista belga Augusto B. Ghiesbreght y llevada a Europa para su cultivo. Con base a estudios biográficos del colector, se propone que la planta tipo procede del estado de Chiapas (Rzedowski, 2009 y Papavero e Ibáñez, 2001), probablemente de Tuxtla Gutiérrez, Ocozocoautla, Pueblo Viejo, de los Valles de Jiquipilas, Cintalapa o regiones adyacentes (Rovirosa, 1889). Asimismo, el protólogo menciona que esta especie tiene una roseta

con uno o varios escapos (policarpía), los cuales se originan de las hojas (axilas foliares), y además son pubescentes (indumento en la inflorescencia), características propias de las especies del complejo *H. glomerata*. Las poblaciones estudiadas (material de herbario) de Tuxtla Gutiérrez, Ocozocoautla, Villaflores, Copainala, Chicoasén y Chiapa de Corzo, en el estado de Chiapas, presentan las características antes mencionadas, por lo tanto se hipotetiza con base a los caracteres morfológicos y la distribución geográfica, que dichas poblaciones pertenecen a *H. ghiesbreghtii*.

**CARACTERES DIAGNÓSTICOS:** *H. ghiesbreghtii* presenta una roseta semiglobosa, cespitosa, la lámina foliar sin una orientación bien definida pudiendo ser erectas, reclinadas, recurvadas o retorcidas, la inflorescencia con el escapo y el raquis verdes a verde claro, que junto con el denso indumento que la recubre, le infieren a esta un aspecto blanco, las ramas en la parte media del eje central en las inflorescencias pistiladas miden 10.5–41 cm de largo, ya que estas son 2–3 dividida en comparación con las estaminadas las cuales son 2-divididas o hasta 1-dividida (10.5–26.5 cm), las flores están densamente dispuestas en las ramas secundarias, pero a veces casi aglomeradas, raramente laxas hacia el ápice de las ramas primarias y en la base de las ramas secundarias, el fruto 7–9 mm de largo, las semillas 4.4–6 mm de largo, el pistilodio y el ovario son de color blanco con tintes rosados. Las flores son variables en formas y dimensiones florales, desde flores pequeñas (característica que se menciona en la descripción original de la especie) a flores de un mayor tamaño, siendo más variables en flores estaminadas (4–7 mm de largo), mientras que las flores pistiladas presentan dimensiones más constantes entre las estructuras.

**AFINIDADES MORFOLÓGICAS:** *H. ghiesbreghtii* puede ser similar a *H. schottii*, en cuanto a porte (altura) y ramificación de las inflorescencias, sin embargo *H. schottii* es una especie que presenta un crecimiento estolonífero, rosetas globosas, inflorescencias desde verdes o hasta verdes con tintes rosados, las flores masculinas hasta 7 mm de largo, ovario de 5 mm de largo, y semillas 6–7 mm de largo; mientras que *H. ghiesbreghtii* no presenta estolones, las rosetas son semiglobosas, con las hojas sin una orientación bien definida, las inflorescencias tienen un característico color blanco, debido a que el eje central es de color verde claro, las flores masculinas de 4–7 mm de largo, el ovario de 3.2–3.7 mm de largo y las semillas de 4.4–6 mm de largo.

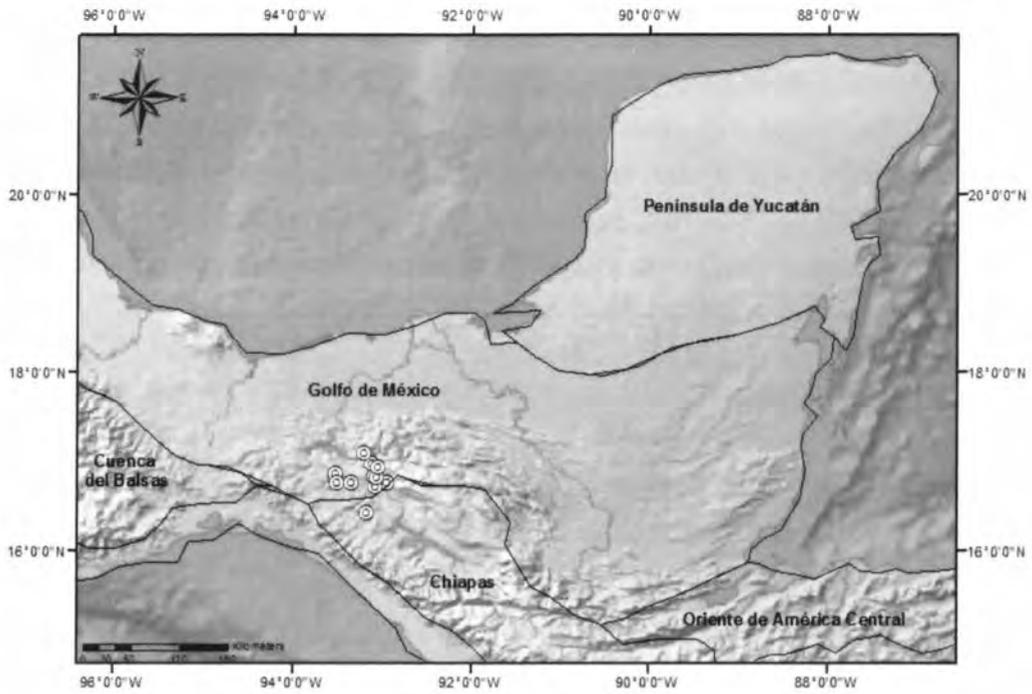
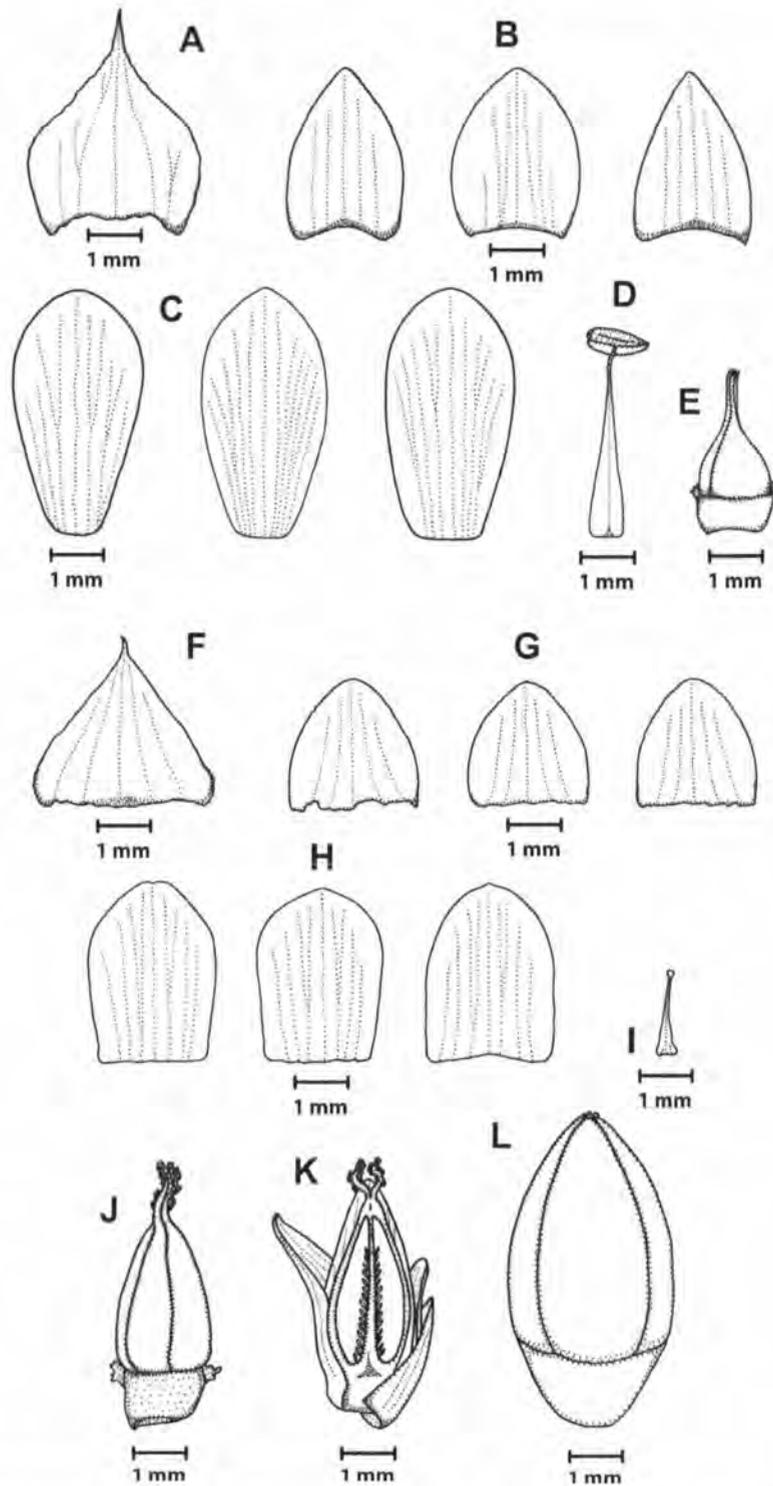
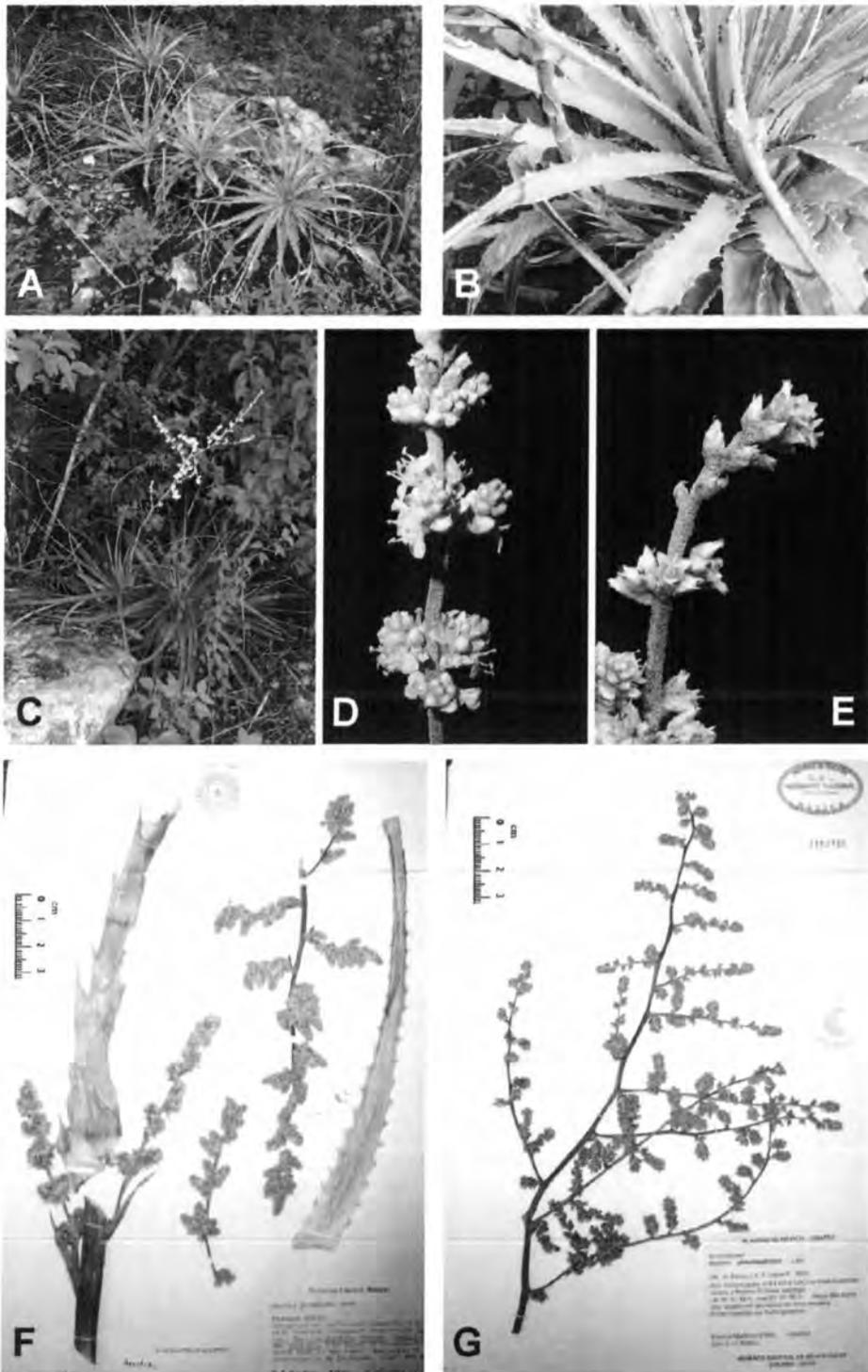


Figura 3.5. Distribución de *Hechtia ghiesbreghtii* Lem (doble círculo blanco).



**Figura 3.6.** Ilustración botánica de *Hechtia ghiesbreghtii*.

Flor estaminada: A. Bráctea floral, B. Sépalos, C. Pétalos, D. Estambre, E. Pistilodio; Flor pistilada: F. Bráctea floral, G. Sépalos, H. Pétalos, I. Estaminodio, J. Ovario, K. Corte longitudinal del ovario, L. Fruto. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.7.** *Hechtia ghiesbreghtii*: Planta estaminada y pistilada.

**A.** Plantas creciendo sobre rocas, **B.** Detalle del origen de la inflorescencia, **C.** Roseta con inflorescencia, **D.** Rama estaminada, **E.** Rama pistilada, **F.** Ejemplar de herbario estaminado, **G.** Ejemplar de herbario pistilado. Fotografías Germán Carnevali (A-E), Ivón Ramírez (D) y Carlos Jiménez (F-G).

**3.3.7. *Hechtia glomerata* Zucc.**, Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. 3: 240-242. 1840. Tipo: México, 1853, *W. Karwinski in hort Munich s.n.*, tipificada por la descripción e ilustración.

Sinónimos: *H. gamopetala* Mez, DC. Monogr. Phan. 9: 549. 1896. Tipo: México, [Mun. San Agustín Metzquitlán], prope El Banco, [20°33'23" N, 98°38'01" O, 1840 msnm], *Erenberg 1001* pro parte (holotipo B (foto B)).

*Hierbas* arrosetadas, terrestres o rupícolas, acaules, cespitosas, globosas, 30–50 cm de diámetro, en flor de 1–2.5 m de alto. *Hojas* 30–50 por planta, las vainas foliares oblongas a deprimido ovadas, de 3–6 cm de largo, de 3–8 cm de ancho, glabras, lustrosas, enteras o a veces diminutamente denticuladas hacia la porción apical, blancas con una mancha de color pardo, las láminas foliares lineares a muy angostamente triangulares, agudas, acuminadas, pungentes, de 52.33 ±23.32 24–78 cm de largo, de 3.14 ±1.38 1.5–5 cm de ancho en la base, 1.28 ±0.61 0.6–2.1 cm ancho en la parte media, arqueadas, verdes, glabrescentes y lustrosas en el haz, densamente blanco-lepidotas en el envés, espinosas en el margen, las espinas pardas a rojizas, recurvadas hacia adentro, uncinadas, 4.4 ±2.1 2–7 mm de largo, 1.42 ± 0.88 (0.3–) 0.8–2.5 cm de distancia entre una y otra; *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota, excepcionalmente simple, las estaminadas de 1–1.5 m de largo, 1–2 dividida, erectas, *pedúnculo* 52.4 ±15.06 27–67 cm de largo, 0.9 ±0.35 0.4–1.3 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, pardo o rojizo con tintes verdes, blanco-lepidoto a glabrescente; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas, raramente corto-acuminadas, 4.02 ±2 1.1–7.2 cm de largo, 1.33 ±0.58 0.5–2.4 cm de ancho, las basales densamente imbricadas y mucho más largas que los entrenudos, las apicales casi tan largas como o mucho más cortas que los entrenudos, lepidotas a glabrescentes en ambas caras, márgenes enteros en la base a diminutamente serrados o serrados hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo* 2.43 ±1.46 0.8–4.3 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central* 67.44 ±24.94 33–104 cm de largo, siendo a veces más largo que el pedúnculo, 0.38 ±0.18 0.2–0.6 cm de diámetro basalmente, pardo o rojizo con tintes verdes, blanco-lepidoto; *ramas* largas a aglomeradas, 13 a 35 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias 9.02 ±6.44 1.3–18 cm de largo, ascendente a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, corto-pedunculadas a sésiles, las secundarias aglomeradas, 0.6–2.5 cm de largo, corto-pedunculadas a sésiles; *entrenudos del eje central* 3.49 ±1.55 1.3–6 de largo;

*brácteas primarias* triangulares, acuminadas a corto-acuminadas,  $2.11 \pm 1.33$  0.7–3.3 (–4.4) cm de largo,  $0.96 \pm 0.66$  0.4–1.2 (–2.5) cm de ancho, lepidotas, márgenes enteros en la base a esparcidamente serrulados hacia el ápice, más cortas a casi iguales a la parte estéril cuando la rama es alargada, más largas a la parte estéril cuando la rama es aglomerada; *flores* generalmente agrupadas a aglomeradas en las ramas secundarias, agrupadas en el ápice de la ramas primarias, hacia el ápice de las mismas, usualmente 30–160 flores por rama primaria, 8–25 por rama secundaria, rotadas a algo campanuladas, sésiles o muy cortamente pediceladas,  $6 \pm 0.65$  5.4–7.7 mm de largo, de 4–5 mm de diámetro; *brácteas florales* anchamente triangular ovadas, agudas a apiculadas, cóncavas, de  $4.3 \pm 0.88$  3–5.8 mm de largo,  $3.9 \pm 0.77$  3–6 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, fimbriadas; *sépalos* ovados a anchamente elípticos, redondeados, cóncavos,  $3.62 \pm 0.5$  2.9–4.3 mm de largo,  $2.93 \pm 0.53$  2–4 mm de ancho, libres, pardos en la base a rojizos hacia el ápice, densamente blanco lepidotos, 5-nervados, los nervios rojizos, *pétalos* obovados a ovados o elípticos, redondeados, de  $5.43 \pm 0.49$  4.6–6.4 mm de largo,  $3.34 \pm 0.4$  2.7–4 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 11-nervados, los nervios rojizos; *estambres* desiguales, tres cortos y tres largos, más cortos que los pétalos, ca. 4.5 mm de largo, *filamentos* angosto-triangulares,  $4.2 \pm 0.59$  3.3–4.9 mm de largo, diámetro, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* oblongas,  $1.75 \pm 0.33$  1.3–2.4 mm de largo, diámetro, verdes, dorsifijas; *pistilodio* ovoide,  $2.01 \pm 0.64$  (0.9–) 1.9–3 mm de largo, ca. 2 mm de diámetro, blanco con tintes rojizos, los lóbulos  $1.54 \pm 0.5$  (0.6–) 1.5–2 mm de largo, blancos; las pistiladas 1–2 m de largo, 1–2 dividida, erectas; *pedúnculo*  $63 \pm 9.87$  51–78 cm de largo, siendo por lo general más largo que el raquis,  $0.73 \pm 0.34$  0.4–1.4 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, pardo o rojizo con tintes verdes, blanco-lepidoto a glabrescente; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas, raramente corto-acuminadas,  $3.64 \pm 1.88$  1–7.4 cm de largo,  $1.18 \pm 0.65$  0.6–2.8 cm de ancho, las basales densamente imbricadas y mucho más largas que los entrenudos, las apicales casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas a glabrescentes en ambas superficies, márgenes enteros en la base a diminutamente serrados hacia el ápice, fuertemente nervados; *entrenudos del pedúnculo*  $3.88 \pm 1.27$  1.8–5.7 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $41.5 \pm 17.94$  (19.5–) 30–77 cm de largo,  $0.36 \pm 0.1$  0.2–0.5 cm de diámetro basalmente, pardo o rojizo con tintes verdes, blanco-lepidoto; *ramas* largas a aglomeradas, de 18 a 39 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $4.03 \pm 5.42$  1.2–15 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, corto-pedunculadas a sésiles, las secundarias cuando

presentes de ca. 1.5 cm de largo, corto-pedunculadas a sésiles, *entrenudos del eje central*  $2.01 \pm 0.84$  0.7–3.1; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas a corto-acuminadas,  $1.43 \pm 0.48$  0.8–2.2 cm de largo,  $0.64 \pm 0.11$  0.5–0.8 cm de ancho, lepidotas, márgenes enteros en la base a esparcidamente serruladas hacia el ápice, más cortas a casi iguales a la parte estéril cuando la rama es alargada, más largas a la parte estéril cuando la rama es aglomerada; *flores* agrupadas a aglomeradas, mucho menos numerosas que las estaminadas, 8–50 flores por rama primaria, 3–12 por rama secundaria, polísticas, rotadas a algo campanuladas, sésiles o muy cortamente pediceladas,  $6.8 \pm 0.71$  6.2–8 mm de largo, 3–5 mm de diámetro; *brácteas florales* triangular-ovadas a triangulares, agudas a apiculadas, cóncavas,  $4.82 \pm 0.88$  (3.4–) 4.2–6 mm de largo,  $4.61 \pm 0.53$  4–5.4 mm de ancho, pardas, densamente blanco-lepidotas en el envés, 5-nervadas, fimbriadas; *sépalos* ovados, redondeados, cóncavos,  $4.56 \pm 0.58$  3.5–5.2 mm de largo,  $3.68 \pm 0.41$  3.2–4.3 mm de ancho, libres, pardos en la base a rojizos hacia el ápice, densamente blanco-lepidotos, 5-nervados, erosos y hialinos en el margen; *pétalos* ovados a oblongos, redondeados,  $5.37 \pm 0.68$  4.5–6.8 mm de largo,  $3.12 \pm 0.39$  2.8–4 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9–11 nervados, los nervios rojizos, enteros; *estaminodios* angosto-triangulares,  $1.96 \pm 0.61$  1.3–3 mm de largo, ancho, blancos, capitado, adnados a la base de los pétalos; el *pístil* igual de largo que los pétalos; *ovario* elipsoide a oblongoide,  $4.1 \pm 0.81$  3.3–5 mm de largo,  $2.1 \pm 0.2$  1.8–2.4 mm de diámetro, blanco con tintes rojizos, densamente blanco-lepidoto, el estilo ausente, el estigma trilobular, los lóbulos  $1.78 \pm 0.38$  1.1–2.1 mm de largo, blancos, recurvados hacia el ápice, papilosos en la superficie interna; *cápsulas* pardas a pardas oscuras, ovoides, algo trigonas,  $8.19 \pm 2.17$  (5.5–) 7.8–12.4 mm de largo,  $4.14 \pm 0.74$  3–5 mm de diámetro, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, densamente blanco-lepidotas a glabrescentes; *semillas* pardas a pardas rojizas, fusiformes,  $5.7 \pm 1.59$  4.2–7.7 mm de largo, 0.5–1 mm de diámetro, el largo de ala hacia el ápice  $1.85 \pm 0.77$  (0.8–) 1.4–3 mm, el largo de ala hacia la base 0.7–1.2 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: QUERÉTARO, Mun. Arroyo Seco**, ca. 5 km al S de Arroyo Seco. [21°30'33" N, 99°40'11" O, 810], 24 de abril 1990, *E. Carranza* 2458 ♂ (CICY); 3.5 km después de Puerto Ayutla, rumbo a Jalpan. 21°21'20" N, 99°33'21" O, 610, 8 de septiembre 2006, *J. Ceja et al.* 1782 ♀ (IEB, UAMIZ); 1783 ♂ (IEB, UAMIZ); **Mun. Jalpan de Serra**, 2 a 3 km río abajo de Tanchanaquito, sobre el río Santa María. [21°37'26" N, 99°14'12" O], 200–300 msnm, 27 de julio 1996, *E. Carranza y E. Pérez C.* 4922 ♂ (IEB, UAMIZ, XAL); al oriente de Tanchanaquito, el risco de la Joya Honda. 500 msnm, 30 de abril 1993, *L. López C.* 576 ♀/♂ (CICY), ♀

(IEB), frutos (CICY, UAMIZ); SE de Tanchanaquito, cerro La Vuelta de la Peña. 360-450 msnm, *E. Carranza et al.* 4527 ♂ (IEB); 2 km al ESE de Soyapilca. [21°18'37" N, 99°15'32" O], 1160 msnm, 6 de mayo 1989, *E. Carranza G.* 1685 ♂ (MEXU); carretera de Tancama, 16 km al noreste de Jalpan. [21°09'55" N, 99°23'04" O], 1400 [975] msnm, 28 de abril 1982, *R. Hernández y P. Tenorio* 7160 ♂ (MEXU, MO); Cañada del río Estórax, entre el arroyo de los Chilares y las adjuntas con el río Moctezuma. [21°05'53" N, 99°24'39" O, 1500 msnm], *A. Espejo-Serna et al.*, 6953 ♀ (IEB, UAMIZ); Arroyo de los Chilares, cerca de la cañada del río Estórax. [21°05'53" N, 99°24'39" O, 1500 msnm], *A. Espejo-Serna et al.* 6949 ♂ (IEB, UAMIZ); **Mun. Landa de Matamoros**, El Paso del Tepehuaje, Río Moctezuma, 5.5 km al sur de Landa. [21°08'33" N, 99°19'02" O], 620 msnm, 7 de marzo 1988, *A. Herrera* 70 ♂ (IEB, MEXU, UAMIZ, XAL); 4 km S de Mazacintla, por el camino al río Moctezuma. [21°08'12" N, 99°19'41" O], 870 msnm, *S. Zamudio y E. Carranza* 6477 ♂/♀ (IEB(x2)); ca. 5 km al E de La Lagunita, por la carretera a El Lobo. 21°17'15.3" N, 99°12'32.2" O, 1400 msnm, 10 de junio 2002, *S. Zamudio R., V. Steinman y R. Galván V.* 11909 ♂ (IEB, UAMIZ), 11910 ♀ (IEB); La Campana, 4 km al suroeste de Tilaco. [21°09'13" N, 99°12'57" O], 1300 msnm, 21 de febrero 1989, *E. González* 398 ♂/♀ (IEB); 3 km después de Tilaco, rumbo a Santa Inés. 21°10'16" N, 99°10' 06" O, 1230 msnm, 15 de abril 2000, *J. Ceja, A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari y A. Mendoza R.* 1071A ♂ (UAMIZ); 1071B ♀ (CICY, UAMIZ); 5 km después de Tilaco, rumbo a Santa Inés. 21°10'51" N, 99°09'13" O, 1323, *I. Ramírez y S. Zamudio* 1438 (CICY); Tangujó, orilla del río Moctezuma. [21°09'27" N, 99°06'30" O], 300 msnm, 4 de marzo 1988, *H. Díaz y S. Zamudio* 4599 ♂ (IEB, CICY), ♀ (XAL); **Mun. Peñamiller**, Higueras, 5 km al sureste de Peña Blanca. [21°00'05" N, 99°43'32" O], 1700 [1266] msnm, 13 de mayo 1992, *R. Hernández M., Cristóbal Orozco L. y Javier Orozco H.* 9848 ♂ (CHAPA, MEXU, QMEX); alrededores del puente Chorreadero, carretera Vizarrón – Pinal de Amoles. *A. Espejo-Serna et al.*, 6896 ♀ (UAMIZ); aproximadamente 3.5 km al W de La Nopalera. 21°05'03" N, 99°43'44" O, 1647 msnm, *Pantoja* 605 ♂ (QMEX); 1 o 2 km NW de Las Adjuntas, ca. cerro San Juanico. *I. Ramírez et al.* 1503-A (CICY); **Mun. San Joaquín**, orillas del Estórax, ca. 1 km después de El Plátano. *J. Ceja et al.*, 1826 ♂ (IEB, UAMIZ); **Mun. El Marqués**, La Cañada, ladera norte. *A. Cabrera* 102 ♂ (IEB); **Mun. Cadereyta**, ca. 17 después de Vizarrón, rumbo a Peña Blanca. *A. R. López-Ferrari et al.* 3251 ♂ (IEB, UAMIZ); ca. 1 km después de la hidroeléctrica Zimapán, rumbo a Cadereyta. 20°40'15" N, 99°31'33" O, 1787 msnm, 29 de agosto 2006, *A. Espejo-Serna et al.* 6892 ♀ (IEB, UAMIZ, XAL); área del embalse de la C. H. Zimapán. [20°40' N, 99°30' O, 1880 msnm], *I. Acosta R. y R. Palestina* 2668 ♀ (XAL). **HIDALGO, Mun. Zimapán**,

carretera federal 85, 5 km antes de Durango o 24 km después del entroke Zimapán hacia Durango, en la carretera de Ixmiquilpan a Tamazunchale. 20°53'39" N, 99°14'11" O, 2180, 26 de abril 2007, *Ivón Ramírez y Germán Carnevali* 1619 ♀ (CICY), *I. Ramírez, J. L. Tapia y F. Chi May* 1484 ♂/♀ (CICY); **Mun. Metztlán**, Jardín Botánico. 20°35'23.1" N, 98°45'24.4" O, 1350 msnm, *Guzmán Cruz U. y Ocampo L.* UG 2135 frutos (K); Barranca de Metztlán, ca. 7 km de San Cristóbal viniendo de Altzoncintla. 20°30'23.6" N, 98°42'58.4" O, 1276 msnm, 30 de abril 2012, *Ivón Ramírez M., Claudia Hornung, Julian Bueno y Sofia Bueno Hornung* 1712 ♀ (CICY), 1713 ♂ (CICY), 1713a frutos (CICY); 7 km al NE de "Venados" desviación a "Vaquerías". [20°29'03" N, 98°40'13" O], 1500 msnm, 13 de junio 1981, *Luis Felipe Jiménez García* 14402 ♂ (FCME); Barranca de Metztlán. [20°30'23.6" N, 98°42'58.4" O], 1550 msnm, 13 de septiembre 1986, *L. Cabrera R.* 425 (MEXU); **Mun. Cardonal**, Barranca de Tolantongo, 10 km al W de Cardonal. [20°38'53" N, 99°00'18" O], 1500 msnm, *L. González* 2566 ♂ (IEB); Barranca de Tolantongo. 20°37'52" N, 98°59'30" O, 1739 msnm, 3 de mayo 2012, *Ivón Ramírez M., Claudia Hornung y Manuel González Ledezma* 1724a ♂ (CICY), 1724b ♀ (CICY); **Mun. Tasquillo**, ca. 5 km después de Tasquillo y ca. 20 km antes de Zimapán. 20°34'07.2" N, 99°20'27.2" O, 1616 msnm, 3 de mayo 2012, *Ivón Ramírez M., Claudia Hornung y Manuel González Ledezma* 1728 ♂/♀ (CICY); **Mun. Ixmiquilpan**, 8 km al E de Ixmiquilpan. [20°30'53" N, 99°05'53" O], 1900 msnm, 1 de mayo 1966, *L. González Quintero* 3542 ♂ (ENCB); **Mun. Pácula**, Paso del Membrillal, cañón del Río Moctezuma cerca de El Fraile. 20°57'12" N, 99°23'38" O, 900 msnm, 7 de marzo 2005, *S. Zamudio* 12961 ♂/frutos (UAMIZ); **Mun. Jacala de Ledezma**, 5 km después de Jacala y ca. 1 km antes de Agua Fria, rumbo a Zimapán. 20°59'19" N, 99°12'38" O, 1410 msnm, 21 de abril 2007, *A. Espejo, A. R. López-Ferrari, J. Ceja, A. Mendoza R., R. Valdés A.* 6977 ♂ (UAMIZ); **Mun. Actopan**, alrededores de Puente de Dios. 20°18'7.7" N, 98°47'22.6" O, 1735 msnm, 15 de mayo 2008, *A. R. López-Ferrari, A. Espejo y S. Zamudio R.* 3310 ♀/frutos (UAMIZ); **Mun. Zacualtipán**, Zacualtipán. [20°38'50" N, 98°39'15" O], 1200 [1900] msnm, 5 de noviembre 1975, *E. Matuda* 38693 (MEXU).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *H. glomerata* es endémica de los estado de Hidalgo en los municipios de Zimapán, Metztlán, Cardonal, Tasquillo, San Agustín Metzquitlán, Ixmiquilpan, Pácula, Jacala de Ledezma y Actopan; y Querétaro en los municipios de Jalpan de Serra, Landa de Matamoros, Arroyo Seco, San Joaquín, Cadereyta, Peñamiller y El Marqués. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en las regiones biogeográficas del Altiplano Mexicano y la Sierra Madre Oriental, en una altitud que va de los 300–2100 msnm (Figura 3.8). Florece entre los meses de

---

febrero a agosto y fructifica entre los meses de marzo a septiembre. Crece en matorrales submontanos, micrófilos, rosetófilos y bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios y subperennifolios

COMENTARIO NOMENCLATORIAL: Al igual que *H. ghiesbreghtii*, *H. glomerata* fue descrita a partir de una planta cultivada sin localidad de colecta precisa. El protologo menciona que Wilhelm Friedrich Freiherr von Karwinski la colectó en México, y la llevó a Europa para su cultivo. Mc Vaugh (1980), en su estudio sobre las rutas de colecta de Karwinski en México, menciona que este personaje estuvo colectando en Zimapán y Huejutla, Hidalgo y regiones adyacentes, por lo que se sugiere como la región de procedencia de la planta tipo. Las poblaciones estudiadas (material de herbario) de los municipios mencionados líneas arriba de los estados de Hidalgo y Querétaro, presentan las características morfológicas que se mencionan en el protologo y se observan en la ilustración (roseta, hoja, inflorescencia estaminada y partes florales), como son: rosetas globosas, hojas angostamente triangulares, inflorescencia lateral y ramas cortas con las flores densamente aglomeradas; por lo tanto estas poblaciones pertenecen a *H. glomerata*. Por otra parte la asignación de *H. gamopetala* (1896) como sinónimo de *H. glomerata* (1840) fue debido a la similitud morfológica del ejemplar tipo (*Ehrenberg 1001*), con algunos ejemplares previamente determinados como *H. glomerata* de Hidalgo y Querétaro, como son las ramas aglomeradas y el indumento ferrugino-tomentoso en la inflorescencia; y a que la localidad tipo (México, cerca El Banco) se localiza en el área de distribución de *H. glomerata*: en San Agustín Metzquitlán, Hidalgo, según datos biogeográficos del colector. Durante varios años este colector estableció su centro de actividades en Real del Monte (Mineral del Monte), desde donde muestreó de manera intensa la flora del estado de Hidalgo (Rzedowski *et al.*, 2009) y regiones adyacentes; además, Ehrenberg (1846) y Urban (1897) indican que visitó entre otros, los municipios de Metzquitlán, Jihuico, Zacualtipán y Tlacolula, circunvecinos a San Agustín Metzquitlán. Cabe aclarar que aunque el epíteto específico de este sinónimo nos indica que presentan flores gamopétalas, es decir, con los pétalos fusionados, esto no fue como una carácter que nos pudiera indicar que se trata de una especie diferente a *H. glomerata*, ya que Smith (1937) a partir del estudio de fragmentos del material tipo, dice que la unión de los pétalos en *H. gamopetala* no es un carácter particular distintivo, tal como ocurre en varias especies de *Hechtia*, los cuales tampoco tienen pétalos fusionados.

**CARACTERES DIAGNÓSTICOS:** Entre los caracteres que diferencian a *H. glomerata* de las demás especies se encuentra las rosetas globosas, hojas estrecho-triangules a lineares lustrosas en el haz, el escapo es pardo o rojizo con tintes verdes, las ramas primarias en la parte media del eje central son largas 8–15 cm (inflorescencia 2-dividida) con ramas secundarias aglomeradas, o cortas 1.3–3.5 (inflorescencia 1-dividida) y por lo tanto aglomeradas, los sépalos rojizos hacia el ápice en ambos sexos, filamentos 3–4 mm de largo, pistilodio y ovario blanco con tintes rojizos, frutos 7–10 mm de largo, y semillas 5.2–7.2 mm de largo. Los estambres, las anteras y los estaminodios son pequeños, en comparación con las demás especies.

**AFINIDADES MORFOLÓGICAS:** Los morfos que presentan inflorescencias 1-divididas con ramas aglomeradas pudieran ser confundidos con *H. argentea*, la cual posee hojas blanco-lepidotas en la cara adaxial foliar, las brácteas florales femeninas miden 9–11 mm de largo, los sépalos masculinos son oblongos y el pistilodio mide 1.3 mm de largo, mientras que *H. glomerata* no presenta indumento en la cara adaxial foliar y además las hojas son angosto-triangules, las brácteas florales femeninas miden 4–6 mm de largo, los sépalos masculinos son ovados a anchamente elípticos, y el pistilodio mide 1.9–3 mm de largo. Los morfos que presentan inflorescencias 2-divididas, pudieran ser confundidos con *Hechtia* sp. "Comitán" y *Hechtia* sp. "Jaumave", sin embargo *Hechtia* sp. "Comitán" presenta una inflorescencia verde con tonalidades pardas que se observa pardo oscuro en material seco, estambres de 3–4 mm de largo, pistilodio de 1.4–1.9 mm de largo de color verde claro, los estaminodios hasta 3.4 mm de largo, el ovario ovoide de color verde y un fruto elipsoide a ancho-elipsoide de 6.5–9.2 mm de largo, mientras que *H. glomerata* presenta una inflorescencia verde con tonalidades rojizas que se observa pardo claro en material seco, estambres ca. 4.5 mm de largo, pistilodio 1.9–3 mm de largo de color blanco con tintes rojizos, estaminodios de 2 mm de largo, ovario elipsoide a oblongoide de color blanco con tintes rojizos y un fruto ovoide de 7.8–12.4 mm de largo; por otra parte aunque las hojas de *Hechtia* sp. "Jaumave" también son angosto-triangules, esta especie presenta brácteas florales que en proporción son más largas o subigualan los pétalos, las flores masculinas en general miden 7–8 mm de largo y las flores femeninas miden 9–11 mm de largo, mientras que *H. glomerata* las brácteas florales en proporción siempre son más cortas que los pétalos, las flores masculinas miden 6–7 mm de largo y las flores femeninas miden 6.2–8 mm de largo.

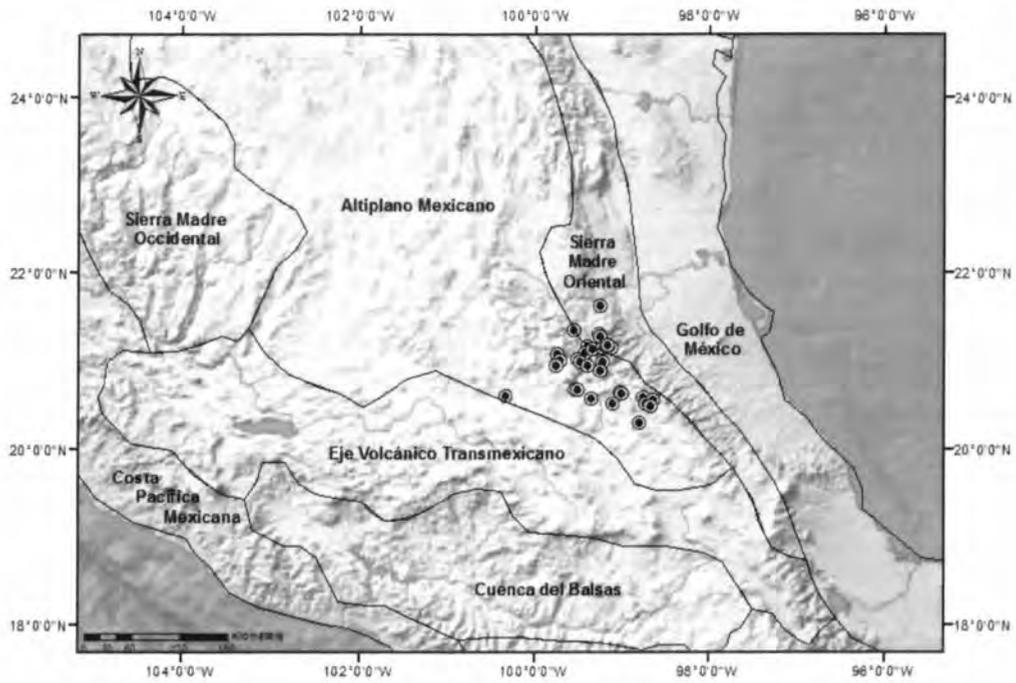
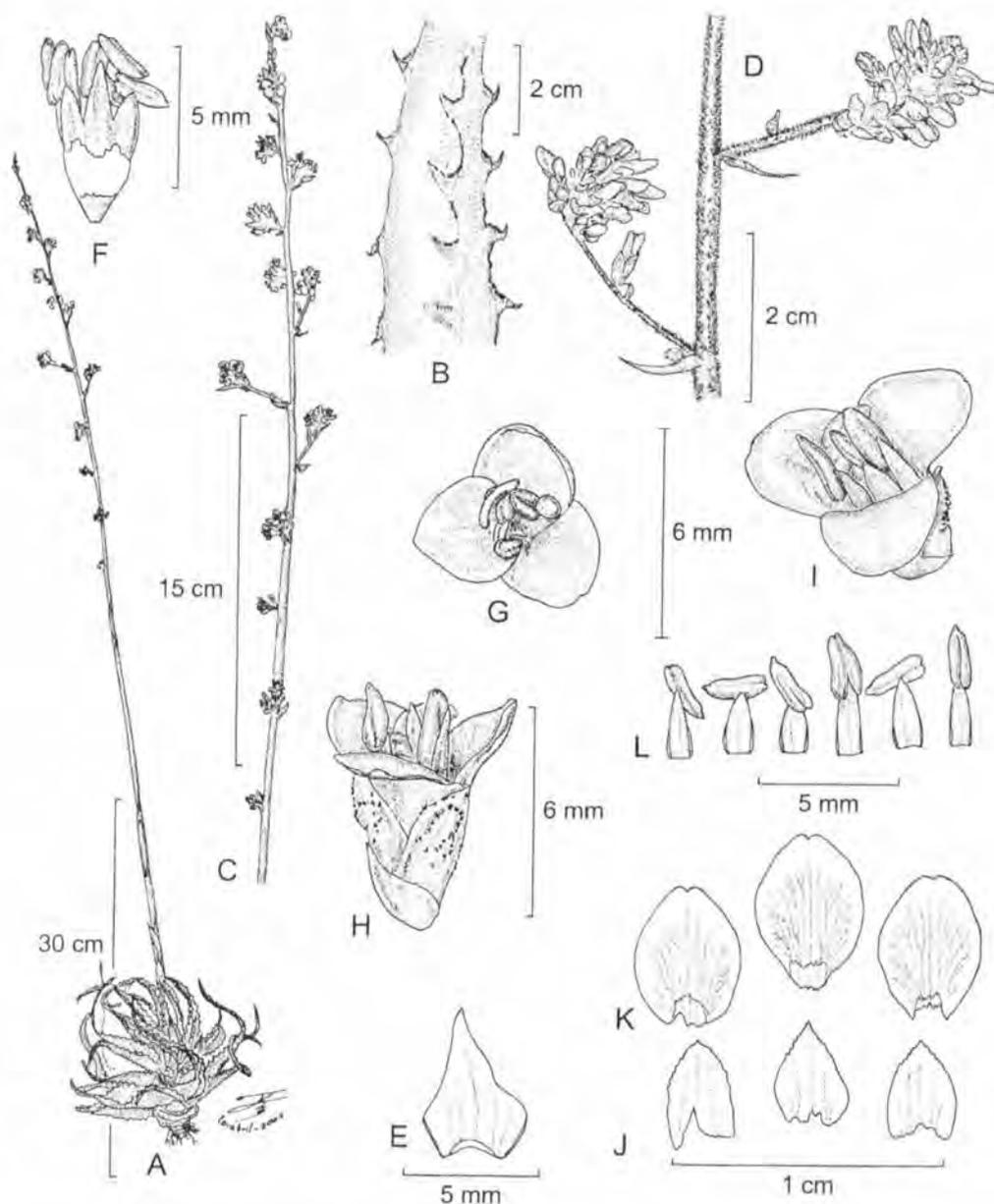
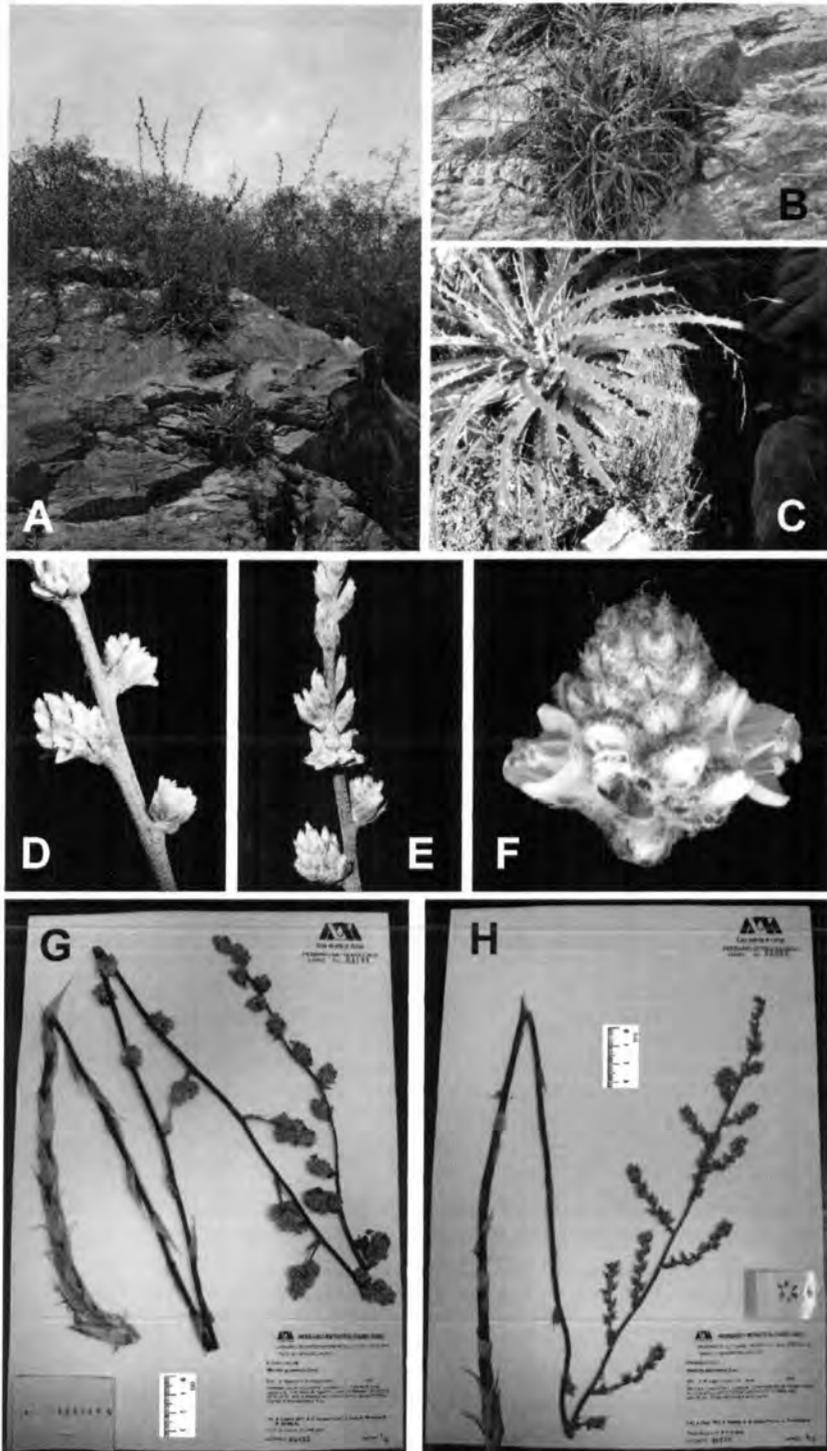


Figura 3.8. Distribución de *Hechtia glomerata* (círculo blanco con círculo negro).



**Figura 3.9.** Ilustración botánica de *Hechtia glomerata*.

**A.** Aspecto general de la planta; **B.** Porción de una hoja; **C.** Inflorescencia estaminada (1-dividida); **D.** Ramas de la inflorescencia; **E.** Bráctea floral; **F., G., H.** Vistas diferentes de la flor; **J.** Sépalos; **K.** Pétalos; **L.** Estambres. Ilustrado por Rolando Jiménez. Tomado de Espejo-Serna *et al.* (2010).



**Figura 3.10.** *Hechtia glomerata*: Planta estaminada y pistilada

A. Plantas creciendo sobre rocas, B. Rosetas cespitosas, C. Inflorescencia lateral, D. y E. Flores pistiladas, F. Flores estaminadas, G. Ejemplar de herbario estaminado (UAMIZ), H. Ejemplar de herbario pistilado (UAMIZ). Fotografías Ivón Ramírez (A, B, E), Andy Siekkinen (C), Gustavo Romero (D, F), Carlos Jiménez (G-H)

**3.3.8. *Hechtia hernandez-sandovalii* I. Ramírez, C.F. Jiménez & Treviño**, Phytotaxa 112 (2): 34-38. 2012. Tipo: MEXICO. Tamaulipas: Municipio de Miquihuana, 17 km al W de Miquihuana camino a Estanque de Los Walle, 23°62'N, 98°57'–99°06'W, 28 mayo 1986, *Hernández & Martínez* 1797 ♀ (holotipo: MEXU (2), isotipo: QMEX, TEX–LL, UAT).

*Hierbas* terrestres, cespitosas, arrosietadas, de 1–1.8 m de alto en flor. *Rosetas* hasta 35 cm de diámetro, más altas que anchas, hojas erectas, falcadas, nuevas rosetas originándose de la base de rosetas viejas y formando grandes colonias. *Hojas* 25–35 por roseta, suculentas, ascendentes, vainas foliares transversalmente oblongas, 2.5–3 cm de largo, (2.6–) 3.7–4.8 cm de ancho, adaxialmente amarillas y abaxialmente pardas cuando secas, algunas veces con un área café oscuro situada distalmente, glabras en ambas caras, basalmente enteras, finamente dentadas hacia el ápice; las láminas foliares angostamente triangulares, acuminadas, pungentes, 26.8 ± 7.06 21–39 cm de largo, 1.89 ± 0.68 (0.8–) 1.3–2.9 cm de ancho en la base, 0.69 ± 0.22 0.5–1.1 cm de ancho en la parte media, verdes, glabras a esparcidamente blanco-lepidotas adaxialmente, blanco-lepidotas abaxialmente, márgenes espinosos, espinas 3.33 ± 1.53 2–5 mm de largo, uncidadas, generalmente retrorsas, 2.89 ± 1.51 (0.8–) 1.6–5.1 cm separadas unas de otras, laxamente separadas hacia ápice, rojizas. *Inflorescencia* lateral, erecta, panícula; las estaminadas 2–divididas, 1.15–1.53 m de largo; *pedúnculo* 60.5 ± 6.35 54–69 cm de largo, 0.98 ± 0.33 0.9–1.5 cm de diámetro, con la base aplanadas, café claro, esparcidamente blanco-lepidoto pero algunas veces glabro, mucho más largo que las hojas; *brácteas del pedúnculo* triangulares a ovado-triangulares, acuminadas, 3.82 ± 1.44 2.3–6.2 cm de largo, 1.46 ± 0.7 1–2.7 cm de ancho, pardas, esparcidamente lepidotas, fina y laxamente denticuladas en la base, enteras hacia el ápice, fuertemente nervadas, más largas que los entrenudos en la base, más cortas hacia el ápice del pedúnculo; *entrenudos del pedúnculo* 3.69 ± 1.36 1.7–5.4 cm de largo; *eje central* 58 ± 23.85 57–92 cm de largo, 0.56 ± 1.18 0.4–0.8 cm de diámetro, cilíndrico, en ocasiones ligeramente sinuoso, cafés claros, esparcidamente lepidota, hasta glabra; *ramas* cortas, las primarias ca. 30 por inflorescencia, 2.8 ± 1.17 1–4 cm de largo, 0.8–1.3 cm de diámetro, sésiles, ascendentes o adpresas al eje central, ca. 8–50 (–70) flores por rama; *ramas secundarias* 1.3–2.5 cm de largo, ca. 10–20 flores en cada rama; *los entrenudos del eje central* 4.03 ± 1.43 1.4–5.2 cm de largo, los más cortos hacia la base de la inflorescencia; *brácteas primarias* triangulares, aguadas acuminadas, 2.37 ± 1.52 1–4 cm de largo, 0.87 ± 0.31 0.6–1.2 cm de ancho, pardas, esparcidamente lepidotas,

enteras, fuertemente nervadas; *flores* densamente aglomeradas y cubiertas por un denso indumento blanco similar al algodón que se torna café con el tiempo, 6.5–7.5 mm de largo, 3–3.2 mm diámetro, sésiles; *bráctea floral* largo ovada, corta-acuminada, 6.3–8.2 mm de largo, 4–4.4 mm de ancho, pardas, erosas, densamente blanco-lepidotas, 7-nervadas, excediendo los sépalos y pétalos; *sépalos* connados en  $\frac{1}{2}$  de su longitud, oblongos, agudos, 4.4–5.3 mm de largo, 2.3–2.5 mm de ancho, pardos, erosos, densamente blanco-lepidotos, 5-nervados, ligeramente carinados, más cortos que los pétalos; *pétalos* libres, obovados, redondeados, 5.5–6 mm de largo, 2.8–3 mm de ancho, enteros, blancos, densamente blanco-lepidotos, 7-nervados; estambres erectos, adnados a los pétalos en la base, poco visibles en anthesis, 3.2–4 mm de largo; *filamentos* angostamente triangulares, 2.7–3.5 mm de largo, 0.7 mm de ancho, blancos; *anteras* ca. 2.2 mm de largo, ca. 0.8 mm de ancho; *pistilodio* cónico, 1.5 mm de largo incluyendo los lóbulos estigmáticos vestigiales, ca. 1.2 mm de diámetro, verdoso a casi blanco; *lóbulos del pistilodio* angostos, erectos, 0.7 mm de largo; *las pistiladas* 1–2 divididas, 0.73–1.3 m de largo; pedúnculo  $51 \pm 20.88$  37–75 cm de largo,  $0.97 \pm 0.5$  0.5–0.9 (–1.9) cm diámetro, aplanado en la base, rojizo a pardo, esparcidamente blanco lepidoto, hasta glabro, mucho más largo que las hojas; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas,  $3.41 \pm 1.44$  1.7–6.3 cm de largo,  $1.33 \pm 0.64$  0.7–2.6 cm de ancho, pardas, esparcidamente lepidotas, fina y esparcidamente denticuladas en la base, enteras hacia el ápice, fuertemente nervadas, más largas que en los entrenudos en la base, igual o más cortas que los entrenudos hacia el ápice, *entrenudos*  $2.87 \pm 1.38$  1.6–5.7 cm de largo, incrementando de tamaño de la base hacia el ápice; *inflorescencia*  $50.75 \pm 22.84$  27–80 cm de largo,  $0.35 \pm 0.05$  0.3–0.4 cm de diámetro, terete, en ocasiones sinuoso, rojizo a pardo, esparcidamente lepidoto, a veces glabro; *ramas* cortas, las primarias 11–13 por inflorescencia,  $2.97 \pm 1.34$  1.3–4.7 cm de largo, (0.5–) 0.9–1.7 cm de diámetro; el raquis de las ramas 0.15–0.2 cm de diámetro, la porción basal de la rama (porción estéril), ca. 1–3 (–12) mm de largo, aplanado en la base, ascendente a adpresas al eje central de la inflorescencia, ca. 6–30 flores en cada rama primaria; ramas secundarias 1–1.5 cm de largo, con ca. 4–10 flores cada una; *los entrenudos del eje central*  $3.23 \pm 1.47$  1.2–5.7 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas, 0.9–3 cm de largo,  $0.8 \pm 1.18$  0.6–1 cm de ancho, pardas, esparcidamente lepidotas, enteras, fuertemente nervadas; flores densamente aglomeradas y cubiertas por un denso indumento blanco parecido al algodón que se torna café con el tiempo, 7–7.5 mm de largo, 4–4.6 mm diámetro, sésiles; *bráctea floral* transversalmente oblonga a ancho-elíptica, corto-acuminada,  $6.26 \pm 2.06$  (3.7–) 4.5–8.7 (–9.4) mm de largo,  $4.75 \pm 0.95$

(3-) 4.2–6 mm de ancho, pardas, márgenes erosos, densamente blanco-lepidota, 7-nervada, excediendo los sépalos y pétalos; *sépalos* connados en  $\frac{1}{2}$  de su longitud, ovados, agudos,  $5.7 \pm 0.93$  (4-) 5.2–7 mm de largo,  $3.99 \pm 0.74$  (2.7-) 3.8–5.3 mm de ancho, pardos, erosos, densamente blanco-lepidotos, 5-nervados, carinados, algunas veces tan largos como los pétalos; *pétalos* libres, ovados, agudos,  $5.27 \pm 1.38$  (3.1-) 4.6–7.2 mm de largo,  $3.34 \pm 0.95$  (2-) 3–5 mm de ancho, blancos, enteros, densamente blanco-lepidotos, 7-nervados; *estaminodios* angostamente triangulares,  $2.44 \pm 0.99$  (1.1-) 2–4 mm de largo, 0.5–0.7 mm de ancho en la base, anteras vestigiales triangulares, filamentos adnados en la base de los pétalos y el ovario, blancos; *ovario* superior, ovoide,  $3.17 \pm 1.59$  (1.4-) 2–4 (–6) mm de largo,  $2.46 \pm 1.08$  (1.2-) 2–4.3 mm de diámetro, blanco a verdoso; *lóbulos estigmáticos* erectos,  $1.71 \pm 0.45$  1.1–2.5 mm de largo; placentación central, óvulos ovoides, cubiertos por una membrana transparente, 0.8 mm de largo, 0.6 mm de diámetro incluyendo el ala; cápsulas elipsoides a ancho elipsoides,  $6.54 \pm 1.25$  5.1–8 mm de largo,  $4.76 \pm 0.46$  4–5.2 mm de ancho, pardo, sépalos, pétalos, estaminodios, y lóbulos estigmáticos remanentes en el fruto; *semillas* fusiformes,  $4.13 \pm 1.06$  3.1–5.6 mm de largo, 1–1.4 mm de diámetro, pardas con dos alas; ala apical 0.3–0.5 mm de largo, ala basal  $1.03 \pm 0.63$  0.4–1 (–1.9) mm de largo.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: TAMAULIPAS, Mun. Palmillas**, 8.5 al noroeste de Palmillas. [23°22'06"N, 99°30'53"O], 1550 msnm, 7 julio 1985, *P. Hiriart, V. Juárez y R. Molczadzki* 937 frutos (MEXU, UAT); 926 ♀ (MEXU); **Mun. Miquihuana**, 1 km delante de la Perdida. [23°33'18"N, 99°51'58"O], 1850 msnm, 4 junio 1986, *H. Sánchez-Mejorada* 3648 ♀ (MEXU); 17 km al O de Miquihuana camino a Estanque de Los Walle. 23°62' N, 99°06' W [23°33'47 N, 99°52'58" O], 28 mayo 1986, *L. Hernández & M. Martínez* 1799 ♂ (MEXU, TEX-LL, UAT); 1.5 km después de la desviación hacia Estanque Los Walle. 23°32'41"N, 99°53'53"O, 1461 msnm, 12 julio 2012, *C. Jiménez, J. Treviño, A. de León, O. López y T. Hernández* 27 ♀ (CICY, IEB, US), *C. Jiménez, J. Treviño, A. de León, O. López y T. Hernández* 27<sup>a</sup> ♂ (CICY, HGOM, IEB, US, XAL); 5.5 km al O de Miquihuana, por la carretera a San José del Llano, 2 km antes del entronque de la Perdida. 23°32'34.3"N, 99°50'31.5"W, 1592 m, 12 junio 2009, *I. Ramírez, J. Treviño & S. Terán Treviño* 1610 ♂ (CICY!); 1610a frutos (CICY).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *H. hernandez-sandovalii* es endémica del estado de Tamaulipas en los municipios de Miquihuana y Palmillas. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en las regiones biogeográficas del Altiplano Mexicano y la

Sierra Madre Oriental, en una altitud que va de los 1461–1850 msnm (Figura 3.11). Florece en los meses de mayo a julio y fructifica en los meses de junio y julio. Crece predominantemente en los matorrales rosetófilos en las colinas de piedra caliza o zonas rocosas expuestas.

**CARACTERES DIAGNÓSTICOS:** *H. hernandez-sandovalii* se reconoce fácilmente por la combinación de caracteres florales como: inflorescencia, ramas, pedúnculo y raquis cubiertas por un indumento blanco parecido al algodón, que se torna café con el tiempo. Además, vegetativamente presenta otras características importantes, como el patrón de crecimiento de las rosetas, las cuales forman colonias circulares de abundantes individuos, donde las plantas centrales se encuentran ya secas y solo las plantas de la periferia están vivas y florecen. Asimismo, las hojas están arqueadas hacia arriba y son falcadas (en forma de hoz), por lo que las rosetas son más altas que anchas. Otra característica de la especie, es que al igual que *H. argentea*, las brácteas florales, son más largas que los sépalos y los pétalos, cubriendo casi por completo a la flor. Finalmente, durante la antesis, las flores abren muy poco o casi nada, lo cual pareciera ser un efecto del denso indumento que cubre las flores, y esto, haciendo referencia a la apertura floral, se puede observar tanto en plantas vivas como en material de herbario, donde a veces es complicado ubicar una flor o saber el sexo del ejemplar.

**AFINIDADES MORFOLÓGICAS:** *H. hernandez-sandovalii* debido a que presentan hojas angostamente triangulares y ramas cortas con flores aglomeradas es similar a *H. glomerata* y *H. argentea*, sin embargo de ambas difiere porque estas especies presentan hojas horizontalmente extendidas con los ápices deflexos, de modo que las rosetas son más anchas que altas, no forman colonias circulares, sino más bien agrupaciones de pocos individuos, y ninguna presentan un denso indumento blanco en las inflorescencias. Tal vez entonces, en ejemplares de *H. hernandez-sandovalii* donde el indumento haya removido con el tiempo, pudiera ser confundida con las especies antes mencionadas, pero para el primer caso (*H. glomerata*), sería diferente porque las brácteas florales son más grandes que los sépalos y pétalos, mientras que en *H. glomerata* no es así, y en el segundo caso, aunque *H. argentea* también presenta brácteas florales más grandes que los sépalos y pétalos, el indumento blanco lepidoto en la cara adaxial de las hojas la diferencia de *H. hernandez-sandovalii*.

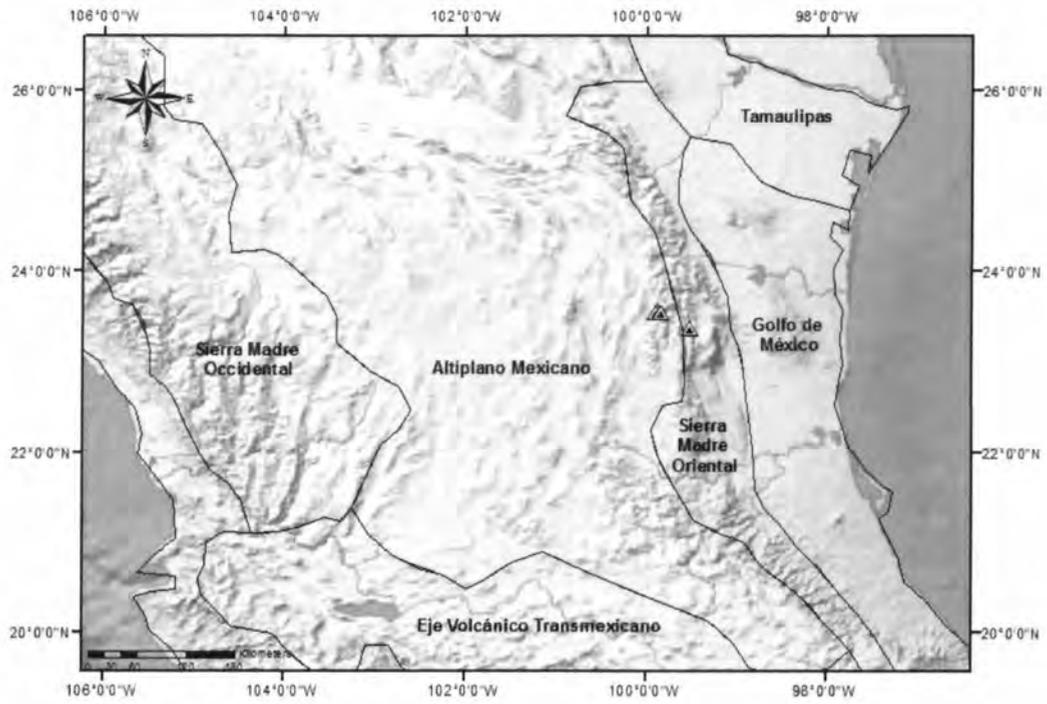
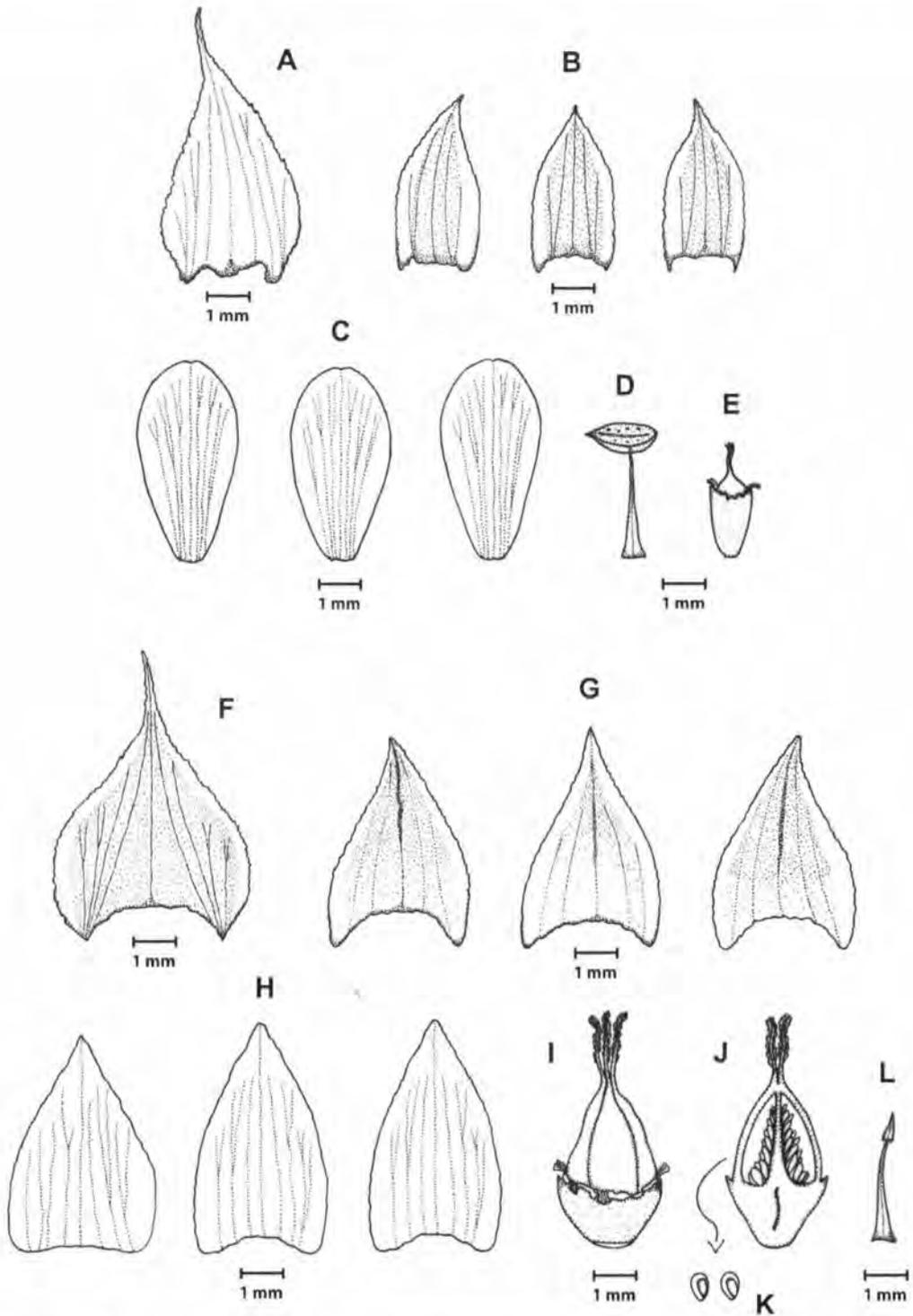
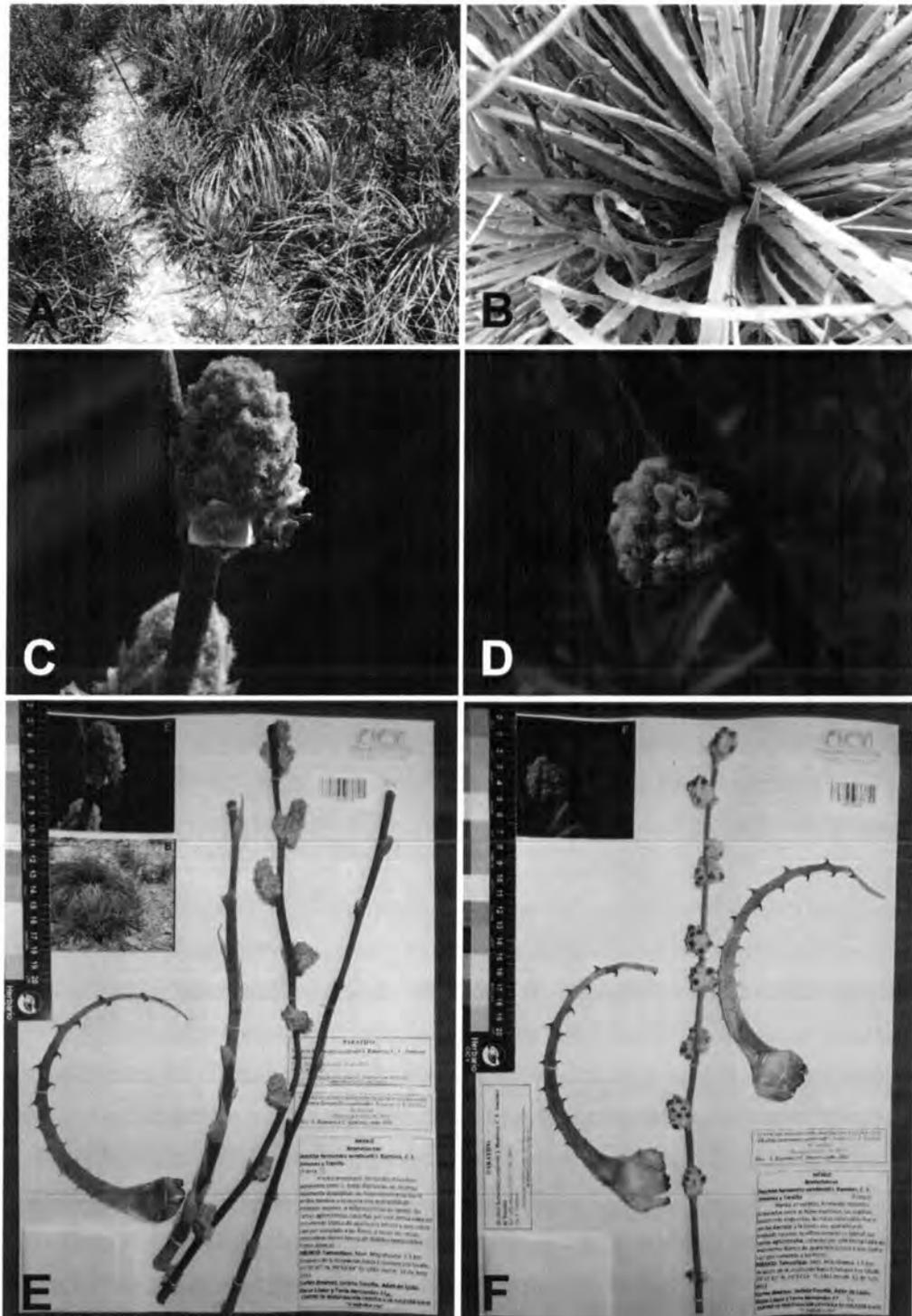


Figura 3.11. Distribución de *Hechtia hernandez-sandovalii* (triángulo blanco con triángulo negro).



**Figura 3.12.** Ilustración botánica de *H. hernandez sandovalii*.

Flor estaminada: **A.** Bráctea floral, **B.** Sépalos, **C.** Pétalos, **D.** Estambre, **E.** Pistilodio; Flor pistilada: **F.** Bráctea floral, **G.** Sépalos, **H.** Pétalos, **I.** Ovario, **J.** Corte longitudinal del ovario, **K.** Ovulos, **L.** Estaminodio. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.13.** *Hechtia hernandez-sandovalii*. Planta estaminada y pistilada  
**A.** Grupo de rosetas (plantas vivas en la periferia y plantas secas en el centro), **B.** Origen de la inflorescencia, **C.** Flor estaminada en antesis, **D.** Flor estaminada en antesis, **E.** Ejemplar de herbario estaminado (CICY) **F.** Ejemplar de herbario pistilado (CICY). Fotografías Carlos Jiménez (A-B, E-F), Jacinto Treviño (C-D).

**3.3.9. *Hechtia mexicana* L. B. Sm.** Proc. Amer. Acad. Arts 70: 149. Tipo: México, San Luis Potosí, Sierra del Abra, Dept. Valles, 200-300 m, 28 junio 1891, *P. Maury* 6593 (holotipo: F (3), isotipo: GH)

*Hierbas* arrosietadas, terrestres a rupícolas, cespitosas, globosas y alargadas, 30–50 cm de diámetro, en flor de 1.8 a ca. 2 m de alto. *Hojas* aprox. 50 por planta, las vainas foliares transversalmente oblongas, 3 cm de largo, 4.5 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco lepidotas en el envés, enteras hacia la base, espinosas hacia el ápice, las láminas foliares estrechamente triangulares, agudas y largo-acuminadas, pungentes,  $86.5 \pm 6.56$  78–93 cm de largo,  $2.63 \pm 0.75$  1.9–3.5 cm de ancho en la base, 1–1.2 cm de ancho en la parte media, por lo general totalmente deflexas y largamente atenuadas, verdes, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas en el envés, los márgenes espinosos, las espinas uncinadas, de  $4.33 \pm 1.53$  3–6 mm largo, pardas,  $1.57 \pm 0.60$  0.8–2.3 cm de distancia entre una y otra. las pistiladas de (40–)1–3.5 m largo, 2–3 dividida, erectas; *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas no vistas; las pistiladas 2-dividida, erectas; *pedúnculo* 0.8–1.5 cm de diámetro en la base, usualmente aplanado hacia la base, pardo claro; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas, aprox. 5.5 cm de largo, 1 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores más cortas que los entrenudos, subcartáceos, densa y diminutamente blanco-lepidotas, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $4.38 \pm 1.80$  3–7 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central* aprox. 0.5 cm de diámetro basalmente, pardo claro, blanco-lepidoto, ligeramente piramidal; *ramas* con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $10 \pm 3.85$  6.5–15 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, las más basales pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $3.33 \pm 0.76$  2.5–4 cm de largo; *brácteas primarias* similares a las brácteas del escapo, aprox. 1.5 cm de largo; *flores* no vistas, *brácteas florales* anchamente ovadas, agudas, subigualando en tamaño a los sépalos, pardas, márgenes hialinos, nervadas, lepidotas; *sépalos* anchamente ovados, obtusos, aprox. 3.5 mm de largo, libres, pardos, nervados, lepidotos; *pétalos* ovados, aprox. 6 mm de largo, libres, blancos, nervados, glabros, *estaminodios* no vistos; *ovario* no visto; *cápsulas* ovoides, 1-1.2 mm de largo, 0.6-0.7 mm de diámetro, pardas oscuras, con los sépalos, los pétalos y los estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, sésiles, sublustrosas, esparcidamente lepidotas, dehiscencia loculicida y septicida, 12-28 capsulas por rama primaria; *semillas* no vistas.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: SAN LUIS POTOSÍ, Mun. Tamuín**, El Abra, 12 km después de Ciudad Valles rumbo a Tamuín. 21°58'01" N, 98°53'50" O, 136 msnm, 6 septiembre 2003, *J. Ceja, A. Espejo, A. R. López-Ferrari* 1509 frutos (CICY, UAMIZ); El Abra, 15 km al E de Ciudad Valles. [21°57'33" N, 98°53'31" O], 150 msnm, 15 abril 1956, *Rzedowski* 7474 ♂ y ♀ (MEXU).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *Hechtia mexicana* es endémica del estado de San Luis Potosí en los municipios de Ciudad Valles y Tamuín. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de la Sierra Madre Oriental, a una altitud que va de los 136–300 msnm (Figura 3.14). Florece en el mes de abril y fructifica en los meses de junio a septiembre. Crece en laderas calizas con selva caducifolia.

COMENTARIOS: Recientemente Burt-Utley *et al.* (2011), proponen a *H. mexicana* como sinónimo de *H. glomerata*, con base en una comparación morfológica floral entre ambas especies. Según estos autores, el tamaño de las partes florales (brácteas florales, sépalos y pétalos) de *H. mexicana* son consistentes con los obtenidos de *H. glomerata*, y asimismo no hay diferencias significativas en las formas de estas estructuras cuando se comparan individuos del mismo sexo de la localidad tipo de *H. mexicana* y las poblaciones de *H. glomerata*. Sin embargo, a pesar de las posibles similitudes florales entre *H. glomerata* y *H. mexicana*, existen otros caracteres (vegetativos y florales) que diferencian a ambas especies, como son: 1) la forma de la roseta, *H. mexicana* presenta una roseta con hojas largamente atenuadas, de modo que tiene una forma largo-globosa, mientras que la roseta de *H. glomerata* es globosa; 2) las brácteas basales del pedúnculo, que son bastante largas y densamente imbricadas en *H. mexicana*, dando la apariencia en ocasiones de una roseta inmadura, mientras que en *H. glomerata* son más cortas y poco imbricadas; 3) la estructura de la inflorescencia y la disposición de las flores en las ramas primarias, *H. mexicana* solo presenta inflorescencias 2-divididas con las flores ligeramente laxas en las ramas primarias, mientras que *H. glomerata* además de inflorescencias 2-divididas, presenta también 1-divididas con las flores aglomeradas (por lo general). De este modo, en este trabajo se consideró a *H. mexicana* una especie diferente, tomando en cuenta, no solo las posibles diferencias en la flor, sino también las diferencias vegetativas y de la arquitectura de la inflorescencia, que a veces solo es observable en campo.

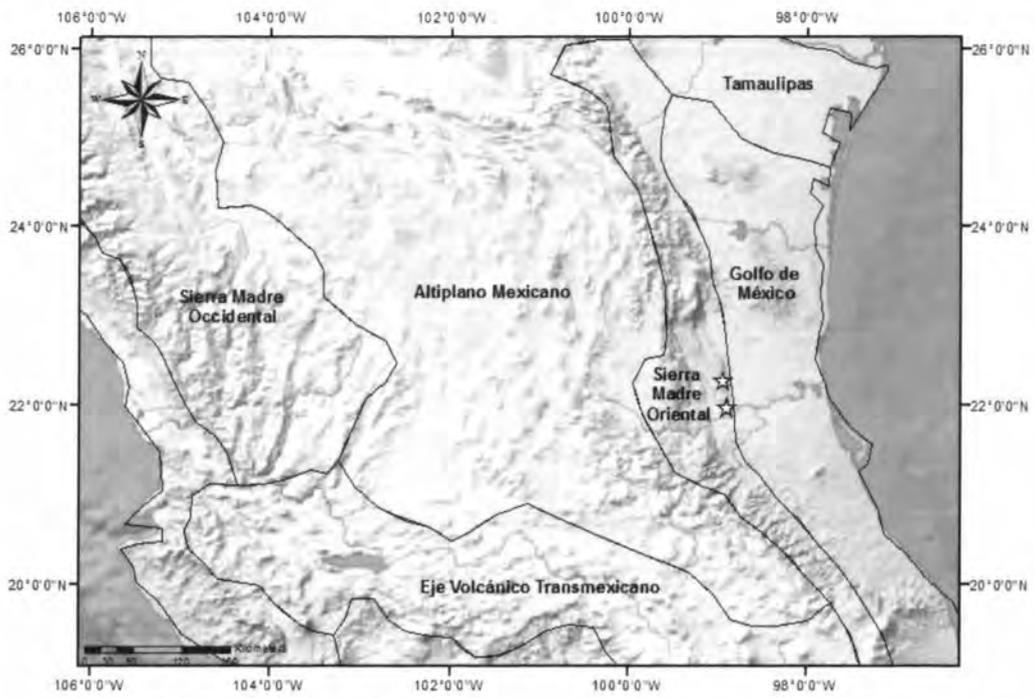


Figura 3.14. Distribución de *Hechtia mexicana* (estrella blanca).



**Figura 3.15.** *Hechtia mexicana*. Planta estaminada y pistilada  
**A.** Roseta con inflorescencia, **B.** Holotipo, **C.** Ejemplar de herbario estaminado (MEXU), **D.** Ejemplar de herbario pistilado (MEXU). Fotografías Jacinto Treviño (A), Herbario The Field Museum (B), Carlos Jiménez (C-D).

**3.3.10. *Hechtia myriantha* Mez**, Bot. Jahrb. Syst. 30(Beibl. 67): 6. 1901. Tipo: México, Veracruz, Barranca de Santa María Tlatetla (Tatetla), cerca de (Hda. de) Mirador, 1842, F. Liebmann s. n. (holotipo: C (foto GH)).

Sinónimos: *Hechtia macrophylla* Greenm., Publ. Field. Columb. Mus., Bot. Ser. 2: 247-248. 1907. Tipo: México, Veracruz, Carrizal, 1000 ft [330 m], 12-14-V-1901, E. A. Goldman 712 (holotipo: F; isotipo: US)

*Hierbas* arrosietadas, terrestres a rupícolas, cespitosas, globosas a largas, 60–100 cm de diámetro, en flor de 3–4 m de alto. *Hojas* 80–100 por planta, las vainas foliares anchamente ovadas a depreso elípticas, 5.5–6(–9) cm de largo, 9.5–11.5 (–12.5) cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco lepidotas en el envés, enteras hacia la base, espinosas hacia el ápice, blancas, con una mancha parda en la parte apical, las láminas foliar es largamente triangulares, agudas y largo-acuminadas,  $76.3 \pm 42.06$  30–152 cm de largo,  $3.57 \pm 1.77$  (1.6–) 2.3–6.5 cm de ancho en la base,  $1.8 \pm 0.86$  (0.7–) 1.6–3.5 cm de ancho en la parte media, recurvadas a arqueadas, verdes, a veces con el margen rojizo, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas y conspicuamente nervadas en el envés, los márgenes espinosos, agudas y mucronadas en el ápice, las espinas uncinadas, de  $5.75 \pm 2.5$  3–9 mm largo,  $2.09 \pm 0.88$  0.9–3.3 cm de distancia entre una y otra, con un mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas de 1.5–3.5 m de alto, 2–3 dividida, erectas; *pedúnculo*  $63.75 \pm 23.58$  44–98 cm de largo,  $1.35 \pm 0.53$  0.8–1.9 cm de diámetro en la base, usualmente aplanado hacia la base, pardo-rojizo, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* largo-triangulares a triangulares, acuminadas, a veces largo-acuminadas,  $6.6 \pm 2.75$  (2.5–) 4.2–11.4 cm de largo,  $1.76 \pm 0.81$  (0.8–) 1.2–3 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores igual es como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes serrados a enteros en la base y esparcidamente serrados hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $4.96 \pm 2.43$  0.7–6.5 (–8.5) cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $98.5 \pm 56.2$  (46–) 75–96 (–177) cm de largo, siendo más largo que el escapo,  $0.73 \pm 0.67$  0.4–1.5 cm de diámetro basalmente, pardo-rojizo, blanco-lepidoto; *ramas* largas, 15 a 55 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $30.42 \pm 12.35$  17–43 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, pedunculadas, las secundarias

2.8–18 cm de largo, pedunculadas, las de tercer orden 1.2–6 cm de largo; *entrenudos del eje central*  $4.26 \pm 1.6$  2–6.5 de largo; *brácteas primarias* triangulares a lanceoladas, acuminadas,  $3.93 \pm 2.28$  (0.7–) 2.7–6.8 cm de largo,  $1.17 \pm 0.63$  (0.4–) 0.9–2 cm de ancho, lepidotas, márgenes enteros en la base a esparcidamente serrados a diminutamente serrados hacia el ápice, fuertemente nervadas, más cortas que la parte estéril de la rama, las brácteas secundarias triangulares a ovadas, de 5–6 mm de largo; *flores* polísticas, laxamente dispuestas, ascendentes a divaricadas, usualmente (35–) 80–400 flores por rama primaria, 10–85 por rama secundaria, 10–40 por rama de tercer orden, actinomorfas, subsésiles,  $6.26 \pm 0.79$  5.2–7.4 mm de largo; *brácteas florales* anchamente triangulares a ovadas, agudas y apiculadas, cóncavas,  $4.29 \pm 1.77$  2.9–7.1 (–8) mm de largo,  $3.06 \pm 0.53$  2.3–4.3 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas; sépalos ovados a ovado-trianguulares, agudos a obtusos, cóncavos,  $3.1 \pm 0.42$  2.5–4.1 mm de largo,  $2.79 \pm 2.2$ –3.4 mm de ancho, libres, verdes claras en la base y de rojizas a pardas hacia el ápice, lepidotos, 5-nervados, finamente erosos; *pétalos* oblongos, obovados a elípticos, obtusos,  $4.9 \pm 0.68$  3.7–5.8 mm de largo,  $2.91 \pm 0.32$  2.3–3.2 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 7-nervados, enteros; *estambres* más largo que los pétalos en anthesis y adnados a estos en la base, 4.4–5 mm de largo, *filamentos* angosto-trianguulares, blancos,  $3.97 \pm 0.91$  (2–) 3–5.2 mm de largo, 0.8–1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* globosas,  $1.66 \pm 0.23$  1.3–2 mm de largo, 0.5–0.7 mm de ancho, amarillas, dorsifijas; *pistilodio*  $3.04 \pm 0.36$  2.6–3.7 mm de largo, 1.2–1.8 mm de diámetro, blanco, lóbulos  $1.98 \pm 0.24$  1.7–2.5 mm de largo, blancos; las pistiladas de (40–)1–3.5 m largo, 2–3 dividida, erectas; *pedúnculo*  $145 \pm 26.58$  (63–) 114–161 cm de largo,  $1.86 \pm 0.89$  (0.8–) 1.4–3.2 cm de diámetro en la base, usualmente aplanado hacia la base, pardo-rojizo; *brácteas del pedúnculo* largamente triangulares a triangulares, acuminadas, a veces largo-acuminadas,  $7.91 \pm 3.13$  (3.3–) 5.7–12.1 cm de largo,  $2.3 \pm 1.17$  (0.9–) 1.4–4.5 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores iguales como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, las basales con los márgenes enteros en la base a serrados hacia el ápice, las apicales con los márgenes enteros, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $3.44 \pm 2.02$  1.5–7 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $124.7 \pm 67.95$  68–106 (–200) cm de largo, siendo más largo que el escapo,  $1.02 \pm 0.33$  0.4–1.3 cm de diámetro basalmente, pardo-rojizo, blanco-lepidoto; *ramas* largas, generalmente 37 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $30.2 \pm 12.48$  17–50 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 3–13 cm de largo, pedunculadas, las de tercer orden 1.5–2.5 cm de largo, pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $4.08 \pm 2.57$  1–8 cm de

largo; *brácteas primarias* largamente triangulares, acuminadas,  $3.74 \pm 2.32$  (1.2–) 2.6–7.3 cm de largo,  $1.1 \pm 0.53$  0.5–1.9 cm de ancho, lepidotas, márgenes generalmente enteros y hialinos, a veces diminutamente serrados, fuertemente nervadas, iguales o más cortas que la parte estéril de la rama; *brácteas secundarias* ovadas a triangulares, de 6–9 mm de largo, ca. 2 mm de ancho; *flores* polísticas, laxamente dispuestas, ascendentes divaricadas, usualmente 30–250 flores por rama primaria, 9–30 por rama secundaria, 6–7 por rama de tercer orden, actinomorfas, subsésiles a pediceladas, los pedicelos de 1–5 mm de largo, acrescentes,  $6.88 \pm 0.75$  6–8 mm de largo, *brácteas florales* ovadas, apiculadas,  $5.05 \pm 0.95$  3.2–6.5 mm de largo,  $2.8 \pm 0.35$  2.2–3.3 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas; *sépalos* ovados a triangulares, agudos, cóncavos,  $3.77 \pm 0.42$  3.1–4.3 mm de largo,  $3.01 \pm 0.45$  2.4–4 mm de ancho, libres, verdes en la base y de rojizos a pardos hacia el ápice, lepidotos, 5–7 nervados, finamente erosos; *pétalos* oblongos a oblongo triangulares, agudos,  $4.78 \pm 0.59$  3.8–5.8 mm de largo,  $2.58 \pm 0.28$  2.2–3.2 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9-nervados, enteros, *estaminodios* angosto-triangulares,  $2.3 \pm 0.58$  (1.4–) 2.1–3.5 mm de largo, 0.8–1 mm de ancho, capitados, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* más corto que los pétalos; *ovario* verde claro, ovoide a largamente ovoide, triquetro en sección longitudinal,  $3.85 \pm 0.88$  3–5.4 mm de largo sin el estigma,  $2.27 \pm 0.34$  2–2.9 mm de diámetro, el estilo ausente, el estigma, trilobular, lóbulos estigmáticos  $1.85 \pm 0.32$  1.3–2.2 mm largo, blancos a blancos verdosos, placentación central; *cápsulas* pardas oscuras, ovoides a elipsoides,  $10.1 \pm 1.47$  8–11.2 mm de largo,  $4.5 \pm 1.01$  3–5.2 mm de ancho, con los sépalos, los pétalos y los estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, corto-pediceladas, blanco-lepidotas a glabrescentes, dehiscencia loculicida y septicida; *semillas* pardas rojizas, fusiformes,  $7.53 \pm 1.63$  5.8–9.2 mm de largo, 0.8 mm de diámetro, el largo del ala hacia el ápice  $2.45 \pm 1.23$  1.2–3.7 mm, el largo del ala hacia la base de 1.8 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: VERACRUZ, Mun. Actopan**, Cerro de la Mesa (sierra de Manuel Díaz). *R. Acosta P. 1607* (XAL); Quebrada Villa Rica, a 1-2 km de Villa Rica.  $19^{\circ}40'40''$  N,  $96^{\circ}23'35''$  O, 0-20 msnm, 23 de abril 2004, *A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari y J. Ceja 6726* frutos (CICY, UAMIZ); Punta de Villa Rica.  $19^{\circ}40'37''$  N,  $96^{\circ}23'33''$  O, 60 msnm, 26 de noviembre 1998, *Gonzalo Castillo, Sergio Avendaño e Israel Acosta, 19041* frutos (CICY); **Mun. Coatepec**, Cerro de Achichuca, Tuzamapan. *G. Castillo C, 463* frutos (US, XAL); Cerro de Achichuca, ejido Tuzamapan, sobre carretera Tuzamapan-Huatusco, antes del Río Pescado. *A. P. Vovides y J. I. Calzada 657* frutos (XAL). **Mun. Jalcomulco**, al N del Río de los

Pescados, frente al puente. 19°21'58" N, 96°48'05" O, 700 msnm, 18 de junio 1998, G. Castillo, S. Avendaño y R. Palestina 17918 ♂ (CICY, IEB); subida al cerro de Achichuca, al NW de Jalcomulco, A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari, J. García-Cruz y G. Castillo C. 6709 (UAMIZ); camino a Coetzalan-Cueva del Abono. L. Robles H. 2 (XAL); **Mun. Puente Nacional**, parte alta de la Barranca del Pastor, ca. 2.5 km después de Mata de Jobo, rumbo a Santa María Tatetla. 19°15'06" N, 96°41'26" O, 500 msnm, 22 de abril 2004, J. Ceja, A. Espejo-Serna y A. R. López-Ferrari 1636 ♂ (CICY, UAMIZ), 1637 ♀ frutos (CICY, UAMIZ); camino de herradura entre el rancho Dos Caminos y la Barranca de Panoaya. 19°12'07" N, 96°40'25" O, 794 msnm, 25 de abril 2005 A. R. López-Ferrari, A. Espejo-Serna y J. Ceja 3119 ♀ frutos (CICY, UAMIZ); Camarón. C. A. Purpus 8628 ♂ (GH, UC); barranca cerca de La Palmilla. [19°12'18" N, 96°46'08" O, 695 msnm], mayo 1934, C. A. Purpus 16359 ♂ (GH); **Mun. Emiliano Zapata**, en el cañón de Palo Gacho. M. Cházaro B. y A. Justo 1439 (XAL); La Cumbre, carretera Xalapa-Veracruz, 19°23'11" N, 96°39'03" O, 374 msnm, 5 de marzo 2004, A. Espejo-Serna y J. García-Cruz 6704 ♂ (CICY, UAMIZ), 6705 ♀ (CICY, UAMIZ); entre Plan del Río y La Cumbre, sobre la carretera Xalapa-Veracruz. P. Hietz y U. Seifert 815 (XAL); Cerro Gordo, carretera Xalapa-Veracruz, entre Cerro Gordo y Plan del Río. 19°26'00" N, 96°39'55" O, 420 msnm, I. Ramírez M. y C. Durán 642 ♂ (CICY), ♀ 643 (CICY); Cerro Gordo. [19°26'01" N, 96°41'56" O], 450 msnm, 15 de enero 1975, F. Ventura A. 10803 ♂ (ENCB, IEB, MEXU, XAL); Cerro Gordo, carr. Xalapa. [19°26'01" N, 96°41'56" O], 420 msnm, 24 de enero 1972, J. Dorantes 499 (MEXU); Parte alta de la cascada de Cerro Gordo (Río San Antonio). Aproximadamente 2 km al NE de Cerro Gordo. 19°26'55" N, 96°41'13" O, 420 msnm, 4 de noviembre 2007, P. Carrillo-Reyes y D. Cabrera-Toledo 5242 frutos (UAMIZ); **Mun. Comapa**, Barranca de Panoaya, 1.5 km NW de El Coyol. M. E. Medina A. y G. Castillo 883 (XAL); **Mun. Totutla**, Fortín. C. A. Purpus 8505 ♂ (GH, UC); **Mun Apazapán**, 0.5 km de Apazapán hacia Jalcomulco. 19°19'98.3 N, 96°44'08.8" O, 378 msnm, 24 de abril 2007, I. Ramírez, F. Chi y J. L. Tapia 1462 ♂ y ♀ (CICY).

**BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA:** *H. myriantha* es endémica del estado de Veracruz en los municipios de Emiliano Zapata, Puente Nacional, Actopan, Jalcomulco, Coatepec, Comapa, Totutla y Apazapam. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de Golfo de México, en una altitud que va de los 0–900 msnm (Figura 3.16). Florece en los meses de enero a julio y fructifica entre los meses de marzo a noviembre. Crece en la selva baja caducifolia, matorral en cañada y taludes rocosos a la orilla del mar.

COMENTARIO NOMENCLATORIAL: Debido a la similitud morfológica y distribución geográfica (los ejemplares tipo se colectaron en localidades cercanas o adyacentes de un continuo de poblaciones (ejemplares estudiados) con las mismas características) entre *H. myriantha* (1901) y *H. macrophylla* (1907), se sugiere que ambos nombres pertenecen a una misma especie, por lo tanto se propone a *H. macrophylla* como sinónimo de *H. myriantha*, debido al año de publicación.

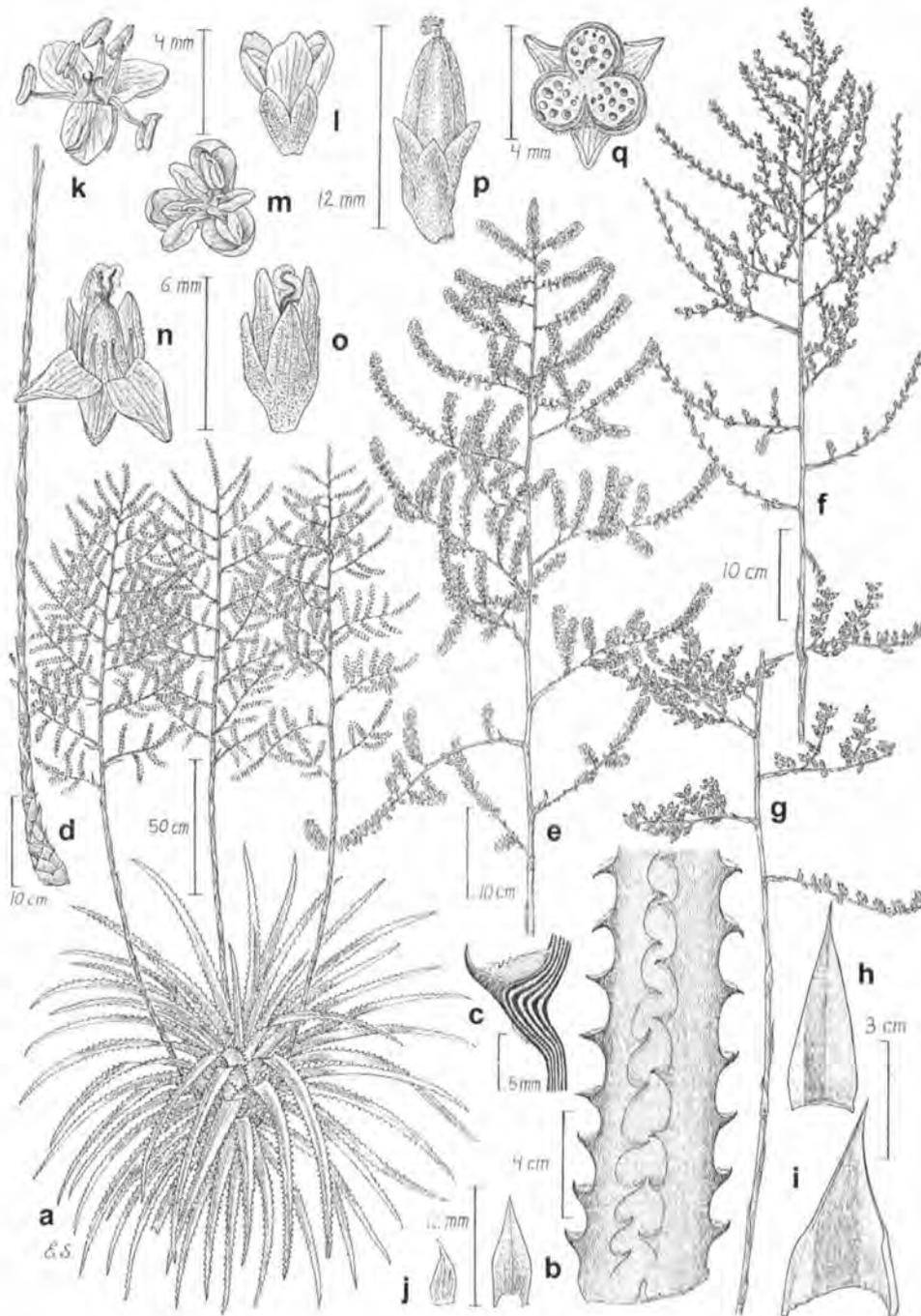
CARACTERES DIAGNÓSTICOS: Las rosetas de *H. myriantha* son por lo general de gran porte (60–100 cm de diámetro), semiglobosas, las hojas son bastante largas (hasta 152 cm de largo) y anchas (hasta 6.5 cm), la inflorescencia es 2–3 dividida en ambos sexos, las ramas primarias son bastante largas (45–50 cm) y las flores están laxamente dispuestas en las ramas primarias, a veces densamente dispuestas en las ramas secundarias o en las de tercer orden, la inflorescencia y las flores presentan en general un color rojizo con tintes verdes, los filamentos 3.8–4.5 mm de largo, el pistilodio de color blanco, el ovario es verde claro, los frutos 10–12 mm de largo, y las semillas de 5.8–8.2 mm de largo. Los frutos pueden llegar a presentar un pedicelo corto de 1 cm de largo, lo cual es inusual en las especies del complejo *H. glomerata*.

AFINIDADES MORFOLÓGICAS: Durante mucho tiempo ejemplares de esta especie fueron nombradas como *H. schottii*, la cual es endémica de la Península de Yucatán, debido a que ambas son plantas robustas, tienen en general una inflorescencia 2-3 dividida, ramas largas (30–50 cm) y las flores pueden estar laxamente dispuestas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en la base de las ramas secundarias, sin embargo, *H. myriantha* puede presentar plantas mucho más robustas, y las flores están más laxamente dispuestas en la rama primaria (a veces 3–5 flores en 2.5 cm), los frutos a veces corto-pedicelados, no presenta estolones, en contraparte *H. schottii* si presenta estolones, las flores aunque laxas se presentan más densas en las ramas primarias (7-10 flores en 2.5 cm); por otra parte *H. myriantha* presenta en sus flores estaminadas, sépalos ovados a ovado-triangules y el pistilodio mide 2.7–3.2 mm de largo, y en las flores pistiladas presenta pétalos oblongos a oblongos-triangules, estaminodios de 2–2.6 mm de largo, el ovario verde claro y fruto ovoide a elipsoide de 10–12 mm de largo; mientras que *H. schottii* presenta flores estaminadas con sépalos oblongos a obovados o elíptico-obovados y el pistilodio es más reducido (1.4–2.2 mm de largo), y en las flores pistiladas presenta pétalos ancho-obovados, el ovario es blanco con tintes rosados y el fruto oblongoide. También es similar en cuanto a porte y ramificación con *H. "Salto del Tigre"*, pero esta especie posee hojas densamente blanco lepidotas en la cara adaxial foliar, mientras

que *H. myriantha* no presente este indumento.

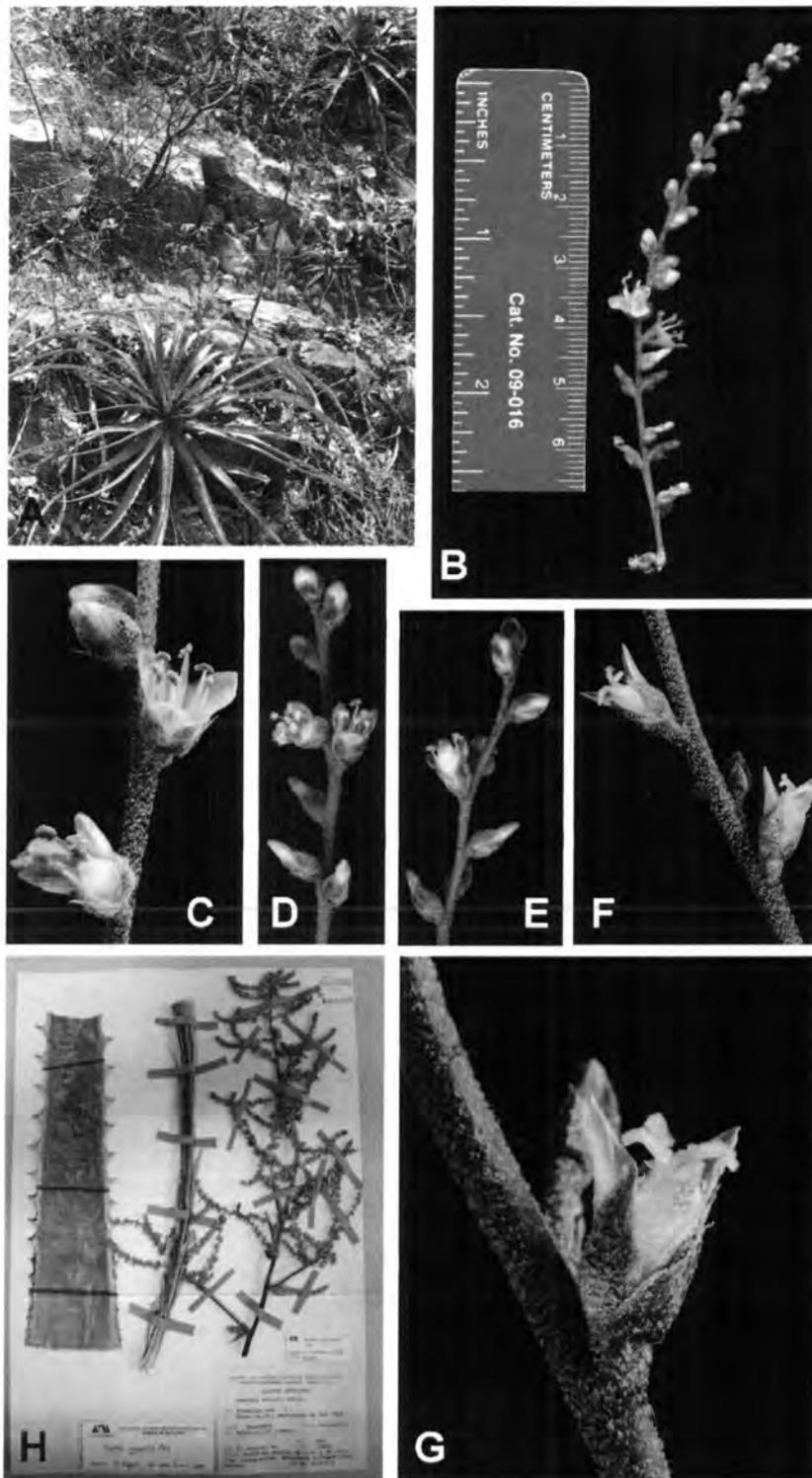


Figura 3.16. Distribución de *Hechtia myriantha* (círculo negro con cruz blanca).



**Figura 3.17.** Ilustración botánica de *Hechtia myriantha*.

**A.** Hábito; **B.** Hoja; **C.** Espina marginal de la hoja; **D.** Escapo; **E.** Inflorescencia masculina; **F.** Inflorescencia femenina; **G.** Infrutescencia; **H-I.** Brácteas del escapo; **J.** Brácteas florales; **K-M.** Flores masculinas; **N-O.** Flores femeninas; **P.** Fruto; **Q.** Corte longitudinal del fruto. Ilustración de E. Saavedra basada en el ejemplar A. *Espejo-Serna & J. García-Cruz 6704*. Tomado de Espejo-Serna *et al.* (2005)



**Figura 3.18.** *Hechtia myriantha*: Planta estaminada y pistilada

A. Roseta con inflorescencia, B. Rama estaminada, C. D. y E. Flores estaminadas, F. y G. Flores pistiladas, H. Ejemplar de herbario estaminado (ENCB). Fotografías Ivón Ramírez (A-B, D-E), Gustavo Romero (C, F-G), y Carlos Jiménez (H).

**3.3.11. *Hechtia schottii* Baker**, Biol. Cent-Améri., Bot. 3(17): 318. 1884. Tipo: México: Yucatán, Cerro de Maxeana [Maxcanú], A. C. V. *Schott 645* (holotipo: BM, isotipo: F).

Epitipo: México: Yucatán, Mpio. Maxcanú, Capilla La Ermita, cerro en el sur del pueblo. 20°34'33" N, 90°00'16" W, 51 m, 19 abril 2011. *I. M. Ramírez M., G. A. Castillo & C. F. Jiménez Nah 1676* ♂ (epitipo: CICY; isoepitipos: BM, F, GH, IEB, K, MEXU, SEL, US, WU, XAL).

*Hierbas* arrosetadas, terrestres, acaules, estoloníferas, globosas, 60–100 cm de diámetro, en flor de 1–2 (–2.5) m de alto. *Hojas* 40–60 por planta, las vainas foliares oblongas, 5–7 (–10) cm largo, 4.7–6.2 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas en el envés, enteras en la base, espinulosas hacia el ápice, blancas, las láminas foliares triangulares, agudas, acuminadas, 75.06 ±18.11 47–100 cm de largo, 3.74 ±1.03 2.3–5.5 cm de ancho en la base, 1.53 ±0.47 1.1–2.3 cm de ancho en la parte media, recurvadas hacia adentro, verdes, algunas veces con tintes rojos, glabras y brillantes en el haz, blanco lepidotas en el envés, con márgenes espinosos, espinas antrorsas, uncinadas, 0.54 ±0.06 4.5–6.5 mm de largo, 1.55 ±0.53 0.8–2.4 cm de distancia entre una y otra, a veces con un mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 1–1.8 m de largo, 2–3 dividida, erectas a ligeramente arqueadas; *pedúnculo* 56.8 ±25.72 30–92 cm de largo, 1.93 ±0.97 0.9–3.1 cm diámetro en la base, ligeramente aplanada en la base, verde y ligeramente rosado, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas, de 4.83 ±1.87 (1.9–) 2.8–7.3 cm largo, 2 ±0.77 (0.8–) 1.7–3 cm anchas, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores tan largas como a más cortas que los entrenudos, lepidotas, enteras en la base, esparcidamente serruladas hacia el ápice, fuertemente nervadas, *entrenudos del pedúnculo* 3.22 ±1.18 1.6–4.5 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central* 82 ±16.37 70–102 cm de largo, siendo a veces más largo el escapo, 0.82 ±0.3 0.4–1.2 cm diámetro basalmente, terete, verde, blanco-lepidoto, *ramas* largas, entre 35–45 por inflorescencia, con un capa cerosa-lanosa, las primarias 30.55 ±14.52 10–60 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas, ramas secundarias de 2.2–7.5 cm de largo, pedunculadas a corto-pedunculadas y las de tercer orden de 0.7–2 cm de largo, pedunculadas a corto-pedunculadas; los *entrenudos del eje central* 4.28 ±1.9 1.5–6.4

cm de largo; *brácteas primarias* ancho-trianguulares, acuminadas,  $2.97 \pm 1.63$  (1–) 2.1–5.5 cm de largo,  $1.15 \pm 0.65$  (0.4–) 1–2.3 cm ancho, lepidotas, fuertemente nervadas, márgenes diminutamente serrados, con algunas espinas más largas dispersas por el margen, las inferiores superando por mucho la parte estéril de la rama, las superiores igualando o ligeramente más largas que la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas hacia los ápices de las ramas de segundo orden, a veces laxamente dispuestas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en la base de las ramas secundarias, usualmente 40–300 (–500) flores por rama primaria, 15–60 por rama secundaria, 10–20 por rama de tercer orden, sésiles, fragantes en antesis;  $6.8 \pm 0.95$  5.5–8.3 mm de largo, 6 mm de ancho cuando abiertas, botones florales globulares; *brácteas florales* variables en forma y tamaño, desde ancho-ovadas a ancho-oblongas, agudas, raramente apiculadas,  $4.51 \pm 0.77$  3.4–6.2 mm de largo,  $4.35 \pm 0.47$  3.7–5.2 mm de ancho, pardas con puntos rojos en la base, lepidotas, 5–7 nervadas, erosas, más largas que los sépalos; *sépalos* oblongos a obovados o elíptico-obovados, obtusos,  $4.07 \pm 0.53$  3.5–5.4 mm de largo,  $2.97 \pm 0.34$  2.5–3.8 mm de ancho, libres, pardos, lepidotos, 5-nervados, erosos, subhialinos, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados, obtusos, apicalmente cóncavos,  $5.87 \pm 0.72$  5.1–7.3 mm de largo,  $3.45 \pm 0.32$  3–4.2 de ancho, libres, blancos, glabros, 5–7 nervados, los nervios flabelados, enteros; *estambres* más cortos que los pétalos y adnados a estos en la base, 4–5 mm de largo, *filamentos* angosto-trianguulares,  $4.35 \pm 0.71$  3.3–5.7 mm largo, 0.8–1 mm ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos; *anteras*  $2.09 \pm 0.52$  1.5–2.9 mm de largo, 0.4–0.6 mm diámetro, verdes, dorsifijas, versátiles; *pistilodio* oblongoide,  $1.77 \pm 0.26$  1.4–2.2 mm de largo, 1.3–2 mm diámetro, blanco; lóbulos estigmáticos erectos,  $1.06 \pm 0.1$  0.9–1.2 mm de largo, blancos, abundante néctar en la cavidad formada por los filamentos y la base de los pétalos; las pistiladas 1–1.5 m alto, 2–dividida, erectas a ligeramente arqueadas; *pedúnculo*  $76.3 \pm 41.2$  30–109 cm de largo,  $1.5 \pm 0.63$  (0.9) 1.1–1.7 cm diámetro en la base, base ligeramente aplanada, verde y ligeramente rosado, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares, acuminadas,  $4.65 \pm 1.05$  3.2–5.7 cm largo,  $1.96 \pm 0.88$  1.2–3 cm anchas, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores tan largas como a más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes laxamente espinosos hacia la base, casi enteros hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $3 \pm 1.84$  (0.5–) 1.7–5.4 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $81.25 \pm 8.54$  70–90 cm de largo,  $0.8 \pm 0.22$  0.5–1 cm diámetro basalmente, cuando seco longitudinalmente sulcado, verde, blanco-lepidoto; *ramas* largas, 25 ramas por inflorescencia, con un capa cerosa-lanosa, las primarias  $19.6 \pm 3.13$  15–23 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis,

pedunculadas, las secundarias de 2.8–6.8 cm de largo, pedunculadas; los entrenudos de la inflorescencia  $5.38 \pm 1.35$  3.5–7 cm de largo ; *brácteas primarias* ancho-trianguulares, acuminadas,  $3.3 \pm 1.81$  2.2–6 cm de largo, 0.6–2.2 cm ancho, café, membranáceas, fuertemente nervadas, márgenes diminutamente serrados, con algunas espinas más largas dispersas por el margen, las inferiores superando por mucho la parte estéril de la rama, las superiores igualando o ligeramente más largas que la parte estéril de la rama; *flores* están organizadas generalmente de forma más laxas que en las estaminadas, usualmente 20–120 flores por rama primaria, 10–20 por rama secundaria, sésiles,  $7.3 \pm 0.76$  6.5–8 mm de largo, ancho; *brácteas florales* variables en forma, desde ancho-trianguulares hasta anchamente obovadas, agudas y corto-apiculadas,  $4.3 \pm 0.95$  3–5 mm de largo,  $4.35 \pm 0.69$  3.5–5 mm de ancho, pardas, blanco-lepidotas, erosas, 5–6 nervadas, más cortas o igual que los sépalos; *sépalos* ovados, obtusos a agudos,  $4.98 \pm 0.31$  4.7–5.4 mm de largo,  $3.3 \pm 0.36$  3–3.8 mm de ancho, libres, pardos, blanco-lepidotos, 6–7 nervados, erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* anchamente obovados, obtusos,  $5.73 \pm 0.25$  5.4–6 mm de largo,  $3.68 \pm 0.3$  3.3–4 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9-nervados, enteros; *estaminodios* angosto-trianguulares,  $2.6 \pm 0.49$  2–3 mm de largo, 0.5–0.8 mm de ancho en la base, apicalmente semicapitado, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* más largo que los pétalos; *ovario* café-rojizo, largo-ovoide,  $4.65 \pm 0.55$  4–5.2 mm de largo sin el estigma,  $3.38 \pm 0.38$  2–2.7 mm de diámetro, el estilo ausente, el estigma, trilobular, lóbulos  $2.03 \pm 0.35$  1.7–2.4 mm largo, blancos, placentación central, óvulos elípticos, ca. 1 mm largo, 0.3 mm ancho; *cápsulas* pardas oscuras, oblongoides,  $8.7 \pm 1.48$  7–11 mm de largo,  $4.83 \pm 1.04$  4–6 mm de ancho, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, dehiscencia loculicida y septicida; *semillas* cafés, fusiformes,  $6.5 \pm 0.5$  6–7 mm de largo, 1–1.2 mm de diámetro, el largo del ala hacia el ápice de  $1.73 \pm 0.31$  1.4–2 mm, el largo del ala hacia la base 1–1.7 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MEXICO: YUCATÁN, Mun. Opichén**, Grutas de Calchetok. 20°33' N, 89°48' O [20°33' N, 89°48' O, 87 msnm], 17 de marzo 1984, *J. J. Ortiz* 433 frutos (MEXU); Grutas de Calcehtok. 20°33'00" N, 89°54'27" O, [87 msnm], 24 de febrero 1991, *M. Méndez, R. Durán y G. Campos* 471 ♂ (CICY, TEX-LL, XAL); Grutas de Calcehtok. 20°33'00" N, 89°54'27" O, 100 msnm, 10 de Noviembre 1980, *J. I. Calzada, E. Ucán Ek, C. Chan, I. Espejel, M. Ordoñez, C. Vargas* 6712 frutos (CICY, XAL); 1-2 km al S del pueblo de Calcehtok. 20°33'00" N, 89°54'27" O, 30-100 msnm, 1 de julio 2012, *I. M. Ramírez M.* 1754 ♂ (CICY); Maxcanú, cerro en el sur del pueblo,

Capilla La Ermita. 20°34'33"N, 90°00'16" O, 51 msnm, *I. M. Ramírez M., G. A. Castillo & C. F. Jiménez Nah 1677* ♀ (CICY, MEXU, US); Maxcanú. [20°34'33"N, 90°00'16" O, 51 msnm], 1917, Gaumer & sons 23839 ♀/♂ (NY); Grutas de Oxkintok, 1-2 km al sur de Calcehtok. 20°33'40" N, 89°54'11" O, 30-100 msnm, noviembre 1996, *Ivón M. Ramírez M., Germán Carnevali, Filogonio May Pat y Celene Espadas 527* ♂ (CICY, ENCB); 528 ♂ (CICY, GH, ENCB); 529 ♂ (CICY); 530 frutos (CICY, GH); 531 ♂ (CICY, GH); Oxkintok, entre Opichen y Maxcanú. [20°33'40" N, 89°54'11" O, 19 msnm], 31 de diciembre 1981, *S. Darwin y E. Sundell 2068* ♂ (MEXU); **Mun. Progreso**, km 16.5 de la carretera Mérida-Progreso, 5 km al O por camino de terracería a un lado de una granja abandonada. 21°12'23.8" N, 89°42'21.5" O, 2 msnm, *C. Jiménez y G. Castillo 16* ♂ (CICY). **CAMPECHE, Mpio. Calakmul**, a 3 km W de Eugenio Echeverría Castellot, sobre la carretera Escárcega-Chetumal. 18°31'45"N, 89°35'21"W, 240 msnm, 28 de octubre 1997, *E. Martínez S., D. Álvarez & S. Ramírez 29610* ♂ frutos (MEXU, BM, MO, TEX-LL, CHAPA); mina de yeso "Coconal", a 23 km al W de Xpujil, camino a Escárcega. 18°31'47N, 89°35'21"W, 262 msnm, *E. Martínez S., D. Álvarez y S. Ramírez 28433* ♂ (MEXU, B, CHAPA, CICY); a 1km del ejido Eugenio E. Castellot. 18°31'46" N, 89°35'19" O, 248 msnm, *D. Álvarez 5076* ♂ (UAMIZ).

**BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA:** *H. schottii* es endémica de los estados de Yucatán en los municipios de Opichén, Maxcanú, Progreso, Sotuta, Halachó y Tzucacab; y Campeche en el municipio de Calakmul. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de Península de Yucatán, en una altitud que va de los 30–262 msnm (Figura 3.19). Florece entre los meses de agosto a febrero y fructifica entre los meses de octubre a marzo. Crece en la selva baja caducifolia y subcaducifolia, por lo general en afloramiento rocosos.

**CARACTERES DIAGNÓSTICOS:** *H. schottii* se caracteriza por presentar estolones que se originan en la base de la roseta. Las plantas estaminadas de *H. schottii* tiene una inflorescencia 2–3 dividida, el escapo y raquis son de color verde a veces con tintes rosados, los pétalos son obovados y el pistilodio es blanco; las plantas femeninas tienen una inflorescencia 2–dividida, las flores están organizadas generalmente de forma más laxas que en las estaminadas, los pétalos son ancho-obovados, 3.7–4.7 mm de largo, el pistilodio blanco, el ovario de color blanco con tintes rosados, el fruto es oblongoide, 7–8.5 (–9) mm de largo, las semillas 6–7 mm de largo.

**AFINIDADES MORFOLÓGICAS:** Las similitudes y diferencias entre *H. schottii* y *H. myriantha* se mencionan en las afinidades morfológicas de esta última especie.

Asimismo *H. schottii* puede presentar cierta similitud morfológica con *Hechtia sp.* "Tzimol", ya que ambos poseen estolones, sin embargo *H. schottii* es una planta por lo general más robusta que *Hechtia sp.* "Tzimol"; las plantas de *H. schottii* tiene una inflorescencia 2–3 dividida, el escapo y raquis son de color verde a veces con tintes pardos a rojizos, las ramas primarias de 30–50 cm de largo en la parte media de la inflorescencia, en las flores estaminadas los pétalos son obovados, los estambres 4–5 mm de largo, la antera 1.5–2 mm de largo y el pistilodio es blanco con tintes rosados a rojizos, y en las flores pistiladas el ovario es de 4–5.2 mm de largo y de color pardo-rojizo, mientras que las plantas de *Hechtia sp.* "Tzimol" tiene una inflorescencia 2–dividida, el escapo y el raquis verde, las ramas primarias de 15–25 cm de largo en la parte media de la inflorescencia, en las flores estaminadas los pétalos son anchamente obovados, los estambres 5–5.8 mm de largo, las anteras de forma cimbiforme, de 2.5–2.6 cm de largo y el pistilodio de color blanco-verdoso, y en las flores estaminadas el ovario es de 3.5 cm de largo y de color blanco-verdoso.



Figura 3.19. Distribución de *Hechtia schottii* (asterisco blanco).

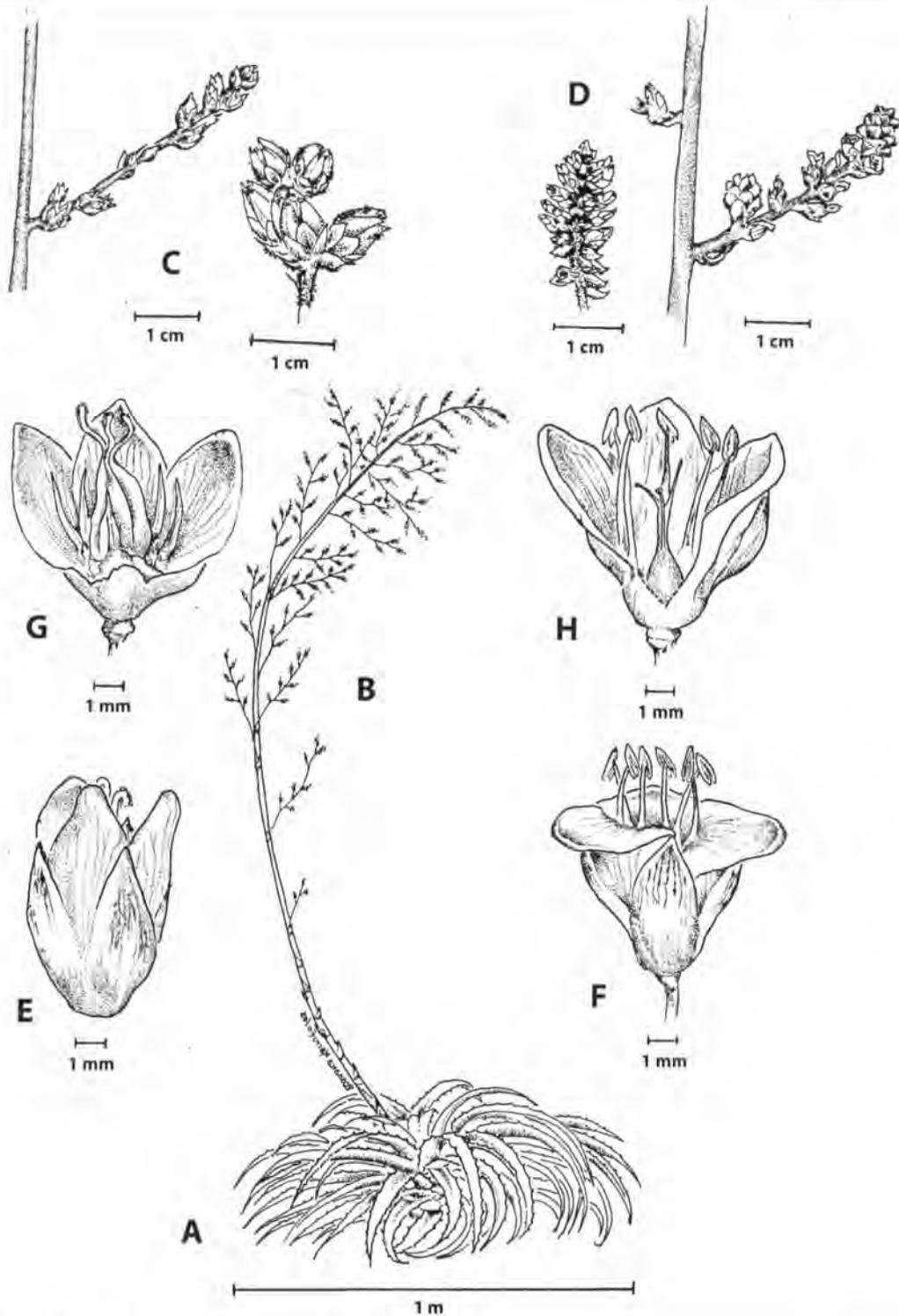
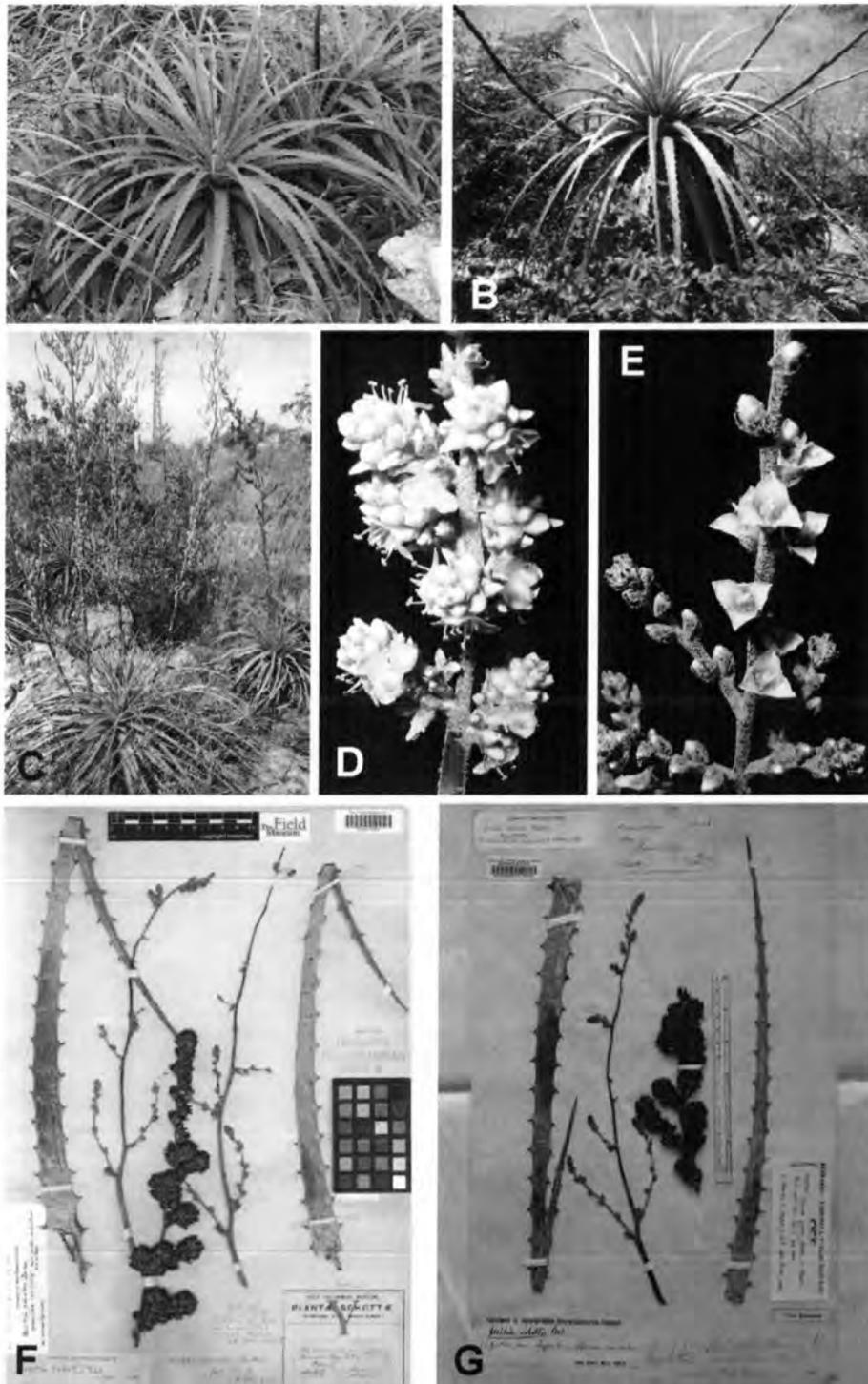


Figura 3.20. Ilustración botánica de *Hechtia schottii*.

A. Roseta; B. Inflorescencia, C. Rama primaria estaminada, D. Rama primaria pistilada Inflorescencia estaminada, E., Flor estaminada F. Flor pistilada, G., Corte longitudinal de la flor estaminada H. Corte longitudinal de la flor pistilada. Ilustraciones por Rossana Marrufo.



**Figura 3.21.** *Hechtia schottii*: Planta estaminada y pistilada.

**A.** Rosetas en cultivo (CICY); **B.** Roseta con inflorescencias secas, **C.** Rosetas con inflorescencias en antesis, **D.** Flores estaminadas, **E.** Flores pistiladas, **F.** Isotipo, **G.** Holotipo. Fotografías Adolfo Espejo (A), Carlos Jiménez (B-C), Germán Carnevali (D-E), Herbario The Field Museum (F) e Ivón Ramírez (G).

### 3.3.12. *Hechtia* "Comitán"

*Hierbas* arrosetadas, terrestres, acaules, cespitosas, globosa, (20-) 30-50 cm de diámetro, en flor a partir de 1 m hasta 1.8 m de alto. *Hojas* 25-35 por planta, las vainas foliares transversalmente oblongas, 2-4.5 cm de largo, 3.8-5 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas en el envés, márgenes enteros en la base, espinulosas hacia el ápice, blancas lustrosas en la cara adaxial, amarillo pálidas con una mancha parda oscura hacia el ápice en la cara abaxial cuando secas, las láminas foliares triangulares, agudas, acuminadas, pungentes,  $31.2 \pm 12.22$  15-42 (-59) cm de largo,  $2.13 \pm 0.78$  1.3-3.7 de ancho en la base,  $1.23 \pm 0.54$  0.8-1.3 (-2.4) cm de ancho en la parte media, ligeramente recurvadas, verdes, glabras y brillantes en el haz, blanco-lepidotas en el envés, los márgenes espinosos, las espinas antrorsas, muy raramente rétrorsas, usualmente uncinadas,  $3.75 \pm 1.5$  2-5 mm de largo, la distancia entre ellas  $0.88 \pm 0.28$  0.6-1.2 cm, raramente con un mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose de las axilas de las hojas, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 0.8-1.7 m de largo, 2-dividida, con numerosas espigas, erectas a ligeramente arqueadas, *pedúnculo*  $80.75 \pm 14.41$  (38-) 63-96 cm de largo, siendo más largo que el raquis,  $1.23 \pm 0.38$  0.7-1.5 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares a triangular-ovadas, acuminadas, pungentes,  $3.72 \pm 0.76$  2-4.4 cm de largo,  $1.5 \pm 0.55$  1.1-2.8 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros hacia la base, finamente serrado hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $2.68 \pm 1.13$  1.2-4 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $70.2 \pm 15.93$  (45-) 65-84 cm de largo,  $0.55 \pm 0.05$  0.5-0.6 cm de diámetro basalmente, pardo-verdoso, blanco-lepidoto; *ramas* de mediana longitud, de entre 17 a 33 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $7.1 \pm 2.07$  4.5-9.5 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 0.8-1.3 cm de largo, corto-pedunculadas a sésiles; *entrenudos del eje central*  $2.99 \pm 1.28$  1.2-4.5 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas,  $1.87 \pm 0.83$  (0.8-) 1.5-3.1 (-4.5) cm de largo,  $0.75 \pm 0.23$  0.4-1.1 mm de ancho, lepidotas, márgenes enteros hacia la base y esparcidamente serrulados hacia el ápice, fuertemente nervadas, igual como o más largas que la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas, a veces casi aglomeradas en las ramas secundarias, usualmente 20-100 flores por rama primaria, 10-15 por rama secundaria, sésiles, 5-7 mm de largo; *brácteas florales* anchamente ovado a

anchamente triangular ovado, apiculadas, a veces acuminadas,  $3.95 \pm 0.95$  3–5.2 mm de largo,  $3.8 \pm 0.75$  3–5 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5–7–nervadas, erosas, más largas que los sépalos; *sépalos* ovado a anchamente ovado, agudos a obtusos,  $3.37 \pm 0.46$  2.9–4.2 mm de largo,  $2.93 \pm 0.53$  2.4–3.8 mm de ancho, libres, verdes en la base, pardos hacia el ápice, lepidotas, 5–7 nervados, erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados a elípticos, obtusos, obcordados,  $4.62 \pm 0.2$  4.5–5 mm de largo,  $2.97 \pm 0.48$  2.5–3.8 mm de ancho, libres, blancos, 7–9–nervados, enteros; *estambres* más cortos que los pétalos en antesis y adnados a estos en la base, 3–4 mm de largo, *filamentos* angosto-triangules,  $3.4 \pm 0.29$  3–3.7 mm de largo, 0.5–0.8 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras*  $1.63 \pm 0.54$  1.1–2.3 mm de largo, 0.4–0.7 mm de diámetro, verde-amarillos, dorsifijas; *pistilodio*  $1.7 \pm 0.22$  1.4–1.9 mm de largo, 0.9–1.3 mm de diámetro, verde claro, los lóbulos  $1.1 \pm 0.08$  1–1.2 mm de largo, blancos; las pistiladas 0.8–1.4 m de largo, (1-) 2 dividida, con pocas ramas, erectas a ligeramente arqueadas, *pedúnculo*  $66.8 \pm 10.2$  55–78 cm de largo, siendo más largo que el raquis,  $1.03 \pm 0.29$  0.8–1.4 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares a ovado-triangules, acuminadas, pungentes,  $3.26 \pm 1.4$  (1.7-) 2.5–4.8 cm de largo,  $1.83 \pm 0.96$  (0.7-) 1.3–3.7 cm de ancho, las inferiores casi tan largas como o más largas que los entrenudos, las superiores más cortas que los entrenudos, pardas, lepidotas, márgenes enteros hacia la base y finamente serrados hacia el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $2.8 \pm 1.02$  1.4–4 cm de largo; *eje central*  $47 \pm 18.64$  37–67 cm de largo,  $0.51 \pm 0.15$  0.4–0.8 cm de diámetro basalmente, pardo-verdoso, blanco-lepidoto; *ramas* de mediana longitud, de entre 16 a 19 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $5.94 \pm 2.68$  2–8.7 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas a corto-pedunculadas, las secundarias 0.8–3 cm de largo, corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $2.75 \pm 1.16$  0.8–4 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas,  $2.26 \pm 0.93$  (0.8-) 1.7–3 cm de largo,  $1.06 \pm 0.33$  0.6–1.6 mm de ancho, lepidotas, márgenes casi enteros o esparcidamente serruladas, fuertemente nervadas, más largas que la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas, a veces casi aglomeradas en las ramas secundarias, usualmente 10–60 flores por rama primaria, ascendente, 6–12 por rama secundaria, sésiles, 6–7 mm de largo; *brácteas florales* es anchamente ovadas a ovado triangulares, agudas y apiculadas,  $5.01 \pm 0.54$  4–6 mm de largo,  $4.33 \pm 0.48$  3.8–5 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5–7–nervadas, erosas, más largas que los sépalos; *sépalos* triangulares a triangular ovados, agudos, cóncavas, quillados,  $4.06 \pm 0.36$  3.5–4.4 mm de largo,  $3.54 \pm 0.33$  3.1–4 mm de ancho, verdes en

la base, pardos oscuros hacia el ápice, lepidotos, 5–7 nervados, finamente erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* oblongos u ovados, obtusos o agudos,  $4.78 \pm 0.53$  4–5.8 mm de largo,  $3.13 \pm 0.5$  2.6–4 mm de ancho, blancos, glabros, 9–11 nervados, enteros; *estaminodios* angosto-trianguulares,  $2.57 \pm 0.69$  1.4–3.4 mm de largo, 0.4–0.7 mm de ancho, blancos, apicalmente capitado, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* igual en tamaño que los pétalos, *ovario* ovoide,  $4.88 \pm 1.40$  3.7–6.8 mm de largo sin el estigma,  $2.78 \pm 0.46$  2.3–3.3 mm de diámetro, verde, el estil o ausente, estigma trilobular, los lóbulos estigmáticos  $1.1 \pm 0.1$  1–1.2 mm de largo, blancos, placentación central; *cápsulas* pardas oscuras, elipsoides a anchamente elipsoides,  $7.78 \pm 1.11$  6.5–9.2 mm de largo,  $4.53 \pm 0.22$  4.3–4.8 mm de diámetro, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanente en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice; *semillas* pardas, fusiformes,  $6.48 \pm 0.98$  5.5–7.6 mm de largo, 1–1.2 mm de diámetro, cuando cubierto por la ala, el largo del ala hacia el ápice de  $1.24 \pm 0.55$  0.8–1.2 (–2.2) mm, el largo del ala hacia la base de 0.8–0.9 mm.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** **MÉXICO: CHIAPAS, Mun. Comitán de Domínguez**, carretera Comitán-Frontera Comalapa.  $16^{\circ}04'56.80''$  N,  $92^{\circ}02'09.70''$  O, 1246 msnm, 29 de marzo 2010, *J. P. Pinzón* 234 ♀/♂ (CICY); 5 km antes de llegar a Comitán de Domínguez. [ $16^{\circ}17'10''$  N,  $92^{\circ}10'29''$  O, 1800 msnm], 2 de septiembre 2005, *C. Durán E., F. Lorea H. y N. López G.* 1309 frutos (CICY); **Mun. La Trinitaria**, 4 km al E de La Trinitaria a lo largo de la Mex. 190.  $16^{\circ}08'$  N,  $92^{\circ}02'$  O, 1480 msnm, 8 de julio 1990, *R. J. Hampshire, A. Reyes García y L. Hernández Z.* 1167 ♂ (BM, MEXU); aprox. 7 km antes de La Trinitaria, viniendo de Ciudad Cuauhtémoc.  $16^{\circ}03'45''$  N,  $92^{\circ}02'25''$  O, 1300 msnm, 28 de agosto 2002, *J. Ceja, A. Espejo-Serna, A. R. López-Ferrari y A. Mendoza R.* 1347 frutos (CICY); 3 millas (ca. 5 km) al sur de La Trinitaria. [ $16^{\circ}04'22''$  N,  $92^{\circ}02'12''$  O], 5100 pies (1554 msnm), 10 de julio 1966, *D. E. Breedlove* 14478 ♀/♂ (MICH); **Mun. Motozintla**, entre Mazapa y Motozintla. [ $15^{\circ}22'56''$  N,  $92^{\circ}13'05''$  O], 1200 msnm, 19 de julio 1941, *Eizi Matuda* 448 frutos/♂ (GH).

**BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA:** *Hechtia* sp. "Comitán" es endémica del estado de Chiapas en los municipios de Comitán de Domínguez, La Trinitaria, Motozintla y Villaflores. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de Chiapas, en una altitud que va de los 1000–1800 msnm (Figura 3.22). Florece en los meses de marzo a julio y fructifica en los meses de julio a septiembre. Crece predominantemente en la selva baja caducifolia y selvas secas con elementos de bosque de encino.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS: *Hechtia* sp "Comitán" es una especie de hábito cespitoso, las rosetas son globosas, con una inflorescencia 2-dividida (♂) y 1-2 dividida (♀), la inflorescencia es de color verde con tonalidades pardas en antesis y pardo oscuro en material seco, las brácteas primarias basales a veces casi tan largas como las ramas (6.8–7.3 cm), las ramas primarias son de 9–9.5 cm de largo en la parte media de la inflorescencia, las flores se encuentran agrupadas a aglomeradas y son sésiles, el filamento 3.2–3.5 mm de largo, el pistilodio es de color verde claro, el ovario verde, los frutos 6.6–7.8 mm de largo y las semillas 5–7.3 mm de largo.

AFINIDADES MORFOLÓGICAS: *Hechtia* sp. "Comitán" pudiera ser confundida con *H. glomerata*, *Hechtia* sp. "Jaumave" y *H. argentea* (solo en los casos de ejemplares femeninos en flor o fruto con inflorescencia 1-dividida), ya que todas especies pueden presentar inflorescencias con ramas densa a aglomeradas, pero puede ser diferenciada de estas como sigue: 1) de *H. glomerata* porque presenta una inflorescencia verde con tonalidades rojizas que se observa pardo claro en material seco, estambres ca. 4.5 mm de largo, pistilodio 1.9-3 mm de largo de color blanco con tintes rojizos, estaminodios de 2 mm de largo, ovario elipsoide a oblongoide de color blanco con tintes rojizos y un fruto ovoide de 7.8–12.4 mm de largo, mientras *Hechtia* sp. "Comitán" presenta una inflorescencia verde con tonalidades pardas que se observa pardo oscuro en material seco, estambres de 3–4 mm de largo, pistilodio de 1.4–1.9 mm de largo de color verde claro, los estaminodios hasta 3.4 mm de largo, el ovario ovoide de color verde y un fruto elipsoide a ancho-elipsoide de 6.5–9.2 mm de largo; 2) de *Hechtia* sp. "Jaumave" y *H. argentea* porque ambas poseen brácteas florales en proporción más largas o subiguales al largo de los pétalos, mientras que *Hechtia* sp. "Comitán" posee brácteas florales en proporción más cortas que los pétalos, adicionalmente *Hechtia* sp. "Jaumave" tiene ramas de 10-18 cm de largo en la parte media del eje central, flores masculinas que en general miden 7-8 mm de largo y flores femeninas que miden 9-11 mm de largo, y *H. argentea* presenta un indumento blanco-lepidoto en la cara adaxial foliar, pero *Hechtia* sp "Comitán" tiene ramas de 9-9.5 cm de largo en la parte media del eje central, flores masculinas que miden en general 5-7 mm de largo y flores femeninas que miden 6-7 mm de largo, así como hojas glabras en la cara adaxial.

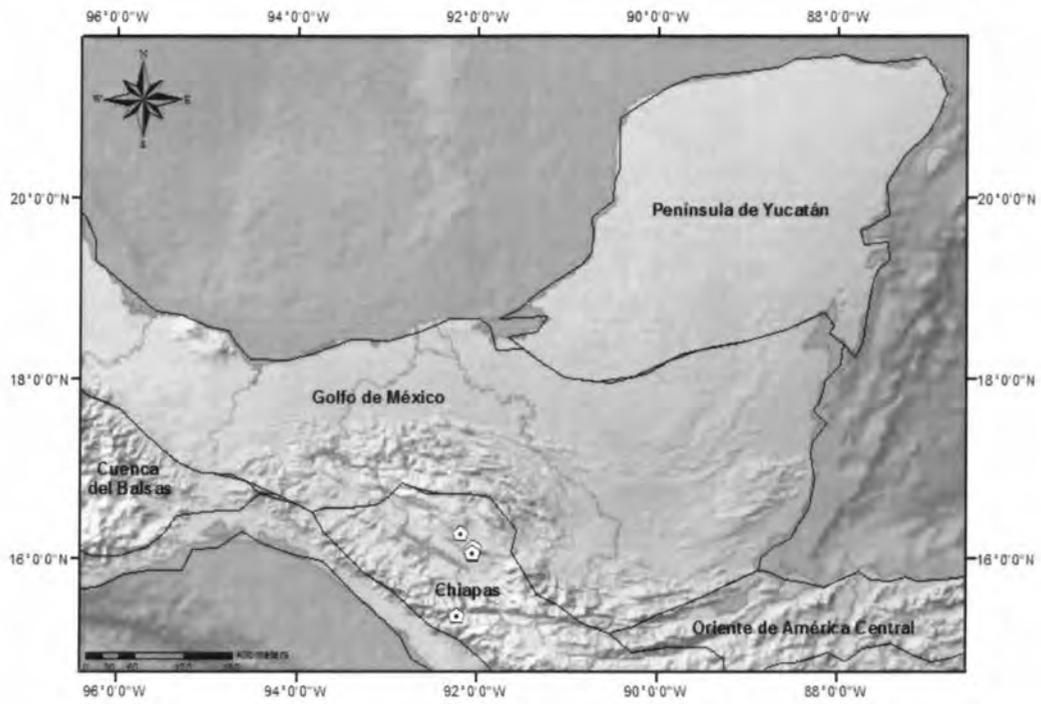
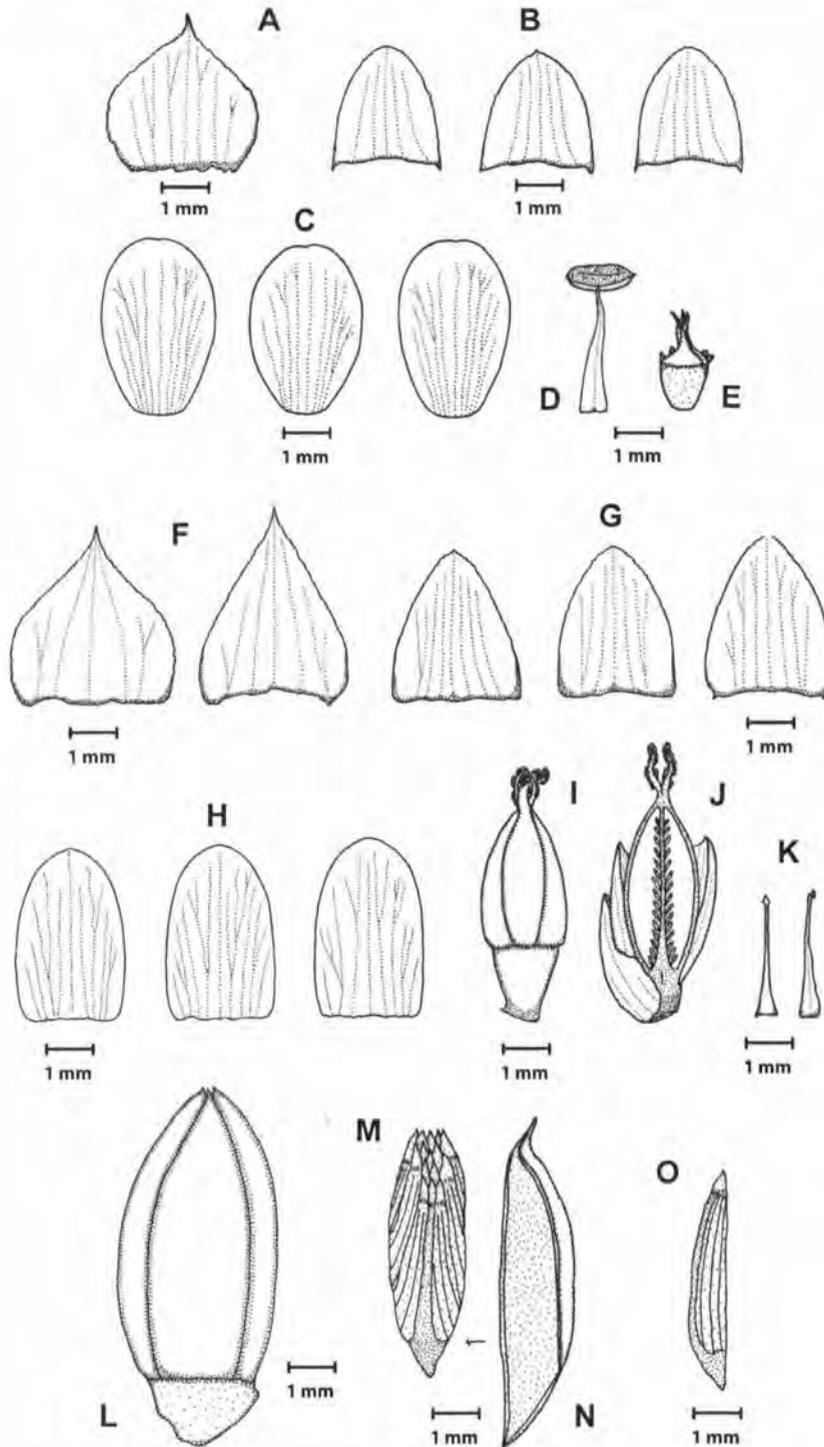
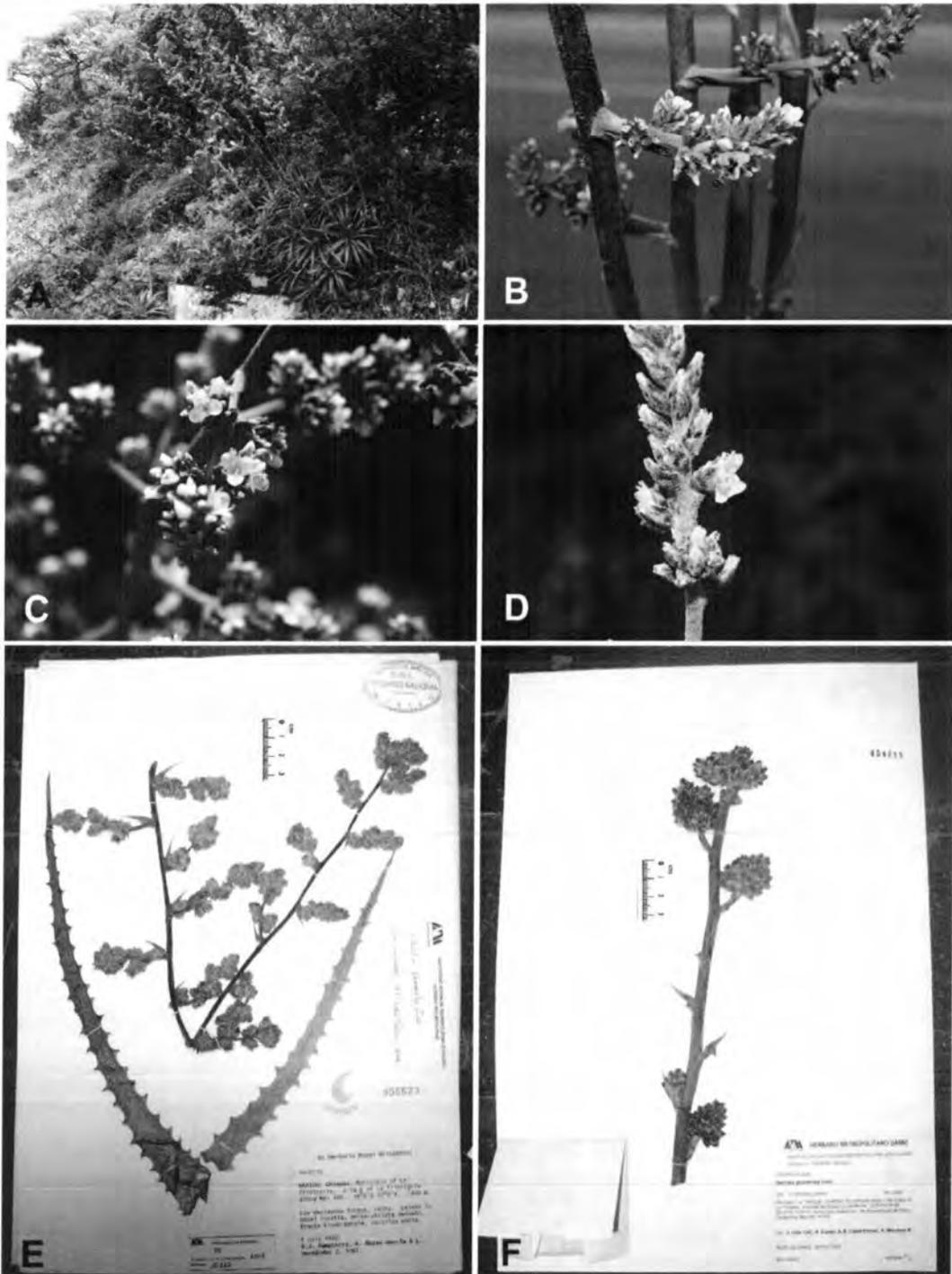


Figura 3.22. Distribución de *Hechtia sp.* "Comitán" (pentágono blanco con punto negro).



**Figura 3.23.** Ilustración botánica de *Hechtia* sp. "Comitán".

Flor estaminada: A. Brácteas florales, B. Sépalos, C. Pétalos, D. Estambre, E. Pistilodio; Flor pistilada: F. Brácteas florales, G. Sépalos, H. Pétalos, I. Ovario, J. Corte longitudinal del ovario, K. Estaminodios, L. Fruto, Rama primaria, M. Grupo de semillas, N. Hoja del fruto, O. Semilla. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.24.** *Hechtia* sp. "Comitán": Planta estaminada y pistilada

**A.** Grupo de rosetas con inflorescencias, **B.** Rama estaminada, **C.** Flores estaminadas, **D.** Flores pistiladas, **E.** Ejemplar de herbario estaminado (MEXU), **F.** Ejemplar de herbario con frutos (CICY). Fotografías Juan Pablo Pinzón (A-D) y Carlos Jiménez (E-F).

### 3.3.13. *Hechtia* sp. "Tzimol"

*Hierbas* arrosetadas, terrestres, acaules, globosa, 50–60 (–100) cm de diámetro, estolonífera, los rizomas de hasta 48 cm de largo, pudiendo ser más cortos, 1.5–2 cm de diámetro, en flor de 1.8 a casi 2 m de alto. *Hojas* 50 por planta, las vainas foliares transversalmente oblongas a oblongas, 5–7.3 cm de largo, 6–9 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz, blanco-lepidotas en el envés, enteras en la base a diminutamente serradas hacia el ápice, blancas con una mancha parda hacia el ápice en la cara abaxial; las láminas foliares triangulares, agudas, acuminadas, pungentes,  $47.83 \pm 9.29$  39–64 cm de largo,  $3.97 \pm 1.65$  (1.7–) 2.2–5.7 cm de ancho en la base,  $1.57 \pm 0.42$  (0.9–) 1.4–2.2 cm de ancho en la parte media, arqueadas a recurvadas hacia adentro, a veces arqueadas longitudinalmente, verde claras con tintes rojizos, glabras y brillantes en el haz, blanco-lepidotas en el envés, los márgenes fuertemente espinosos, espinas antrorsas, muy raramente retrorsas, uncinadas,  $5.8 \pm 1.92$  4–7 mm de largo, la distancia entre ellas  $1.54 \pm 0.76$  0.5–2.7 mm, con un mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 1.7–2 m de largo, 2-dividida, ligeramente recurvadas, *pedúnculo*  $80 \pm 15.58$  62–94 cm de largo,  $1.1 \pm 0.27$  0.9–1.4 cm de diámetro en la base, aplanado a subcilíndrico hacia la base, verde claro, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares a triangular ovadas, acuminadas, pungentes,  $4.94 \pm 2.57$  2.5–10 cm de largo,  $1.79 \pm 1.03$  0.8–3–8 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros en la base, serrados a aserrulados hacia el ápice; *entrenudos del pedúnculo*  $3.41 \pm 1.63$  1.1–6 cm de largo; *eje central*  $82.33 \pm 19.14$  62–100 cm de largo, siendo más largo que el escapo,  $0.63 \pm 0.06$  0.6–0.7 cm de diámetro basalmente, verde claro, blanco-lepidoto, *ramas* largas, de entre 25 a 29 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $14.66 \pm 7.29$  8–24 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1–8 cm de largo, generalmente pedunculadas, raramente corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $3.91 \pm 2.13$  1–6.6 de largo; *brácteas primarias* triangulares, agudas y acuminadas,  $1.94 \pm 0.65$  1–3 cm de largo,  $0.83 \pm 0.19$  0.6–1.1 cm, lepidotas, márgenes esparcidamente aserrulados, más cortas a iguales que la parte estéril de la rama; *flores* agrupadas en la ramas secundarias y el ápice de las ramas primarias, pero también pueden estar laxamente dispuestas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en la base de las ramas secundarias, usualmente de 40–130 flores por rama primaria, 6–30 flores por

ramas secundarias, sésiles, 6 mm de largo; *brácteas florales* ovadas a anchamente ovadas, apiculadas, a veces con el ápice cirroso, 3.4–4.3 mm de largo, 3–4 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas, más largas que los sépalos; *sépalos* anchamente oblongos, oblongos a ovados, agudos, 3.5–3.8 mm de largo, 2.3–3.8 mm de ancho, verde en la base, pardos en el ápice, lepidotos, 3–7-nervados, erosos, más corto que los pétalos; *pétalos* anchamente obovados, blancos, redondeados, 5.2–6 mm de largo, 4–4.3 mm de ancho, libres, glabros, 7-nervados, enteros; *estambres* iguales a más largos que los pétalos en anthesis y adnados a estos en la base, (3–) 5–5.8 mm de largo; *filamentos* angosto-trianguulares, 4.7–5.4 mm de largo, 1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* cimbiformes, 2.5–2.6 mm de largo, 0.5 mm de diámetro, amarillas, dorsifijas; *pistilodio* 2.1–2.2 mm de largo, 1.2 mm de diámetro, blanco-verdoso, los lóbulos 1–1.5 mm de largo, blanco-verdoso; las pistiladas 1.4–2.2 m de largo, 2-dividida, erectas, *pedúnculo* 85 cm de largo, siendo más largo que el raquis, 1.2 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde claro, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* triangulares, agudas y acuminadas, pungentes,  $3.9 \pm 1.44$  2.7–5.5 cm de largo,  $1.57 \pm 0.51$  1–2 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros, fuertemente nervados; *entrenudos del pedúnculo*  $3.68 \pm 2.29$  1.5–6.2 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central* 78 cm de largo, siendo más corto que el escapo, 0.7 cm de diámetro basalmente, verde claro, lepidoto, ramas aprox. 26 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias (2–) 5.5–12.5 cm de largo, ascendentes, formando un ángulo de 45° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1–3.5 cm de largo, cortopedunculadas; *entrenudos del eje central*  $3.77 \pm 1.71$  1–5.7 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, agudas y acuminadas,  $1.28 \pm 0.63$  0.5–2.2 cm de largo,  $0.75 \pm 0.31$  0.4–1.1 cm de ancho, lepidotas, márgenes enteros a esparcidamente serradas, fuertemente nervadas, más largas en la base del raquis a más cortas hacia el ápice del raquis en relación a la parte estéril de la rama; *flores* siempre agrupadas, a veces casi aglomeradas en la ramas secundarias, a veces casi laxas hacia el ápice de las ramas primarias, usualmente de 22–120 flores por rama primaria, 5–20 flores por ramas secundarias, sésiles, 7–8 mm de largo; *brácteas florales* oblongas, 4.1 mm de largo, 3 mm de ancho, pardas, erosas, agudas, 5-nervadas, igual de largo que los sépalos; *sépalos* oblongos a oblongo-ovados, 4–4.2 mm de largo, 3–3.1 mm de ancho, verdes, erosos, agudos, 5-nervados, más corto que los pétalos; *pétalos* oblongos a oblongo-ovados, 5.2–5.4 mm de largo, 2.8 mm de ancho, blancos, entero en la base, hacia el ápice finamente erosos, emarginados, 9-nervados; *estaminodios* 2.3–2.4 mm de largo, 0.5 mm de ancho, blancos; el *pistilo* más largo que los pétalos, el estigma

sobresaliendo conspicuamente entre los pétalos dando la apariencia de estambres; ovario sin el estigma, oblongoide, de 3.5 mm de largo, 2.3 mm de diámetro, blanco-verdoso, el estilo reducido, estigma trilobular, los lóbulos largos de ca. 2 mm de largo, blancos; cápsulas y semillas no vistas.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: CHIAPAS, Mun. Tzimol**, 2.5 km al S de Tzimol. 16°09'22" N, 92°12'09" O, 1245 msnm, *J. P. Pinzón 235* ♂ (CICY); 4 km al sur de Tzimol. [16°09'05" N, 92°11'50" O], 1240 msnm, 11 de diciembre 1987, *A. Reyes-García y E. Martínez 196* ♂ (BM); **Mun. Comitán de Domínguez**, salida oeste de San Francisco Uninajap. 16°06'36" N, 92°09'53" O, 1152 msnm, *J. P. Pinzón 236* ♂ (CICY).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *Hechtia* sp. "Tzimol" es endémica del estado de Chiapas en los municipios de Tzimol y Comitán de Domínguez. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de Chiapas, en una altitud que va de los 1080–1245 msnm (Figura 3.25). Florece entre los meses de diciembre a junio. No se sabe cuando fructifica. Crece en la selva baja caducifolia y selva baja caducifolia espinosa.

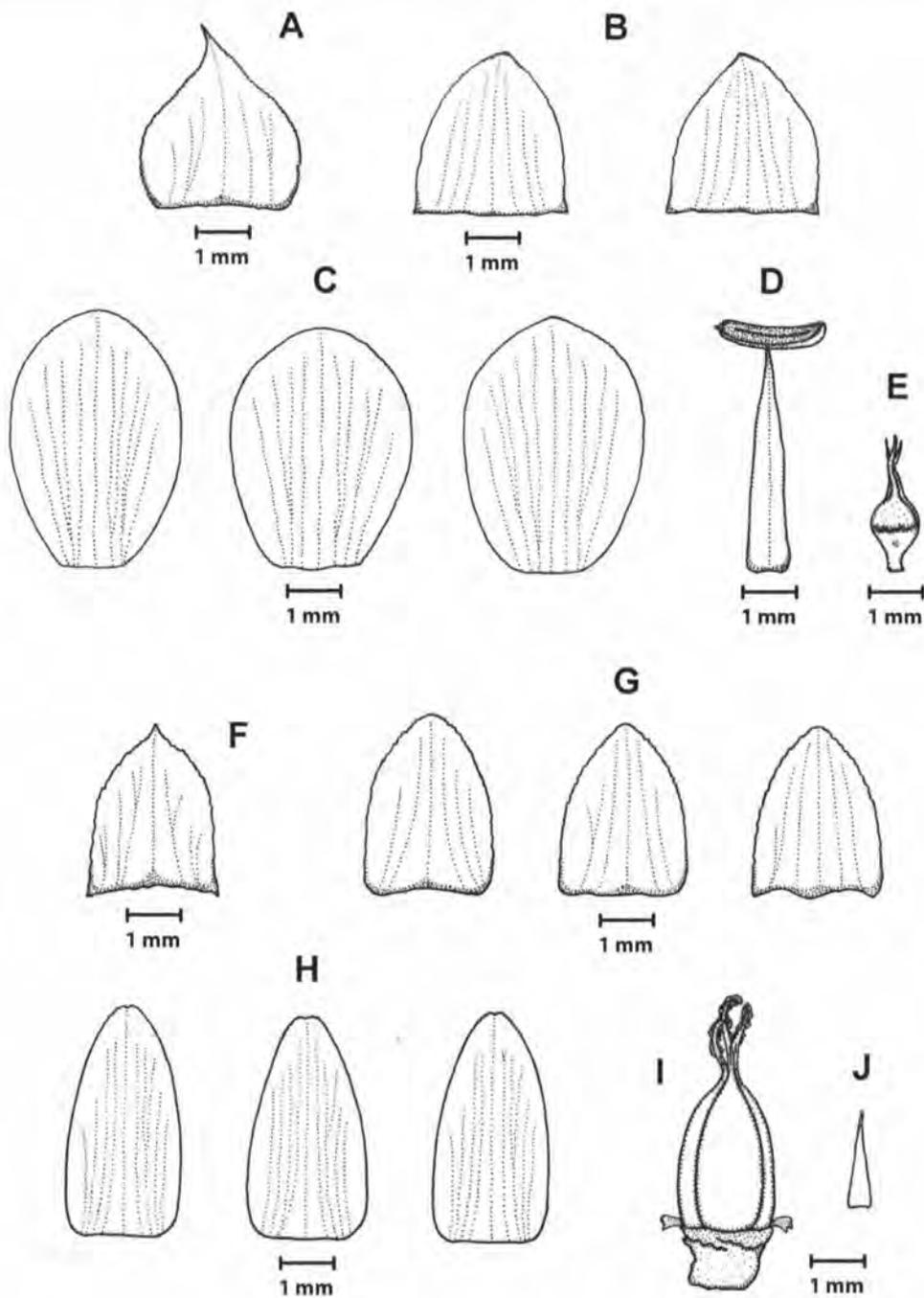
CARACTERES DIAGNÓSTICOS: *Hechtia* sp. "Tzimol" presenta cierta variabilidad en la disposición de las flores masculinas en las ramas, pues algunas plantas presentan flores ampliamente laxas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en la base de las ramas secundarias, mientras que otras plantas presentan las flores más densamente dispuestas en las mismas ramas. Entre las características morfológicas propias de esta especie se encuentran: el hábito rizomatoso de la roseta, la inflorescencia 2-dividida, el escapo y el raquis verde claro, las ramas primarias de 15–25 cm de largo en la parte media del eje central; la flores estaminadas con los pétalos anchamente obovados, los estambres 5–5.8 mm de largo, la antera de forma cimbiforme, de hasta 2.6 mm de largo y el pistilodio de color blanco-verdoso; las flores pistiladas con los pétalos oblongos a oblongo-ovados, y el ovario de 3.5 mm de largo de color blanco-verdoso.

AFINIDADES MORFOLÓGICAS: *Hechtia* sp. "Tzimol" es morfológicamente similar a *H. schottii* debido al hábito rizomatoso, así como lo laxo de las flores, que a veces presenta en la ramas primarias y ramas secundarias, sin embargo las plantas de *H. schottii* tiene una inflorescencia 2–3 dividida, el escapo y raquis son de color verde a veces con tintes pardos a rojizos, las ramas primarias de 30–50 cm de largo en la parte media de la inflorescencia, en las flores estaminadas los pétalos son obovados,

los estambres 4–5 mm de largo, la antera 1.5–2 mm de largo y el pistilodio es blanco con tintes rosados a rojizos, y en las flores pistiladas el ovario es de 4–5.2 mm de largo y de color pardo-rojizo, por otro lado las plantas de *Hechtia* sp. "Tzimol" tiene una inflorescencia 2-dividida, el escapo y el raquis verde, las ramas primarias de 15–25 cm de largo en la parte media de la inflorescencia, en las flores estaminadas los pétalos son anchamente obovados, los estambres 5–5.8 mm de largo, las anteras de forma cimbiforme, de 2.5–2.6 cm de largo y el pistilodio de color blanco-verdoso, y en las flores estaminadas el ovario es de 3.5 cm de largo y de color blanco verdoso.

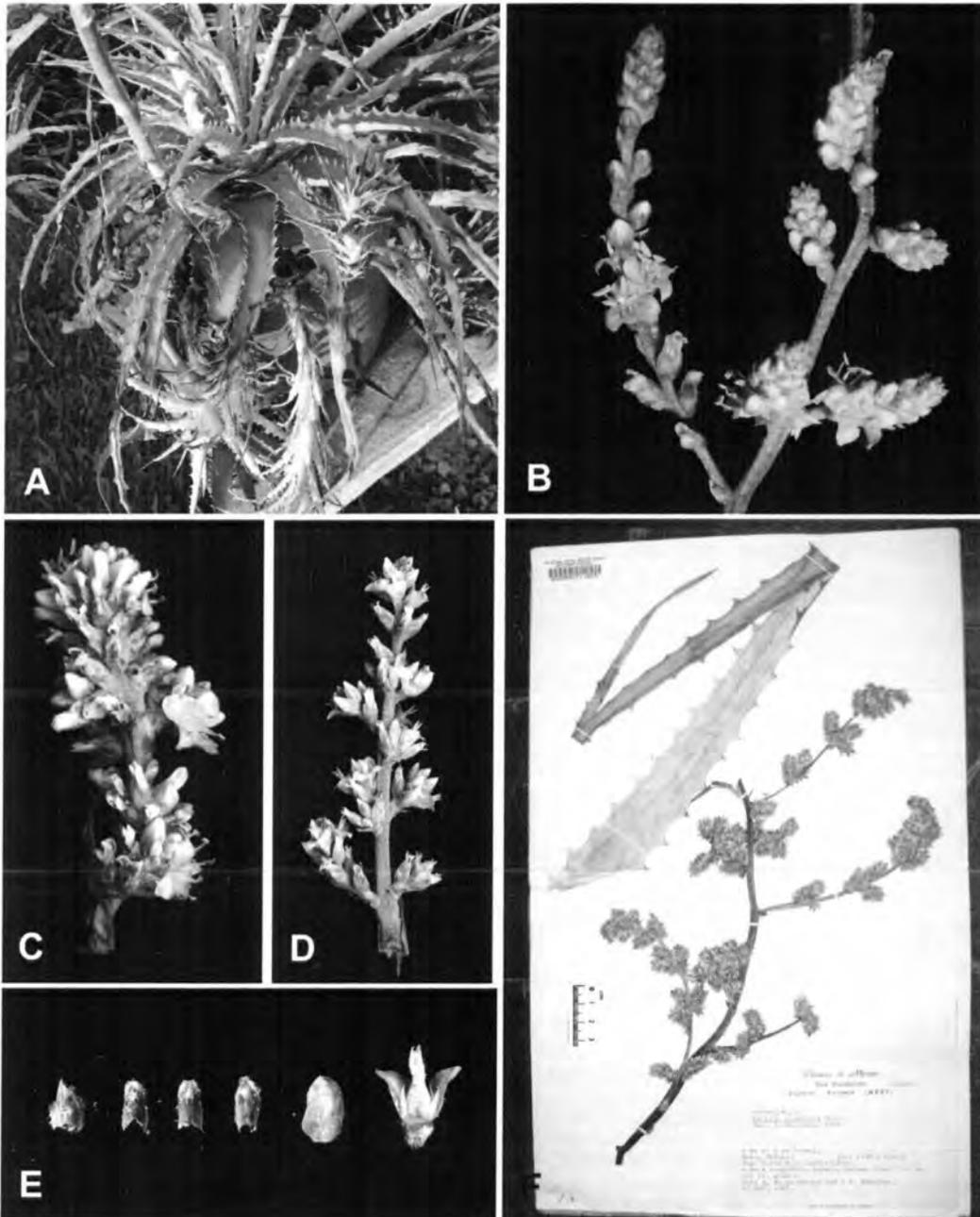


Figura 3.25. Distribución de *Hechtia* sp. "Tzimol" (círculo blanco con equis).



**Figura 3.26.** Ilustración botánica de *Hechtia* sp. "Tzimol".

Flor estaminada: **A.** Bráctea floral, **B.** Sépalos, **C.** Pétalos, **D.** Estambre, **E.** Pistilodio; Flor pistilada: **F.** Bráctea floral, **G.** Sépalos, **H.** Pétalos, **I.** Ovario, **J.** Estaminodio. Ilustraciones Carlos Jiménez Nah.



**Figura 3.27.** *Hechtia* sp. "Tzimol": Planta estaminada y pistilada

**A.** Planta en cultivo con inflorescencia y estolones, **B.** Inflorescencia estaminada, **C.** Rama estaminada, **D.** Rama pistilada, **E.** Diseción de flor pistilada (de izquierda a derecha: bráctea floral, sépalos, pétalo, ovario y estaminodios), **F.** Ejemplar de herbario estaminado (BM).  
Fotografías Ivón Ramírez (A-B) y Carlos Jiménez (C-F).

### 3.3.14. *Hechtia* sp. "Salto del Tigre"

*Hierbas* arrosietadas, rupícolas, acaules, cespitosas, globosas a casi infundibuliformes, 60–100 cm de diámetro, en flor de 1.2–2.5 m de alto. *Hojas* 40–100 por planta, las vainas foliares oblongas a oblongo-elípticas, 6.3–7.7 (–9) cm de largo, 6–7.4 cm de ancho, blanco-lepidotas en el haz y en el envés, enteras hacia la base, espinulosas hacia el ápice, blanco lustrosas con una pequeña mancha apical de color pardo claro en la cara adaxial, amarillas pálidas con una mancha central de color pardo oscuro en la cara abaxial cuando están secas, las láminas foliares estrechamente triangulares, agudas, largamente acuminadas, pungentes, 32–68 cm de largo, 3.5–4.1 cm de ancho en la base, 1.3–2 cm de ancho en la parte media, recurvadas a reclinadas, verdes con apariencia plateada, pueden presentar una tonalidad púrpura estando expuesta al sol, blanco lepidotas en el haz y en el envés, en ocasiones el indumento blanco aparenta bandas blancas a lo largo del margen, los márgenes espinosos, espinas antrorsas, uncinadas, a veces púrpuras en la base, 3–7 mm de largo,  $1.9 \pm 1.12$  0.7–3.3 mm de distancia entre una y otra, generalmente más separadas hacia el ápice, con un denso mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose en las axilas foliares, ascendente, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 1.2–2.4 m de largo, 2–3 dividida, desde erectas hasta recurvas y/o reclinadas, profusamente ramificadas, *pedúnculo*  $53.7 \pm 3.22$  50–56 cm de largo,  $1.35 \pm 0.49$  0.8–1.9 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde con tintes rojizos, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* largamente triangular a triangular, acuminadas, raramente largo-acuminadas, pungentes,  $6.37 \pm 1.66$  3.2–8.5 cm de largo,  $1.34 \pm 0.31$  0.9–1.6 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, enteras en la base, serradas a finamente serradas en el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $3.66 \pm 1.38$  1.5–5.6 de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $132.5 \pm 44.73$  72–180 cm de largo, siendo más largo que el escapo,  $1.19 \pm 0.5$  0.5–1.7 cm de diámetro basalmente, verde-rojizo, blanco-lepidoto, *ramas* largas, entre 19 a 54 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias 9.2–47 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° grados con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1.2–10 cm de largo, pedunculadas, las de tercer orden 1–1.6 mm de largo, corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $3.66 \pm 1.54$  1–6.1 cm de largo; *brácteas primarias* largamente triangulares a triangulares, acuminadas,  $3.41 \pm 2.34$  (0.9–) 1.2–5.7 (–7.4) cm de largo,  $0.99 \pm 0.45$  0.6–1.8 mm de ancho, lepidotas, enteras en la base, serruladas a esparcidamente serruladas en el ápice,

fuertemente nervadas, las inferiores más largas que la parte estéril de la rama, las superiores iguales o más cortas que la parte estéril de la rama; *flores* agrupadas en las ramas de tercer orden y en el ápice de las ramas secundarias, a veces laxamente dispuestas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en las base de las ramas de secundarias, usualmente de 30–400 flores por rama primaria, 15–40 flores por ramas secundarias, 10–20 flores por rama de tercer orden, sésiles, 5.8–6.2 mm de largo; *brácteas florales* anchamente ovadas a anchamente elípticas, apiculadas,  $4.46 \pm 0.64$  3.7–5.2 mm de largo,  $3.91 \pm 0.51$  3.2–4.6 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas, más largas que los sépalos e igual en tamaño que los pétalos; *sépalos* ovados a oblongos, agudos a obtusos,  $3.6 \pm 0.54$  3–4.5 mm de largo,  $3.11 \pm 0.51$  2.3–4 mm de ancho, libres, verdes en la base, rojizos hacia el ápice, lepidotos, 5–7 nervados, erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados, obovado-elípticos a elípticos, obtusos, a veces obcordados,  $4.81 \pm 0.92$  3.4–6.1 mm de largo,  $3.21 \pm 0.21$  3–3.6 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 5–11 nervado, los nervios flabelados, enteros; *estambres* más largos que los pétalos y adnados a estos en la base, 4–5.8 mm de largo, *filamentos* angosto-trianguulares, estrechándose abruptamente hacia el ápice,  $3.77 \pm 0.81$  3.3–5.3 mm de largo, 0.9–1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos; *anteras*  $1.67 \pm 1.19$  1.4–1.9 mm de largo, 0.4–0.6 mm de diámetro, amarillo-verdosas, dorsifijas; *pistilodio*  $2.7 \pm 0.67$  1.9–3.9 mm de largo, 1.2–1.8 mm de diámetro, blanco, los lóbulos  $1.85 \pm 0.56$  (1.3–) 1.5–2.9 mm de largo, blancos; las pistiladas 1.1–2.2 m de largo, 2-dividida, desde erectas hasta recurvas y/o reclinadas, *pedúnculo* verde con tintes rojizos,  $56.8 \pm 12.83$  46–77 cm de largo, 0.8–1.6 cm de diámetro en la base, aplanado a subcilíndrico hacia la base, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* largamente triangulares a triangulares, acuminadas, raramente largo-acuminadas, pungentes,  $5.5 \pm 1.54$  2.8–7.7 cm de largo,  $1.4 \pm 0.42$  0.9–2 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, lepidotas, márgenes enteros en la base, serrados a serrulados en el ápice, fuertemente nervadas; *entrenudos del pedúnculo*  $3.81 \pm 1.56$  1.7–6.7 de largo, generalmente los más cortos hacia la base, *eje central*  $120 \pm 30.24$  78–148 cm de largo, siendo más largo que el escapo,  $0.86 \pm 0.54$  0.5–1.8 cm de diámetro basalmente, verde-rojizo, blanco-lepidoto, *ramas* largas, entre 14 a 39 por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias 7.6–39 cm de largo, ascendentes a difusas, formando un ángulo de 45°–70° con el raquis, pedunculadas, las secundarias 1–5.5 cm de largo, pedunculadas a corto-pedunculadas; los entrenudos de la inflorescencia  $4.58 \pm 2.64$  (0.9–) 1.4–8.7 (–9.2) cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, agudas, acuminadas,  $2.72 \pm 1.44$  (0.5–) 1.3–4.4 cm de largo, 0.9

$\pm 0.4$  (0.3–) 0.9–1.6 mm de ancho, lepidotas, márgenes enteros en la base, esparcidamente serrulados en el ápice, fuertemente nervadas, las inferiores más largas que la parte estéril, las superiores más cortas a iguales que la parte estéril de la rama; *flores* agrupadas hacia el ápice de las ramas secundarias, a veces laxamente dispuestas en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en las base de las ramas de secundarias, usualmente de 15–230 flores por rama primaria, 3–20 flores por ramas secundarias, sésiles, de 6–7 mm de largo; *brácteas florales* ovados a anchamente ovados, apiculados a agudas,  $4.64 \pm 0.45$  4.2–5.4 mm de largo,  $4.46 \pm 0.43$  3.8–5 cm de ancho, siendo a veces más anchas que largas, pardas, lepidotas, 5-nervadas, erosas, igual o más largas que los sépalos; *sépalos* ovados a triangular-ovados, agudos, raramente redondeados,  $4.54 \pm 0.39$  4.1–5 mm de largo,  $3.93 \pm 0.51$  3.3–4.9 mm de ancho, libres, verde en la base, rojizos hacia el ápice, lepidotos, fuertemente quillados, con la base carnosa, 5–7 nervado, erosos, igual en tamaño que los pétalos; *pétalos* oblongos, obtusos, a veces obcordados,  $4.88 \pm 0.31$  4.1–5.3 mm de largo,  $3.2 \pm 0.29$  2.9–3.8 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 7–9 nervados, enteros; *estaminodios* angosto-trianguulares,  $20.8 \pm 0.7$  1.3–2.6 mm de largo, 0.6–0.8 mm de ancho, blancos, capitados, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* igual o más largo que los pétalos, *ovario* ovoide,  $3.73 \pm 0.22$  3.4–4 mm de largo sin el estigma, 2–2.4 mm de diámetro, blanco, el estilo ausente, el estigma trilobular, los lóbulos estigmáticos  $1.4 \pm 0.08$  1.3–1.5 mm de largo, blancos, placentación central; *cápsulas* pardas oscuras, ovoides,  $7.33 \pm 1.03$  6–9 mm de largo,  $4.31 \pm 1.1$  2.7–6 mm de ancho, lepidoto, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanente en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice; *semillas* cafés, fusiformes,  $5.51 \pm 1.44$  (3.5–) 4.9–7.3 mm de largo, 0.7–0.8 mm de diámetro, cuando cubierto por la ala, el largo del ala hacia el ápice  $1.73 \pm 0.64$  (0.9–) 1.9–3 mm, el largo del ala hacia la base de 0.7–1 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: TAMAULIPAS, Mun. Güémez**, Balnerio El Salto del Tigre, Ejido El Olmo, 24°01'00" N, 99°21'37" O, 380 msnm, 12 de junio 2009, *I. Ramírez, G. Guevara y L. Martínez* 1599 frutos (CICY), 1600 ♂ (CICY); El Salto del Tigre, Ejido El Olmo: 28.5 km al Noreste de Cd. Victoria por carretera interejidal a Santa Engracia desviación Ejido El Roble, 24°01'00" N, 99°21'37" O, 380 msnm, 9 julio 2012, *C. Jiménez, J. Treviño, T. Hernández y A. León* 17 frutos/♂ (CICY); 34 (3.4) km al O del Carmen (Cruz y Carmen). [24°06'58" N, 99°12'15" O], 200 msnm, mayo 1984, *F. G. Medrano, L. González, V. Juárez, D. Baro y L. Hernández*, 13930 ♀ (MEXU); **Mun. Hidalgo**, Cuatro Caminos. 450 msnm, *Hinton et al.* 24185 ♂/♀ (MEXU); **Mun. Ciudad Victoria**, 20 km al S de Cd. Victoria, por carretera a Jaumave-San Luis

Potosí (126 Rancho Nuevo), cerca "El Balcón de Moctezuma". 23°34'46.7" N, 99°09'29" O, 496 msnm, 13 de junio 2009, *I. Ramírez, J. Treviño y S. Terán* 1607 ♂ (CICY); Parque los Troncones. Cañón La Libertad, 23°46'45" N, 99°12'10" O, 482 msnm, 12 de junio 2009, *I. Ramírez, G. Guevara y L. Martínez* 1602 ♀ (CICY); Parque los troncones, 4 km al NO de Cd. Victoria por carretera interejidal a Santa Engracia desviación Ejido La Libertad, 23°46'45" N, 99°12'10" O, 482 msnm, 9 julio 2012, *C. Jiménez, J. Treviño, T. Hernández y A. León* 18 frutos (CICY); debajo del puente sobre la carretera 126 Cd. Victoria–Jaumave, 3.6 km del entronque Cd. Victoria–Cd. Mante, muy cerca de las Y de Yarrington. 23°36'29" N, 99°09'27" O, 475 msnm, 10 Julio 2012, *C. Jiménez, J. Treviño y A. León* 28 ♂ (CICY).

**BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA:** *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" es endémica del estado de Tamaulipas en los municipios de Hidalgo, Ciudad Victoria y Güémez. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en las regiones biogeográficas de la Sierra Madre Oriental y el Golfo de México, en una altitud que va de los 200–600 msnm (Figura 3.28). Florece entre los meses de mayo a julio y fructifica en los meses de junio a julio. Crece en la selva baja caducifolia.

**CARACTERES DIAGNÓSTICOS:** *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" al igual que *H. argentea*, presenta hojas blanco-lepidotas tanto en la cara adaxial como en la cara abaxial, dándole una apariencia plateada a la hoja; en esta especie ocasionalmente parece que el indumento se encuentra solo en los márgenes de la lámina mientras la parte central carece en menor cantidad de este indumento, esto le da una apariencia de bandas blancas a lo largo del margen. Otra característica que presenta esta especie es la inflorescencia y las flores con colores rojizos, las cuales en ocasiones las flores pueden estar dispuestas de forma laxa en la base y hacia el ápice de las ramas primarias, y en la base de las ramas secundarias. Presenta una inflorescencia 2–3 dividida en ambos sexos, las ramas primarias 40–45 cm en la parte media del eje central, pistilodio y ovario blancos, pistilodio de gran tamaño 1.9–3.9 mm de largo, lóbulos del pistilodio 1.5–2.9 mm de largo, frutos 6–9 mm de largo, semillas 4.9–7.3 mm de largo, la cauda apical de la semilla 1.9–3 mm de largo.

**AFINIDADES MORFOLÓGICAS:** *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" por la característica de hojas blanco-lepidotas en región adaxial de la hoja pudiera ser confundida con *H. argentea*, pero *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" presenta una inflorescencia 2–3 dividida (♂) y 2-dividida (♀), mientras que *H. argentea* es 1 (-2) dividida (♂) y 1-dividida (♀), además que las brácteas florales en *H. argentea* son en proporción más largas o subigualan el largo de los pétalos, las ramas en la parte media del eje central son no

más de 4 cm de largo, estambres 4–5 cm de largo, pistilodio 1.3 cm de largo, y la cauda basal de las semillas 0.8-2 mm de largo, por el contrario *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" presenta el indumento en la cara adaxial foliar en ocasiones como bandas blancas en los márgenes, es una planta más robusta (80-100 cm de diámetro), las brácteas florales en proporción siempre son más cortas que los pétalos, las ramas de la parte media del eje central son largas (hasta 40 cm), el pistilodio es mucho más largo (2.9–3.8 mm), y la cauda basal de las semillas 1.9-3 mm de largo. Con respecto al patrón de ramificación, la disposición de las flores y el color rojizo de la inflorescencia, es similar a *H. myriantha*, pero esta última especie no tiene las hojas blanco-lepidotas en el haz y las flores se encuentran ampliamente laxas en las ramas primarias, además de que puede llegar a ser una planta mucho más robusta que *Hechtia* sp. "Salto del Tigre".

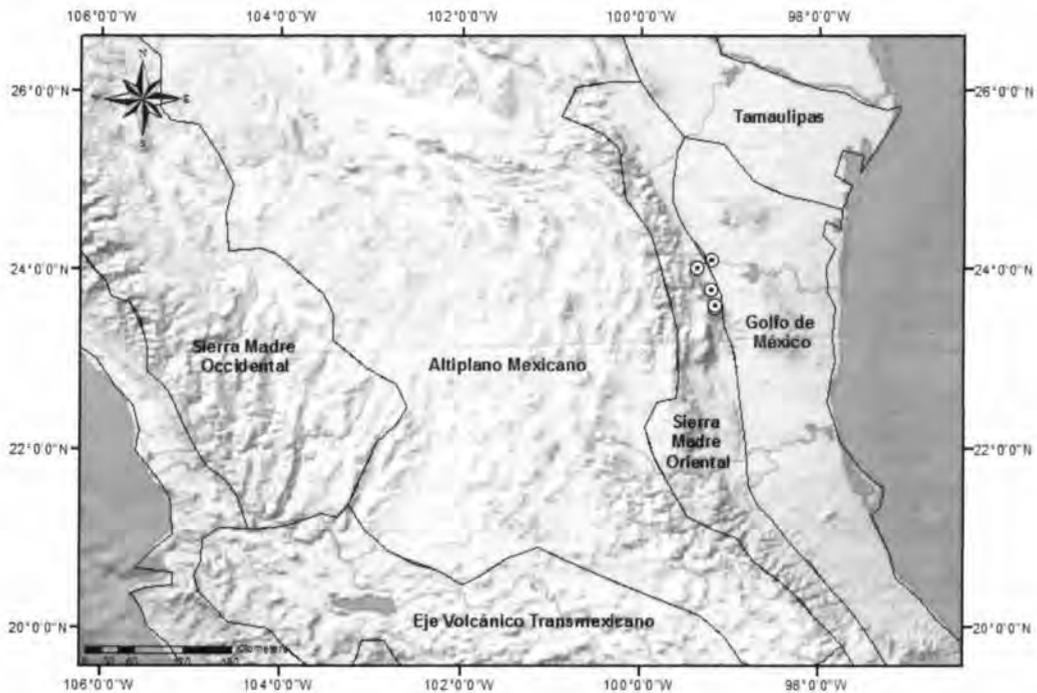
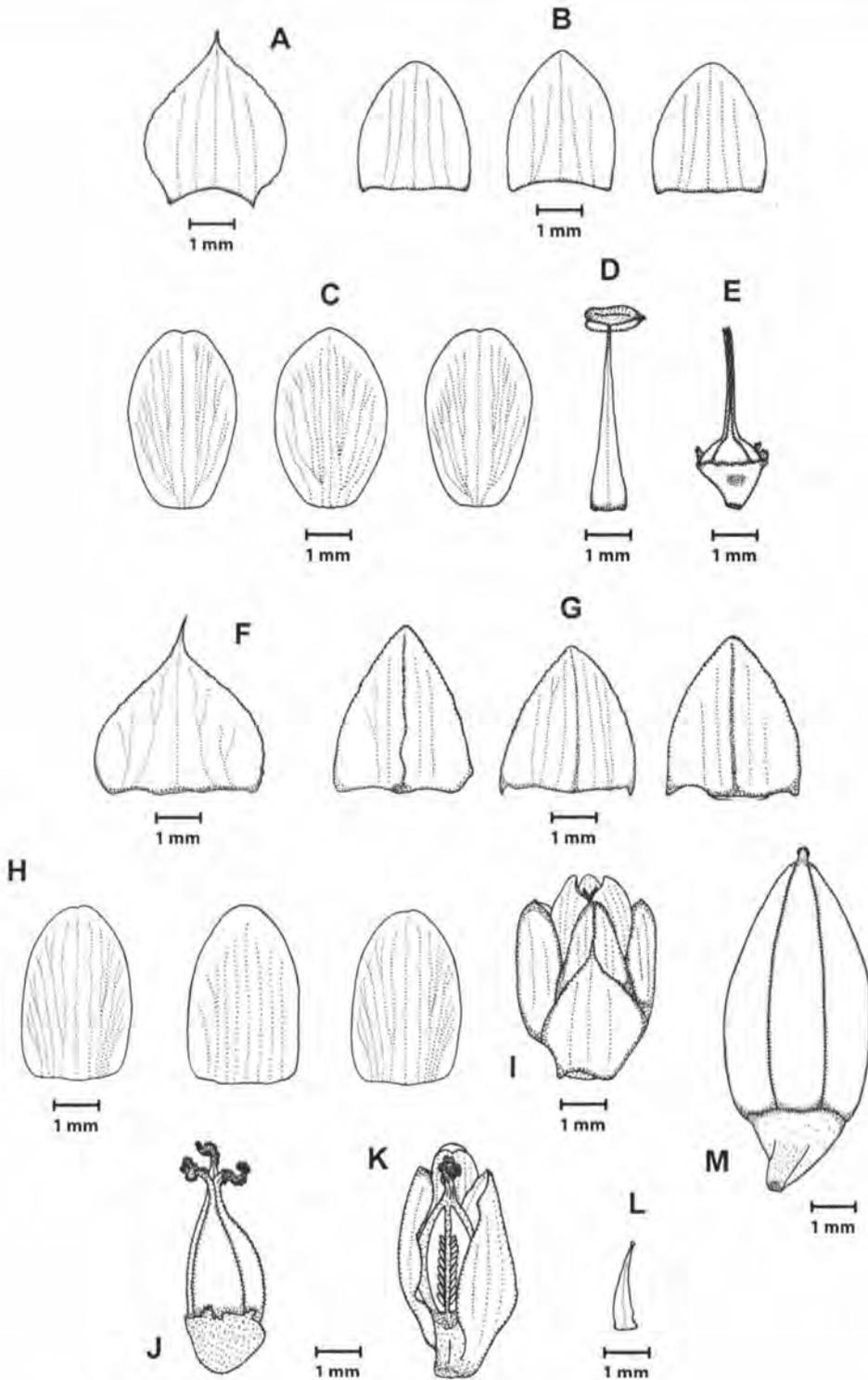
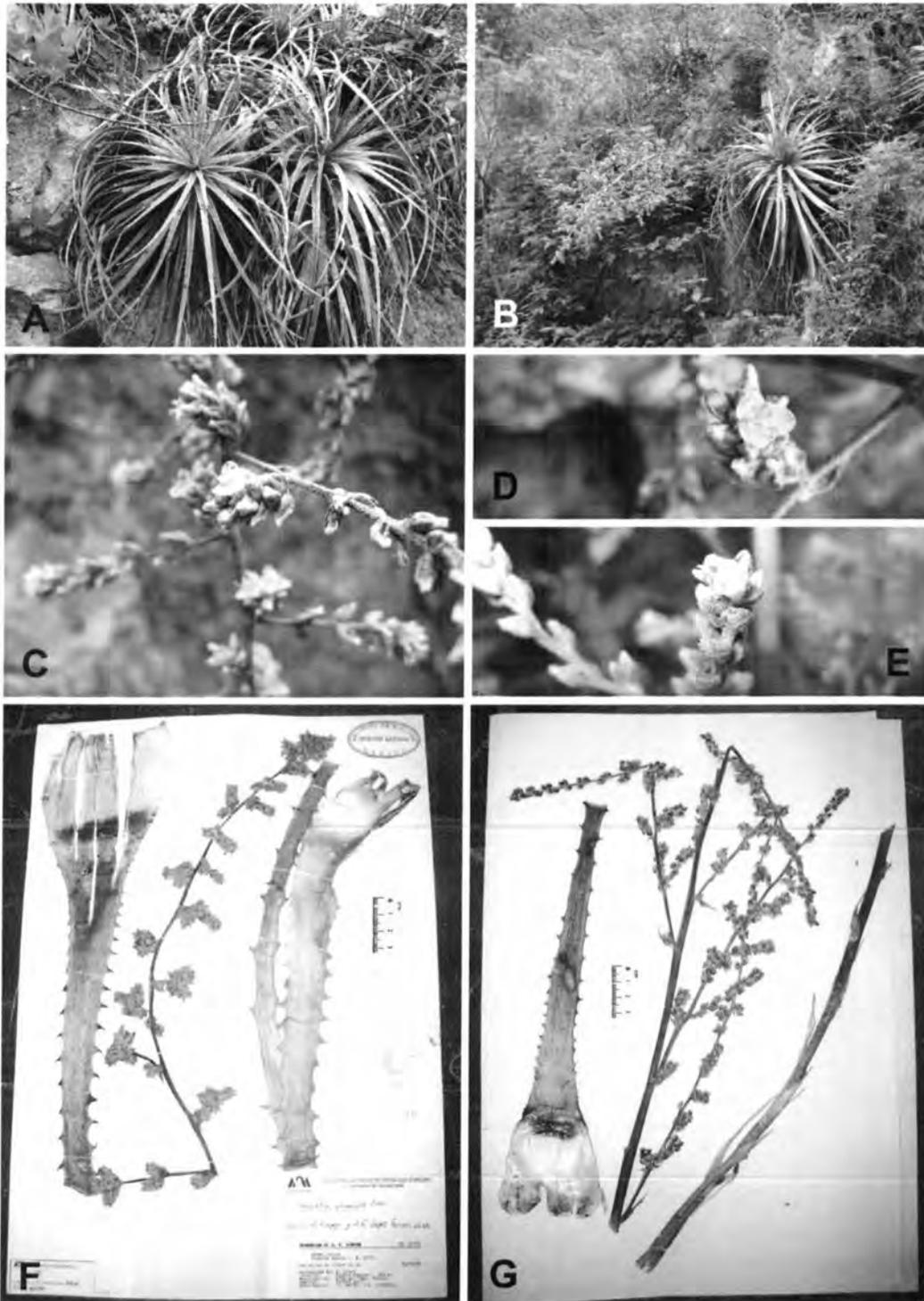


Figura 3.28. Distribución de *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" (circulo blanco con punto negro).



**Figura 3.29.** Ilustración botánica de *Hechtia* sp. "Salto del Tigre".

Flor estaminada: **A.** Bráctea floral, **B.** Sépalos, **C.** Pétalos, **D.** Estambre, **E.** Pistilodio; Flor pistilada: **F.** Bráctea floral, **G.** Sépalos, **H.** Sépalos, **I.** Flor, **J.** Ovario, **K.** Corte longitudinal del ovario, **L.** Estaminodio, **M.** Fruto. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.30.** *Hechtia* sp. "Salto del Tigre": Planta estaminada y pistilada.

**A.** Plantas creciendo sobre rocas, **B.** Roseta con inflorescencia, **C.** Ramas estaminadas, **D.** Flor estaminada, **E.** Flor pistilada, **F.** Ejemplar de herbario estaminado (MEXU), **G.** Ejemplar de herbario pistilado (sin montar), Fotografías I. Ramírez (A-E) y Carlos Jiménez (F-G).

### 3.3.15. *Hechtia* sp. "Jaumave"

*Hierbas* arrosetadas, terrestres a rupícolas, acaules, cespitosas, globosas, 30–50, en flor de 1.5–2.2 m de alto. *Hojas* 40–70 por planta, las vainas foliares oblongas a oblongo-elípticas, 3.2–3.9 cm de largo, 3–3.5 cm de ancho, glabras y lustrosas en el haz y blanco-lepidotas en el envés, márgenes casi enteros en la base, espinulosas hacia el ápice, verdes claras con tintes pardos, amarillo claras a blancas en ambas caras cuando secas, las láminas foliares estrechamente triangulares, agudas, acuminadas, pungentes,  $32.38 \pm 9.84$  19–41 cm de largo,  $2.02 \pm 0.76$  1.2–3.1 cm de ancho en la base,  $0.72 \pm 0.23$  0.5–0.7 (–1.1) cm de ancho en la parte media, recurvadas hacia abajo, verdes, glabras y brillantes en el haz, blanco-lepidotas en el envés, márgenes fuertemente espinosos, las espinas generalmente retrorsas, a veces antrorsas,  $6.2 \pm 2.51$  3–10 mm de largo, verdes a rojizas,  $1.78 \pm 1.03$  0.8–3.4 mm de distancia entre una y otra, en general laxamente dispuestas, con un mechón de escamas blancas en las axilas. *Inflorescencia* lateral, originándose de las axilas de las hojas, ascendentes, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 1.4–1.8 m de largo, 2-dividida, raramente 1-dividida, erectas a ligeramente arqueadas, a veces retorcidas, *pedúnculo*  $61.6 \pm 14.5$  42–69 cm de largo,  $0.81 \pm 0.16$  0.7–1.1 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, pardo, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* largamente triangulares a triangulares, acuminadas, raramente largo-acuminadas,  $5.68 \pm 1.56$  3.8–8 cm de largo,  $1.31 \pm 0.3$  0.9–1.7 cm de ancho, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, pardas, lepidotas, márgenes enteros a esparcidamente aserrulados hacia el ápice; *entrenudos del pedúnculo*  $4.13 \pm 1.62$  1.8–6.1 cm de largo, generalmente los más cortos hacia la base; *eje central*  $71.5 \pm 12.5$  54–89 cm de largo, siendo a veces más largo que el escapo,  $0.55 \pm 0.08$  0.4–0.7 cm de diámetro basalmente, pardo-verdoso, blanco-lepidoto, *ramas* largas, 20–29 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias  $6.96 \pm 1.75$  4.3–10 cm de largo, ascendentes a casi adpresas, formando un ángulo de 15°–45° con el raquis, pedunculadas, verde-rojizas, las secundarias 1–2.8 cm de largo, corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central*  $4.73 \pm 1.53$  2.3–7 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas,  $2.31 \pm 1.13$  (0.8–) 1.5–4.3 cm de largo,  $0.8 \pm 0.2$  (0.4–) 0.6–1 cm de ancho, pardas, lepidotas, márgenes enteros a esparcidamente serrulados, igual o más largas que la parte estéril de la rama, las inferiores son casi tan largas como las ramas; *flores* siempre agrupadas, casi aglomeradas cuando las ramas secundarias son muy cortas, usualmente (40–) 60–180 flores por rama primaria, 5–30 por rama secundaria, sésiles,

6.98 ±0.87 6–8.2 mm de largo, 5 mm de ancho, estando abiertas; *brácteas florales* ovadas a anchamente ovadas, agudas, 5.72 ±1.01 4.2–7.5 mm de largo, 4.7 ±0.76 3.6–5.4 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5–7 nervadas, erosas a fimbriadas, iguales o más largas que los sépalos; *sépalos* anchamente ovados a ovado-trianguulares, agudos, 4.57 ±0.64 3.4–5.4 mm de largo, 3.22 ±0.49 2.4–4 mm de ancho, libres, verde en la base, pardo hacia el ápice, lepidotas, cóncavos, fuertemente quillados, 3–5 nervados, erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados a obovados-elípticos, agudos a obtusos, 5.94 ±0.56 5.1–6.7 mm de largo, 3.32 ±0.42 2.8–4 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9–nervados, enteros; *estambres* iguales o más largos que los pétalos y adnados a estos en la base, 4.5–5.3 mm de largo, *filamentos* angosto-trianguulares 4.16 ±0.67 3.6–5 mm de largo, 0.7–1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* 2.08 ±0.67 1.2–3.2 mm de largo, 0.5–1 mm de diámetro, amarillas, dorsifijas; *pistilodio* 2.03 ±0.61 1.2–3.2 mm de largo, 1.7 mm de diámetro, blanco, los lóbulos 1.38 ±0.36 0.7–2 mm de largo, blancos; las pistiladas de 1.5–2.1 m de largo, 2-dividida, erectas a ligeramente arqueadas, a veces retorcidas, *pedúnculo* 85.3 ±23.14 55–124 cm de largo, siendo a veces más largo que el raquis, 1.12 ±0.54 0.5–2 cm de diámetro en la base, aplanado hacia la base, verde a verde claro, blanco-lepidoto; *brácteas del pedúnculo* largamente triangular a triangular-ovadas, asimétricas, largo-acuminadas a acuminadas, pungentes, 6.02 ±3.27 1.6–10.9 cm de largo, 1.56 ±0.72 0.8–3 cm de diámetro en la base, las inferiores mucho más largas que los entrenudos, las superiores casi tan largas como o más cortas que los entrenudos, pardas, cuando secas con una mancha triangular central parda a púrpura, lepidotas, márgenes enteros a serrados las de la base, enteros a esparcidamente serrulados las del ápice, fuertemente nervadas; entrenudos 3.92 ±1.57 2–6.5 cm de largo; *eje central* 66.67 ±29.92 (26–) 45–109 cm de largo, 0.56 ±0.22 (0.2–) 0.4–0.9 cm de diámetro basalmente, verde claro, blanco-lepidoto, *ramas* largas, 15–20 ramas por inflorescencia, con una capa cerosa-lanosa, las primarias 2.5–19 cm de largo, ascendentes a casi adpresas, formando un ángulo de 15°–45° grados con el raquis, pedunculadas, verdes, las secundarias 1.5–2.3 cm de largo, corto-pedunculadas; *entrenudos del eje central* 4.34 ±1.52 2–6.1 cm de largo; *brácteas primarias* triangulares, acuminadas, 2.01 ±1.22 0.7–3.6 mm de largo, 0.79 ±0.3 0.4–1.2 mm de ancho, pardas, las inferiores cuando secas con una mancha triangular central parda a púrpura, lepidotas, márgenes finamente serrados a enteros, fuertemente nervadas, las basales son casi tan largas como las ramas, las superiores iguales o más cortas que la parte estéril de la rama; *flores* cleistopétalas, siempre agrupadas, aunque dispuestas mas laxamente que en las plantas estaminadas, casi aglomeradas cuando las ramas

secundarias son muy cortas, usualmente 20–95 flores por rama primaria, 5–20 por rama secundaria, sésiles, 9–11 mm de largo, 4–5.5 mm de ancho, cuando abiertas; *brácteas florales* anchamente ovadas, apiculadas,  $5.9 \pm 0.96$  5–7 mm de largo,  $5.1 \pm 0.17$  5–5.3 mm de ancho, pardas, fuertemente quilladas, 5-nervadas, erosas, más cortas que los sépalos; *sépalos* ovado-elípticos a ovados, agudos,  $5.47 \pm 0.64$  4.2–6.4 mm de largo,  $4.11 \pm 0.29$  3.8–4.6 mm de ancho, libres, verdes con el ápice pardo, lepidotas, 3–5 nervados, erosos, iguales o más cortos que los pétalos; *pétalos* ovados a obovados, agudos a obtusos,  $5.69 \pm 0.47$  5–6.4 mm de largo,  $3.37 \pm 0.53$  2.8–4.4 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 10–11 nervado, enteros; *estaminodios* angostotriangulares,  $2.14 \pm 0.47$  1.5–3 mm de largo, 0.4–0.5 mm de ancho, semi-capitados, blancos, adnados a la base de los pétalos; el *pistilo* más largo que los pétalos; *ovario* anchamente ovoide,  $4 \pm 0.89$  3.3–5 mm de largo sin el estigma,  $3.63 \pm 0.59$  3.2–4.3 mm de ancho, blanco verdoso, el estilo ausente, el estigma trilobular, los lóbulos estigmáticos 1.7 mm de largo, blancos, placentación central; *cápsulas* pardas oscuras, ovoides a obloides,  $8.63 \pm 1.22$  7.3–10.8 mm de largo,  $5.41 \pm 0.56$  5–6.4 mm de ancho, lepidoto, con los sépalos, pétalos y estaminodios remanentes en la base, los lóbulos estigmáticos remanentes en el ápice, blanco-lepidotas; *semillas* cafés, fusiformes,  $5.6 \pm 1.16$  4.1–7.7 mm de largo, 0.6–0.7 mm de diámetro, cuando cubierto por la ala, el largo del ala hacia el ápice de  $1.5 \pm 0.55$  0.8–2.5 mm, el largo del ala hacia la base de 0.5–0.7 mm.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **MÉXICO: TAMAULIPAS, Mun. Jaumave**, 35 km al S de Ciudad Victoria por carretera 126 (Rancho Nuevo) a Jaumave, 9 km antes de San Antonio. 23°36'39.1" N, 99°16'48.8" O, 964 msnm, 13 de junio 2009, I. Ramírez, J. Treviño y S. Terán 1609 ♂/♀ (CICY); Los Ébanos, a unos 10 km S de Jaumave, en el km 103 sobre la carretera 101. [23°22'34" N, 99°29'06" O] 3500 pies (1066 msnm), 21 de junio 1974, D. S. Lewis s/n (número de herbario 1927785) ♂/frutos (F); 3 km del entronque de La Florida camino a Magdaleno Aguilar. [23°24'51" N, 99°30'15" O, 1086 msnm], 9 de junio 1989, C. G. Romo 00830 ♂ (UAT); 4 km al sur de Padrón y Juárez. 23°19' N, 99°23' O [23°18'35" N, 99°06'26" O, 985 msnm], 3 de junio 1999 L. Hernández 4344 ♂/♀ (CICY); 4 km al N del río Chihue en la carretera Mex. 101 Cd. Victoria–Tula. 23°36'35" N, 99°18'32" O, 773 msnm, 10 julio 2012, C. F. Jiménez, J. Treviño y A. De León 20 ♀/frutos (CICY); **Mun. Cd. Victoria**, 30 m antes de la entrada a Microonda Las Mulas en la carretera Mex. 101 Cd. Victoria–Tula. 23°36'51" N, 99°14'30" O, 1489 msnm, 10 de julio 2012, C. F. Jiménez, J. Treviño y A. De León 19 ♂/frutos (CICY).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *Hechtia* sp. "Jaumave" es endémica del estado de Tamaulipas en el municipio de Jaumave y probablemente Cd. Victoria. Las poblaciones de esta especie se distribuyen en la región biogeográfica de la Sierra Madre Oriental, a una altitud que va de los 964–1086 msnm (Figura 3.31). Florece en el mes de junio y fructifica en los meses de junio a julio. Crece en el matorral alto subinerme de cañada

CARACTERES DIAGNÓSTICOS: *Hechtia* sp. "Jaumave" posee las flores más grandes dentro del complejo, tanto en macho como en hembras, aunque en mayor proporción en hembras, por lo tanto es inconfundible con alguna de las otras especies del complejo *H. glomerata*. Las flores masculinas miden entre 7–8 mm de largo, mientras que en promedio en las demás especies miden 5–7 mm de largo; en los que respecta a las flores femeninas estas miden entre 9–11 mm de largo, y en promedio en las demás especies miden 5–8 mm de largo. Las brácteas florales en proporción son más largas o subigualan el largo de los pétalos en ambos sexos.

AFINIDADES MORFOLÓGICAS: *Hechtia* sp. "Jaumave" vegetativamente puede confundirse con *H. glomerata* pues ambas poseen hojas estrechamente triangulares a lineares en una roseta globosa, sin embargo *Hechtia* sp. "Jaumave" presenta brácteas florales que en proporción son más largas o subigualan los pétalos, las flores masculinas en general miden 7-8 mm de largo y las flores femeninas miden 9–11 mm de largo, mientras que *H. glomerata* las brácteas florales en proporción siempre son más cortas que los pétalos, las flores masculinas miden 6-7 mm de largo y las flores femeninas miden 6.2–8 mm de largo. Algunos ejemplares 1-divididos con ramas aglomeradas pudieran confundirse con *H. argentea*, ya que ambas especies poseen brácteas florales que en proporción son más largas o subigualan el largo de los pétalos, sin embargo el tamaño de las flores de igual forma que en el caso anterior diferencia a estas especies: *H. argentea* ♂: 5-6 mm y ♀: 6-8 mm/*Hechtia* sp. "Jaumave" ♂: 7-8 mm y ♀: 9-11 mm. Finalmente *Hechtia* sp. "Jaumave" también pudiera confundirse con *Hechtia* sp. "Comitán", pero se diferencia de esta especie por el tamaño floral (ver afinidades morfológicas de *Hechtia* sp. "Comitán"), además también por el largo de las brácteas florales con respecto al largo de los pétalos (mismo caso ya comentado: *H. glomerata*), así como el color de la inflorescencia: verde contra verde con tonalidades pardas, y el largo de las ramas en la parte media del eje central: 10-18 cm de largo contra 9-9.5 cm de largo.

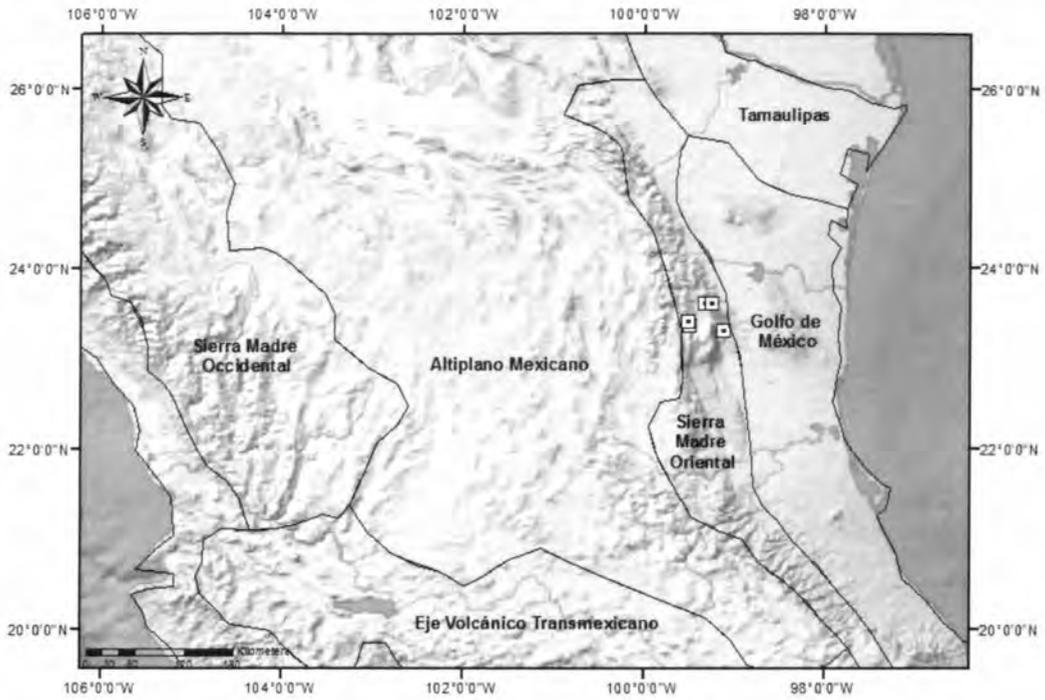
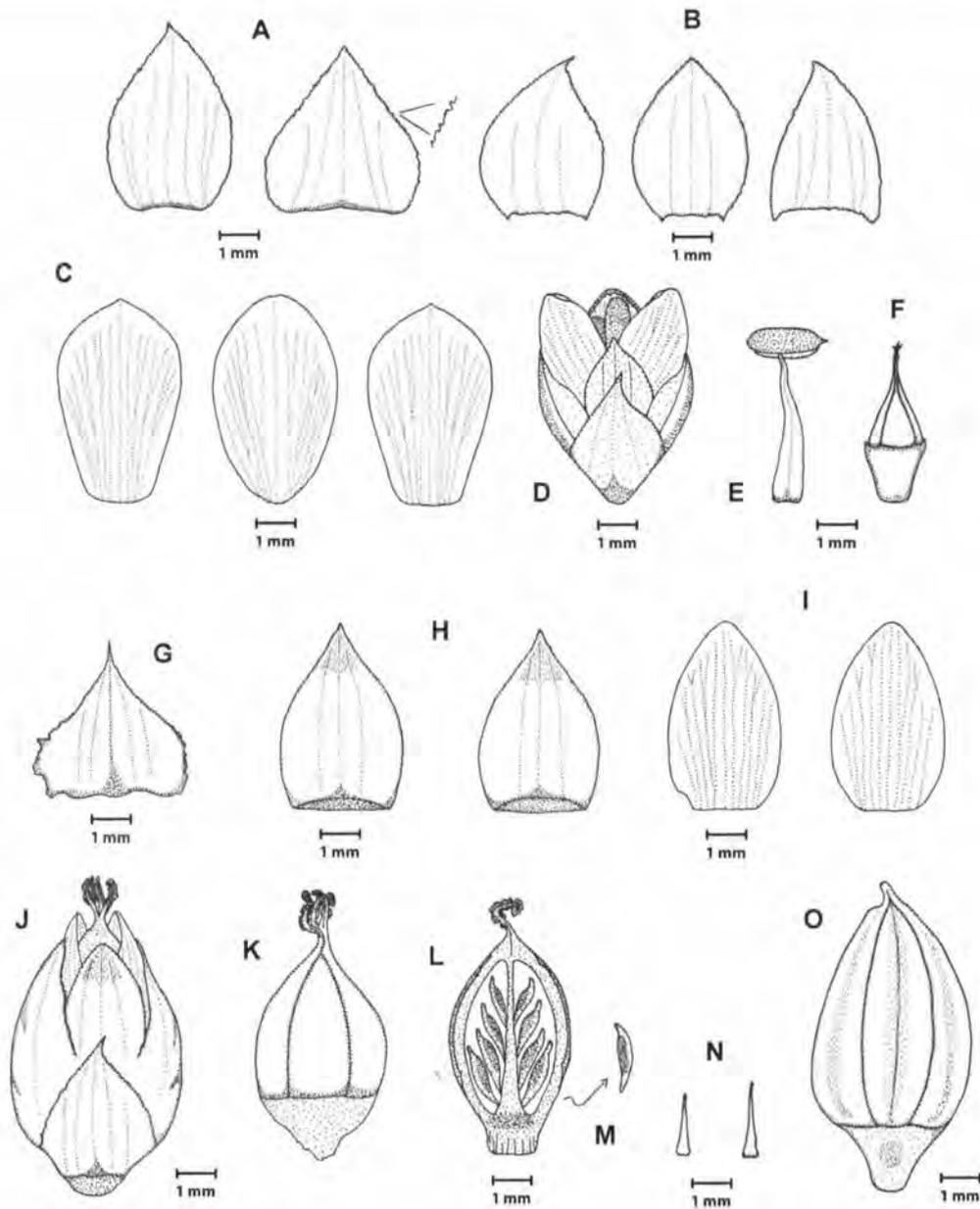
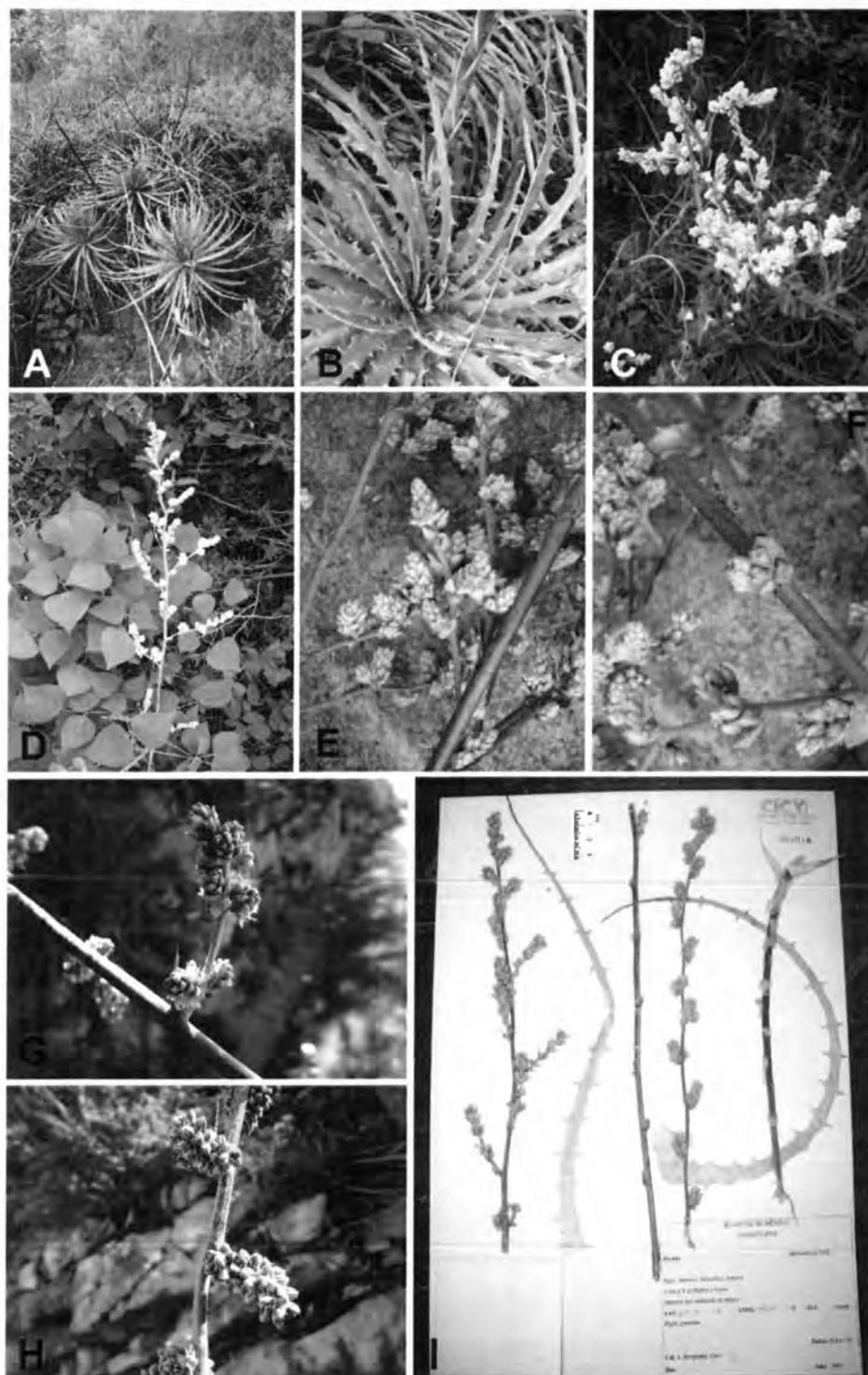


Figura 3.31. Distribución de *Hechtia* sp. "Jaumave" (cuadrado blanco con punto negro).



**Figura 3.32.** Ilustración botánica de *Hechtia sp.* "Jaumave".

Flor estaminada: **A.** Brácteas florales, **B.** Sépalos, **C.** Pétalos, **D.** Flor, **E.** Estambre, **F.** Pistilodio; Flor pistilada: **G.** Bráctea floral, Detalle de rama secundaria, **H.** Sépalos, **I.** Pétalos, **J.** Flor, **K.** Ovario, **L.** Corte longitudinal del ovario, **M.** Óvulos, **N.** Estaminodios, **O.** Fruto. Ilustraciones Carlos Jiménez.



**Figura 3.33.** *Hechtia* sp. "Jaumave": Planta estaminada y pistilada.

**A.** Plantas en habitat, **B.** Inflorescencia lateral emergiendo de la roseta, **C.** Inflorescencia estaminada, **D.** Inflorescencia pistilada, **E.** Ramas estaminadas blanquecinas, **F.** Ramas pistiladas, **G.** Rama estaminada rojiza, **H.** Frutos, **I.** Ejemplar de herbario con ambos sexos (CICY). Fotografías I. Ramírez (A-F) y Carlos Jiménez (G-I).

### 3.3.16. *Hechtia* sp. "Honduras"

*Hierbas* arrosetadas, terrestres a rupícolas, acaules, cespitosas, semiglobosas, en flor ca. 2 m de alto, 30–50 cm de diámetro. *Hojas* 30–50 por planta, las vainas foliares no vistas, las láminas foliares estrechamente triangulares, agudas, acuminadas, pungentes,  $35 \pm 9.85$  24–43 cm de largo,  $2.23 \pm 0.25$  2–2.5 cm de ancho en la base,  $1.13 \pm 0.15$  1–1.3 cm de ancho en la parte media, recurvadas hacia abajo, verdes, glabras y brillantes en el haz, blanco-lepidotas en el envés, márgenes fuertemente espinosos, las espinas generalmente retrorsas,  $3.5 \pm 1.29$  (2–) 3–5 mm de largo, verdes a rojizas,  $1.78 \pm 0.68$  0.8–2.3 mm de distancia entre una y otra. *Inflorescencia* lateral, originándose de las axilas de las hojas, ascendentes, paniculada, blanco-lepidota; las estaminadas 3-dividida, erectas; *eje central* aprox. 0.9 cm de diámetro; *ramas* aprox. 28 por inflorescencia, con una capa cerosa lanosa, las primarias 5–27 cm de largo con aprox. 500 flores en las ramas más largas, las secundarias 1.5–4.5 cm de largo con 22–68 flores, y las de tercer orden 0.9–1.2 cm de largo con 12–18 flores; *flores* numerosas, aprox. 5 mm de largo; *brácteas florales* anchamente ovadas a ovadas, agudas, 2.5–3.2 mm de largo, 2.4–3 mm de ancho, pardas, lepidotas, 5 nervadas, fuertemente erosas, más largas que los sépalos; *sépalos* anchamente ovados a elípticos, redondeados, 2.2–2.4 mm de largo, 2.2–2.5 mm de ancho, libres, pardos, lepidotos, 5 nervados, enteros a finamente erosos, más cortos que los pétalos; *pétalos* obovados a elípticos, redondeados, 3.6–4 mm de largo, 2.7–3.2 mm de ancho, libres, blancos, glabros, 9–nervados, enteros; *estambres* iguales o más largos que los pétalos y adnados a estos en la base, 3–4 mm de largo, *filamentos* angostotriangulares, 3–3.4 mm de largo, 0.7–1 mm de ancho en la base, blancos, alternos y opuestos con los pétalos, *anteras* 1.2–1.6 mm de largo, 0.4–0.6 mm de diámetro, dorsifijas; *pistilodio* 0.7–1.1 mm de largo, 0.8–1 mm de diámetro, blanco, los lóbulos bastante reducidos, 0.5–0.7 mm de largo, blancos; las pistiladas 2-divididas, erectas, con aprox. 15 ramas, las primarias aprox. 6–20 cm de largo.

EJEMPLARES EXAMINADOS: **HONDURAS:** Santa Bárbara, El Huerto. 15° 1'6.20" N, 88°30'15.90" O, 804 msnm, 16 abril 2013, C. F. Jiménez, I. Ramírez, W. Cetzal, I. Rivera y H. Vega 29 frutos (CICY).

BIOGEOGRAFÍA Y ECOLOGÍA: *Hechtia* sp. "Honduras" es endémica de la provincia de Santa Bárbara en la localidad de El Huerto, aunque probablemente existan otras poblaciones. Esta especie se distribuye en la región biogeográfica Oriente de América

Central, a una altitud de 804 msnm (Figura 3.34). Fructifica en el de abril. Crece en la selva seca tropical.

CARACTERES DIAGNÓSTICOS Y AFINIDADES MORFOLÓGICAS: *Hechtia* sp. "Honduras" presenta una inflorescencia estaminada 3-dividida, tal como *H. schottii*, *H. myriantha* y *H. ghiesbreghtii*, sin embargo con respecto a estos tres taxones, ésta especie es más similar a *H. schottii* y *H. ghiesbreghtii*, ya que poseen flores densamente dispuestas en ramas secundarias y de tercer orden, mientras que las flores en *H. myriantha* están más laxamente dispuestas, pero se diferencia de *H. schottii* y *H. ghiesbreghtii*, por el largo de las flores (aprox. 5 mm de largo), además de ser en general una planta de menor tamaño (rosetas de 30-50 cm de diámetro), mientras que las otras especies presentan flores de más de 5 cm de largo y rosetas más robustas ((60-)80-100 cm de diámetro). Las inflorescencias estaminadas y pistiladas de esta especie, presentan marcadas diferencias en su arquitectura, las inflorescencias estaminadas son profusamente ramificadas (3-divididas) con aprox. 28 ramas y un pedúnculo apenas del doble de largo que el eje central, mientras que las inflorescencias pistiladas son menos ramificadas (2-divididas) con aprox. 15 ramas, y con un pedúnculo del casi el doble de largo o más que el eje central, este pedúnculo podría representar el más largo entre las especies del complejo .

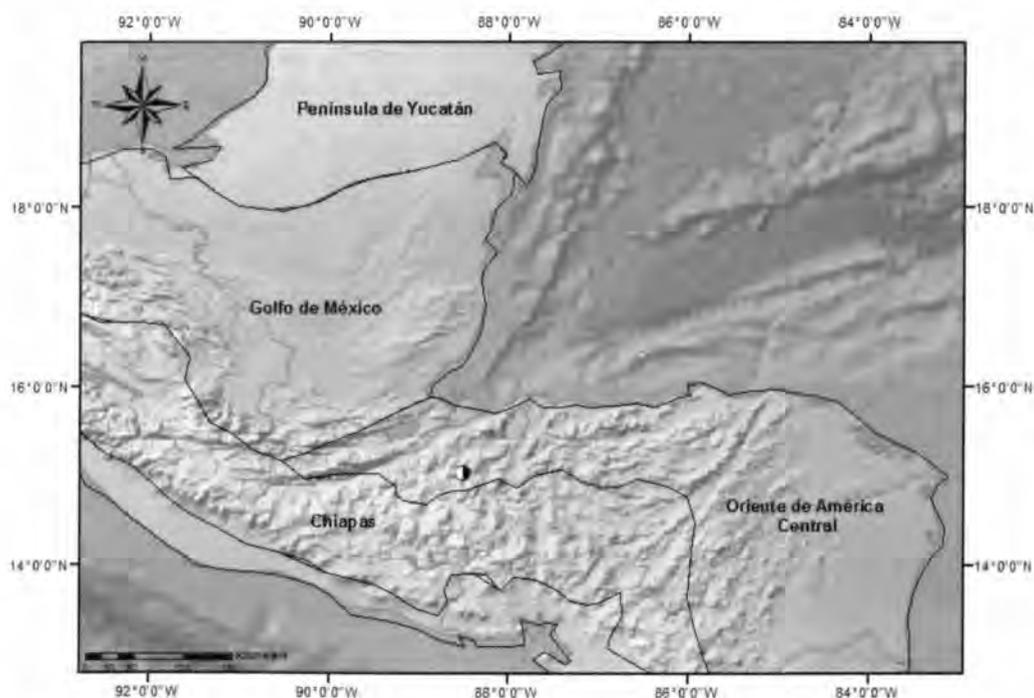
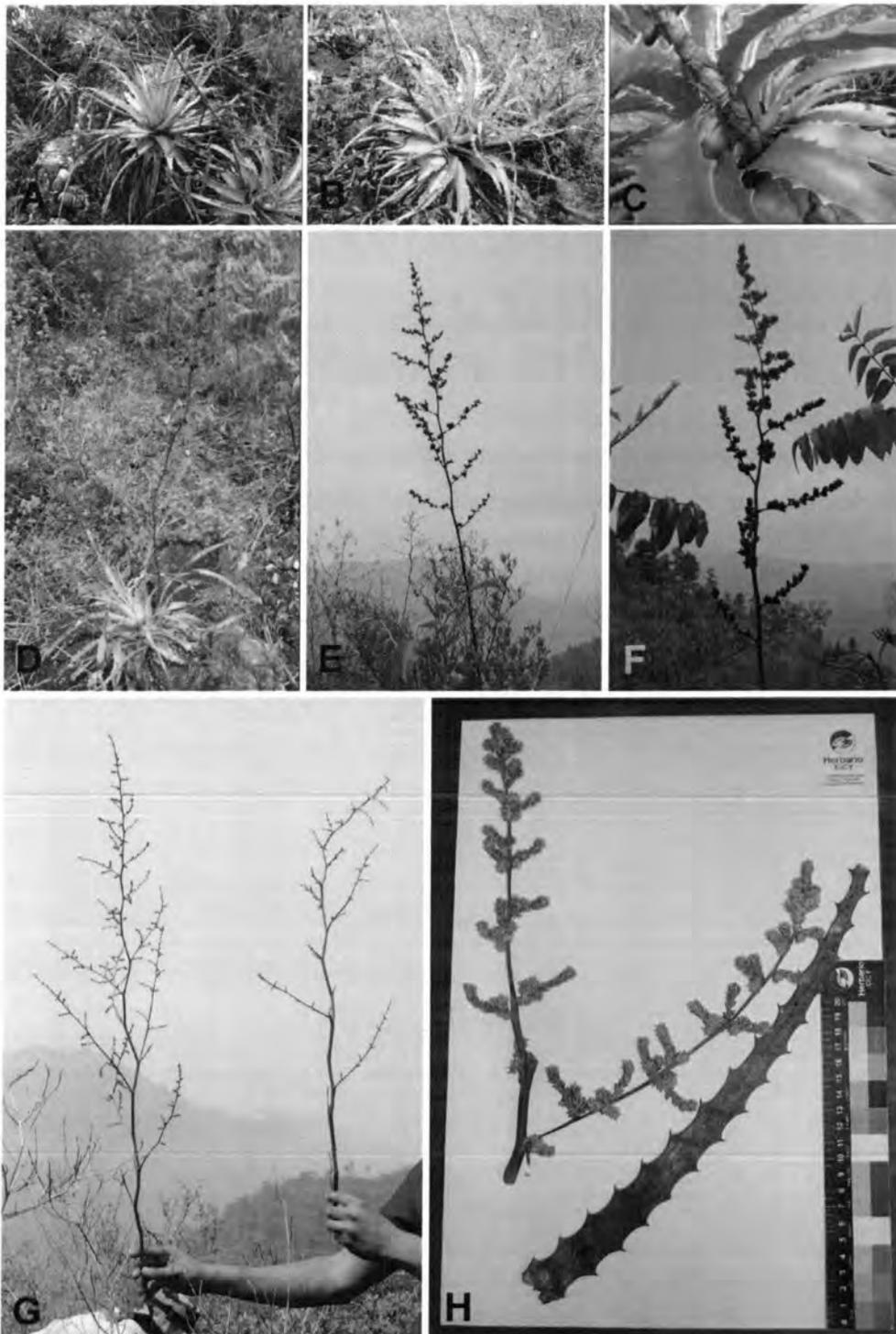


Figura 3.34. Distribución de *Hechtia* sp. "Honduras" (círculo mitad blanco y mitad negro).



**Figura 3.35.** *Hechtia* sp. "Honduras": Plantas estaminada y pistilada

A. Plantas sobre rocas, B. Inflorescencia lateral, C. Detalle del origen de la inflorescencia lateral, D. Roseta con infrutescencia, E. y F. Infrutescencia, G. Inflorescencia estaminada seca, H.

H. Ejemplar de herbario estaminado (sin montar). Fotografías Carlos Jiménez (A, C-D, F, H) e Ivón Ramírez (B, E, F).

## LITERATURA CITADA

- Burt-Utley, K., Ultey, J. F. y A. García-Mendoza. (2011). Contributions toward a revision of *Hechtia* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). I. New and noteworthy species of *Hechtia* from Mexico. *Phytoneuron*, 59, 1-17.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407-415.
- Ehrenberg, C. A. (1846). Beitrag zur Geschichte Einiger mexicanischer Cacteen. *Linnaea* 19:337-368.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R. y I. Ramírez-Morillo. (2010). Bromeliaceae, en: *Flora del bajo y de regiones adyacentes*, Fascículo 165, Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. (eds.). Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 145 p.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Ceja-Romero J. y A. Mendoza-Ruiz. (2012). Neotipificación de *Hechtia lanata* (Bromeliaceae; Hechtioideae), especie endémica de Oaxaca, México. *Botanical Sciences*, 90 (4), 385-388.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A. R., Martínez-Correa, N. y W. Till. (2013). A note on the typification of *Hechtia galeottii* (Hechtioideae, Bromeliaceae). *Phytotaxa*, 94 (2), 41-48.
- Google Inc. (2009). Google Earth  
Disponible en: <http://www.google.com.mx/intl/es/earth>  
(Acceso 5 de Diciembre 2013).
- Jiménez-Nah, C. (2011) Sistemática del complejo *Hechtia glomerata* Zucc. (Bromeliaceae). Tesis para obtener el grado de Licenciado en Biología. Instituto Tecnológico de Conkal, Yucatán. 157 p.
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. (2007). *Tillandsia borealis* (Bromeliaceae), una nueva especie del norte de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80, 63-71.
- López-Ferrari, A. R., Espejo-Serna, A. y N. Martínez-Correa. (2009). *Hechtia caulescens* (Bromeliaceae), a New Species from Central Mexico. *Novon*, 19 (2), 197-200.
- López-Ferrari, A. R. y A. Espejo-Serna. (2013). *Hechtia mapimiana* (Bromeliaceae; Hechtioideae), una nueva especie del estado de Durango, México. *Acta Botanica Mexicana*, 102, 89-97.

- Martínez, Correa N. (2008). Sistemática del complejo de especies de *Hechtia podantha* Mez (Pitacairnioideae, Bromeliaceae). Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México. 154 p.
- McVaugh, R. (1980). Karwinski's itineraries in Mexico, 1827-1832 and 1841-1843. *Cont. Univ. Mich. Herb.* 14: 141-152.
- Morrone, J. J. (2001). Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, España. 148 p.
- Papavero, N. e Ibáñez-Bernal, S. (2001). Contributions to a history of Mexican dipterology, -part 1. Entomologist and their works before the Biología Centrali-Americana. *Acta Zool. Mex. (n/s)* 84: 65-173.
- Ramírez-Morillo, I. (2008). A new *Hechtia* (Bromeliaceae) from the states of Querétaro and Hidalgo, Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, 85, 63-74.
- Ramírez-Morillo, I., Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. (2011). A new species of *Hechtia* Klotzsch (Bromeliaceae) from Chihuahua State, Mexico. *Novon*, 21 (3), 362-367.
- Ramírez-Morillo, I. y C. Jiménez-Nah. (2012). A new *Hechtia* (Hechtioideae: Bromeliaceae) from Puebla, Mexico. *Phytotaxa*, 42, 1-8.
- Ramírez-Morillo, I., Jiménez-Nah, C. y J. Treviño-Carreón. (2013). A new species of *Hechtia* (Bromeliaceae) from southwestern Tamaulipas, Mexico. *Phytotaxa*, 112 (2), 33-42.
- Ramírez-Morillo, I.; C. F. Jiménez, G. Carnevali and J. P. Pinzón. (2014). Three new species and growth patterns in *Hechtia* (Bromeliaceae: Hechtioideae). *Phytotaxa* 178(2): 113-127.
- Rovirosa, J. N. (1889). Vida y trabajos del naturalista belga Augusto B. (Bonifacio) Ghiesbreght, explorador de México. *Naturaleza* II, 1:211-217.
- Rzedowski, J., G. Calderón de Rzedowski, y A. Butanda. (2009). *Los principales colectores de plantas activos en México entre 1700 y 1930*. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro (Michoacán). pp. 144.
- Smith, L. B. (1937). Studies in the Bromeliaceae VIII. Contributions from the Gray Herbarium, 117, 3-33.
- Smith, L. B. y R. J. Downs. (1974). Pitacairnioideae (Bromeliaceae), en: *Flora Neotropica Monograph* no. 14 (1). Hafner Press New York. 658 p.
- Urban, I. (1897). Biographische Skizzen. V. 6. Carl August Ehrenberg (1801-1849). *Engl. Bot. Jahrb.* 24:1-13.

---

## CAPÍTULO IV

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

#### 4.1. Conclusiones

El análisis de datos morfológicos bajo los paradigmas de la escuela cladística, brindaron apoyo a las hipótesis planteadas en este proyecto. Se buscó responder tres preguntas principales: 1) ¿Es el complejo *H. glomerata* (especies del género con inflorescencia lateral) monofilético, 2) ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas dentro del complejo *H. glomerata*, y 3) ¿Son los caracteres femeninos (sinapomorfias) los que definen las relaciones dentro del complejo? A partir de estas tres premisas, se formularon tres hipótesis: 1) el complejo es monofilético; 2) el complejo conforma dos clados definidos por el largo de las ramas y la disposición de las flores, y 3) los caracteres femeninos definen las relaciones en el complejo. Para tal efecto, primero se sometió a prueba la monofilia del género y del complejo con un análisis filogenético incluyendo especies de todo el género y grupos externos (especies cercanas y lejanas filogenéticamente), utilizando caracteres morfológicos, y para someter la segunda y tercera hipótesis realizamos un análisis filogenético con caracteres morfológicos y anatómicos foliares, incluyendo aprox. el 83% de las especies del complejo. La delimitación de especies se hizo a priori y se refinaron sus límites con los análisis cladísticos.

El complejo *Hechtia glomerata* está conformado por 12 taxones, siete de ellos ya descritos: *H. argentea* Baker, *H. ghiesbreghtii* Lem., *H. glomerata* Zucc., *H. hernandez-sandovalii* I. Ramirez, C F. Jiménez y Treviño, *H. mexicana* L. B. Smith, *H. myriantha* Mez y *H. schottii* Baker; y cinco nuevas especies para la Ciencia: *Hechtia* sp. "Comitan", *Hechtia* sp. "Tzimol", *Hechtia* sp. "Jaumave", *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" y *Hechtia* sp. "Honduras", que se caracterizan al igual que todas las del complejo, por la presencia de una inflorescencia lateral, cubierta por un indumento tomentoso-viloso y pétalos blancos, con una distribución a lo largo de seis regiones biogeográficas: Este de América Central, Chiapas, Península de Yucatán, Golfo de México, Sierra Madre Oriental, y Altiplano Mexicano, desde altitudes que van de los 0 hasta los 1800 msnm aproximadamente. Los nombres *Hechtia macrophylla* y *Hechtia gamopetala* son sinónimos taxonómicos de *Hechtia myriantha* y *Hechtia glomerata*, respectivamente. Los nombres *Hechtia morreniana* Mez y *H. capituligera* Mez fueron excluidos, ya que tanto el material tipo como las descripciones originales del protólogo,

y la falta de localidades precisas, no permiten asignarlos a ninguna de las especies aquí consideradas.

La primera hipótesis propuesta sobre la monofilia del complejo *Hechtia glomerata* fue respaldada a partir del análisis filogenético del género *Hechtia*. Las sinapomorfias que apoyan la monofilia del complejo son la inflorescencia lateral y el indumento tomentuloso-viloso en la inflorescencia, mientras que el carácter color blanco de los pétalos fue homoplásico. La monofilia del complejo se repitió en todos los árboles más parsimoniosos obtenidos. Sin embargo, recibió un bajo soporte estadístico (análisis bootstrap), que nos sugiere una baja señal filogenética de los caracteres morfológicos para este grupo en particular, tal vez debido a una reciente diferenciación morfológica de las especies. Adicionalmente, se obtuvieron dos grupos que se hipotetizan como monofiléticos dentro del género: 1) las especies las espinas diminutamente serradas en el margen de la hoja (especies relacionadas con *Hechtia tillandsioides*), 2) las especies de flores rojas (relacionadas con *H. rosea*). Asimismo, el género también resultó monofilético, donde la condición dioica de las plantas, la fragancia floral y lo reducido del estilo en las flores son caracteres sinapomórficos. Este análisis filogenético morfológico que incluyó poco más del 50% de las especies de *Hechtia*, es el primero en realizarse en su tipo, ya que solamente se habían publicado filogenias moleculares a nivel familia o subfamilia, donde se incluyen entre 3 a 4 especies del género.

El análisis filogenético del complejo *H. glomerata*, realizado para someter a prueba la segunda hipótesis, obtuvo como resultado la conformación de dos clados, denominados clados A y B, que se definen por los caracteres "largo de las ramas" y "disposición de las flores", el primero con especies que presentan ramas cortas y flores de densas a aglomeradas (*H. argentea*, *H. hernandez-sandovalii* y *Hechtia* sp. "Jaumave"), y el otro con especies que presentan ramas largas y flores de densas a laxas (*H. schottii*, *H. ghiesbreghtii*, *H. myriantha*, *Hechtia* sp. "Tzimol", *Hechtia* sp. "Salto del Tigre" y *H. glomerata*). La excepción a la regla fue *H. glomerata* que aunque es más similar a las especies del clado A, se ubicó en el clado B. Esta posición de *H. glomerata*, sugiere que la combinación de caracteres de ramas cortas y flores densas a aglomeradas, evolucionó más de una vez en el complejo y es plesiomórfico para esta especie, mientras que la otra combinación, es decir ramas largas y flores densas a laxas es derivado en las especies que la presentan.

La monofilia del complejo es apoyada por tres caracteres cualitativos y dos caracteres cuantitativos, mientras las relaciones internas son apoyadas por 2 caracteres cualitativos (uno vegetativo y uno floral) y 6 caracteres cuantitativos (cinco florales y uno anatómico foliar). Los caracteres femeninos cuantitativos no soportan en mayor medida las relaciones de los clados, los caracteres masculinos también soportan algunos clados en un número similar, por lo que no se apoya la tercera hipótesis de que los caracteres cuantitativos femeninos son más variables entre las especies. Sin embargo, los resultados obtenidos, sugieren que los caracteres femeninos definen al complejo con respecto a las otras especies del género, mientras que los caracteres masculinos las relaciones internas del grupo de estudio. En el contexto taxonómico, los caracteres femeninos en ocasiones tienden a ser mas variables entre las especies, no solo en las del complejo, sino también en otras especies del género, de modo que en ocasiones son las características de las plantas femeninas (flores y frutos), las que diferencian una especie de otra, sin embargo hay sus excepciones. Aunque estas hipótesis son atractivas y biológicamente coherentes, el soporte bootstrap en los clados fue bajo, tal como se sucedió en el análisis filogenético de *Hechtia*.

#### 4.2. Perspectivas

Un mayor esfuerzo de colecta podría definir taxonómicamente aquellas poblaciones de las que se tiene material de herbario incompleto, de los estados de Tamaulipas y San Luis Potosí, que se sabe poseen inflorescencia lateral, y al mismo tiempo conocer los verdaderos límites geográficos de algunas de ellas o incluso de las ya definidas como especies. Por otra parte, aun no se ha explorado las poblaciones del país vecino de Guatemala, donde se tiene registros de herbario y bibliográfico de plantas con características similares a las del complejo *H. glomerata*. En el caso particular de *H. glomerata*, la aplicación de técnicas estadísticas multivariadas, como el análisis de conglomerados, el de componentes principales y el de lineal discriminante, incluyendo varias poblaciones a lo largo de su distribución, en particular las poblaciones de San Luis Potosí, podrían esclarecer mejor los límites específicos de este taxón, en otras palabras, si las poblaciones aquí designadas representan una sola especie o más de una. Todo esto, podría incrementar el número de especies que pertenezcan al complejo *H. glomerata*.

La exploración de modernas técnicas que cada vez son más utilizadas, como la morfometría geométrica, podría aportar nuevos enfoques de estudio de la variación morfológica en las especies, como la forma expresada cuantitativamente a través de la

captura de su contorno, que resuelvan las relaciones filogenéticas con mayores soportes estadísticos. De igual forma la selección de un mayor número de caracteres anatómicos y la inclusión de datos moleculares, pueden representar una alternativa, que junto a la morfología, nos proporcione un panorama más completo de la filogenia del complejo *H. glomerata* y del género *Hechtia*.

ANEXO I. Matriz de caracteres morfológicos del análisis filogenético de *Hechtia*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Tillandsia utriculata</i>	1	1	0	1	2	1	0	1	0	3	0	1	1	1	[01]	1
<i>Puya mirabilis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	3	0	1	1	0	–	–
<i>Pitcairnia ringens</i>	1	0	0	1	[02]	2	0	0	0	?	0	0	1	0	–	–
<i>H. ghiesbreghtii</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	[01]	1	0	0	[012]	1
<i>H. glomerata</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	[01]	0	[01]	[01]
<i>H. myriantha</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	[12]	1
<i>H. schottii</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	[12]	1
<i>H. sp. "Comitan"</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	1
<i>H. sp. "Tzimol"</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	1
<i>H. sp. "Salto del Tigre"</i>	1	1	0	1	0	2	1	1	2	0	0	0	0	0	[12]	1
<i>H. sp. "Jaumave"</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	1
<i>H. argentea</i>	1	1	0	1	0	2	1	1	2	0	0	1	0	0	0	1
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	[01]
<i>H. rosea</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0
<i>H. meziana</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	1	3	1	0	1	1	0	0
<i>H. iltisii</i>	1	0	0	1	0	1	1	1	0	3	0	1	1	1	0	0
<i>H. aff. rosea 'laxa'</i>	1	0	0	1	0	2	1	1	1	3	1	0	1	0	0	0
<i>H. purpusii</i>	0	0	1	1	1	0	1	1	0	3	1	0	1	0	1	[01]
<i>H. tillandsioides</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	0	3	0	0	1	0	1	[01]
<i>H. lundelliorum</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	3	2	0	1	1	2	1
<i>H. bracteata</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	[01]	0	0	1	1
<i>H. chichinautsensis</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	[01]	1	0	1	1
<i>H. colossa</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	0	[01]	?	0	1	1
<i>H. confusa</i>	0	0	0	1	0	2	1	1	0	1	0	[01]	1	0	1	1
<i>H. perotensis</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	[01]	1	0	1	1
<i>H. podantha</i>	0	1	0	1	0	2	1	1	0	3	0	[01]	0	0	1	1
<i>H. tehuacana</i>	0	1	0	1	0	1	1	1	0	3	0	1	1	0	1	1
<i>H. caulescens</i>	0	0	1	1	0	2	1	1	1	3	0	1	1	0	1	0
<i>H. matudae</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1
<i>H. zamudioi</i>	1	1	0	1	0	2	1	1	0	3	0	[01]	0	0	[01]	1
<i>H. pringlei</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1
<i>H. oaxacana</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	1	0	1	1
<i>H. lyman-smithii</i>	0	0	0	1	0	2	1	1	1	3	0	0	1	0	0	1
<i>H. aquamarina</i>	0	0	0	1	0	2	1	1	1	3	0	0	[01]	[01]	[01]	1
<i>H. isthmusiana</i>	0	0	1	1	0	1	1	1	1	3	0	0	1	0	0	0
<i>H. lanata</i>	0	0	1	1	0	2	1	1	1	3	1	0	1	1	[01]	1
<i>H. mapimiana</i>	1	1	0	1	0	2	1	1	0	3	0	1	1	0	1	1

continuación...

	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>Tillandsia utriculata</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0
<i>Puya mirabilis</i>	—	—	—	—	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0
<i>Pitcairnia ringens</i>	—	—	—	—	2	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1
<i>H. ghiesbreghtii</i>	1	1	0	[01]	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1
<i>H. glomerata</i>	[01]	1	0	[01]	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>H. myriantha</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. schottii</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. sp. "Comitán"</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>H. sp. "Tzimol"</i>	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	1	?	1	1
<i>H. sp. "Salto del Tigre"</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>H. sp. "Jaumave"</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. argentea</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	?	1	1
<i>H. rosea</i>	1	[01]	0	1	2	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. meziana</i>	1	1	0	1	2	0	1	0	0	2	1	1	1	1	1
<i>H. iltisii</i>	1	0	0	1	2	0	1	1	0	2	1	1	0	1	1
<i>H. aff. rosea 'laxa'</i>	1	1	0	0	2	0	1	1	0	2	1	1	0	1	1
<i>H. purpusii</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1
<i>H. tillandsioides</i>	1	1	0	1	2	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1
<i>H. lundelliorum</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1
<i>H. bracteata</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0
<i>H. chichinautsensis</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0
<i>H. colossa</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	?	0	0
<i>H. confusa</i>	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0
<i>H. perotensis</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	?	0	0
<i>H. podantha</i>	1	1	[01]	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0
<i>H. tehuacana</i>	1	1	[01]	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0
<i>H. caulescens</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	?	?	?
<i>H. matudae</i>	1	1	1	0	2	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1
<i>H. zamudioi</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1
<i>H. pringlei</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	?	1	1
<i>H. oaxacana</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	2
<i>H. lyman-smithii</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. aquamarina</i>	1	1	0	1	1	0	1	[01]	1	2	1	1	1	1	1
<i>H. isthmusiana</i>	[01]	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1
<i>H. lanata</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	2	1	1	?	1	1
<i>H. mapimiana</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	?	2	1	0	1	?	?

continuación...

	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>
<i>Tillandsia utriculata</i>	2	1	–	–	1	–	2	1
<i>Puya mirabilis</i>	2	2	–	–	2	–	2	1
<i>Pitcairnia ringens</i>	2	2	–	–	1	–	1	2
<i>H. ghiesbreghtii</i>	0	0	2	2	0	1	0	1
<i>H. glomerata</i>	0	0	1	2	0	1	0	2
<i>H. myriantha</i>	0	0	2	2	0	1	1	2
<i>H. schottii</i>	0	0	1	1	0	1	0	2
<i>H. sp.</i> "Comitán"	0	0	1	1	1	1	0	2
<i>H. sp.</i> "Tzimol"	0	1	1	2	0	1	?	?
<i>H. sp.</i> "Salto del Tigre"	0	0	2	2	0	1	0	2
<i>H. sp.</i> "Jaumave"	0	0	1	2	0	1	0	2
<i>H. argentea</i>	0	0	1	1	1	1	0	2
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	0	2	1	0	1	0	1
<i>H. rosea</i>	0	1	1	1	1	2	1	2
<i>H. meziana</i>	0	0	1	1	1	2	1	2
<i>H. iltisii</i>	0	1	0	0	1	?	1	2
<i>H. aff. rosea</i> 'laxa'	0	1	1	0	1	2	1	2
<i>H. purpusii</i>	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>H. tillandsioides</i>	0	0	1	1	0	0	?	?
<i>H. lundelliorum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>H. bracteata</i>	0	0	0	–	1	1	0	1
<i>H. chichinautsensis</i>	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>H. colossa</i>	0	0	1	0	0	1	1	2
<i>H. confusa</i>	0	0	1	0	1	1	0	1
<i>H. perotensis</i>	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>H. podantha</i>	0	0	1	0	1	1	1	2
<i>H. tehuacana</i>	0	0	0	0	?	1	0	1
<i>H. caulescens</i>	0	0	1	?	0	1	1	1
<i>H. matudae</i>	0	0	2	?	0	2	1	1
<i>H. zamudioi</i>	1	1	?	?	1	1	1	2
<i>H. pringlei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>H. oaxacana</i>	0	0	0	–	0	1	1	2
<i>H. lyman-smithii</i>	0	1	1	0	0	1	0	?
<i>H. aquamarina</i>	0	0	1	1	1	1	0	1
<i>H. isthmusiana</i>	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>H. lanata</i>	0	0	1	?	0	1	1	1
<i>H. mapimiana</i>	0	1	?	?	?	1	1	?

**Notas**

- a) Los números de la primera fila (en negrita) hacen referencia a los caracteres seleccionados enlistados en la sección de materiales y métodos del capítulo 2.  
b) Los números entre corchetes son polimorfismos  
c) (?) estados de carácter faltantes

d) (–) estados de carácter no aplicables

**ANEXO II. Matriz de caracteres morfológicos y anatómicos del análisis filogenético de complejo *Hechtia glomerata***

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>H. purpusii</i>	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	1	[01]	1	1	1	0	0
<i>H. isthmusiana</i>	0	0	1	1	0	1	1	2	0	0	1	0	0	[01]	0	0	0	0
<i>H. oaxacana</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>H. schottii</i>	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	[12]	1	1	1	1	0	0
<i>H. glomerata</i>	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	0	[01]	[01]	[01]	1	[01]	1	0
<i>H. argentea</i>	1	1	0	1	0	2	2	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>H. ghiesbreghtii</i>	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	1	[01]	0	0
<i>H. myriantha</i>	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	0	[12]	1	1	1	1	1	0
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	[01]	0	0	0	1	0
<i>H. sp</i> "Comitán"	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>H. sp.</i> "Tzimol"	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0
<i>H. sp.</i> "Jaumave"	0	1	0	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>H. sp.</i> "Salto del Tigre"	1	1	0	1	0	2	2	0	1	0	0	[12]	1	1	1	1	1	0

continuación...

	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
<i>H. purpusii</i>	2	?	?	?	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	1	1
<i>H. isthmusiana</i>	2	0	?	?	0	0	0	0	0	2	1	1	1	2	1	1
<i>H. oaxacana</i>	2	?	[01]	0	2	2	2	1	1	0	1	2	1	1	0	0
<i>H. schottii</i>	2	1	[01]	0	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1
<i>H. glomerata</i>	2	2	0	0	2	2	2	0	1	1	1	2	1	2	2	1
<i>H. argentea</i>	2	2	?	?	2	0	0	0	1	0	1	2	1	1	2	1
<i>H. ghiesbreghtii</i>	1	1	0	0	2	2	2	1	2	0	1	2	2	2	2	1
<i>H. myriantha</i>	2	0	0	0	2	2	2	0	2	1	1	2	1	2	1	1
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	2	0	0	2	2	0	1	1	2	2	2	2	1	2	1
<i>H. sp</i> "Comitán"	0	0	1	0	2	2	0	2	0	1	1	2	1	2	1	1
<i>H. sp.</i> "Tzimol"	2	2	?	?	2	2	0	1	2	1	1	2	1	2	2	2
<i>H. sp.</i> "Jaumave"	2	2	0	1	2	2	0	0	1	1	2	2	2	2	2	1
<i>H. sp.</i> "Salto del Tigre"	2	2	1	1	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	1

continuación...

	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
<i>H. purpusii</i>	0	0	1	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>H. isthmusiana</i>	2	1	2	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	1	2
<i>H. oaxacana</i>	0	1	0	-	2	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	0
<i>H. schottii</i>	2	1	1	1	2	2	0	1	2	2	2	1	2	1	2	1
<i>H. glomerata</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	2	2	2	1	1	1	2	0
<i>H. argentea</i>	1	1	1	0	0	1	0	2	2	2	2	2	2	2	2	1
<i>H. ghiesbreghtii</i>	1	1	2	1	2	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1
<i>H. myriantha</i>	1	1	2	2	2	2	0	1	1	1	2	1	1	1	2	1
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	1	2	0	2	1	0	1	2	2	2	1	2	0	1	1
<i>H. sp.</i> "Comitán"	1	1	1	0	2	1	0	1	2	1	2	1	1	2	1	1
<i>H. sp.</i> "Tzimol"	2	2	1	0	2	0	0	1	2	1	2	1	1	0	2	1
<i>H. sp.</i> "Jaumave"	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1
<i>H. sp.</i> "Salto del Tigre"	1	1	2	2	2	2	0	1	2	2	2	1	1	1	1	1

continuación...

	51	52	53	54	55
<i>H. purpusii</i>	0	0	?	?	?
<i>H. isthmusiana</i>	0	1	1	?	?
<i>H. oaxacana</i>	0	0	0	0	1
<i>H. schottii</i>	0	1	1	1	1
<i>H. glomerata</i>	0	1	2	1	0
<i>H. argentea</i>	0	1	1	?	?
<i>H. ghiesbreghtii</i>	0	1	1	2	0
<i>H. myriantha</i>	2	2	2	2	0
<i>H. hernandez-sandovalii</i>	0	1	1	1	2
<i>H. sp.</i> "Comitán"	0	2	1	0	2
<i>H. sp.</i> "Tzimol"	?	?	?	?	?
<i>H. sp.</i> "Jaumave"	0	1	1	1	2
<i>H. sp.</i> "Salto del Tigre"	0	1	1	0	2

**Notas**

- Los números de la primera fila (en negrita) hacen referencia a los caracteres seleccionados enlistados en la sección de materiales y métodos del capítulo 2.
- Los números entre corchetes son polimorfismos
- (?) estados de carácter faltantes
- (-) estados de carácter no aplicables

### ANEXO III. Nombres excluidos

1) *Hechtia morreniana* Mez, DC. Monogr. Phan. 9: 547. 1896. Tipo: *Hort. Makoy s n* (holotipo: LG, isotipo: B).

Fue descrita a partir de una planta cultivada al parecer en el Jardín Makoy (jardín particular de Messrs. Jacob-Makoy, localizado en Lieja, Bélgica), pero colectada en México. No se sabe la localidad tipo ni el colector de la planta, ya que estos datos no están indicados en la etiqueta de colecta ni tampoco se menciona en el protologo. La descripción botánica de este taxón indica que algunas estructuras florales presentan un indumento tomentoso pero no se menciona si la inflorescencia es lateral (patrón de crecimiento pseudomonopodial), por lo que se pone en duda que pertenezca al complejo *H. glomerata*, sin embargo se considero en un principio como parte de este, porque había sido nombrado sinónimo de *H. glomerata* y *H. ghiesbreghtii*. El material tipo consta de inflorescencias 2-divididas pequeñas con ramas primarias cortas, donde las flores están densamente dispuestas, y ramas secundarias muy reducidas, con las flores aglomeradas (Figura 42), caracteres que podrían atribuirse a más de una de las especies del complejo *H. glomerata*. Con la información disponible para este taxón y las herramientas utilizadas, la determinación del mismo resulta confusa, siendo necesario un estudio más detallado.

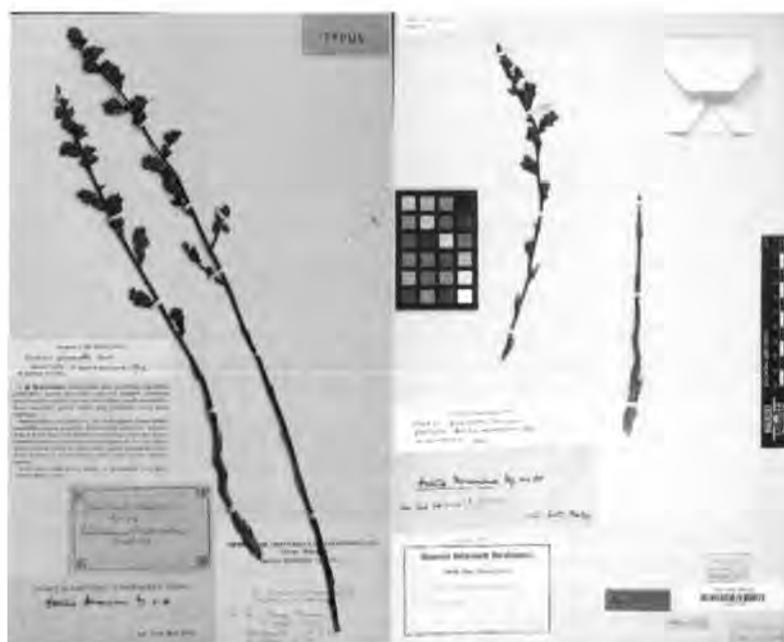


Figura 4.1. Holotipo (LG) e isotipo (B) de *Hechtia morreniana*.

2) *Hechtia capituligera* Mez, DC. Monogr. Phan. 9: 546. 1896. Tipo: *Schonbrunn Hortus s.n.* (holotipo W (destruido), isotipo B)

Esta especie se describió a partir de una planta cultivada en el Jardín Schönbrunn localizado en Austria, pero fue colectada en México. No se conoce la localidad tipo ni el colector de la planta, ya que estos datos no están indicados en la etiqueta de colecta ni tampoco se menciona en el protologo. La descripción botánica de este taxón menciona que algunas estructuras florales presentan indumento ferrugino-tomentoso, pero no se menciona si la inflorescencia es lateral (patrón de crecimiento pseudomonopodial), por lo probablemente no pertenezca al complejo *H. glomerata*. El material tipo observado (probable isotipo), consta tan solo de una pequeña rama primaria con ramas secundarias bastante cortas y flores aglomeradas (Figura 4.3), que bien podría representar la rama primaria de más de una especie del complejo *H. glomerata*. Con la información disponible para este taxón y las herramientas utilizadas, la determinación del mismo resulta confusa, siendo necesario un estudio más detallado.



Figura 4.2. Probable isotipo (B) de *Hechtia capituligera* (rama en la parte superior derecha).

## ANEXO VI. Otras poblaciones (morfos con inflorescencia lateral)

Algunas poblaciones estudiadas del estado de Tamaulipas (Tamp) y Nuevo León (NL) podrían representar nuevas especies, sin embargo no pudieron ser definidas debido al escaso material (herbario, líquido, fotos de plantas en antesis) que se tiene de ellas, lo que dificultaría la circunscripción y descripción de las especies. Sin embargo, como una aportación adicional al tratamiento taxonómico, se presenta una breve descripción morfológica de cada una de ellas, así como fotos de las plantas en hábitat y material de herbario.

### 1) Burgos/San Carlos (Tamaulipas)

Las poblaciones de estas dos localidades fueron delimitadas como *Hechtia* sp. 5 por Jiménez, 2011, sin embargo durante el trabajo de campo realizado en dichas localidades se pudo observar que las plantas de estas localidades son diferentes vegetativamente aunque la estructura de la inflorescencia es similar. A partir de estas observaciones, se decidió dejar de considerar estas poblaciones una sola especie, ya que bien pueden representar dos: 1) **Burgos**: plantas creciendo sobre paredes rocosas y en los cerros con vegetación de selva baja caducifolia, rosetas cespitosas, de tamaño mediano, 25–35 hojas, 30–55 cm de largo, con indumento blanco-lepidoto a glabrescentes en la cara adaxial, las espinas del margen foliar pequeñas reduciéndose hacia el ápice, tanto así que a cierta distancia pareciera que la hoja es entera (2–3 mm de largo), a veces con espinas más largas (4–5 mm de largo), la inflorescencia 1.20–1.60 (1.80) m de largo, 2-dividida en ambos sexos, las ramas primarias 2.5–9 (–15.5) cm de largo, las ramas secundarias aprox. 1–1.5 (–2) cm de largo, los frutos densamente dispuestos, 0.8–1 cm de largo, las semillas 5–7 mm de largo; 2) **San Carlos**: plantas creciendo sobre un suelo blanco con fragmentos diminutos de roca, rosetas cespitosas, de tamaño pequeño a mediano, 25–35 (–45) hojas, 17–25 (–45) cm de largo, angosto-triangulares, sin indumento blanco-lepidoto en la cara adaxial, glabras y lustrosas, fuertemente espinosas; la inflorescencia (55–) 80–2.20 m de largo, 1-2 dividida (pistiladas) y 1-dividida (estaminadas), en ocasiones con las brácteas basales del pedúnculo bastante desarrolladas dando la apariencia de pequeñas rosetas; las ramas primarias pistiladas (1-divididas) de 1–2.5 cm de largo con las flores/frutos densamente dispuestas; las ramas primarias pistiladas (2-divididas) de 4–23 (–28) cm de largo con las flores/frutos ligeramente laxas, presentando una parte estéril de (1–) 3–6.5 cm de largo, las ramas secundarias (1.5–)

---

3–5 cm de largo, los frutos 0.8–1 cm de largo, las semillas 4.8–6 mm de largo; las ramas primarias estaminadas 7–11.5 cm de largo con las flores laxas en la base a densamente dispuestas hacia el ápice.

## **2) El Pensil-El Abra (Tamaulipas)**

Plantas creciendo sobre suelo rocoso de basalto con vegetación de selva baja caducifolia, rosetas 80–100 cm de diámetro, 80–100 hojas, 85 cm de largo aprox., con indumento blanco lepidoto en la cara adaxial, fuertemente espinosas; inflorescencia 2–2.20 m de largo, 1-2 dividida (pistilada) y 2-dividida (estaminada), las ramas primarias pistiladas en inflorescencias preferentemente 1-divididas de 3–8 cm de largo, con los frutos aglomerados en ocasiones dando la apariencia de pequeñas "esferas"; las ramas primarias en inflorescencias preferentemente 2-dividida de 4–20 cm de largo con los frutos apicales ligeramente laxos, y ramas secundarias aglomeradas de 1.5–2 cm de largo; las ramas primarias estaminadas aprox. 10 cm de largo con las flores masculinas densamente dispuestas; el eje central de apariencia gruesa (casi dos veces más que el raquis de las ramas) en inflorescencias 1-divididas; los frutos de hasta 1.3–1.5 cm de largo; semillas 7–8 mm de largo.

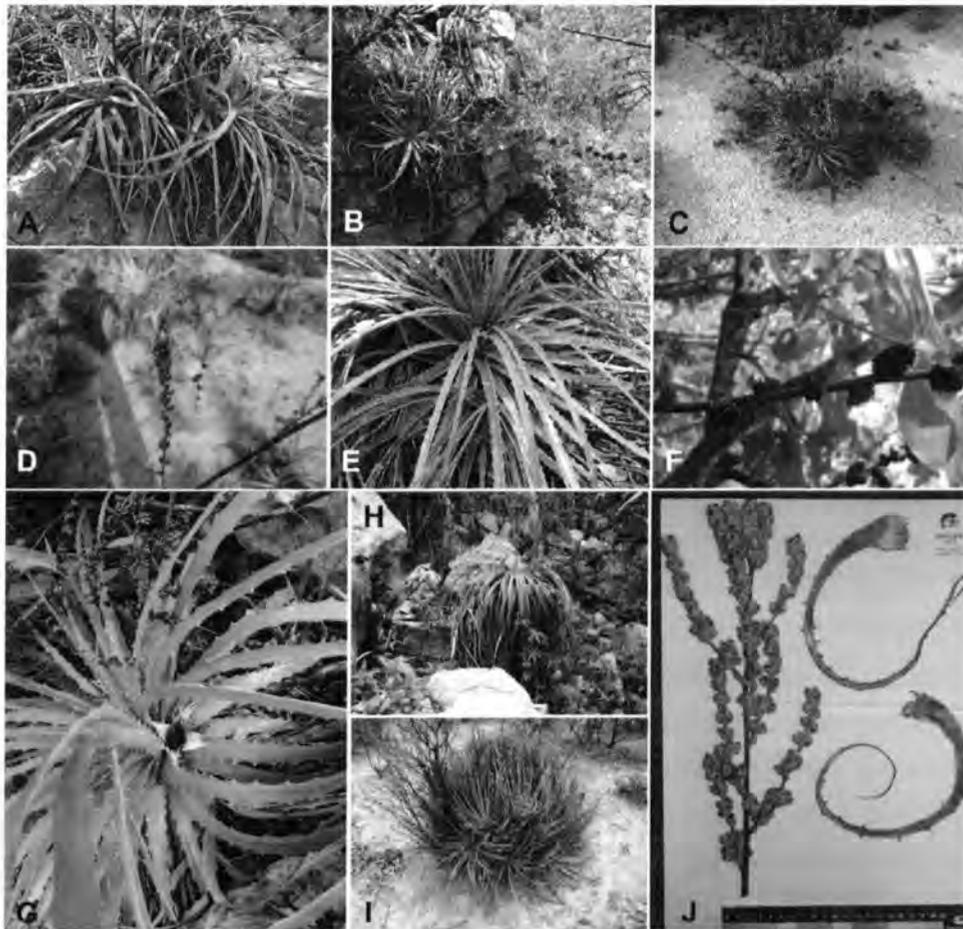
## **3) Gómez Farías (Tamaulipas)**

Plantas creciendo sobre afloramientos rocosos con vegetación de selva baja caducifolia, rosetas 50–80 cm de diámetro, a veces de forma alargada, 60–80 hojas, (–33) 43–98 cm de largo, angosto-triangulares y largamente atenuadas, glabras en ambas caras, fuertemente espinosas; inflorescencia de hasta 2.50–2.60 m de largo, 2-dividida (ambos sexos), las brácteas basales del pedúnculo bastante largas 13–24 cm de largo, en ocasiones dando la apariencia de pequeñas rosetas, el eje central profusamente ramificado, las ramas primarias pistiladas 12–47 cm de largo, con las flores laxamente dispuestas, presentando una parte estéril de (1.7–) 3.7–5 cm de la largo, las ramas secundarias 5–12 cm de largo, dos ramas a raramente tres en la parte basal de la rama primaria; frutos aprox. 1–1.2 cm de largo; las ramas estaminadas 14–40 cm de largo con las flores laxamente dispuestas, presentando una parte estéril de (2–) 3.5–6.5 cm de largo, las ramas secundarias 7–15.5 cm de largo, por lo general tres ramas en la parte basal de la rama primaria.

## **4) Peña Nevada (Nuevo León)**

Plantas creciendo en las colinas de piedra caliza o zonas de rocas expuestas con vegetación de matorral rosetófilo, rosetas hasta 35 cm de diámetro, más altas que

anchas, hojas erectas, falcadas, nuevas rosetas originándose de la base de rosetas viejas y formando grandes colonias (igual que las rosetas de *H. hernandez-sandovalii*), hojas 25–35 por roseta, 15–42 cm de largo, angostamente triangulares, acuminadas, glabras a esparcidamente blanco-lepidotas adaxialmente, blanco-lepidotas abaxialmente, márgenes espinosos (6–7 mm de largo), espinas ampliamente separadas entre sí; inflorescencia 1.30–1.70 m de largo, 2-dividida (en ambos sexos), las ramas primarias pistiladas (2.5–) 4.5–20 cm de largo, las secundarias 1.5–2.5 cm de largo, en ambos casos con indumento blanco-lepidoto abundante pero sin llegar a cubrir a las mismas o a las flores/frutos, las flores/frutos densamente dispuestos; los frutos 0.9–1.2 cm de largo; las ramas primarias estaminadas 3–10 cm de largo, las ramas secundarias 1–2 cm de largo. Vegetativamente es similar a *H. hernandez-sandovalii*, pero la división de la inflorescencia, el largo de las ramas primarias y el indumento parcialmente cubriendo las flores, la diferencian de ésta.



**Figura 4.3.** Otras poblaciones. A-B: 1) Burgos, C-D: 2) San Carlos; E-F: El Pensil; G-H: Gómez Farías; I-J: Peña Nevada.