

BROMELIACEAE DE LOS PÁRAMOS Y SUBPÁRAMOS ANDINOS VENEZOLANOS

Bromeliaceae from the paramos and subparamos of the Venezuelan Andes

**Gilberto MORILLO¹, Benito BRICEÑO²
y Francisco OLIVA-ESTEVA³**

¹Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales
y Ambientales. Escuela de Ingeniería Forestal.
Departamento de Botánica. Mérida, 5101. Venezuela
gmorillo@ula.ve

²Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Departamen-
to de Biología. Laboratorio de Fijación Biológica del Nitrógeno
y Cultivos de Estructuras Vegetales in vitro, Mérida, 5101
bricenob@ula.ve

³Apartado 17-284 El Conde, Parque Central,
Caracas 1015-A. Venezuela
franciscooliva@cantv.net

RESUMEN

Se realizó un estudio florístico preliminar de las Bromeliaceae de páramos y subpáramos de los Andes venezolanos, según técnicas tradicionales de taxonomía, utilizando muestras de herbario, plantas bajo cultivo, y plantas en su ambiente natural. Los resultados se presentan en una sinopsis que incluye claves para las subfamilias, géneros y especies, descripciones de los géneros y especies e ilustraciones de 19 especies. Se encontraron ocho géneros y 33 especies, distribuidas bajo cinco patrones principales: endémicas siete, andinas 15, neotropicales tres, centro-sudamericanas tres y disyuntas dos. Las 33 especies registradas representan el 10% del total de especies de Bromeliaceae registradas para el país y 33% del total de Bromeliaceae parameras de Colombia.

Palabras clave: Andes, Bromeliaceae, florística, páramo, sinopsis, subpáramo, Venezuela

ABSTRACT

A preliminary floristic study of the Bromeliaceae from the Andean Venezuelan paramos and subparamos is presented. The research follows traditional herbarium technics, and includes generic and specific descriptions, and keys to subfamilies, genera and species. Illustrations of 19 species are provided. As a conclusion of this work, eight genera and 33 species were found. Species are grouped under five main distribution patterns: seven species are endemic, 15 are Andean, three are Neotropical, three range from Central to South America, and two are disjuncts. Venezuelan paramo species of Bromeliaceae comprize about 10% of total number of species in the country, and 33% of the species present in Colombian paramos.

Key words: Andes, Bromeliaceae, floristics, paramo, subparamo, synopsis, Venezuela

INTRODUCCIÓN

Las Bromeliaceae han sido ampliamente estudiadas taxonómica y florística-mente a nivel del Neotrópico (Smith 1957, 1971; Gilmartin 1972; Smith & Down 1974, 1977, 1979; Holst 1997); sin embargo, desde la publicación de Flora Neotrópica, se han descrito nuevas especies, se han publicado nuevos reportes, y realizado muchos cambios nomenclaturales. Esto se aplica igualmente para Venezuela, puesto que desde la aparición del tratamiento de la familia para el país (Smith 1971) son muchas las adiciones a la flora, siendo los únicos trabajos actualizados para la familia a nivel regional los realizados por Holst (1997) y por Hornung & Gaviria (1999 a, b).

Las colecciones realizadas en los estados andinos venezolanos durante los últimos 30 años por Julian Steyermark, Luis Ruiz-Terán, Manuel López-Figueiras, Francisco Oliva-Esteva, Bruno Manara, Claudia Hornung, Juan Gaviria, Juan C. Quevedo y Benito Briceño, entre otros, han suministrado valiosa información y promovido un conocimiento más detallado de la familia a nivel regional.

En los Andes la vegetación de páramo constituye una de las formaciones más notables y características, estando constituida por más de 4600 especies de plantas (Rangel 2000), de las cuales más de 1400 (Briceño & Morillo 2006) se han señalado para los páramos venezolanos.

Varias de las definiciones de páramo publicadas recientemente (Vareschi 1970; Luteyn 1999; Briceño & Morillo 2006) incluyen como componentes fundamentales de la vegetación a las rosetas y las caulirrósulas, y dentro de éstas, a muchas especies de *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. s.l. (Asteraceae) y de *Puya* Molina (Bromeliaceae).

En su monografía sobre los páramos de Venezuela, Vareschi (1970) incluye dentro de las Bromeliaceae sólo al género *Puya*, representado por dos especies, *P. aristeguietae* L.B.Sm. y *P. venezuelana* L.B.Sm. Un amplio estudio de colecciones depositadas en los herbarios del país y exploraciones realizadas en el área posteriores a la publicación de Vareschi, han permitido establecer que la diversidad de géneros y de especies de esta familia en los páramos y en las franjas de vegetación colindantes con ellos es mucho mayor de lo considerado inicialmente. El catálogo más actualizado sobre la familia en los páramos venezolanos (Briceño & Morillo 2006) y la información suministrada en el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Holst & Vivas 2008) indican que al menos ocho géneros y cerca de 40 especies de Bromeliaceae se encuentran frecuente u ocasionalmente en algunos páramos y/o subpáramos de los Andes venezolanos. Sin embargo, no existe hasta el presente ningún instrumento que facilite la identificación de los taxa involucrados.

El objetivo principal del presente trabajo es suministrar una herramienta que permita la identificación de los taxa genéricos y específicos de las Bromeliaceae registradas hasta el presente para los páramos y subpáramos andinos de

Venezuela, y suministrar información preliminar sobre los patrones de distribución espacial de las mismas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinó un total de 65 muestras botánicas de Bromeliaceae depositadas en los herbarios MER, MERC, MERF, MYF, NY, SEL y VEN. Igualmente se tomaron datos y fotografías de plantas vivas observadas durante salidas de campo realizadas en bosques, páramos y subpáramos de los estados Mérida y Táchira, durante diversas épocas del año, entre 1997 y 2007. Se estudiaron igualmente plantas cultivadas en el Jardín Botánico de Mérida (ULA), estado Mérida. Información complementaria se obtuvo de la literatura consultada, en particular para especies de las cuales no fue posible encontrar muestras representativas (*Tillandsia confinis* L.B.Sm.). El estudio morfológico se realizó siguiendo técnicas tradicionales de taxonomía de herbario. Dentro de lo posible se trató de registrar la variación (de tamaño, forma y color) presente en las diversas especies y poblaciones estudiadas. Se realizaron dibujos a mano alzada empleando como base plantas cultivadas y/o muestras de herbario. Las ilustraciones de *Greigia albo-rosea*, *Tillandsia biflora* y *Tillandsia complanata* se basaron en dibujos realizados por Bruno Manara, las de *Greigia tillettii* y *Puya silvae-baccae* fueron elaboradas por Francisco Oliva-Esteva, y el resto de las ilustraciones fueron realizadas por el primer autor. En el tratamiento taxonómico se incluyen clave y descripciones de géneros y especies, y para cada especie, los basónimos cuando es pertinente y la sinonimia más importante, la distribución ecológica y geográfica a nivel nacional y continental, páramos en los cuales se ha coleccionado, y al menos una muestra representativa de la misma. Se indica la distribución altitudinal sólo a nivel nacional. El material examinado es proveniente de Venezuela. Las abreviaturas empleadas en el texto son las siguientes: 1) Para los estados de Venezuela: am = Amazonas, an = Anzoátegui, ap = Apure, Ar = Aragua, ba = Barinas, bo = Bolívar, ca = Carabobo, co = Cojedes, da = Delta Amacuro, df = Distrito Federal, fa = Falcón, gu = Guárico, la = Lara, me = Mérida, mi = Miranda, mo = Monagas, ne = Nueva Esparta, po = Portuguesa, su = Sucre, ta = Táchira, tr = Trujillo, ya = Yaracuy, zu = Zulia. 2) Para los países: A = Argentina, B = Belice, BO = Bolivia, BR = Brasil, CO = Colombia, CH = Chile, CR = Costa Rica, CU = Cuba, EC = Ecuador, G = Guatemala, GU = Guyana, GUF = Guayana Francesa, H = Honduras, HA = Haití, J = Jamaica, M = México, N = Nicaragua, PA = Panamá, PE = Perú, RD = República Dominicana, S = Surinam, SA = El Salvador, U = Uruguay, US = Estados Unidos. Para las siglas de los herbarios se sigue al *Index Herbariorum* en línea (<http://www.nybg.org/ih/index.html>) y para la base de datos se consultó: Internacional Plant Name Index Query (http://www.ipni.org/ipni/query_ipni.html), Royal Botanic Gardens (World checklist series: <http://apps.kew.org/wcsp>), y Missouri Botanical Garden (<http://mobot.mobot.org/W3T/search/vast.html>).

RESULTADOS

Descripción de la familia Bromeliaceae

Hierbas arrosetadas o semileñosas con tallos cortos, muchas veces ocultos por las hojas; terrestres, epífitas y/o litófitas. *Raíces* fasciculadas, generalmente fuertes y adaptadas para fijarse al sustrato (no absorbentes en las típicamente epífitas). *Hojas* simples, inermes o armadas (espinas marginales), por lo general con una base anchamente envainadora, vaina frecuentemente oscura en la cara interna; dispuestas en espiral (arrosetadas) o dísticas, lineares, anchamente subuladas, lanceoladas o raramente ovadas, algunas veces terminadas en espinas; nervios principales paralelos, en la mayoría de ellas con densa capa de tricomas escamosos (peltados) multicelulares que le dan una tonalidad grisácea, blanco-grisácea o marrón. *Inflorescencia* terminal, sobre tallos foliosos (escapos), generalmente erectos, a veces axilar, racemosa, con espigas simples o compuestas, racimos o tirso, las ramas sostenidas por brácteas generalmente coloreadas. *Flores* hipóginas o epíginas, generalmente hermafroditas y actinomorfas, raramente zigomorfas; perianto formado por seis tépalos, los externos más cortos, hialinos o verdosos, libres o parcialmente connados, los internos petaloideos, libres o parcialmente connados, de colores diversos, desde azul, morado, violeta, rojo, amarillo y verde, hasta blanco-translúcido. Estambres seis, algunas veces con un apéndice ligular a cada lado, libres cuando los tépalos son libres y adnatos cuando los tépalos son connados; anteras basifijas o dorsifijas (peltadas), con dehiscencia longitudinal. Gineceo sincárpico, tricarpelar; ovario súpero, semi-ífero o ífero; óvulos con placentación axial; estilo generalmente delgado con 3 comisuras estigmáticas ramificadas o lobuladas. *Fruto* una cápsula septicida, raramente loculicida o una baya. *Semillas* lisas y secas o carnosas, con apéndices, con una o dos alas, o con estructuras parecidas a papus (penacho de pelos).

Muchas de las especies son resistentes a condiciones ambientales extremas y presentan metabolismo ácido de crasuláceas (CAM).

Clave de las subfamilias (basada en las especies citadas para el área considerada)

- 1a. Ovario súpero o semi-ífero, rara vez casi ífero; fruto una cápsula seca en la madurez; semillas con apéndice(s) entero(s) o finamente divididos y plumosos; hojas enteras, serruladas o espinoso-serradas 2
- 1b. Ovario ífero o casi ífero; fruto una baya o un sincarpo carnosos; semillas sin apéndices; hojas siempre espinoso-serradas; plantas terrestres
Bromelioideae
- 2a. Hojas con márgenes espinosos o espinulosos, al menos en las vainas; las láminas en la mayoría de los casos linear-trianguulares y firmes, o acintadas y relativamente blandas; ovario semi-ífero o súpero; semillas con apéndice

- ces enteros y generalmente aplanados; plantas terrestres o litófitas
 Pitcairnioideae
- 2b. Hojas con márgenes de vainas y láminas enteros; láminas liguladas hasta aciculares; ovario súpero; semillas con apéndices conspicuamente divididos, plumosos; plantas epífitas o facultativamente terrestres Tillandsioideae

Géneros y especies de la subfamilia Bromelioideae

En el área estudiada la subfamilia está integrada sólo por el género *Greigia* Regel, el cual se caracteriza por presentar en cada planta varias inflorescencias globosas, axilares, sésiles o casi sésiles y pétalos parcialmente connados.

Descripción del género *Greigia* Regel

Terrestres, por lo general con tallos cortos. *Hojas* polísticas, arrosietadas, imbricado-espinaladas a lo largo de los tallos; láminas firmes, subcoriáceas, lineares a oblongas, cintiformes, atenuadas hacia el ápice, con márgenes parcial o totalmente serrados o serrulados (con espinas marrones o negras). Escapo muy corto. *Inflorescencias* generalmente laterales o axilares, rara vez centrales, compuestas, rara vez simples, subglobosas capituliformes o subcapituliformes, las ramas laterales en fascículos o cortamente espiciformes. *Flores* densamente agrupadas, sésiles o cortamente pediceladas; sépalos libres o connados, generalmente simétricos, mucronados o punzantes; los pétalos connados, formando un tubo en la base o en la mitad basal, cremosos o rosados en la mitad apical. Estambres con filamentos parcialmente adnatos a los pétalos, generalmente más cortos que éstos. Ovario ínfero. *Fruto* una baya. *Semillas* desnudas (sin penacho de pelos ni apéndices).

Constituido por 32 especies, cinco de ellas en los Andes venezolanos, todas en páramos, subpáramos o bosques de alta montaña.

Clave y descripción de las especies de la subfamilia Bromelioideae

- 1a. Láminas foliares con márgenes enteros en la zona media, serrulados en la zona apical y basal; espinas basales 0,5-3 mm de largo, las apicales 0,3-0,6 mm de largo 2
- 1b. Láminas foliares con márgenes serrados o serrulados a todo lo largo, espinas en general 1-5 mm de largo 3
- 2a. Láminas foliares adultas en el tercio por arriba de la vaina 1,2-1,8 cm de ancho, con espinas basales 0,3-0,5 mm de largo; brácteas exteriores (superiores) del escapo anchamente ovadas, color castaño oscuro con márgenes pálidos; sépalos lanceolado-oblongos, 17 mm de largo
 *Greigia aristeguietae*
- 2b. Láminas foliares adultas en el tercio por arriba de la vaina 2,8-4 cm de ancho,

- con espinas basales hasta 3 mm de largo; brácteas del escapo lanceoladas, color verde pálido; sépalos lanceolado-ovados, 20-21 mm de largo
 *Greigia albo-rosea*
- 3a. Láminas foliares con espinas conspicuas a todo lo largo; brácteas superiores del escapo serradas, con una nítida separación entre la base y la lámina; brácteas florales linear-lanceoladas, más cortas que los sépalos
 *Greigia columbiana*
- 3b. Láminas foliares serruladas, con espinas 1-2 mm de largo; brácteas superiores del escapo enteras o con pocas espinas, sin separación entre la base y la lámina; brácteas florales lanceoladas, casi igualando a los sépalos
 *Greigia tillettii*

Greigia albo-rosea (Griseb.) Mez in Mart., Fl. Bras. 3(3): 247. 1891. (Fig. 1)
Nidularium albo-roseum Griseb., Nachr. Königl. Ges. Wiss. Georg-Augustus-
 Univ. 1864: 12. 1865.

Hojas 1-1,3 m de largo; láminas ensiformes, largamente atenuadas, puntiagudas, angostadas hacia la base, 2,5-3 (-4) cm de ancho, espinas pardas, por lo general 3 mm de largo, las de la zona apical antrorsas, 0,4-0,6 mm de largo. Brácteas exteriores del escapo verdes, con ápice espinoso. *Inflorescencias* con 10 a 20 flores. Sépalos lanceolado-ovados, 20 a 21 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo y alto (nublado), subpáramo. 1700-2700 m snm.

Distribución: VE (endémica): an, ar, df, su, me (Los Conejos, San José), mi, su, ta (Tamá, Zumbador), tr.

Material examinado: TÁCHIRA: 3-8 km de Zumbador, carretera hacia Queniquea, 2650-2700 m snm, 3/3/1971, *J. Steyermark 105075* (VEN).

Greigia aristeguietae L.B.Sm., Phytologia 7(3): 106. 1960. (Fig. 2a-c)

Hojas de hasta 1 m de largo; láminas 65-75 cm de largo, lineares, atenuadas, ligeramente más angostas en la base, 1,2-1,8 cm de ancho, indistintamente serruladas hacia la base y el ápice, enteras en la zona media, espinas en su mayoría 0,3-0,6 mm de largo (hasta 1 mm). Brácteas superiores del escapo agudas, color castaño oscuro. *Inflorescencia* con pocas flores, las ramas con sólo 1-2 flores. Sépalos lanceolado-oblongos, 17 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo, bosque montano alto y páramo. 2150-3300 m snm.



Fig. 1. *Greigia albo-rosea*. Hábito con inflorescencias (dibujo de Bruno Manara).

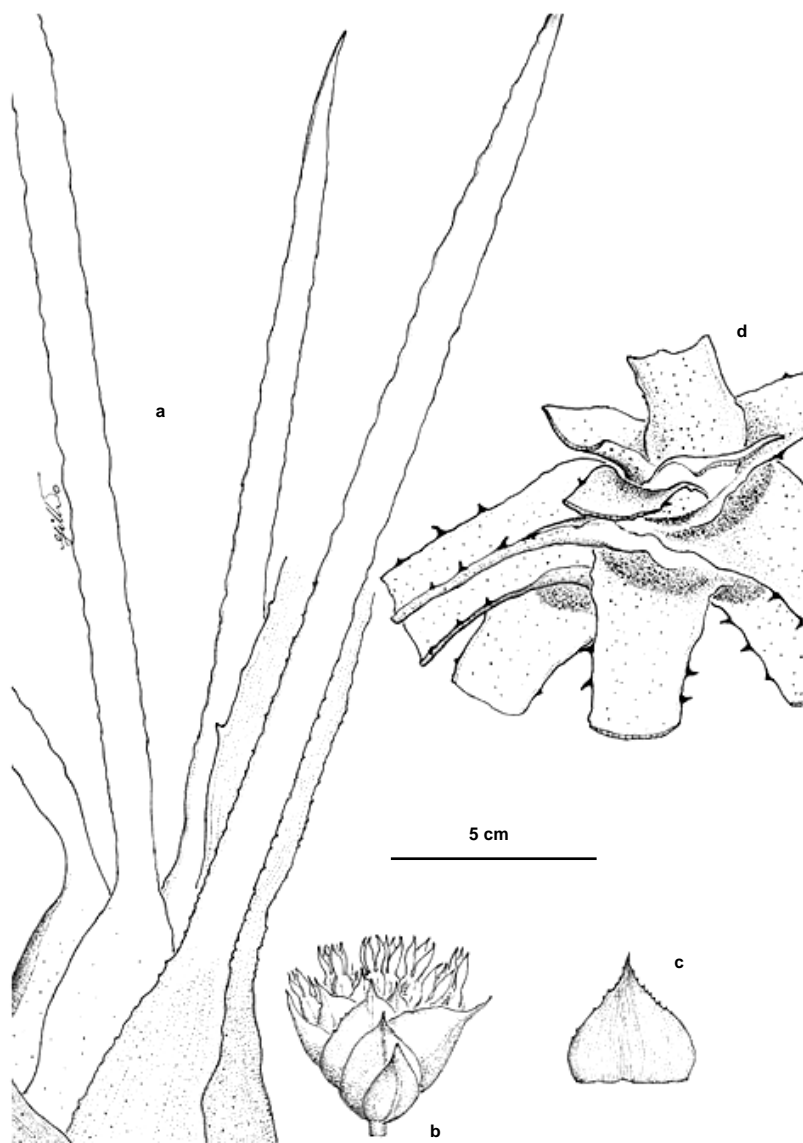


Fig. 2. Especies de *Greigia*. **a.** *G. aristeguietae*. **a.** Láminas y vainas foliares. **b.** Inflorescencia. **c.** Bráctea superior del escapo (basado en *Aristeguieta 3591*). **d.** *G. columbiana*, fragmento de planta adulta con hojas cortadas (basada en planta bajo cultivo).

Distribución: VE (endémica): ta, tr.

Material examinado: TRUJILLO: páramo de Guirigay, 3300 m snm, 8/1958, L. Aristeguieta & E. Medina 3591 (holótipo: US, isótipo: VEN).

Greigia columbiana L.B.Sm., Contr. Gray Herb. 98: 7, pl. 1- fig. 7-8. 1932. (Fig. 2d)

Hojas 40-100 cm de largo o mayores; láminas 2-3 cm de ancho, muy angostamente lanceoladas a linear-liguladas, atenuadas hacia el ápice, fuertemente serradas en particular en los márgenes basales. Brácteas superiores del escapo serradas, apiculadas o atenuadas, color castaño oscuro. *Inflorescencias* capituliformes, ramas laterales fasciculadas, con 1 a 2 flores. Sépalos 20-22 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo, bosque montano alto y páramo. 2800-3400 m snm.

Distribución: CR, CO, VE: me, ta (páramos El Almorzadero y el Zumbador).

Material examinado: TÁCHIRA: páramo El Almorzadero, oeste de El Zumbador, 2800-3000 m snm, 6/1974, E. Medina s/n (VEN); páramo El Zumbador, 2950 m snm, 3/2007, G. Morillo s/n (MER).

Greigia tillettii L.B.Sm. & Read, *Ernstia* 17: 9. 1983. (Fig. 3)

Hojas erectas y posteriormente arqueadas, 90-100 cm de largo; láminas ligeramente quebradizas, lineares, atenuadas, 3 cm de ancho máximo. Brácteas superiores del escapo triangular-ovadas, sin diferenciación entre base y lámina, entera o con pocas espinas. *Inflorescencia* 4-5 cm de ancho. Sépalos elípticos, acuminados, punzantes, 20 mm de largo.

Ecología: Páramo. 2700-3300 m snm.

Distribución: CO (endémica de la sierra de Perijá), VE: zu. Limitada a la zona fronteriza colombo-venezolana en la sierra de Perijá.

Material examinado: ZULIA: sierra de Perijá, serranía de Valledupar, 2700-3300 m snm, 10-19/7/1974, S. Tillett 747-1061 (holótipo: US, isótipo: MYF).

Géneros y especies de la subfamilia Pitcairnioideae

Clave y descripción de los géneros

- 1a. Láminas foliares linear-lanceoladas u oblongo-lanceoladas, firme-membráceas y relativamente blandas, con o sin pseudo-pecíolo en la zona

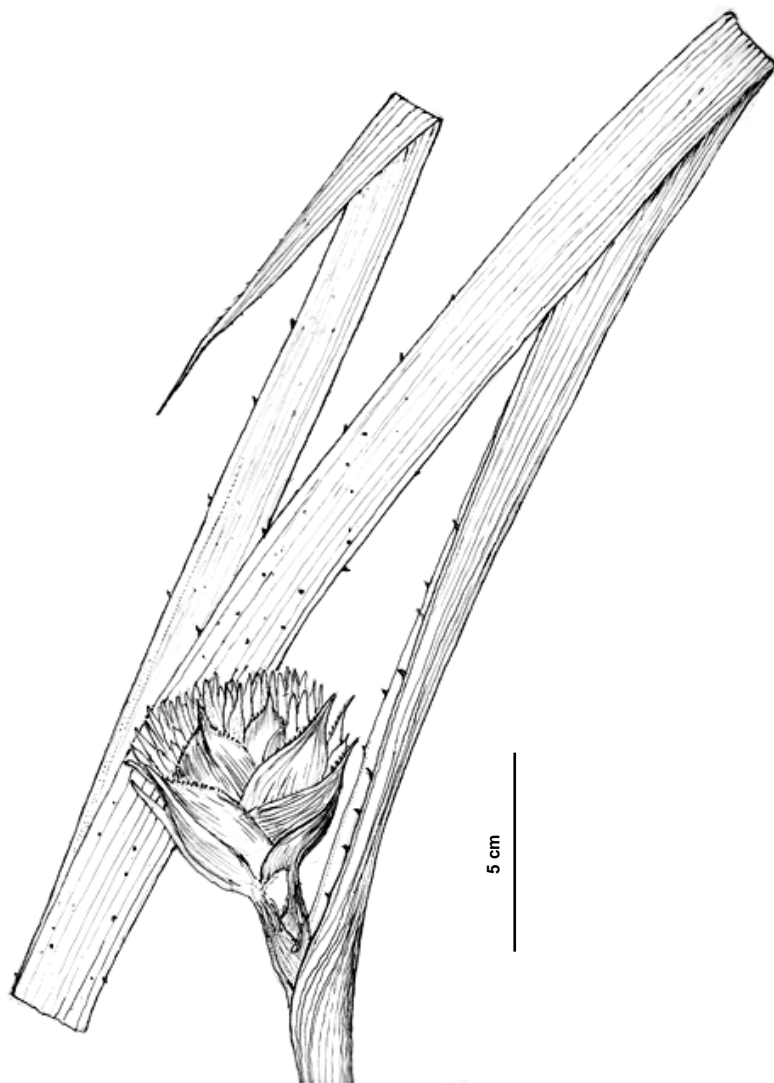


Fig. 3. *Greigia tillettii*. Hábito de la planta con inflorescencia (basado en *Tillett* 747-1061)

- basal, con o sin espinas marginales; pétalos unidos y flácidos pero no torcidos en post-antesis, por lo general con apéndices escuamiformes e inconspicuos, o laminares y notables en la base interna; ovario semi-ínfero; semillas con un apéndice entero en cada extremo *Pitcairnia*
- 1b. Láminas foliares linear-triangu-lares y largamente atenuadas, coriáceas o subcoriáceas, frecuentemente quebradizas, sin pseudo-pecíolo diferenciado, con espinas marginales extendidas o curvadas; pétalos fuertemente torcidos en espiral en post-antesis, sin apéndices; ovario súpero a semi-ínfero; semillas aladas *Puya*

Pitcairnia L' Her.

Hierbas terrestres, a veces litófitas o epífitas. *Tallos* escasa o cortamente diferenciados. *Hojas* fasciculadas o dispuestas en espiral (arrosadas), vainas poco diferenciadas, láminas generalmente muy angostas y acintadas hasta angostamente lanceoladas, con márgenes enteros o parcialmente serrulados (pequeñas espinas al menos en la zona basal). Escapo terminal, generalmente alargado y notable. *Inflorescencia* simple o compuesta, extendida o en forma de cabezuela. *Flores* sésiles o pediceladas; sépalos libres; pétalos libres con o sin apéndices basales; ovario semi-ínfero o súpero. *Fruto* una cápsula loculicida, indehisciente en algunas especies. *Semillas* con apéndices enteros, uno en cada extremo, no plumosos.

Cuando estériles, muchas de las especies semejan a los pastos (Poaceae) por la forma y disposición de sus hojas, pudiéndose diferenciar por la presencia de tricomas escamosos en láminas y vainas de las hojas, por la frecuente presencia de espinas marginales al menos en las vainas, y por carecer de lígula en las axilas foliares.

Las flores en la mayoría de sus especies (de colores rojos, amarillos, verdosos o blancos) son frecuentemente visitadas por colibríes (clase Aves, familia Trochilidae).

Conformado por unas 280 especies (Holst 1997), de las cuales 41 se encuentran en Venezuela, de ellas 16 en los Andes y cinco en páramos y/o subpáramos.

Puya Molina

Hierbas terrestres o litófitas, con tallos cortos o éstos inconspicuos. *Hojas* arrosadas, carnosas o subcarnosas, subcoriáceas a coriáceas, con márgenes conspicuamente espinoso-serrados, con frecuencia punzantes en el ápice. Escapo conspicuo, terminal, generalmente erecto, frecuentemente grueso y parcialmente oculto por las brácteas. *Inflorescencia* simple o paniculada (laxamente bipinnada); pétalos libres, sin apéndices, torcidos en espiral después de la apertura de la flor (antesis). Estambres con filamentos libres, generalmente más cortos que los pétalos (incluidos); ovario súpero, con óvulos alados. *Fruto* una cápsula loculicida y con frecuencia tardíamente septicida. *Semillas* con un ala dorsal y una apical.

Incluye cerca de 200 especies, muchas de las cuales se presentan en la vegetación altimontana, y junto con los frailejones (*Asteraceae*, subtribu *Espeletiinae*) contribuyen en forma significativa a la caracterización de los páramos en Venezuela y Colombia. En Venezuela se conocen nueve especies, siete de ellas típicamente parameras y/o subparameras, de las cuales una es nueva para la ciencia y será descrita próximamente.

Clave y descripción de las especies de la subfamilia Pitcairnioideae

- 1a. Láminas foliares firme-membranáceas, sin espinas marginales, no punzantes en el ápice; pétalos con láminas frecuentemente oblongo-lanceoladas, no torcidos en post-antesis (cuando caducos); semillas con un apéndice en cada extremo 2
- 1b. Láminas foliares subcoriáceas a coriáceas, con espinas marginales a todo lo largo, frecuentemente punzantes; pétalos con láminas frecuentemente elípticas u ovado-elípticas, fuertemente torcidos en espiral en post-antesis (cuando caducos); semillas con alas marginales 6
- 2a. Hojas dimórficas, las exteriores constituidas sólo por vainas; láminas foliares adultas 6-9,5 cm de ancho; escapo casi totalmente oculto por las brácteas, éstas anchamente ovadas u ovado-elípticas, rojas con un tercio o un cuarto apical verde; brácteas florales similares en color a las del escapo y ocultando a pedicelos y raquis; flores generalmente unilaterales; sépalos con ápice recurvado-apiculado *Pitcairnia maidifolia*
- 2b. Hojas homomórficas; láminas foliares adultas de 2-4 cm de ancho; escapo con entrenudos visibles al menos en la mitad superior; brácteas del escapo generalmente lanceoladas o triangular-lanceoladas y atenuadas, generalmente verdes; brácteas florales triangulares u oblongo-trianguulares, agudas o tenuadas, no ocultando el raquis; flores dispuestas en varios planos a lo largo del raquis; sépalos obtusos, acuminados o atenuados 3
- 3a. Pedicelos 5-8 mm de largo; sépalos verdes o rojos, 10-21 mm de largo; pétalos color amarillo-verdoso o verde-amarillento, con 1-2 apéndices laterales diminutos en la base interna, los apéndices a veces ausentes 4
- 3b. Pedicelos 14- 26 mm de largo; sépalos rojos o anaranjados con tintes rosados o rojos, 28-34 mm de largo; pétalos rojos o rosado-rojizos, con márgenes translúcidos y un apéndice central en la base interna 5
- 4a. Brácteas florales 2-3 mm de largo, extendidas; pedicelos 7-8 mm de largo; sépalos obtusos, ecarinados, 10 mm de largo; pétalos 38-40 mm de largo *Pitcairnia brevicalycina*
- 4b. Brácteas florales 11-22 mm de largo, generalmente erectas; pedicelos 5 mm de largo; sépalos acuminados, levemente carinados, 18-21 mm de largo; pétalos 50-55 mm de largo *Pitcairnia tympani*
- 5a. Escapo generalmente verde; relación largo del escapo / largo de la inflorescencia 5-7,1; brácteas florales curvado-reflexas, triangular-lanceoladas, 5-7 mm de largo; sépalos angostamente triangulares u oblongo-trianguulares,

- dorsalmente convexos y sin quilla, anaranjados en la base, el resto rosado-oscuro a rojizo; apéndices de los pétalos levemente emarginados en una zona ápical subtrunca *Pitcairnia meridensis*
- 5b. Escapo generalmente marrón-parduzco; relación largo del escapo / largo de la inflorescencia 2,6-4; brácteas florales extendidas o erectas, angostamente lanceoladas, 10-12 mm de largo; sépalos triangulares, ligeramente asimétricos en la base, fuertemente alado-carinados, rojos; apéndices de los pétalos generalmente 2-dentados *Pitcairnia nubigena*
- 6a. Láminas foliares adultas 10-15 cm de largo, con espinas 1,2-2,5 mm de largo; inflorescencia 4-flora, pétalos verde translúcido, dos de ellos 40 mm de largo, el tercero más corto; endémica de la sierra de Perijá, estado Zulia *Puya silvae-baccae*
- 6b. Láminas foliares adultas 20-100 cm de largo, con espinas 2,5-6 mm de largo; inflorescencia con más de 10 flores; pétalos azules, morado-violeta, verde-cremoso o amarillos, subiguales; con distribución diversa en Venezuela 7
- 7a. Hojas adultas 50-100 cm de largo, con la haz de la lámina verde claro a verde-blancuzco al menos en la mitad basal 8
- 7b. Hojas adultas 20-40 cm de largo, con la haz verde, o con la mitad o el tercio apical pardo-amarillento, verde-anaranjado, purpúreo o azulado 9
- 8a. Envés de la lámina foliar con nervios parcialmente ocultos por denso indumento de color gris claro; espinas de los márgenes foliares color pardo oscuro a negro; escapo erecto; raquis verde, las brácteas ocultando al menos parcialmente las espigas; pétalos verde-cremosos o cremosos *Puya aristeguietae*
- 8b. Envés de la lámina foliar con nervios conspicuos, netamente diferenciados por surcos en los cuales se encuentran tricomas relativamente escasos, por lo cual la superficie se observa de color verde claro; espinas de los márgenes foliares color crema o verde-cremoso; escapo inclinado o erecto; raquis rosado o verde con tintes rosados, con los entrenudos visibles, las espigas no ocultas por las brácteas; pétalos de color azul *Puya floccosa*
- 9a. Vainas foliares membranáceas a papiráceas, nervadas, con algunas espinas blandas curvadas en los márgenes apicales; láminas foliares verde-amarillento o verde-naranja, con espinas generalmente marrón-naranja (3-) 4-7 mm de largo; escapo e inflorescencia generalmente curvado-colgantes, con brácteas verde-amarillentas o purpúreas, que ocultan el eje y el raquis; pétalos azul claro hasta azul brillante *Puya venezuelana*
- 9b. Vainas foliares firme-membranáceas a subcoriáceas, generalmente sin espinas marginales y con nervios inconspicuos a simple vista o no visibles; láminas foliares verdes, o verdes con tintes purpúreos, marrones o azulosos, los márgenes con espinas marrón claro o marrón oscuro a negro; escapo e inflorescencia erectos; escapo e inflorescencia parcialmente visible u oculto por las brácteas, éstas marrones o pardas; pétalos azules, verde-cremosos o amarillos 10

- 10a. Haz foliar con tonos purpúreos o azulosos al menos en la mitad apical; escapo y raquis parcialmente descubiertos, no ocultos por brácteas; brácteas florales coriáceas, ovado-lanceoladas; inflorescencias 40 cm de largo; pétalos azules *Puya killipii*
- 10b. Haz foliar verde o verde y marrón; escapo y raquis ocultos por las brácteas; brácteas florales membranosas a papiráceas, anchamente elípticas a suborbiculares; inflorescencias 6-30 cm de largo; pétalos verdes, cremosos o amarillos 11
- 11a. Láminas foliares 1,5-2 cm de ancho en el límite con la vaina, verdes por la haz; escapo e inflorescencia 60-70 cm de largo; inflorescencias 5-8 cm de largo; sépalos obtusos, 15 mm de largo; pétalos color amarillo claro *Puya cardonae*
- 11 b. Láminas foliares 2,4-3,5 cm de ancho en el límite con la vaina, verde y marrón por la haz; escapo e inflorescencia 150-200 cm de largo; inflorescencias 15-30 cm de largo; sépalos agudos o acuminados, 20-25 mm de largo; pétalos color verde claro o crema *Puya trianae*

Pitcairnia brevicalycina Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 16: 9. 1919. (Fig. 4a)

Terrestre, cuando en flor 1,2 a 1,5 m de alto. *Hojas* isomórficas, persistentes, sin espinas; láminas linear-lanceoladas, haciéndose angostas en la base, atenuadas hacia el ápice, 120 a 130 cm de largo, 2-4 cm de ancho. Escapo más de 100 cm de largo, marrón-rojizo o verde-cremoso. *Inflorescencia* simple, 25-40 cm de largo. *Flores* erectas, sobre pedicelos 7-8 mm de largo; sépalos verde claro a rojo oscuro, oblongos, obtusos, ecarinados, 10 mm de largo; pétalos anchamente ligulados, 35-40 mm de largo, verde-amarillentos, con dos apéndices basales escasamente diferenciados o sin éstos.

Ecología: Bosques montanos nublados, subpáramo y páramos. 1000-2500 (-2800) m snm.

Distribución: PE, VE: ba, me (páramo de Timotes), po, ta, tr (páramo La Cristalina).

Material examinado: TRUJILLO: páramo de La Cristalina, 2800 m snm, 28/8/1941, *F. Tamayo 1715* (VEN).

Pitcairnia maidifolia (E.Morren) Decne. ex Planch. & Linden, Fl. Serres Jard. Eur. 9: 151. 1854. (Fig. 4c)

Puya maidifolia E. Morren, Ann. Soc. Roy. Agric. Gand. 5: 453. 1849.

Terrestre o litófito, cuando en flor 1,3-1,8 cm de alto. *Hojas* dimórficas, sin espinas; las exteriores reducidas (-10 cm de largo) hasta vainas negruzcas, las inte-

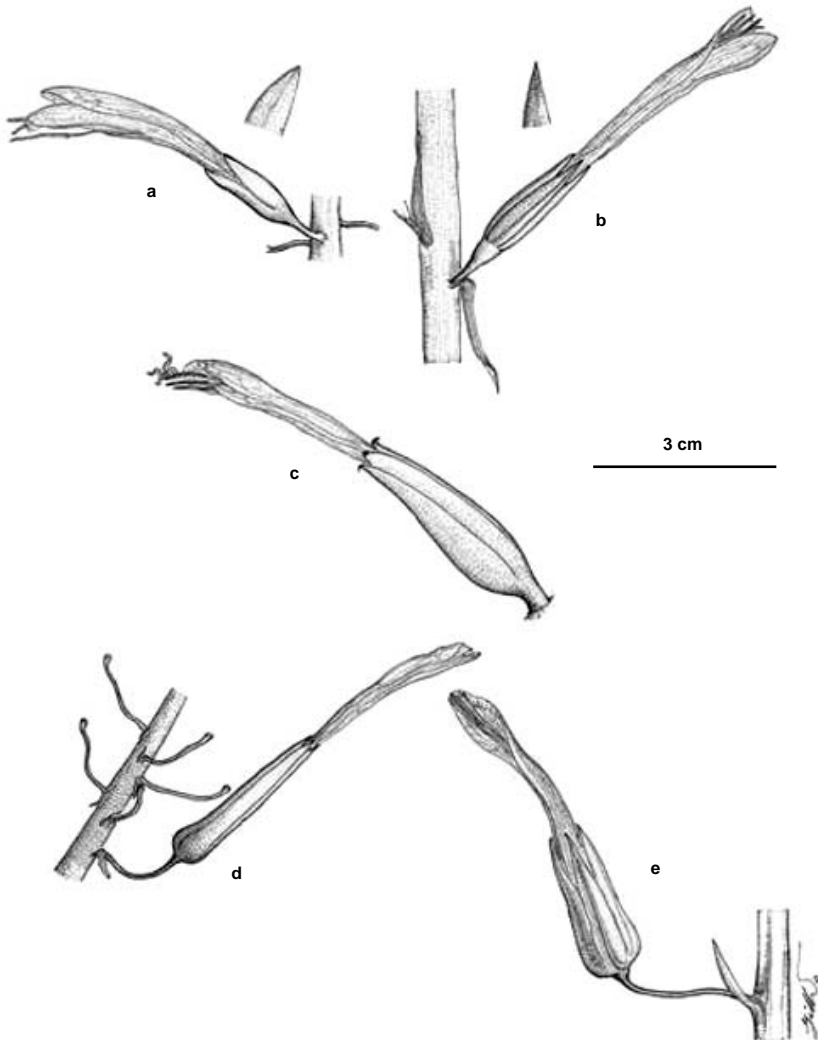


Fig. 4. Especies de *Pitcairnia*. **a.** *P. brevicalycina*, segmento del raquis, flor y ápice de sépalo. **b.** *P. tympani*, segmento del raquis con flor y ápice de sépalo. **c.** *P. maidifolia*, flor. **d.** *P. meridensis*, segmento del raquis y flor. **e.** *P. nubigena*, segmento del raquis y flor (ilustraciones basadas en plantas bajo cultivo).

riores 90-110 cm de largo, 6-9,5 cm de ancho. Escapo 80-100 cm de largo, entrenudos rojos. *Inflorescencia* simple, densa en la antesis, subcilíndrica, 10-45 cm de largo. *Flores* extendidas en la antesis, frecuentemente unilaterales, sobre pedicelos gruesos, 5-6 mm de largo; sépalos anchamente elípticos, recurvado-apiculados, 30-35 mm de largo, verdes o amarillos, con tintes rosados en la base; pétalos blancos o blanco-verdosos, 50-60 mm de largo, con 2 pequeños apéndices (2-2,5 mm de largo) basales.

Ecología: Bosque submontano, bosques montanos nublados, subpáramos y rara vez en páramos. 100-2300 (-3000) m snm.

Distribución: G, N, CR, GU, S, CO, VE: am, ar, ba, bo, df, la, me (páramo de Los Conejos), po, ta, tr, ya.

Material examinado: MÉRIDA: páramo de Los Conejos, 9/1942, *T. Lasser* 610 (VEN).

Pitcairnia meridensis Klotzsch ex Mez, Mon. Phan. 9: 385. 1896. (Fig. 4d)

Pitcairnia integrifolia var. *meridensis* Klotzsch ex Baker, Handb. Bromel. 97. 1889.

Hepetis meridensis (Klotzsch ex Baker) Mez, Monogr. Phan. 9: 974. 1896.

Terrestre, cuando en flor 1,2-1,5 m de alto. *Hojas* isomórficas, sin espinas; láminas linear-lanceoladas, 70- 100 cm de largo, 2 cm de ancho. Escapo 55-100 cm de largo, verde. *Inflorescencia* corto-cilíndrica, 11-14 cm de largo. *Flores* erectas y verticales, sobre pedicelos 14-26 mm de largo, curvado ascendentes en el ápice; sépalos anaranjados en la base, rosado-oscuro o rojizo el resto, angostamente triangulares y atenuados, 28-33 mm de largo; pétalos rosado-rojizos, translúcidos, 58-65 mm de largo, con apéndices internos.

Ecología: Bosque montano bajo y montano alto (nublados), subpáramo, ecotono bosque-páramo. 2400-2900 m snm.

Distribución: VE (endémica): me (páramo Don Pedro, páramo El Tambor), ta, zu.

Material examinado: MÉRIDA: páramo El Tambor, 2900 m snm, 14/11/1921, *A. Jahn* 751 (VEN).

Pitcairnia nubigena Planch. & Linden, Fl. Serres Jard. Eur. 8: 265, t. 847. 1853. (Fig. 4e)

Hepetis nubigena (Planch. & Linden) Mez, Monogr. Phan. 9: 974. 1896.

Terrestre, cuando en flor 0,50-1,3 m de alto. *Hojas* isomórficas, sin espinas; láminas angostamente lanceoladas, 30-40 cm de largo, 2,5-3 cm de ancho. Escapo erecto, 50-60 cm de largo, marrón-parduzco. *Inflorescencia* racemosa, 20-42 cm de largo. *Flores* erectas, sobre pedicelos púrpura-verdosos, 2-3,3 cm de largo; sépalos rojos, triangulares, acuminados, 25-34 mm de largo; pétalos rojos, 60-65 mm de largo, con apéndices simples pero profundamente 2-dentados.

Ecología: Bosque montano nublado, subpáramo, páramos. 1800-4000 m snm.

Distribución: VE (endémica): me (páramo de Las Piñuelas, páramo El Tambor, páramo de Gaviria), ta (páramo Tamá), tr.

Material examinado: MÉRIDA: páramo de Los Conejos, 9/1942, *T. Lasser 516* (VEN); páramo de Las Piñuelas, 2580 m snm, 8/2007, *G. Morillo & B. Briceño s/n* (MER).

Pitcairnia tympani L.B.Sm., *Phytologia* 5: 177, pl. 1, figs. 4-6. 1955. (Fig. 4b)

Terrestre, cuando en flor 1,7-2 m de alto. *Hojas* isomórficas, sin espinas; láminas angostadas sobre la vaina pero no pecioladas, linear-lanceoladas, acuminadas, 50-100 cm de largo, 2,2-3,5 cm de ancho. Escapo verde a marrón-rojizo, 70-100 cm de largo. *Inflorescencia* simple, 25-36 cm de largo. *Flores* extendidas, sobre pedicelos delgados 5 mm de largo; sépalos oblongos, obtusos, 18-21 mm de largo; pétalos verdes o verde claro, tornándose amarillentos, 50-55 mm de largo, con uno o dos apéndices laterales diminutos, 0,5-0,8 mm de largo.

Ecología: Bosque montano alto (nublado) y ecotono bosque-páramo. 2600-2820 m snm.

Distribución: VE (endémica): me (páramo El Tambor).

Material examinado: MÉRIDA: páramo El Tambor, 2600-2700 m snm, 18/10/2003, *F. Oliva-Esteva & B. Briceño 300* (MER).

Puya aristeguietae L.B.Sm., *Phytologia* 7: 2. 1959. (Fig. 5)

Nombre común: Piñuela de páramo, Piñón.

Terrestre, cuando en flor 2 a 3 m alto. *Hojas* con láminas coriáceas, color verde claro la haz, verde-grisáceo el envés, muy angostamente triangulares, 80 a 100 cm de largo, 2-3 cm de ancho, espinas 4-6 mm de largo, negras, antrorsas. Escapo erecto. *Inflorescencia* bipinnada, cilíndrica, más de 100 cm de largo cuando madura. *Flores* extendidas y curvadas en anthesis, sobre pedicelos 10-20 mm de

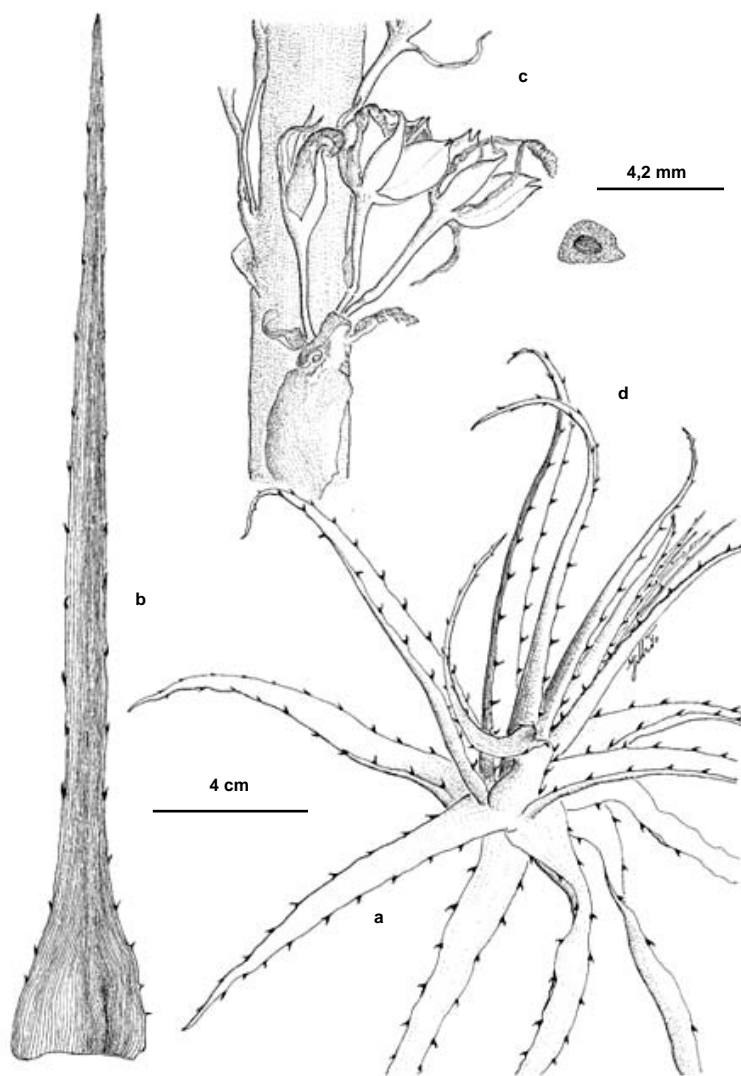


Fig. 5. *Puya aristeguietae*. **a.** Planta joven, estéril (basada en planta viva). **b.** Bráctea superior del escapo. **c.** Frutos maduros mostrando resto de pétalos dispuestos en espiral. **d.** Semilla (basada en Morillo & Briceño 13784).

largo; sépalos lineares, 25-27 mm de largo; pétalos blancos o blanco-verdosos, 50 mm de largo.

Ecología: Arbustales subparameros o en páramo arbustivo (asociada a géneros típicos: *Vallea*, *Hesperomeles* y *Baccharis*). Crece en sitios secos o semi-húmedos, y a campo abierto. 2000-3370 m snm.

Distribución: CO, VE: la, me (páramo de Gavidia, Parque Nacional Sierra Nevada, páramo Las Piñuelas, páramo El Tambor), ta (páramo El Zumbador), tr (páramo de Guirigay, El Pajarito), zu (sierra de Perijá).

Material examinado: **MÉRIDA:** páramo de Gavidia, vía páramo Santo Cristo, 3370 m snm, 16/7/1997, *C. Hornung, C. Garbiso & J. Quevedo 161* (MERC); páramo las Piñuelas, 2580 m snm, 6/8/2007, *G. Morillo, B. Briceño & E. Bencomo 13784* (MER); Estación La Aguada, Parque Nacional Sierra Nevada, 22/2/1996, *A. Yáñez & O. Calderón 1719* (MER). **TRUJILLO:** páramo de Guirigay, 3200 m snm, 8/1958, *L. Aristeguieta 3539* (isótipo: VEN).

Puya cardonae L.B.Sm., Phytologia 7: 107, t.1, figs. 7-9. 1960.

Terrestre, cuando en flor unos 30 cm de alto. *Hojas* numerosas; láminas lineares, 25-30 cm de largo, 1,5-2 cm de ancho, márgenes con espinas rectas o curvadas, color pardo-negruzco, 3 mm de largo. Escapo erecto; escapo e inflorescencia 60-70 cm de largo. *Inflorescencia* simple, densamente subglobosa, 6 cm de largo. *Flores* curvadas después de la antesis, sobre pedicelos 3 mm de largo; sépalos lanceolados, obtusos, 15 mm de largo; pétalos amarillo claro, 30-35 mm de largo.

Ecología: Páramo. Limitada al Parque Nacional Tamá, Venezuela. Posiblemente presente en la vertiente colombiana. 3100-3300 m snm.

Distribución: VE (endémica): ta (páramo de Tamá).

Material examinado: **TÁCHIRA:** páramo de Tamá, 3100-3300 m snm, 7/1939, *F. Cardona 335* (holótipo: VEN); páramo de Tamá, 2900-3000 m snm, 12/1993, *F. Oliva-Esteva & B. Manara 253* (VEN).

Puya floccosa (Linden) E. Morren ex Mez, Monogr. Phan. 9: 478. 1896.

Pourretia floccosa Linden, Cat. Pl. Exot. 8: 31. 1853.

Litófito, cuando en flor 1-2 m de alto. *Hojas* numerosas, extendidas o curvadas; láminas linear-trianguulares, atenuadas, 50 a 80 cm de largo, 2 a 3 cm de ancho, glabras por arriba, con indumento escamoso blancuzco dispuesto en sur-

cos en el envés, los márgenes con espinas verdes o cremosas (pardas cuando secas), 4-5 mm de largo. Escapo erecto o curvado-extendido. *Inflorescencia* laxamente bipinnada, densamente rosado- o blanco-tomentosa, 40-50 cm de largo; brácteas florales ovadas, rosadas o rosado-verdosas, acuminadas. *Flores* extendidas hasta erectas, no unilaterales, sobre pedicelos 2 a 5 mm de largo; sépalos angostamente triangulares, atenuados, 27 a 35 mm de largo; pétalos azul oscuro, hasta 40 mm de largo.

Ecología: Bosque seco tropical montano, subpáramo, ocasionalmente páramos bajos; frecuente en laderas rocosas, taludes y quebradas de áreas con vegetación xerófila. 270-3000 m snm.

Distribución: CR, CO, GUY, BR, VE: ar, ba, bo, ca, co, la, me (páramo de Gavidia, páramo de La Culata), po, ta, tr, ya, zu.

Material examinado: MÉRIDA: páramo de Gavidia, vía Alto Cristo, 3370 m snm, 16/7/1997, C. Hornung, C. Tirado & J. Quevedo 161 (MERC); vía El Valle-páramo La Culata, 19/8/1997, C. Hornung, C. Tirado & J. Quevedo 206 (MERC).

Puya killipii Cuatrec., Not. Fl. Colombia 6: 38, fig. 31. 1944.

Terrestre, cuando en flor 0,60-1,50 m de alto. *Hojas* 22 a 40 cm de largo; láminas angosto-triangulares, 2 a 3 cm de ancho, haz con indumento azuloso o purpúreo formado por escamas densamente agrupadas, envés verde y glabro, espinas rectas 4 mm de largo, el ápice anchamente punzante. Escapo erecto, verde, 1,5 a 1,6 m de largo. *Inflorescencia* simple, 40 cm de largo; brácteas florales marrones con tintes morados, anchamente ovadas, apiculadas. *Flores* algo colgantes cuando en anthesis, sobre pedicelos 15 a 35 mm de largo; sépalos oblongo-elípticos, agudos, 24-28 mm de largo; pétalos azules o morado claro, 45 mm de largo.

Ecología: Sobre laderas rocosas abiertas de páramo y bosque montano alto (nublado). 2500-3300 m snm.

Distribución: CO, VE: ap-ta (páramo de Pata de Judío, páramo de Tamá).

Material examinado: TÁCHIRA: páramo de Tamá, 20-23/5/1967, J. Steyermark & E. Dunsterville 98760 (VEN); páramo de Tamá, 13/12/1970, L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 1260 (MERF); páramo de Tamá, 8/6/1971, L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 2037 (MERF); pico Banderas, páramo de Tamá, 2400-3300 m snm, 28/11/1972, L. Ruiz-Terán, M. López-Figueiras, J. Wurdack, M.L. Wurdack & S. Tillett 8164 (MERF).

Puya silvae-baccae L.B.Sm. & Read, *Ernstia* 17: 9. 1983. (Fig. 6)

Terrestre, cuando en flor hasta 1 m de alto. *Hojas* 10-15 cm de largo; láminas glabras o glabrescentes y verde-seroso con manchas blancas en la haz, densamente gris-escamosas en el envés, muy angostamente triangulares, atenuadas, 0,8-1,3 cm de ancho, espinas extendidas, 2,5 mm de largo. Escapo erecto, 40-45 cm de largo. *Inflorescencia* laxamente racemosa, 4-flora; brácteas florales anchamente ovadas, acuminadas, secundas con las flores. *Flores* curvadas, sobre pedicelos 10 mm de largo; sépalos verde pálido lustroso, con manchas purpúreas en el ápice, oblongos, anchamente agudos, 25 mm de largo; pétalos verde-blanquecino, translúcidos, desiguales, dos de ellos 40 mm de largo, el tercero más corto.

Ecología: Páramo, ambiente muy húmedo. 2700-3300 m snm.

Distribución: CO (endémica), VE: zu (sierra de Perijá, frontera Venezuela-Colombia).

Material examinado: ZULIA: sierra de Perijá, serranía de los Motilones y de Valledupar, 2700-3300 m snm, 20-23/7/1974, C. Wood & P. Berry 87 (holótipo: US, isótipo: MO, VEN).

Puya trianae Baker, *Hand. Bromel.* 124. 1889.

Nombre común: Piñuela, Pitón.

Terrestre o litófito, cuando en flor 1,5 a 2 m de alto. *Hojas* de 25 a 27 cm de largo; láminas angostamente triangulares, 2,4-3 cm de ancho hacia la base; haz verde lustroso, marrón en el tercio superior, el envés con indumento lepidoto grisáceo, las espinas 4 mm de largo. Escapo erecto, 1-1,7 m de largo. *Inflorescencia* simple, capitada, 15 a 30 cm de largo, con el ápice redondeado; brácteas florales similares a las brácteas superiores del escapo, parcialmente recurvadas, color marrón-claro. *Flores* algo curvadas en anthesis; pedicelos muy cortos; sépalos elípticos, agudos o acuminados, 20 a 25 mm de largo; pétalos verde claro a crema.

Ecología: En turberas y pajonales de páramo. 3100-4050 m snm.

Distribución: CO, EC, VE: me, (páramo Las Coloradas, páramo de Los Conejos), ta (El Zumbador, El Portachuelo, Almorzadero).

Material examinado: MÉRIDA: páramo de Los Conejos, 3750-4050 m snm, 28/10/1972, L. Ruiz-Terán 8000 (MERF). TÁCHIRA: páramo El Zumbador, 3200 m snm, 3/2007, G. Morillo s/n (MER).

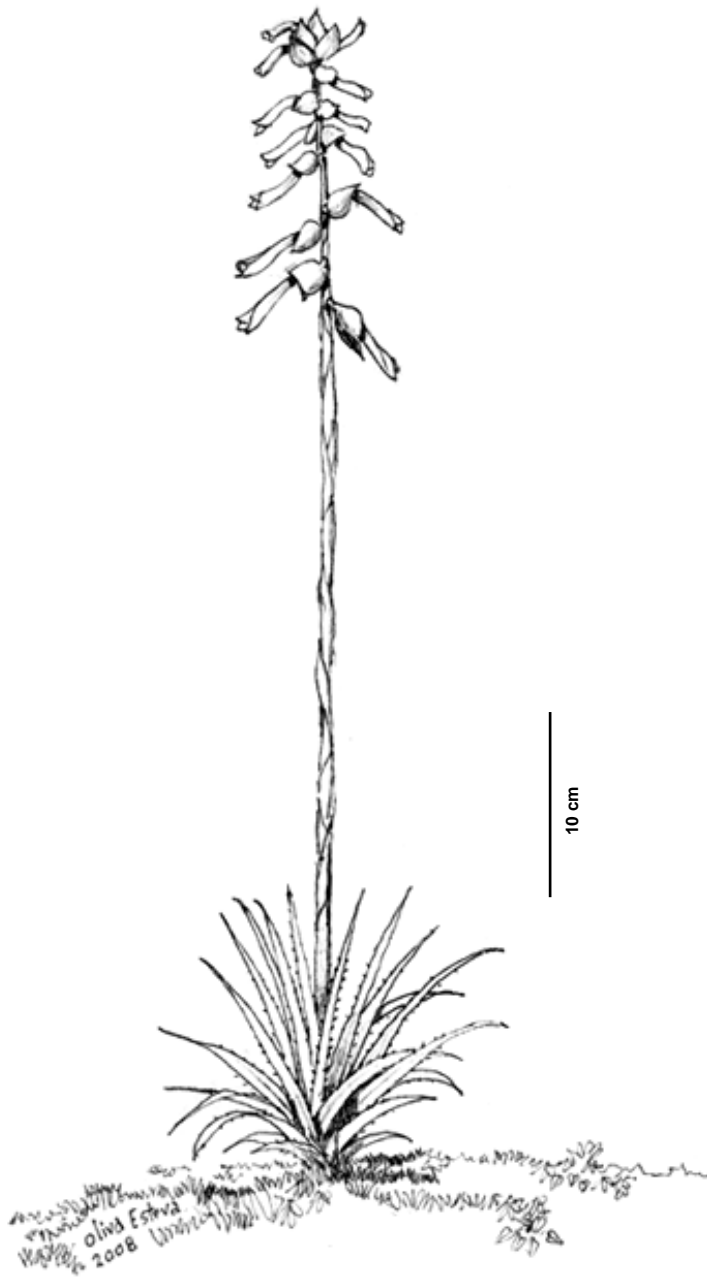


Fig. 6. *Puya silvae-baccae*. Hábito con inflorescencia (basado en Wood & Berry 87)

Puya venezolana L.B.Sm., Phytologia 7(1): 3. 1959.

Litófito, cuando en flor 0,6-0,7 m de altura. *Hojas* 25-30 cm de largo; láminas angostamente triangular-oblongas, acuminado-atenuadas, 1,2-1,5 cm de ancho; por arriba glabras, verdes en la zona basal y pardo-anaranjadas en la mitad apical, con una densa capa de escamas azulosas en el envés; márgenes serrulados con espinas castañas o amarillentas, antrorsas, extendidas o retrorsas, por lo general 4-6 mm de largo. Escapo erecto o curvado. *Inflorescencia* generalmente curvado-colgante, simple, cilíndrica, más gruesa que el escapo, 18-30 cm de largo; brácteas florales erectas o reflexas, anchamente ovadas, verde-amarillentas o purpúreas, acuminadas. *Flores* erectas en antesis, sobre pedicelos 7 mm de largo; sépalos angostamente lanceolados, subagudos, 18 mm de largo; pétalos color azul o violeta, más de 30 mm de largo.

Ecología: Es poco frecuente en páramo abierto, sobre lajas y suelos pedregosos, generalmente en pendientes. 2500-3450 m snm.

Distribución: CO, VE: me (páramo de Gavidia, páramo de Quirorá-Chacantá, páramo de San José), ta (páramo El Zumbador), tr (páramos de Cabimbú, Guirigay).

Material examinado: MÉRIDA: páramo Gavidia, vía Alto Cristo, 3450 m snm, 19/8/1997, *C. Hornung, C. Tirado & J. Quevedo 204, 205* (MERC); páramo de Quirorá, 2500 m snm, 20/2/1970, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 44* (MERF); páramo de San José, 3000-3100 m snm, 8/5/1999, *I. Sodja 357* (MERC), 359 (MERC). **TRUJILLO:** páramo de Guirigay, 3200 m snm, 8/1958, *L. Aristeguieta 3538* (holótipo: US, isótipo: VEN); páramo de Cabimbú, 2800 m snm, 19/8/1988, *B. Briceño 2167* (MERC).

Géneros y especies de la subfamilia Tillandsioideae

Clave y descripción de los géneros

- 1a. Espigas con flores dispuestas en dos filas opuestas a lo largo del raquis, algunas veces secundas (unilaterales) o las ramas reducidas y con 1-2 flores; pétalos libres o levemente conglutinados (unidos) en la base, de colores diversos 2
- 1b. Espigas con las flores dispuestas en espiral; pétalos conglutinados connados, blancos o amarillos *Guzmania*
- 2a. Pétalos con apéndices generalmente laminares o escumiformes en la base interna 3
- 2b. Pétalos sin apéndices en la base interna 4
- 3a. Base de los pétalos con apéndices liguliformes; lóbulos del estigma extendidos, cubiertos de papilas *Vriesea*

- 3b. Base de los pétalos con apéndices digitados, con 1-5-lóbulos; lóbulos del estigma con forma de taza, sin papilas *Werauhia*
- 4a. Sépalos simétricos o casi simétricos, generalmente más anchos en la mitad basal, mayores de 15 mm de largo; estilo generalmente mucho más largo que el ovario; pétalos color morado, morado-lila, morado-rojizo o azul con márgenes blancos *Tillandsia*
- 4b. Sépalos asimétricos y más anchos en la mitad apical, generalmente menores de 15 mm de largo; estilo subsésil o corto y grueso, más corto que el ovario; pétalos color amarillo o blanco *Racinaea*

Guzmania Ruiz & Pav.

Epífitas, rara vez terrestres. *Hojas* con márgenes enteros; láminas generalmente ligulado-oblongas. Escapo central. *Inflorescencias* con flores hermafroditas, polísticas, dispuestas en varios planos a lo largo del raquis o de las ramas. *Flores* hermafroditas, sésiles o corto-pediceladas; sépalos libres o parcialmente connados; pétalos blancos o amarillentos, apretadamente dispuestos pero no connados, sin apéndices basales; ovario súpero. *Fruto* una cápsula septicida. *Semillas* con apéndices basales plumosos rectos de color pardo.

Constituido por aproximadamente 203 especies (Luther 2006), de las cuales 28 se han documentado para el país y de ellas nueve para los Andes. De acuerdo con el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Holst & Vivas 2008), cinco especies se pueden encontrar en páramos y/o subpáramos andinos.

Racinaea M.A.Spencer & L.B.Sm.

Epífitas, a veces terrestres o litófitas. *Hojas* con márgenes enteros; láminas liguladas o triangulares. Escapo central, diferenciado. *Inflorescencia* simple o compuesta, las ramas con las flores dispuestas dísticamente. *Flores* sésiles o subsésiles; sépalos asimétricos, libres o casi libres, más anchos hacia el ápice y no mayores de 12 (-15) mm de largo; pétalos pequeños, más cortos o un poco más largos que los sépalos, blancos o amarillos; pistilo incluido. *Fruto* una cápsula septicida. *Semillas* erectas, con apéndices basales plumosos.

Género neotropical, integrado por 59 especies (Luther 2006), 10 en Venezuela, tres de ellas presentes en subpáramos y/o páramos del país. Grupo segregado de *Tillandsia* L. por Spencer & Smith (1993), originalmente descrito bajo *Tillandsia* sección Pseudo-catopsis André (Bromel. Andr. 62, 66. 1889).

Tillandsia L.

Epífitas, rara vez terrestres. *Hojas* con márgenes enteros; láminas liguladas, triangulares o lineares. Escapo central o axilar, generalmente bien diferenciado. *Inflorescencias* en espigas con flores dísticamente dispuestas, a veces

reducidas a una espiga polística o a una sola flor. *Flores* sésiles o corto pediceladas; sépalos generalmente simétricos; pétalos libres, sin apéndices, generalmente rosados, rojos, azules, lila o morados, algunas veces blancos o amarillos; ovario súpero. *Fruto* una cápsula septicida. *Semillas* erectas, angostamente cilíndricas o fusiformes, con apéndices pubescentes basales.

Es el género de Bromeliaceae más diverso en el neotrópico (590 especies, Luther 2006), con cerca de 50 especies en Venezuela, de las cuales 33 especies se han reportado para los Andes. De acuerdo con la presente investigación, ocho especies alcanzan los páramos venezolanos, sin embargo, de acuerdo al Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Holst & Vivas 2008), al menos otras dos especies, *T. stipitata* L.B.Sm. y *T. usneoides* (L.) L., deben encontrarse en vegetación de páramo o subpáramo. Las mismas no se describen ni se incluyen en la clave por no disponer de muestras representativas.

Tillandsia es un género extremadamente variable a nivel morfológico y ecológico, y es tratado por varios autores como un grupo artificial, junto o separado de *Racinaea* M.A.Spencer & L.B.Sm. Algunas de sus especies pueden ser confundidas con especies de *Vriesea* Lindley o de *Guzmania* Ruiz & Pav.

Vriesea Lindley

Epífitas, rara vez terrestres o litófitas. *Hojas* dispuestas en roseta; láminas liguladas hasta angosto-trianguulares, con márgenes enteros, sin espinas. Escapo central, alargado, erecto o curvado-colgante. *Inflorescencias* variadas, simples o compuestas, paniculadas, capituliformes o subcilíndricas, generalmente constituidas por espigas con flores dispuestas dísticamente, rara vez polísticas. *Flores* la mayoría cortamente pediceladas; sépalos libres o connados; pétalos libres, blancos, verdosos, amarillos o rosado-púrpura, con apéndices laminares, liguliformes en la base interna; ovario súpero o casi súpero, estigma con tres lóbulos extendidos, cubiertos de papilas. *Fruto* una cápsula septicida. *Semillas* con apéndice basal plumoso.

Género integrado por unas 280 especies (270 según Royal Botanic Gardens, Kew: World Checklist Series), 32 de ellas en Venezuela, de las cuales 11 se encuentran en los Andes, y de ellas cuatro llegan hasta los subpáramos y páramos.

Werauhia J.R.Grant

Epífitas. *Hojas* dispuestas en roseta; láminas liguladas hasta linear-trianguulares, enteras, sin espinas marginales. Escapo erecto o curvado. *Inflorescencias* terminales, erectas o curvado-decumbentes, simples o compuestas, racemosas, paniculadas o capituliformes; espigas diversas, con flores dísticas o dispuestas a un solo lado. *Flores* zigomorfas, cortamente pediceladas; sépalos libres y simétricos; pétalos ligulados, generalmente blancos, verdosos o amarillos, con apéndices digitados (con 1 a 5 lóbulos) dispuestos en la base interna; ovario súpero, estigma

con tres lóbulos apicales con forma de taza y sin papilas. *Fruto* una cápsula septicida. *Semillas* con un apéndice basal plumoso.

Género integrado por 97 especies (Royal Botanic Gardens, Kew: World Checklist Series), con cuatro especies para Venezuela, de las cuales una ha sido coleccionada en subpáramos y páramos bajos del estado Mérida.

Clave de las especies de la subfamilia Tillandsioideae

- 1a. Láminas foliares triangulares, angosto-triangulares, lanceolado-triangulares, generalmente acuminadas o atenuadas, rara vez agudas; las externas de la roseta frecuentemente erectas o curvado-erectas, a veces curvado-extendidas 2
- 1b. Láminas foliares oblongas, lanceolado-oblongas u oblongo-espatuladas, obtusas, redondeadas o agudas, a veces apiculadas o acuminadas; al menos las externas de la roseta generalmente curvado-extendidas 9
- 2a. Láminas foliares agudas o acuminadas, tempranamente glabras por el envés; inflorescencia erecta, densamente cilíndrica, bipinnada; brácteas primarias color morado-rojizo oscuro; las flores en fascículos 3-floros; sépalos connados en la mitad basal; pétalos blancos, fuertemente aglutinados (pero no connados) en la base *Guzmania confinis*
- 2b. Láminas foliares acuminadas o corta- a largamente atenuadas, con frecuencia con denso indumento de escamas grisáceas, pardas o marrones por el envés; inflorescencia generalmente curvada y colgante o curvado-extendida (generalmente erecta en *Tillandsia turneri* y *T. confinis*); las flores dispuestas en espigas dísticas (a veces 3-floras pero los entrenudos definidos); sépalos libres o cortamente connados; pétalos morados, rosados, verdes, amarillos o blancos, generalmente libres 3
- 3a. Láminas foliares color gris, gris-verdoso, gris-naranja o marrón-grisáceo en al menos una cara, más frecuentemente por el envés; conspicuamente manchadas de morado-púrpura en *Tillandsia confinis*; sépalos simétricos o casi simétricos; estilo más largo que el ovario 4
- 3b. Láminas foliares por lo general verdes, verdes con manchas pardas o rosadas, o verdes con tintes rosados, gris-lila o rosado-grisáceo, a veces morado-lila; sépalos asimétricos, con la mitad superior más ancha, a veces retusos; estilo más corto que el ovario 7
- 4a. Escapo erecto; inflorescencias erectas o erecto-flexuosas; pétalos sin apéndices en la base 5
- 4b. Escapo generalmente curvado; inflorescencias curvado-colgantes; pétalos con apéndices laminares en la base interna 6
- 5a. Láminas foliares color gris o gris-plateado por el envés (debido al indumento); espigas 4-6 cm de largo; brácteas florales ovadas . . . *Tillandsia turneri*
- 5b. Láminas foliares verde claro, con manchas o zonas color morado-rojizo o morado oscuro; espigas 6-10 cm de largo; brácteas florales oblongo-lanceoladas *Tillandsia confinis*

- 6a. Escapo curvado y oculto por la roseta, 5-10 cm de largo; inflorescencia con 1-3 espigas; brácteas florales 25-35 mm de largo; pétalos amarillo-verdoso, 35 mm de largo *Vriesea incurva*
- 6b. Escapo inicialmente erecto, luego curvado, 30-40 cm de largo, generalmente más largo que las hojas; inflorescencia con 5-7 espigas; brácteas florales 40-60 mm de largo; pétalos verdes, 40 mm de largo *Vriesea robusta*
- 7a. Láminas foliares erectas, al menos en la mitad basal; espigas 3-12-floras; sépalos obtuso-redondeados, 9-12 mm de largo; pétalos blancos o amarillos, 9-15 mm de largo, sin apéndices 8
- 7b. Láminas foliares curvado-extendidas; espigas 3- (5-) floras; sépalos retusos, 14-16 mm de largo; pétalos blancos, 18 mm de largo, su base interna con apéndices escamosos *Werauhia cowellii*
- 8a. Hojas con vainas visiblemente nervadas, láminas 0,5-1,2 cm de ancho en la base; inflorescencias simples; brácteas florales casi ocultando las flores; pétalos blancos *Racinaea semanii*
- 8b. Hojas con vainas no nervadas a simple vista, láminas generalmente 3-5 cm de ancho en la base; inflorescencias bipinnadas; brácteas florales más cortas que las flores; pétalos amarillos *Racinaea tetrantha*
- 9a. Hojas externas de la roseta erectas, al menos en 1/3 basal, formando un ángulo generalmente mayor de 45° respecto a la horizontal, por lo cual la roseta es frecuentemente embudiforme o estrechamente crateriforme 10
- 9b. Hojas externas de la roseta arqueadas, extendido-curvadas, con el tercio basal de la lámina formando un ángulo generalmente mayor de 45° con respecto a la horizontal, y con frecuencia formando una roseta crateriforme 12
- 10a. Vainas foliares ventricosas, abultadas; láminas foliares verde-grisáceo, erectas, con frecuencia con los márgenes involutos; inflorescencia tripinnada, a veces bipinnada en la base; sépalos asimétricos; pétalos blancos; estilo igual o más corto que el ovario *Racinaea riocreuxii*
- 10b. Vainas foliares convexas, pero no ventricosas; láminas foliares erecto-curvadas, al menos las externas de la roseta no verticales, sus márgenes planos o levemente incurvos; inflorescencias bipinnadas; sépalos simétricos o casi simétricos; pétalos morados hasta lila; estilo más largo que el ovario 11
- 11a. Láminas foliares color verde-azuloso, con frecuencia con manchas color rojo-púrpura hasta marrón-negruzco, glabras a la vista por la haz; escapo e inflorescencia curvado-colgantes, subcilíndricas; brácteas del escapo anaranjadas o anaranjado-rojizo; brácteas primarias rosado-salmón, rojas o anaranjadas, las inferiores iguales o más largas que las espigas; espigas sésiles *Tillandsia compacta*
- 11b. Láminas foliares color verde claro o verde-amarillento, generalmente con manchas color rojizo, pardo a morado-negruzco; la haz con variable densidad de indumento blanco-grisáceo en los márgenes o en la mitad basal; escapo e inflorescencia erectas o levemente curvadas, pero no colgantes; brácteas del escapo verdes con zonas rojas o púrpura-negruzco; brácteas pri-

- marías verdes con base roja o púrpura-negrucza, siempre más cortas que las espigas; espigas estipitadas *Tillandsia franciscoi*
- 12a. Escapo curvado o arqueado-extendido, por lo general la inflorescencia colgante 13
- 12b. Escapo erecto, a veces algo curvado o flexuoso, pero la inflorescencia no colgante 15
- 13a. Escapos axilares, numerosos en la misma planta; inflorescencia constituida por una sola espiga terminal; flores dispuestas dísticamente; pétalos morado lila *Tillandsia complanata*
- 13b. Escapo central, uno en cada planta; inflorescencia constituida por 8 a 15 espigas, generalmente dispuestas en varios planos a lo largo del raquis; flores subdísticas o subdigitadas; pétalos morado lila, rosados o blancos 14
- 14a. Láminas foliares membranáceas a delgadamente subcoriáceas, color verde claro o verde con tintes rosados (rojo-púrpura en plantas jóvenes creciendo a pleno sol); brácteas del escapo y brácteas primarias verde claro con tintes rosados, acuminadas o atenuadas; espigas 1-3-floras; pétalos morado-lila o rosados, sin apéndices basales *Tillandsia biflora*
- 14b. Láminas foliares subcoriáceas, color verde o verde con manchas rojas; brácteas del escapo rojas o rojas con márgenes y ápices verdes; brácteas primarias rojas o rojo-naranja, apiculadas; espigas 3-5-floras; pétalos blancos, con apéndices basales dentados *Werauhia cowellii*
- 15a. Inflorescencia bipinnada a tetrapinnada; espigas estipitadas, más largas que las brácteas primarias, con flores dispuestas dísticamente; pétalos azules a morado-lila 16
- 15b. Inflorescencia subcilíndrica; espigas sésiles o subsésiles, generalmente ocultas por las brácteas primarias, con flores fasciculadas; pétalos blancos o amarillos 18
- 16a. Láminas foliares por lo general verdes con manchas purpúreas a púrpura-negruczo; inflorescencias bipinnadas o con 2-3 espigas secundas; brácteas del escapo marginal o apicalmente purpúreas o púrpura-negruczo; sépalos 38-42 mm de largo *Tillandsia franciscoi*
- 16b. Láminas foliares verdes o purpúreas; inflorescencias generalmente tri- o tetrapinnadas; brácteas del escapo rojas o purpúreas; sépalos 10-20 mm de largo 17
- 17a. Láminas foliares verdes o púrpura-rojizo; 25-35 cm de largo, con ápice acuminado-recurvado; escapo mucho más largo que el raquis primario de la inflorescencia; sépalos 10-11 mm de largo *Tillandsia tovarensis*
- 17b. Láminas foliares verdes, 50-75 cm de largo, con ápice agudo y generalmente extendido; escapo 1/3 de la longitud del raquis primario de la inflorescencia; sépalos 14-20 mm de largo *Tillandsia denudata*
- 18a. Láminas foliares por el envés rosadas o con manchas rosado-rojizas; brác-

- teas del escapo foliosas, las apicales con láminas que superan la base de la inflorescencia; sépalos anchamente elípticos, 18-21 mm de largo; pétalos 22-23 mm de largo *Guzmania squarrosa*
- 18 b. Láminas foliares por el envés verdes con indumento lepidoto marrón; bráctees del escapo subfoliosas, las superiores alcanzando la base de la inflorescencia; sépalos oblongos, 23 mm de largo; pétalos 40-50 mm de largo *Guzmania lychnis*

Guzmania confinis L.B.Sm., Fieldiana, Bot. 28: 143, fig. 22a, b. 1951. (Fig. 7b)

Terrestre, cuando en flor 0,5-0,6 m alto. *Hojas* 20-30 cm de largo; láminas angostamente ligulado-trianguulares, 2-4 cm de ancho, margen revuelto en la mitad apical, ápice agudo. Escapo erecto, 25 a 30 cm de largo. *Inflorescencia* bipinnada, densamente cilíndrica, 15-16 cm de largo. *Flores* sésiles; sépalos oblongos, 10 mm de largo; pétalos blancos, 20 mm de largo.

Ecología: Sobre suelos calcáreos, entre rocas y piedras expuestas a pleno sol. 2150-3500 m snm.

Distribución: CO, VE: ta (páramo de Tamá), zu.

Material examinado: TÁCHIRA: páramo de Tamá, 3000-3200 m snm, 20-23/5/1967, *J. Steyermark, G.C.K. Dunsterville & E. Dunsterville 98648* (MER, VEN); extremo NO del páramo de Tamá, 2800 m snm, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 8943* (MERF); entre la cueva El Descanso y el Mirador, vertiente septentrional del páramo de Tamá, 2700-3000 m snm, 29/7/1975, *L. Ruiz-Terán, M. López-Figueiras & D. Griffin 12566* (MERF).

Guzmania lychnis L.B.Sm., Phytologia 4: 363, pl. 3, figs. 3-5. 1953.

Terrestre, cuando en flor 0,9-1 m de alto. *Hojas* 40-60 cm de largo; láminas agudas, hasta 4 cm de ancho. Escapo erecto o ascendente. *Inflorescencia* subcilíndrica, 20-25 cm de largo. *Flores* subsésiles; sépalos verde claro, 23 mm de largo; pétalos amarillos, 40-50 mm de largo.

Ecología: Bosque montano alto, subpáramo y páramo. 2200-3300 m snm.

Distribución: CO, EC, VE: ta (páramo de Tamá).

Material examinado: TÁCHIRA: bajo páramo de Tamá, 2750-2950 m snm, 20-23/ 5/1967, *J. Steyermark & G. Dunsterville & E. Dunsterville 98518* (VEN).

Guzmania squarrosa (Mez & Sodiro) L.B.Sm., J. Washington Acad. Sci. 43: 403. 1953. (Fig. 7a)

Thecophyllum squarrosum Mez et Sodiro, Bull. Herb. Boiss. 2, 4: 877. 1904.

Guzmania cryptantha L.B.Sm., Caldasia 5: 6, fig. 2. 1942.

Terrestre, cuando en flor 0,7-1 m de alto. *Hojas* 40-50 cm, raramente hasta 70 cm de largo; láminas 5-7 cm de ancho. Escapo erecto. *Inflorescencia* densa, su eje 15-30 cm de largo. *Flores* sésiles o subsésiles; sépalos 18-20 mm de largo, pétalos amarillos, 22-23 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo y alto, subpáramo y páramo. 500-3190 m snm.

Distribución: CO, EC, PE, VE: am, ar, bo, la, me (Las Coloradas, Las Piñuelas), po, ta, tr, zu.

Material examinado: MÉRIDA: páramo Las Coloradas, sector Los Aserruchos, 2-3 km después de El Portachuelo, 2900 m snm, 3/8/1970, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras* 468 (MERF); páramo Las Coloradas, 2700 m snm, 28/8/2007, *G. Morillo & J. Mucherino* s/n (MER); páramo de Chacantá, 2700-2900 m snm, 17/10/2003, *F. Oliva-Esteva & B. Briceño* 305 (MER).

Racinaea riocreuxii (André) M.A.Spencer & L.B.Sm., Phytologia 74(2): 156. 1993.

Tillandsia riocreuxii André, Enum. Bromel. 7. Dec. 13: 1888.

Tillandsia tristis Mez in C.DC., Monogr. Phan. 9: 762. 1896.

Epífita, cuando en flor 80-130 cm de alto. *Hojas* 30-50 cm de largo; láminas 2-4 cm de ancho, angostamente subtriangulares, el ápice agudo y frecuentemente recurvado. Escapo erecto. *Inflorescencia* laxamente bipinnada o tripinnada, angostamente piramidal-elipsoidal, 35-60 cm de largo. *Flores* subsésiles; sépalos oblongos, obtusos, 7-9 mm de largo; pétalos blancos, más largos que los sépalos.

Ecología: Bosque montano alto (nublado), subpáramo. 2500-2900 m snm.

Distribución: CO, EC, VE: ta (Tamá).

Material examinado: TÁCHIRA: debajo del páramo de Tamá, 2700-2900 m snm, 12/1993, *F. Oliva-Esteva & B. Manara* 241 (VEN).

Racinaea seemannii (Baker) M.A.Spencer & L.M.Sm., Phytologia 74(2): 157. 1993.

Guzmania seemannii Baker, Handb. Bromel. 153. 1889.

Tillandsia seemannii (Baker) Mez in C.DC., Monogr. Phan. 9: 737. 1896.



Fig. 7. Especies de *Guzmania*. **a.** *G. squarrosa*, hábito de la planta con inflorescencia (basada en planta bajo cultivo). **b.** *G. confinis*, hábito con inflorescencia (basada en fotografía de Francisco Oliva-Esteva).

Epífita, cuando en flor 10 a 30 cm de alto. *Hojas* 8 a 20 cm de largo; láminas triangulares o angostamente triangulares, 0,5 a 1,2 cm de ancho, márgenes rectos, ápice atenuado y curvado. Escapo curvado. *Inflorescencia* curvada, generalmente simple. *Flores* erectas; sépalos obovados, obtuso-redondeados, hasta 10 mm de largo; pétalos blancos, 12-15 mm de largo.

Ecología: Bosque montano alto (nublado), subpáramo y páramo. 500-3500 m snm.

Distribución: CO, EC, PE, BO, VE: me (La Aguada), ta (páramo de La Negra).

Material examinado: MÉRIDA: Parque Sierra Nevada, entre estación La Aguada y La Montaña, Teleférico de Mérida, 3500 m snm, 6/1983, *F. Oliva, H. Becerra & J. Bautista 174* (VEN); La Aguada, Parque Sierra Nevada, 3200-3450 m snm, 28/2/1990, *C. Tirado 200* (MERC); 3200-3450 m snm, 20/5/1990, *C. Tirado 286* (MERC); 3200-3450 m snm, 22/10/ 1996, *C. Tirado 908* (MERC). **TÁCHIRA:** páramo de La Negra, 2700 m snm, 3/2007, *G. Morillo s/n* (MER).

Racinaea tetrantha (Ruiz & Pav.) M.A.Spencer & L.B.Sm., *Phytologia* 74(2): 158. 1993. (Fig. 8)

Tillandsia tetrantha Ruiz & Pav., *Fl. Peruv.* 3: 39, pl. 265. 1802.

Epífita, cuando en flor por lo general 30 a 80 cm de alto. *Hojas* en su mayoría erectas; láminas 3-5 cm de ancho, angostamente lanceoladas o angostamente triangulares, ápice recurvado. Escapo central, erecto o ascendente. *Inflorescencia* generalmente péndula y bipinnada, rara vez corta y compacta. *Flores* divergentes del raquis; sépalos obovados u oblongos, 9-12 mm de largo; pétalos amarillos, 9-9,5 mm de largo.

Ecología: Generalmente epífita, en lugares soleados pero atmosféricamente húmedos. 1500-3800 m snm.

Distribución: CU, HA, RD, CR, CO, EC, PE, VE: ar, bo, df, la (páramo de Los Nepes), me, (páramo El Cupis, Pico Bolívar-Pico Espejo, sierra del Norte (La Culata), mi, po, su, ta, tr, ya.

Material examinado: MÉRIDA: páramo de Cupís, Pozo Negro, 3000 m snm, 23/3/1967, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 3890* (MERF, VEN); páramo de San José, 2600-2990 m snm, 12/8/1970, *L. Ruiz-Terán 718* (MERF). **TÁCHIRA:** páramo de Tamá, entre Pico Banderas y El Mirador, 20/10/1978, *L. Ruiz-Terán, J. Luteyn & M. L. Luteyn 16053* (MERF).

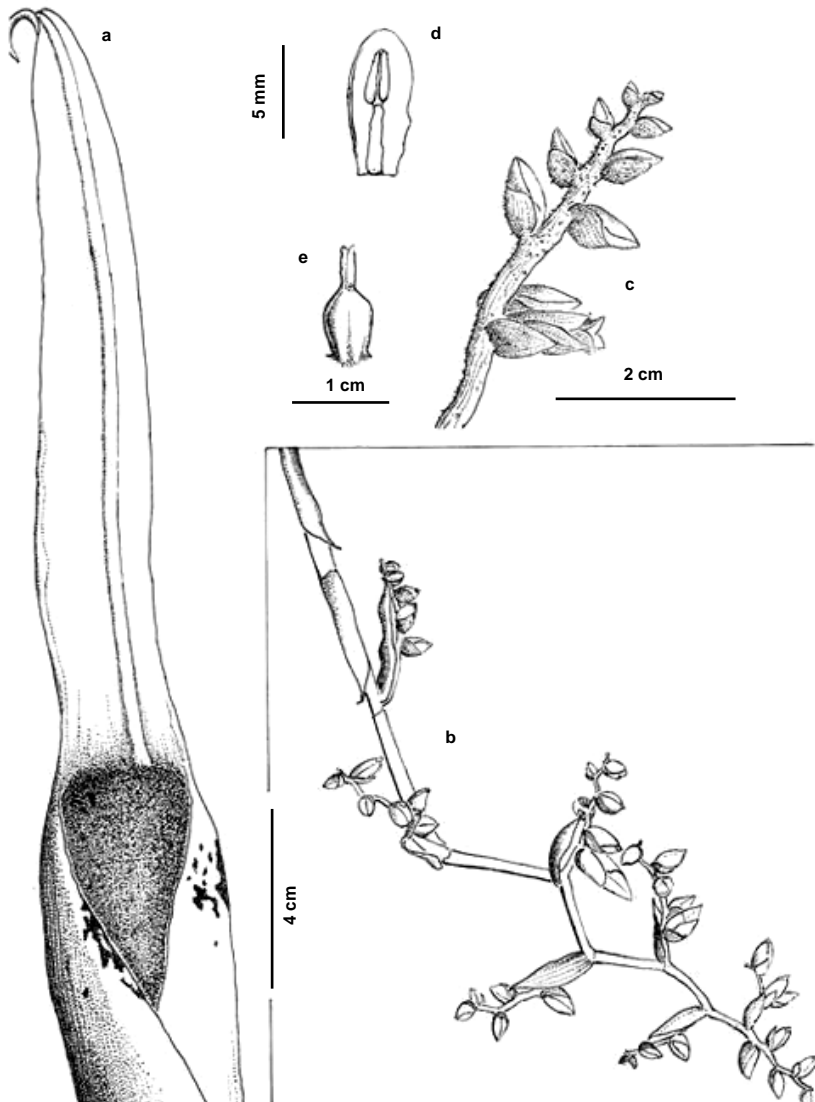


Fig. 8. *Racinaea tetrantha*. **a.** Vaina y lámmina foliar. **b.** Inflorescencia y parte del escapo. **c.** Espiga. **d.** Vista interna de pétalo y estambre. **e.** Pistilo (basada en planta bajo cultivo).

Tillandsia biflora Ruiz & Pav., Fl. Peruv. 3: 41, lam. 268, fig. b. 1802. (Fig. 9)

Diaphoranthema biflora (Ruiz & Pav.) Beer, Fam. Brom. 156. 1857.

Tillandsia tetrantha sensu Griseb., Nachr. Ges. Wiss. Goett. 1864: 18. 1865.

Epífita, 20 a 35 cm de alto. Hojas 10-15 cm de largo, con láminas verdes, rosado claro a rojizas, liguladas, agudas, 2-2,5 cm de ancho. Escapo curvado. *Inflorescencia* densamente bipinnada, o reducida a una espiga con flores dispuestas en espiral. *Flores* algo erectas; sépalos oblongos, obtusos o anchamente agudos, 12 a 15 mm de largo; pétalos color azul-púrpura.

Ecología: Bosque semicaducifolio, bosque montano bajo y alto, ocasionalmente sobre arbustos en los márgenes de subpáramos y páramos bajos. 1600-3000 m snm.

Distribución: N, CR, P, CO, EC, PE, BO, VE: an, ar, df, la, me (páramo de Chacantá-Quirorá), su, ta (páramo del Batallón; Páramo de Tamá), tr, zu.

Material examinado: **MÉRIDA:** páramo de Quirorá, 2850 m snm, 19/2/1970, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 10* (MERF). **TÁCHIRA:** páramo del Batallón, quebrada Ferruginea, 3300 m snm, *J. Cuatrecasas, L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 28404* (MERF).

Tillandsia compacta Griseb., Nachr. Konigl. Ges. Wiss. Georg-Augustus-Univ. 1864 (1): 18. 1865.

Tillandsia compacta Griseb. var. *intermedia* L.B. Sm., Phytologia 7: 3. 1959.

Epífita, 30 a 50 cm de alto. *Hojas* subcoriáceas, 35 a 40 cm de largo, la mayoría erectas o levemente curvadas; láminas liguladas, con ápice obtuso y apiculado, 3 a 4 cm de ancho. Escapo curvado. *Inflorescencia* curvado-colgante, pinnadamente ramificada, ramas simples, densamente agrupadas hacia el ápice. *Flores* subsésiles; sépalos lanceolados, 14 a 18 mm de largo; pétalos morados, 20 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo y montano alto (nublado), subpáramo, páramo. 1100-3000 m snm.

Distribución: CU, ES, EC, VE: am, ar, bo, df, fa, la (páramo El Jabón), me (páramo de Las Coloradas, páramo de San José, páramo de Quirorá-Chacantá), su, ta, tr (páramo Los Granates), zu.

Material examinado: **MÉRIDA:** páramo de Quirorá, límite bosque nublado, 3000-3200 m snm, 22/4/1971, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 1729* (MERF); páramo de San José, 65-66 km de Canaguá, 3000 m snm, 5/2/1994, *G.*



Fig. 9. *Tillandsia biflora*. **a.** Hábito e inflorescencia. **b.** Espiga (dibujo de Bruno Manara).

Morillo & G. Proctor 11268 (MERF). **TRUJILLO:** laguna Azul, páramo de Los Granates, 3350 m snm, *L. Ruiz-Terán* 6369 (MERF).

Tillandsia complanata Benth., Bot. Voy. Sulphur 173. 1846. (Fig. 10)

Tillandsia axillaris Griseb., Fl. Brit. W. I. 597. 1864.

Epífita, cuando en flor 0,3-0,4 m de alto. *Hojas* 30 a 40 cm de largo; láminas liguladas, abruptamente agudas a subobtusas, 3-5 cm de ancho, verdes, con frecuencia con manchas rojizas o pardas. Escapos numerosos, naciendo de las axilas foliares. *Inflorescencias* axilares, formadas por espigas simples, aplanadas, 4-24 floras. *Flores* sésiles; sépalos lanceolados, agudos, 10 a 15 mm de largo; pétalos azul-púrpura.

Ecología: Bosque montano semicaducifolio, bosque montano bajo y alto, nublado, subpáramo y páramos. 800-3500 m snm.

Distribución: CU, JA, CR, P, CO, EC, PE, BO, BR, VE: am, ar, bo, df, fa, la, mi, me (páramo de Las Coloradas, La Aguada, páramo de Mucuqui, páramo de Quirorá-Chacantá), mo, po, ta, tr, ya, zu.

Material examinado: MÉRIDA: municipio Sucre, páramo Quirorá, 3000-3200 m snm, 22/4/1971, *L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras* 1732 (MERF); páramo de Mucuqui, arriba de Pueblo Nuevo, 7/12/1952, *L. Bernardi* 212 (MER).

Tillandsia confinis L.B.Sm., Phytologia 4: 218, t. 2. 1953.

Tillandsia abysmophila L.B.Sm. & Steyerl., Ann. Missouri Bot. Gard. 73: 714. 1986.

Tillandsia subtropicalis L.B.Sm., Phytologia 8: 505. 1963.

Epífita, cuando en flor 30-70 cm de alto. *Hojas* erectas, 30-40 cm de largo; láminas angostamente triangulares, atenuadas, 2,5-3,5 cm de ancho. Escapo erecto. *Inflorescencia* laxamente bipinnada, 12-28 cm de largo. *Flores* sobre pedicelos 1 mm de largo; sépalos lineares, agudos, 17-22 mm de largo, los posteriores connados hasta la mitad, carinados; pétalos rosado o púrpura y blanco, 7 mm de largo.

Ecología: Bosque montano bajo y montano alto (nublado), subpáramo. 1000-2800 m snm.

Distribución: C, EC, PE, BO, BR, VE: am, zu (Perijá).

Material citado en la literatura: ZULIA: sierra de Perijá, 2800 m snm, 29/12/1950, Ginés 1984 (US, La Salle).

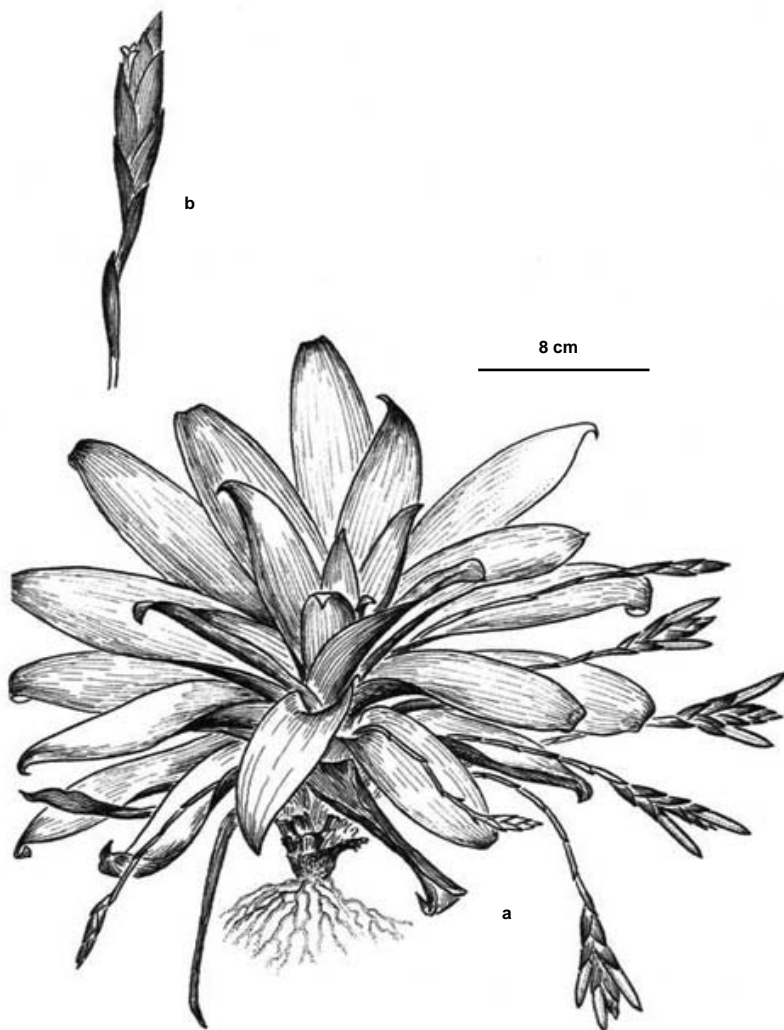


Fig. 10. *Tillandsia complanata*. **a.** Hábito con inflorescencias. **b.** Espiga (dibujo de Bruno Manara).

Tillandsia denudata André, Énum. Bromél. 8. 1888; Rev. Hort. 60: 568. 1888.

Terrestre o epífita, cuando en flor por lo general 1,5-2 (-3) m alto. *Hojas* la mayoría extendidas, 50-80 cm de largo; láminas verdes, liguladas, apicalmente agudas, 5-8 cm de ancho, con nervios surcados en la haz. Escapo erecto, cubierto por brácteas rojas. *Inflorescencia* angostamente piramidal, bipinnada o tripinnada, 2-3 veces más larga que el escapo; espigas colgantes, 4-27 cm de largo, 6-28 floras. *Flores* con sépalos casi libres, angostamente elípticos, obtusos, 14-19 mm de largo, fuertemente carinados; los pétalos azules o morado-violeta.

Ecología: Bosque montano bajo y montano alto, subpáramo, páramo. 2300-3000 m snm.

Distribución: C, EC, PE, VE: df, me, mi, ta (páramo de Tamá).

Material examinado: TÁCHIRA: páramo de Tamá, 5/1967, J. Steyermark, G. Dunsterville & E. Dunsterville 98727 (VEN).

Tillandsia franciscoi W.Till & J.R.Grant, J. Bromel. Soc. 53(5): 195-199, figs. 1-2. 2003 (publicada como *T. francisci*). (Fig. 11b)

Tillandsia clavigera Mez, sensu B. Holst in Berry, P., B. Holst & K. Yatskivych, Flora of the Venezuelan Guayana 3: 661. 1997.

Epífita o litófito, cuando en flor 1, 2 a 2,5 m de alto. *Hojas* variables; láminas 25 a 70 cm de largo, 6,5-10 cm de ancho, anchamente triangulares a subliguladas, angostándose gradualmente hasta formar un ápice agudo o acuminado, verdes y por lo general con manchas rojizas o púrpura-negruzco. Escapo erecto o levemente curvado, 100-120 cm de largo. *Inflorescencia* bipinnada, 80 a 120 cm de largo. *Flores* sésiles o cortamente pediceladas; sépalos ovado-lanceolados, 38-42 mm de largo; pétalos morado-lila, 42-46 mm de largo.

Ecología: Bosque semicaducifolio, bosque montano bajo (nublado), páramos. Más frecuente en los bosques semicaducifolios y nublados montanos. 500-3400 m snm.

Distribución: CO, VE: am, df, me (páramo Gavidia, Parque Nacional Sierra Nevada), ta (páramo La Negra).

Material examinado: MÉRIDA: Río Gavidia, 11 km from Mucuchies, on road toward páramo de Gavidia, 3400 m snm, 16/4/1999, J. Grant & F. Oliva-Esteva 99-03404 (NY, SEL). TÁCHIRA: páramo de La Negra, 3030 m snm, 9/2007, B. Briceño & J.C. Quevedo s/n (MER); páramo de La Negra, 3/2007, G. Morillo s/n (MER).

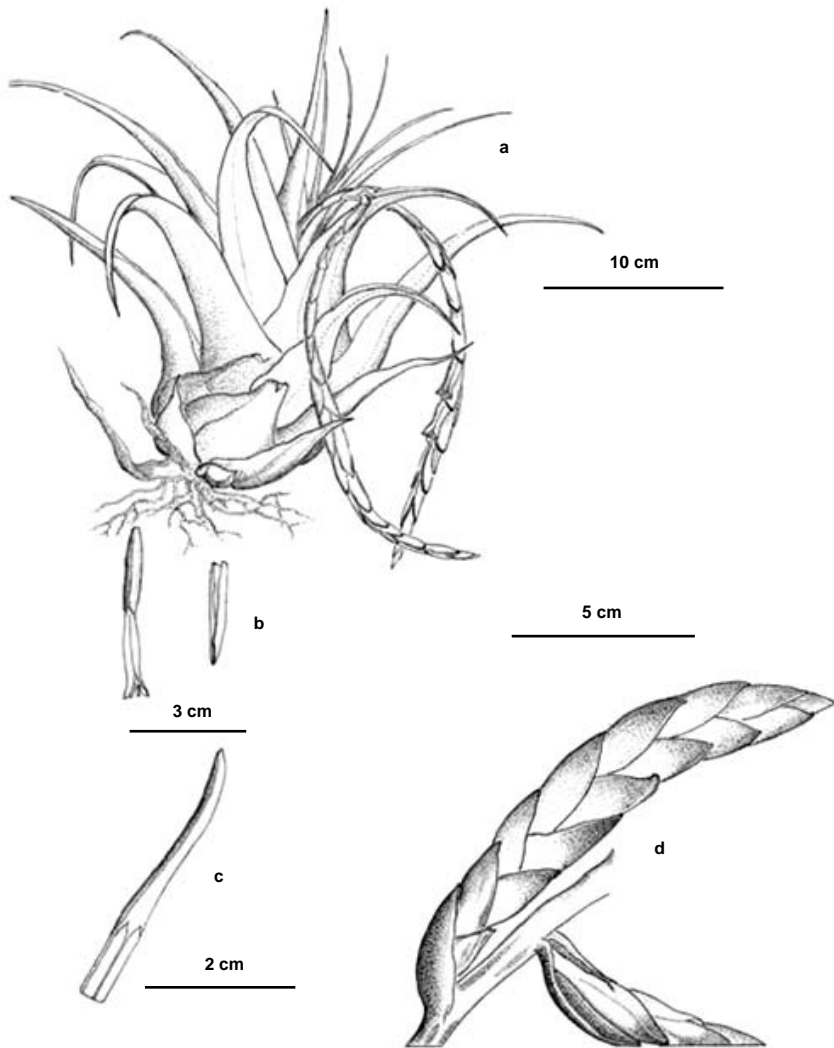


Fig. 11. *Vriesea incurva*. **a.** Hábito con inflorescencia. **b.** Flor y bráctea floral. **c.** Vista interna de un pétalo con apéndices basales (basadas en planta bajo cultivo). *Tillandsia franciscoi*. **d.** Vista lateral de una espiga (basada en planta bajo cultivo).

Es una especie variable en lo referente a porte, tamaño de hojas y escapo, y en el número y tamaño de las espigas. Posiblemente por su variabilidad, ha sido confundida inicialmente con *T. fendleri* Griseb. y posteriormente con *T. clavigera* Mez., este último, nombre con el cual fue incluida en el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Holst & Vivas 2008). La forma típica de *Tillandsia fendleri* se diferencia de *T. franciscoi*, entre otros caracteres, por tener láminas foliares generalmente no manchadas, relativamente más angostas, con sus ápices blandos, a veces revolutos, y con las caras cubiertas por densa capa de escamas blanco-grisáceas notables a simple vista. En *T. franciscoi* las brácteas del escapo y las brácteas florales presentan manchas rojizas o morado-negruzcas, y son glabras a simple vista, mientras que en *T. fendleri* estas brácteas son verde y rosado, con denso indumento blanco-grisáceo. *Tillandsia clavigera*, distribuida desde Colombia hasta Ecuador, se diferencia de *T. franciscoi*, entre otros caracteres, por presentar hábito más pequeño (1-1,5 m de alto), escapos mucho más cortos, espigas más cortas, por lo general con 7-8 flores (15-22 flores en *T. franciscoi*), brácteas florales 30 mm de largo (38-42 mm de largo en *T. franciscoi*), y pétalos 28-30 mm de largo (40-46 mm de largo en *T. franciscoi*).

Tillandsia towarensis Mez in C.DC., Monogr. Phan. 9: 769. 1896.

Tillandsia spiculosa Griseb., Nachr. Konigl. Ges. Wiss. Georg-Augustus-Univ. 1864: 17. 1865, en parte.

Epífita, a veces terrestre, cuando en flor 1,5 a 2,3 m de alto. *Hojas* en una roseta crateriforme; láminas 25 a 35 cm de largo, 5 a 6,5 (hasta 8) cm de ancho, liguladas, ápice acuminado, pero recurvado por lo que aparenta ser trunco o cóncavo. Escapo erecto. *Inflorescencia* tripinnada, 50 a 90 cm de largo, con 18 a 25 ramas cortas y reflejas. *Flores* subsésiles; sépalos elípticos, 10 a 11 mm de largo; pétalos color azul-oscuro a morado, 16-18 mm de largo.

Ecología: Típica del bosque montano bajo y montano alto (nublado) de la cordillera de La Costa y los Andes. 1500-3100 m snm.

Distribución: CO, EC, PE, VE: ar, ca, df, fa, la, me (páramo El Tambor; Parque Nacional Sierra Nevada), mo, ne, su, ta (páramo de La Negra), tr, ya, zu.

Material examinado: **MÉRIDA:** Parque Sierra Nevada, sendero a laguna El Suero, *L. Dorr & L. Barnett 5200* (PORT). **TÁCHIRA:** páramo de La Negra, 3000 m snm, 9/2007, *B. Briceño & J.C. Quevedo s/n* (MER).

Tillandsia turneri Baker, J. Bot. 26: 144. 1888.

Tillandsia cornuaulti André, Enum. Bromél. 8. Dec. 1888.

Tillandsia archeri L.B.Sm., Proc. Amer. Acad. Arts. 68: 147. 1933.

Epífita o litófito, cuando en flor 20-50 cm de alto. *Hojas* generalmente erectas, 20-50 cm de largo; láminas triangulares o angostamente triangulares, acuminadas o atenuadas, 1,5-4 cm de ancho, con escamas que le dan color verdigrisáceo en la haz, y gris-plateado en el envés (cara externa), a veces con tintes rojizos. Escapo erecto. *Inflorescencia* densamente bipinnada o por excepción simple. *Flores* subsésiles; sépalos 1,3-2 cm de largo, carinados; pétalos color rosado oscuro a morado.

Ecología: Bosque montano bajo y montano alto (nublado), subpáramo y páramo. 1800-3650 m snm.

Distribución: G, CO, GU, BR, VE: am, bo, la, ta (Tamá).

Material examinado: TÁCHIRA: páramo de Tamá, 3000 m snm, 5/1967, *J. Steyermark, G. Dunsterville & E. Dunsterville 98577* (VEN); bosque enano, sobre fila arriba de quebrada Las Copas, debajo de páramo de Judío, 2600-2630 m snm, 1/1968, *J. Steyermark, G. Dunsterville & E. Dunsterville 100872* (VEN).

Vriesea incurva (Griseb.) Read, *Phytologia* 16: 458. 1968. (Fig. 11)

Tillandsia incurva Griseb., *Nachr. Konigl. Ges. Wiss. Georg-Augustus-Univ.* 1864: 15. 1865.

Tillandsia dactylifera E.Morren ex Baker, *Handb. Bromel.* 181. 1889.

Epífita o litófito, cuando en flor 15 a 40 cm de alto. *Hojas* 15-30 cm de largo; láminas 12-20 cm de largo, 2-3 cm de ancho, verdes, ligulado-triangulares, largamente atenuadas. Escapo recurvado. *Inflorescencias* colgantes, simples o digitadas, con 2 a 5 espigas. *Flores* con pedicelos de 3 a 5 mm de largo; sépalos elípticos, ecarinados, 15 a 20 mm de largo; pétalos color amarillo claro, 35 mm de largo.

Ecología: Bosques montanos nublados, arbustales subparameros y páramos. 900-3450 m snm.

Distribución: JA, HA, RD, CR, P, CO, GUY, EC, BO, VE: am, ar, bo, df, fa, la, me (La Aguada, Parque Nacional Sierra Nevada), po, ta, zu.

Material examinado: MÉRIDA: Estación La Aguada, Parque Sierra Nevada, 3200-3450 m snm, 23/10/1996, *C. Tirado 903* (MERC).

Vriesea robusta (Griseb.) L.B.Sm., *Phytologia* 7: 4. 1959.

Tillandsia robusta Griseb., *Nachr. Konigl. Ges. Wiss.* 1864 (1): 15. 1865.

Vriesea chlorantha L.B.Sm., *Phytologia* 5: 286. 1955.

Epífita, cuando en flor cerca 1 m de alto. Hojas 20-35 cm de largo, cubierta con escamas apretadas, color verde-grisáceo; láminas angostamente triangulares, filiforme-atenuadas, 2,5-4,5 cm de ancho. Escapo erecto a curvado. *Inflorescencias* digitadas, por lo general con 1-3 espigas. *Flores* subsésiles. Sépalos verde-amarillentos, 18-22 mm de largo; pétalos verde claro, 40 mm de largo, con dos apéndices lineares en la base.

Ecología: Bosque montano bajo, montano alto (nublado), subpáramo y páramo. 1000-3000 m snm.

Distribución: C, EC, BO, VE: ar, df, me (páramo El Tambor), mi, ta (páramo Zumbador), tr.

Material examinado: MÉRIDA: subida hacia páramo El Tambor, 2635 m snm, 29/3/1998, C. Hornung, C. Tirado, C. Mendoza & J. Gaviria 248 (MERC).

Werauhia cowellii (Mez & Britton) J.R. Grant, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 91: 40. 1995. (Fig. 12)

Tillandsia cowellii Mez & Britton, Bull. Herb. Boissier, Ser. 2, 3(2): 225. 1903.

Vriesea cowellii (Mez & Britton) L.B.Sm., Phytologia 16: 80. 1968.

Epífita, cuando en flor 25 a 35 cm de alto. *Hojas* 20 a 25 cm de largo, láminas 1,8-2,5 cm de ancho, liguladas, redondeadas y apiculadas hasta acuminadas en el ápice, totalmente verdes o verdes con manchas rojas. Escapo generalmente curvado. *Inflorescencia* 12 a 20 cm de largo, bipinnada, subcilíndrica. *Flores* subsésiles; sépalos anchamente obovados, retusos, 14 a 16 mm de largo; pétalos oblongos, blancos, 18 mm de largo, con apéndices escamosos dentados.

Ecología: Bosques montanos nublados, en la cordillera de la Costa y en la sierra de San Luis; rara vez en selva montana en los márgenes de los páramos bajos de los pueblos del sur (estado Mérida). 1500-3200 m snm.

Distribución: isla de Saint Kitts (Antillas Menores), VE: ar, fa, la, me, (páramo San José; Páramo de Quirorá-Chacantá), ya.

Material examinado: MÉRIDA: páramo de San José, 3000 m snm, 5/11/1994, G. Morillo & G. Proctor 11294 (MERF); páramo de Quirorá, 3000-3200 m snm, 22/4/1971, L. Ruiz-Terán & M. López-Figueiras 1726 (MERF).



Fig. 12. *Werauhia cowellii*. Hábito con inflorescencia (basada en Morillo & Proctor 11294).

DISCUSIÓN

Como resultado de la presente investigación se encontró que ocho géneros y al menos 33 especies de Bromeliaceae se presentan frecuente u ocasionalmente dentro de la vegetación paramera y/o subparamera de los Andes venezolanos. Sin embargo, de acuerdo con la información geográfica y altitudinal suministrada en el Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela (Holst & Vivas 2008), cinco especies adicionales (dos de *Guzmania*, dos de *Tillandsia* y una de *Vriesea*) deberían encontrarse en el área bajo estudio. Las mismas no fueron incluidas en el presente trabajo por no disponerse de muestras representativas. De confirmarse la presencia de estas taxa en los páramos venezolanos, el número total de especies en la zona alcanzaría a 38, lo cual representaría aproximadamente 10% del total de especies de Bromeliaceae registradas para el país.

Dentro de las especies estudiadas, es de destacar el caso de *Tillandsia franciscoi*, nombre no citado por Holst & Vivas (2008), posiblemente por haber sido confundida con *T. fendleri* o con *T. clavigera*. La especie es tratada en el catálogo como *T. clavigera* (restringida a Colombia y Ecuador), pero se diferencia de ella por su porte, tamaño de las espigas, número de flores por espiga, y tamaño de brácteas florales y pétalos.

De los géneros registrados en la presente investigación sólo *Greigia* y *Puya* son típicos de alta montaña, con gran porcentaje de especies parameras, mientras que *Pitcairnia* y *Guzmania* son más bien propios de los bosques, con algunas de sus especies llegando ocasionalmente al ecotono selva-páramo. *Racinaea* y *Vriesea* son ecológicamente diversos, pero *Tillandsia* es el género con mayor riqueza específica dentro de la familia (590 especies; Luther 2006), y presenta una mayor diversidad morfológica y ecológica.

Los géneros más ricos en especies dentro del área considerada incluyen a *Tillandsia*, con ocho especies, *Puya* con siete, *Pitcairnia* con cinco, y *Greigia*, *Guzmania* y *Racinaea* con tres cada una.

Un análisis de la distribución espacial de las especies registradas muestra la existencia de al menos cinco patrones de distribución. Los principales son: I. Endémicas a Venezuela, siete especies. II. Distribución básicamente andina, 15 especies, seis de ellas restringidas a Venezuela y Colombia. III. Distribución básicamente neotropical, cuatro especies. IV. Distribuidas entre sur de Mesoamérica hasta Brasil-Bolivia, tres especies. V. Disyuntas, dos especies.

Dentro de estos patrones de distribución, en este trabajo se considera como el más interesante la disyunción de *Werauhia cowellii*, descrita originalmente de la isla de St. Kitts (Antillas menores), pero igualmente presente en los bosques nublados de la cordillera de la Costa y en los páramos de los pueblos del sur, estado Mérida.

Al comparar los datos de riqueza específica aquí presentados con los publicados para los páramos de Colombia (Rangel 2000), se observó que aunque en los páramos venezolanos se encuentra un número levemente superior de géneros (ocho en Venezuela, siete para Colombia), el número de especies en el área es sig-

nificativamente inferior. El número de especies de Bromeliaceae registradas para los páramos venezolanos (33) representa sólo un tercio de las especies de esta familia registrado para los páramos colombianos (97). Sin embargo, al comparar la extensión de las áreas de páramo entre los dos países, unos 4000 km² para Venezuela (Freire 1962), y cerca de 13 000 km² para Colombia (Rangel 2000), se evidencia que la riqueza específica de Bromeliaceae por unidad de área en los páramos de Venezuela es ligeramente mayor.

AGRADECIMIENTOS

A los administradores, investigadores y personal técnico de todas las instituciones y herbarios (MER, MERC, MERF y VEN) que muy amablemente colaboraron con la presente investigación. Al profesor Bruno Manara por su amabilidad al permitirnos la incorporación de algunas de sus ilustraciones. A los árbitros, que con sus detalladas revisiones y agudas observaciones contribuyeron a mejorar significativamente la versión original de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Bono, G. 1996. *Flora y Vegetación del estado Táchira, Venezuela*. Monografía 20. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino.
- Briceño, B. & G. Morillo. 2006. Catálogo de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II Monocotiledóneas (Liliópsida). *Acta Bot. Venez.* 29(1): 89-134.
- Freire, A. 1962. Mapa fisiográfico de Venezuela. In: *MOP, Atlas de Venezuela* (Servicio de Cartografía Nacional). Caracas.
- Gilmartin, A.J. 1972. *The Bromeliaceae of Ecuador*. Phanerogamarum Monographiae Tomo 5. Verlag von Cramer, Lehre.
- Holst, B. 1997. Bromeliaceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 3: Araliaceae–Cactaceae (Steyermark, J., P. Berry & B. Holst, eds.), pp. 548-676. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Holst, B. & Y. Vivas. 2008. Bromeliaceae. In: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (Hokche, O., P.E. Berry & O. Huber, eds.), pp. 695-712. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobias Lasser, Caracas, Venezuela.
- Hornung, C. & J. Gaviria. 1999a. Novedades para la flora del estado Mérida. 1. Nuevos registros de Bromeliaceae. *Plantula* 2(1): 87-101.
- Hornung, C. & J. Gaviria. 1999b. Clave y glosario ilustrado para la determinación de las Bromeliaceae del estado Mérida, Venezuela. *Plántula* 2(3): 119-140.
- Index Herbariorum en línea: <http://www.nybg.org/ih/index.html>.
- Luteyn, J.L. 1999. Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Mem. New York Bot. Gard.* 84: 1-278.

- Luther, H. 2006. An alphabetical list of bromeliad binomials. *Bromeliad Society Internacional*. Sarasota.
- Rangel, J.O. 2000. La región paramuna y franja aledaña en Colombia. In: *Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna* (Rangel, J., ed.), pp. 1-23. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Smith, L.B. 1957. The Bromeliaceae of Colombia. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 33: 1-311.
- Smith, L.B. 1971. Bromeliaceae. In: *Flora de Venezuela* (Lasser, T., ed.), 12(1): 1-361. Edición Especial del Instituto Botánico. Dirección General de Recursos Naturales Renovables. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas.
- Smith, L.B. & R.J. Down. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Fl. Neotrop.* 14(1): 1-660.
- Smith, L.B. & R.J. Down. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Fl. Neotrop.* 14(2): 661-1492.
- Smith, L.B. & R.J. Down. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Fl. Neotrop.* 14(3): 1493-2142.
- Till, W. & J. Grant. 2003. *Tillandsia francisci*, a large new species from the Andes of Venezuela and Colombia. *J. Bromel. Soc.* 53(5): 195-199.
- Utley, J.F. 1994. Bromeliaceae. In: *Flora Mesoamericana* (Davidse, G., S.M. Sousa & A.O. Chater, eds.), 6: 89-156. Edición Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Vareschi, V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes, Mérida.