

*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – Ein Vergleich mit *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* und anderen |  
*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren = *T. guatemalensis*) – A Comparison with *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* and Others



▲ Abb. 1 Holotypus von *Allardtia cyanea* – GUATEMALA. Ex Hort. Allardtiano Warszewicz, J. in Hort. Berol. s.n. (B)

Fig. 1 Holotype of *Allardtia cyanea* – GUATEMALA. Ex Hort. Allardtiano Warszewicz, J. in Hort. Berol. s.n. (B)



▲ Abb. 2 Lectotypus von *Tillandsia excelsa* – JAMAICA. Manchester, Purdie s.n. (K 000321758)

Fig. 2 Lectotype of *Tillandsia excelsa* – JAMAICA. Manchester, Purdie s.n. (K 000321758)

Eric J. Gouda & Reino Koopmans

## *Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – Ein Vergleich mit *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* und anderen

## *Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – A Comparison with *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* and Others

### Zusammenfassung

*Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*),<sup>1, 5, 50</sup> *T. excelsa*, *T. selleana* und *T. cauliflora* haben in der Vergangenheit zu viel Verwirrung und Falschbestimmungen geführt und werden miteinander verglichen und diskutiert. Mehrere Namen werden synonymisiert, und weitere, teilweise neue Synonyme von *T. cyanea* (= *T. guatemalensis*) werden aufgelistet (das sind *T. costaricana*, *T. werckleana*, *T. uyucensis* mit ihre *f. minor* und *T. marcalaensis*). Die Art wird illustriert, und es wird eine erweiterte Beschreibung gegeben. Identifizierte Exemplare werden aufgelistet, und es wird ein Lectotypus für *T. excelsa* bestimmt. [Anm.: Zur Verwendung der Taxanamen siehe Absatz vor „Taxonomie“ und die Fußnote auf S. 50].

Reino Koopmans sammelte Bromeliensamen und -exemplare aus dem Nationalpark Celaque, Dept. Lempira, Honduras, während einer Vegetationsinventur des höchsten Berges von Honduras im

### Abstract

*Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*),<sup>1, p. 50</sup> *T. excelsa*, *T. selleana* and *T. cauliflora* led to much confusion and misidentifications in the past and are compared with each other and discussed. Several names are synonymized, and additional, partly new synonyms of *T. cyanea* (= *T. guatemalensis*,) are listed (i.e., *T. costaricana*, *T. werckleana*, *T. uyucensis* with its *f. minor* and *T. marcalaensis*). The species is illustrated, and an emended description is given. Identified specimens are listed, and a lectotype for *T. excelsa* is designated. [Note: For the use of taxon names, see the paragraph before 'Taxonomy' and the footnote on p. 50].

Reino Koopmans collected Bromeliad seeds and specimens from National Park Celaque, Dept. Lempira, Honduras during a vegetation inventory of the highest mountain of Honduras, in 2013. The seeds were sown by Peter Bak in his nursery and when flowering, we



▲ Abb. 3 Holotypus von *Tillandsia costaricana* – COSTA RICA. Prov. Cartago: Cartago, Umgebung von Cartago, Höhenlage 1.200–1.400 m ü.d.M., 30. Juni 1900, K. Wercklé 16180 (holo B, MO Fotogr.)

Fig. 3 Holotype of *Tillandsia costaricana* – COSTA RICA. Prov. of Cartago: Cartago, environs de Cartago, alt. 1,200–1,400 m a.s.l., 30 June 1900, K. Wercklé 16180 (holo B, MO photogr.)



▲ Abb. 4 & 5 Lecto- und Isolectotypus von *Tillandsia werckleana* – COSTA RICA. Prov. Cartago: Cartago, Umgebung von Cartago, Höhenlage 1.200–1.600 m ü.d.M., 30. Juni 1900, K. Wercklé 16194 (lecto B, isolecto B, MO Fotogr.)

Fig. 4 & 5 Lecto- and isolectotype of *Tillandsia werckleana* – COSTA RICA. Prov. of Cartago: Cartago, environs de Cartago, alt. 1,200–1,600 m a.s.l., 30 June 1900, K. Wercklé 16194 (lecto B, isolecto B, MO photogr.)



▲ Abb. 6 Isotypus von *Tillandsia selleana* – HISPANIOLA, civ. HAITI. Massif de la Selle, Nouvelle Touraine, in laubwerfendem Wald, auf dem zweiten Kiefernberg am Weg nach Morne la Visite, Höhenlage 1.700 m ü.d.M., 27. August 1924, E.L. Ekman H1671 (holo B, iso GH, S, US)

Fig. 6 Isotype of *Tillandsia selleana* – HISPANIOLA, civ. HAITI. Massif de la Selle, Nouvelle Touraine, in deciduous forest, on the second pinehill on the path to Morne la Visite, alt. 1,700 m a.s.l., 27 August 1924, E.L. Ekman H1671 (holo B, iso GH, S, US)



▲ Abb. 7 Holotypus von *Tillandsia uyucensis* – HONDURAS. Dpto. Francisco Morazán: Montana Uyuca, km 25, Tegucigalpa–Zamorano, Höhenlage 1.800 m ü.d.M., 19. Juli 1964, A.J. Gilmartin 997 (lecto NY, isolecto US)

Fig. 7 Holotype of *Tillandsia uyucensis* – HONDURAS. Dpto. of Francisco Morazán: Montana Uyuca, km 25, Tegucigalpa–Zamorano, alt. 1,800 m a.s.l., 19 July 1964, A.J. Gilmartin 997 (lecto NY, isolecto US)



▲ Abb. 8 Holotypus von *Tillandsia uyucensis* f. *minor* – HONDURAS. Dpto. Francisco Morazán: Montana la tigre, Straße zur alten Goldmine bei San Juancito, Höhenlage 1.800 m ü.d.M., 13. Juli 1964, A.J. Gilmartin 969 (holo US)

Fig. 8 Holotype of *Tillandsia uyucensis* f. *minor* – HONDURAS. Dpto. of Francisco Morazán: Montana la tigre, road to old gold mine at San Juancito, alt. 1,800 m a.s.l., 13 July 1964, A.J. Gilmartin 969 (holo US)



*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – Ein Vergleich mit *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* und anderen |  
*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – A Comparison with *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* and Others

- Abb. 9 & 10 Holotypus von *Tillandsia marcalaensis* – HONDURAS. Dpto. La Paz: im NO bei Marcala, Höhenlage 1.600 m ü.d.M., degradiertes Bergwald mit *T. guatemalensis* und *T. standleyi*, Dezember 1989, W. Rauh 70961 (holo HEID)

Fig. 9 & 10 Holotype of *Tillandsia marcalaensis* – HONDURAS. Dpto. of La Paz: in the NE near Marcala, alt. 1,600 m a.s.l., degraded forest with *T. guatemalensis* and *T. standleyi*, December 1989, W. Rauh 70961 (holo HEID)



Jahr 2013. Die Samen wurden von Peter Bak in seiner Gärtnerei ausgesät und als sie blühten, bekamen wir Pflanzen zurück, um sie im Botanischen Garten Utrecht zu untersuchen. Es war klar, obwohl alle Samen von diesem Fundort stammten, dass es eine Menge Variation in Größe und Färbung zwischen den verschiedenen, von Reino aus verschiedenen Höhen gesammelten Nummern gab. Zu dieser Zeit identifizierte ich die Pflanzen als *Tillandsia guatemalensis* L.B.Sm. (Smith 1949: 281) unter Verwendung der letzten Bromeliaceae-Monographie von Smith & Downs (1977). Diese Identität wurde auch durch die vielen Bilder bestätigt, die von dieser Art im Internet sowie in der Literatur zu finden sind.

Dennoch war ich damit nicht zufrieden und hatte einige Probleme, sie von *Tillandsia excelsa* Griseb. (Grisebach 1864: 597) zu unterscheiden. Ich bekam wieder einige Pflanzen von Peter Bak, diesmal aus Panama. Ein Freund hatte Samen als „orange“ *T. leiboldiana* Schltdl. (Schlechtendal 1845: 414) gesammelt. Jetzt hatte ich mehr Zeit, um sie genauer zu untersuchen und die Literatur und die Typen beider Arten sowie die von *T. selleana* Harms (1929: 799), die als nahe verwandt mit *T. excelsa* gilt, zu überprüfen.

Der Name *Tillandsia guatemalensis*<sup>1,5,50</sup> (siehe Diskussion über die Verwendung dieses Namens später) kann sowohl in Unterschlüssel IX als auch XI von Smith & Downs (1977) gefunden werden, je nach gewählter Blattform (schmal dreieckig oder zungenförmig, was nicht immer offensichtlich ist). Die Blätter einiger unserer Pflanzen sind eher schmal dreieckig und führen zu Unterschlüssel IX. Im ersten Duplet der Schlüssel „Achsenzugewandte (hintere) Kelchblätter gekielt“ führt vorbei an 45. *T. excelsa* im Duplet 6, und der Name wird sonst nirgendwo im Schlüssel wiederholt. Alle unsere Pflanzen haben stumpf gekielte achsenzugewandte Kelchblätter, was in frischem Material deutlich zu sehen ist, aber vielleicht nicht so offensichtlich in Herbarmaterial. Das Zentrum der Kelchblätter ist im achsenzugewandten Paar stark verdickt, was sie vom achsenabgewandten unterscheidet. Dann kann man im Duplet 18 des Schlüssels zwischen Art 39. *T. guatemalensis* und 40. *T. selleana* wählen, und obwohl die Kelchblätter 10 mm oder länger sind, wäre die Wahl für *T. guatemalensis* aufgrund der Teilung der Zweige offensichtlich.

got plants back for the Utrecht Botanic Gardens to study. It was clear, although all seeds were from this locality, that there is a lot of variation in size and colouration between the different numbers collected by Reino from different elevations. At that time, I identified the plants as *Tillandsia guatemalensis* L.B.Sm. (Smith 1949: 281) using the last Bromeliaceae monograph by Smith & Downs (1977). This identity was also confirmed by the many pictures that can be found of this species on the internet as well as in literature.

Still, I was not happy with it and had some problems distinguishing it from *Tillandsia excelsa* Griseb. (Grisebach 1864: 597). Again, I got some plants from Peter Bak, but now from Panama. Seeds were collected as 'orange' *T. leiboldiana* Schltdl. (Schlechtendal 1845: 414) by a friend. Now, I had more time to look into it and check the literature and the types of both species as well as that of *T. selleana* Harms (1929: 799), which is considered close to *T. excelsa*.

The name *Tillandsia guatemalensis*<sup>1,p.50</sup> (see discussion about the use of this name later) can be found in both subkey IX and XI of Smith & Downs (1977), depending on the leaf shape chosen (narrowly triangular or ligulate, which is not always obvious). Leaves of some of our plants are more narrowly triangular and that leads you to subkey IX. In the first duplet of the key 'Adaxial (posterior) sepals carinate' leads you past species 45. *T. excelsa* in duplet 6, and the name is not repeated anywhere else in the key. All our plants have bluntly carinate adaxial sepals, which is clearly seen in fresh material, but maybe not that obvious in herbarium material. The center of the sepals is much thickened in the adaxial pair, that makes them different to the abaxial one. Then in duplet 18 of the key you can choose for species 39. *T. guatemalensis* and 40. *T. selleana* and although the sepals are 10 mm or longer, the choice for *T. guatemalensis* would be obvious because of the division of the branches.



▲ Abb. 11 Wuchsform von *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – Reino Koopmans SL 626 (Brom-L-Samenlistennummer) Honduras, Dept. Lempira, N.P Celaque (Belegexemplar in U, BG-Nr. 2016GR01269)

Fig. 11 Habit of *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – Reino Koopmans SL 626 (Brom-L seed list number) Honduras, Dept. Lempira, N.P Celaque (specimen at U, BG nr. 2016GR01269)



▲ Abb. 12 Blütenstand von *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – dasselbe Exemplar, die Ausfärbung der Hochblätter im Detail zeigend

Fig. 12 Inflorescence of *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – same specimen, showing the bract colouration in detail

Wenn die Pflanze zungenförmige Blätter hat (Abb. 6, 11 & 12), wird man im Unterschlüssel XI auf 45. *Tillandsia excelsa* stoßen, ohne dass es Fragen zu den Kelchblättern gibt. Die Unterteilung dieser beiden Schlüssel basierend auf der Blattform ist in vielen Fällen nicht sehr praktisch und führt häufig zu mehr Identifikationsproblemen, insbesondere bei Pflanzen mit breiteren, dreieckigen Blättern wie *T. mima* L.B.Sm. (Smith 1945: 244).

Aufgrund der großen Variation innerhalb einer Population wie der von Celaque kann man sowohl *Tillandsia guatemalensis* als auch *T. excelsa* sowie *T. selleana* identifizieren, wobei letztere nur eine kleinere Form von *T. guatemalensis* ist. Eine detaillierte Untersuchung der Typen der drei Arten, anderen Herbarmaterials und die Erfahrung mit lebenden Pflanzen ergaben, dass *T. excelsa* und *T. selleana* identisch sind und daher als Synonyme für *T. guatemalensis* betrachtet werden sollten. Der Typus von *T. guatemalensis*, Warszewicz in Hortus Berlin (cult.) s.n. (Bl) (Abb. 1), wirkt etwas eigenartig, da er nur einen Hauptzweig mit dem dazugehörigen Tragblatt und zwei unvollständige Blätter enthält. Er hat relativ lange, lanzettliche Ähren mit

When the plant has ligulate leaves (Fig. 6, 11 & 12), you will key out in subkey XI to 45. *Tillandsia excelsa* without any question about the sepals. The division of those two keys based on leaf blade form is not very practical in many cases and leads to more identification problems especially for plants with broader triangular-like leaves, like *T. mima* L.B.Sm. (Smith 1945: 244).

Because of the large variation within one population like that of Celaque, you can key out to *Tillandsia guatemalensis*, *T. excelsa* as well as to *T. selleana*, which is just a small form of *T. guatemalensis*. A detailed study of the types of the three species, other herbarium material, and the experience with the living plants, revealed that *T. excelsa* and *T. selleana* are conspecific and should be synonymized to *T. guatemalensis*. The type of *T. guatemalensis*, Warszewicz in Hortus Berlin (cult.) s.n. (Bl) (Fig. 1), looks a little bit odd, because it only contains one primary branch with a primary bract and two incomplete leaves. It has relatively long lanceolate spikes with up to 10 flowers, so probably the plant had a very large inflorescence. Study of the specimen on loan in detail showed that it is not different from other material I studied





bis zu 10 Blüten, daher hatte die Pflanze wahrscheinlich einen sehr großen Blütenstand. Eine detaillierte Untersuchung des ausgeliehenen Exemplars zeigte, dass es sich nicht von anderem von mir untersuchtem Material, das als diese Art identifiziert wurde, unterscheidet. Eine so große Anzahl von Blüten in einer Ähre und eine solche Ährenform kommen zwar nicht häufig vor, liegen aber innerhalb der Variationsbreite dieser Art. Der Typus von *T. excelsa* aus Jamaika, Purdie s.n. (K!), hingegen (Abb. 2), sieht aus wie das, was wir als eine gewöhnliche *T. guatemalensis* kennen. Das Typusexemplar von *T. selleana* aus Haiti, Ekman 1671 (GH!, S!, US!) (Abb. 6), scheint viel kleiner zu sein als eine typische *T. guatemalensis*, es gibt jedoch keine wesentlichen Unterschiede in den Merkmalen, um sie als separate Art oder sogar als Varietät einzustufen. Andere von Ekman gesammelte Exemplare, ebenfalls aus Haiti, Ekman 7330 (K!, S!, US!), sind viel größer und haben stärker verzweigte Blütenstände, daher handelt es sich bei den Typusexemplaren nur um kleinere Individuen. Übrigens ist das Typusexemplar (Abb. 7) von *Tillandsia uyucensis* Gilmartin (Gilmartin 1965: 23) ähnlich groß wie der Typus von *T. selleana* mit einer hauptsächlich einmal verzweigten Infloreszenz und wird von Smith & Downs (1977) als Synonym von *T. guatemalensis* betrachtet. Gilmartin beschrieb auch eine Varietät *minor*, von der das Typusexemplar (Abb. 8) wie eine Pflanze mit schlecht entwickeltem Blütenstand aussieht. Die Typusexemplare von *T. costaricana* Mez & Wercklé (Mez 1903: 143) (Abb. 3), *T. werckleana* Mez (Mez 1903: 144) (Abb. 4 & 5) und *T. marcalaensis* Rauh & E.Gross (Rauh & Gross 1991: 22) (Abb. 9 & 10) zeigen nach Vergleich, dass diese Taxa auch konspezifisch mit *T. guatemalensis* sind.

*Tillandsia cauliflora* Mez & Wercklé (1905: 100; Typus: Costa Rica: Prov. Cartago, Paraíso, Navarro, Alt.1400 m., 1904. Wercklé 68 (B!, GH photogr., Fragment)) könnte auch mit *T. guatemalensis* konspezifisch sein. Der Typus ist ein verarmtes Exemplar, das nur wenige Ähren enthält. Die Deckblätter scheinen etwas länger (3 cm vs. 1–2,7 cm) und deut-

▲ Abb. 13 Blüte von *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – dasselbe Exemplar, man beachte die gekielte Spitze der unteren Deckblätter

Fig. 13 Flower of *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) – same specimen, note the carinate apex of the lower floral bracts

identified as this species. That many flowers in a spike and such spike form are not seen very much though, but fit within the variation of the species. The type of *T. excelsa* from Jamaica, Purdie s.n. (K!) (Fig. 2) on the other hand, looks like what we know as a common looking *T. guatemalensis*. The type specimen of *T. selleana* from Haiti, Ekman 1671 (GH!, S!, US!) (Fig. 6), seems to be much smaller than a regular *T. guatemalensis*, however there are no hard differences in characteristics to keep this apart or even change the status to variety level. Other specimens collected by Ekman also from Haiti, Ekman 7330 (K!, S!, US!) are much larger and have more branched inflorescences, so the type specimens are just smaller individuals. By the way, the type specimen (Fig. 7) of *Tillandsia uyucensis* Gilmartin (Gilmartin 1965: 23) is of similar size of the type of *T. selleana* with a mainly once-branched inflorescence and considered a synonym of *T. guatemalensis* by Smith & Downs (1977) and Gilmartin also described a var. *minor* from which the type specimen (Fig. 8) looks like a plant with badly developed inflorescence. The type specimens of *T. costaricana* Mez & Wercklé (Mez 1903: 143) (Fig. 3), *T. werckleana* Mez (Mez 1903: 144) (Figs. 4 & 5) and *T. marcalaensis* Rauh & E.Gross (Rauh & Gross 1991: 22) (Figs. 9 & 10) show after comparison that these taxa are also conspecific with *T. guatemalensis*.

*Tillandsia cauliflora* Mez & Wercklé (1905: 100; type: Costa Rica: Prov. Cartago, Paraíso, Navarro, alt.1400 m., 1904, Wercklé 68 (B!, GH photogr., fragment)) could also be conspecific with *T. guatemalensis*. The type is a depauperate specimen, including only a few spikes. Floral bracts seem to be slightly longer (3 cm vs. 1–2.7 cm) and more distinctly carinate and the sepals seem to be longer, too (22 mm vs.

licher gekielt zu sein und die Kelchblätter scheinen auch länger zu sein (22 mm vs. 9–17 mm). Weitere Untersuchungen sind erforderlich, da ich nur das Typusbild untersucht habe und die Beschreibung wahrscheinlich nicht sehr genau ist. Mehrere erwähnte Messungen stehen im Widerspruch zum Typusexemplar, wie z.B. die Blattlänge und die Blattbreite, die in der Beschreibung viel länger und breiter sind. Andererseits gibt es eine Menge Variationen in der Länge der Deckblätter bei *T. guatemalensis*, gelegentlich sind die unteren Deckblätter viel länger als die anderen, und mehrere Exemplare dieser Art werden aus der Prov. Cartago identifiziert, was es wahrscheinlicher macht, dass sie konspezifisch sind.

Die Royal Botanic Gardens Kew (K) haben zwei vollständige Exemplare *Purdie s.n.*, Barcodes K 000321758 und K 000321759, die ursprünglich aus dem Herbarium Hookerianum stammen und als Typus von *Tillandsia excelsa* gekennzeichnet sind. Besonders weil beide „sine numero“ (s.n.) Exemplare sind, die ursprünglich nicht als Typus gekennzeichnet waren, ist es wichtig, eines als Lectotypus auszuwählen. Das Exemplar K000321759 hat ein Blatt auf dem Bogen, das nicht zur Art gehört und was bereits 1983 von Walter Till annotiert wurde, daher ist das andere Exemplar besser geeignet, als Typus zu dienen.

In der taxonomischen Überarbeitung der Bromeliaceae-Unterfamilie Tillandsioideae von Barfuss et al. (2016) wurde die Verwendung des Namens *Tillandsia guatemalensis* diskutiert: „Das Epitheton ‚cyanea‘ unter *Tillandsia* müsste für *T. cyanea* (A. Dietr.) É. Morren (Morren 1879) [= *Allardtia cyanea* A. Dietr., *Platystachys cyanea* (A. Dietr.) K. Koch] verwendet werden, was seinen späteren Ersatznamen *T. guatemalensis* L.B. Sm. (Smith 28. Dezember 1949: 281) illegitim machen würde. Um weitere Verwirrung zu vermeiden, ist ein Vorschlag an das Komitee für Spermatophyta zur Erhaltung von *T. guatemalensis* gegen *T. cyanea* in Vorbereitung.“ Dies liegt daran, dass Koch (1867) den Namen *Tillandsia cyanea* Linden (nom. nud.) nicht akzeptierte und daher das Epitheton ‚cyanea‘ unter *Tillandsia* im Jahr 1879 gemäß dem Botanischen Code (ICN) noch verfügbar war. Dies bedeutet, dass der korrekte Name für diese Art *Tillandsia cyanea* ist, solange der Name *T. guatemalensis* nicht konserviert wurde.<sup>1,5,50</sup>

9–17 mm). More study is needed because I have only examined the type image and probably the description is not very accurate. Several measurements mentioned are in conflict with the type specimen, like leaf length and leaf blade and width, which are much longer and wider as in the description. On the other hand, there is a lot of variation in floral bract length in *T. guatemalensis*, occasionally the lower floral bracts are much longer than the others, and several specimens of this species are identified from Prov. Cartago which makes it more likely that it is conspecific.

The Royal Botanic Gardens Kew (K) has two full specimens *Purdie s.n.*, barcodes K 000321758 and K 000321759 originally from Herbarium Hookerianum, marked as the type of *Tillandsia excelsa*. Especially because both are ‘sine numero’ (s.n.) specimens, originally not marked as the type, it is important to choose one as the lectotype. Specimen K000321759 has a leaf on the sheet not belonging to the species, already annotated by Walter Till in 1983, so the other specimen is more suitable to serve as the type.

In the taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae by Barfuss et al. (2016) the use of the name *Tillandsia guatemalensis* was discussed: ‘The epithet ‘cyanea’ under *Tillandsia* would have to be used for *T. cyanea* (A. Dietr.) É. Morren [= *Allardtia cyanea* A. Dietr., *Platystachys cyanea* (A. Dietr.) K. Koch] (Morren 1879), which would make illegitimate its later replacement name *T. guatemalensis* L.B. Sm. (Smith 28 Dec 1949: 281). In order not to create further confusion, a proposal to the Committee for Spermatophyta to conserve *T. guatemalensis* against *T. cyanea* is in progress.’ This is because Koch (1867) did not accept the name *Tillandsia cyanea* Linden (nom. nud.) and therefore the epithet ‘cyanea’ was still available under *Tillandsia* in 1879, following the botanical code (ICN). This means that the correct name for this species to be used is *Tillandsia cyanea*, as long as the name *T. guatemalensis* has not been conserved.<sup>1,5,50</sup>

## Taxonomie | Taxonomy

***Tillandsia cyanea*** (A.Dietr.) É.Morren, Belgique Hort. 29: 297 (1879), non *Tillandsia* (*Phytarrhiza*) *cyanea* L.B. Sm., Contr. U.S. Natl. Herb. 29: 489 (20 Jun 1951), nom. illeg., nec *Tillandsia cyanea* Linden ex K. Koch (4 May 1867: 140), nom. inval.

**Basionym** | **Basionym:** *Allardtia cyanea* A.Dietr., Allg. Gartenz. 20: 242 (1852).

**Typus** | **Type:** GUATEMALA. Ex hort. Allardtiano Warszewicz, J. in hort. Berol. s.n., A. Dietrich ded. (it) (B!) [Abb. | Fig. 1].

### Homotypische Synonyme | Homotypic synonyms:

≡ *Platystachys cyanea* (A.Dietr.) K.Koch & Sello, Ind. Sem. Hort. Berol. 1854 (App.): 11 (1855).

≡ *Tillandsia guatemalensis* L.B.Sm., Contrib. U.S. Herb. 29(11): 281 (1949), nom. nov. superfl.

### Heterotypische Synonyme | Heterotypic synonyms:

= *Tillandsia excelsa* Griseb., Fl. Brit. W. Ind. 597 (1864), **syn. nov.**—**Lectotype (designated here):** JAMAICA. Manchester, *Purdie s.n.* (lecto K 000321758!, isolecto K 000321759, HAL, P, PH) [Abb. | Fig. 2].  
= *Tillandsia columnaris* É.Morren ex Baker, Handb. Bromel. 208 (1889), nom. in syn.  
= *Tillandsia costaricana* Mez & Wercklé ex Mez, Bull. Herb. Boissier ser. 2, 3: 143 (1903), **syn. nov.**—**Type:** COSTA RICA. Prov. of Cartago:

Cartago, environs de Cartago, alt. 1200–1400 m a.s.l., 30 June 1900, K. Wercklé 16180 (holo B!, MO fotogr.) [Abb. | Fig. 3].

= *Tillandsia werckleana* Mez, Bull. Herb. Boissier ser. 2, 3: 144 (1903), **syn. nov.**—**Type:** COSTA RICA. Prov. of Cartago: Cartago, environs de Cartago, alt. 1.200–1.600 m a.s.l., 30 June 1900, K. Wercklé 16194 (lecto B!, isolecto B!, MO fotogr.) [Abb. | Fig. 4 & 5].

= *Tillandsia selleana* Harms, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem, Appendix 10: 799 (1929), **syn. nov.**—**Type:** HISPANIOLA, civ. HAITI. Massif de la Selle, Nouvelle Touraine, in deciduous forest, on the second pinehill on the path to Morne la Visite, alt. 1.700 m a.s.l., 27 August 1924, E.L. Ekman H1671 (holo B, iso GHI, SI, US!) [Abb. | Fig. 6].

= *Tillandsia uyucensis* Gilmartin, Ceiba 11(2): 23 (1965).—**Type:** HONDURAS. Dpto. of Francisco Morazán: Montana Uyuca, km. 25, Tegucigalpa - Zamorano, alt. 1.800 m a.s.l., 19 July 1964, A.J. Gilmartin 997 (lecto NY!, isolecto US!) [Abb. | Fig. 7].

= *Tillandsia uyucensis* f. *minor* Gilmartin, Ceiba 11: 23 (1965).—**Type:** HONDURAS. Dpto. of Francisco Morazán: Montana la tigre, road to old gold mine at San Juancito, alt. 1.800 m a.s.l., 13 July 1964, A.J. Gilmartin 969 (holo US!) [Abb. | Fig. 8].

= *Tillandsia marcalaensis* Rauh & E.Gross, Trop. Subtrop. Pflanzenw. 79: 22. (1991), **syn. nov.**—**Type:** HONDURAS. Dpto. of La Paz: near Marcal, degraded forest with *T. guatemalensis* and *T. standleyi*, alt. 1.600 m a.s.l., December 1989, W. Rauh 70961 (holo HEID 607712!, 607713!) [Abb. | Fig. 9 & 10].

## Beschreibung

**Pflanzen** stamlos, blühend 25–150 cm hoch.

**Blätter** dicht rosettig angeordnet, 30–45 cm lang, schwach fein punktiert schuppenhaarig, grün, manchmal mit roten oder violetten Tönen durchzogen oder markiert;

**Blattscheiden** auffällig, elliptisch oder eiförmig, 8 cm breit, dicht braun fein punktiert schuppenhaarig;

**Blattspreiten** zungenförmig, schmal zugespitzt oder fast stumpf, rinnig an der Basis bis nahezu flach zur Spitze hin, 3–4 cm breit, dünn im trockenen Zustand, nahezu kahl, (blaugrün-)grün, oft rötlich gefärbt achsenabgewandt in der Nähe der Basis.

**Blütenstand** (inkl. Blütenstandsstiel) üppig zusammengesetzt, einmal oder zweifach verzweigt, wobei die meisten Zweige außer den oberen verzweigt sind;

**Blütenstandsstiel** aufrecht, kräftig, kürzer oder länger als die Blätter, kahl;

**Hochblätter des Blütenstandsstiels** dicht dachziegelartig überlappend, blattartig mit divergierenden bis ausgebreiteten Blättern;

**Blüentragender Teil des Blütenstands** (17–)22–33(–80) cm lang, schmal subpyramidenförmig oder zylindrisch;

**Blütenstandsachse** (Hauptachse) kahl, kantig, leuchtend orange-rot, zum Scheitel hin oft gebogen;

**Primärtragblätter** die unteren lanzettlich mit ausgebreiteten blattförmigen bis spitz zulaufenden grünen Blättern, oft deutlich länger als die achselständigen Zweige, der oft orange-rote, umhüllende Teil umfasst die Basis der Zweige, die oberen breit oval, oft orange-rot, aber gelegentlich grün, viel kürzer, überragen jedoch die blütenlose Basis der Zweige bis zur Hälfte der Ähre;

**Primäräste** kurz gestielt, 2–4,5 cm voneinander entfernt, auseinanderlaufend bis ausgebreitet, 7–10(–15) cm lang, die unteren oft mit 3–4 Ähren;

**Primäraststiele** mit einem (oder zwei) doppelt gekielten Vorblatt (-blättern) an der Basis;

**Primärastachsen** in den größeren unteren Zweigen sichtbar, gebogen, stumpf gekantet, mit Rillen oder Furchen im trockenen Zustand, kahl;

**Ähren** elliptisch oder lanzettlich, spitz, dicht, (4–)6–8-blütig, abgeflacht, 3–6 cm lang, 1–1,3 cm breit;

**Ährenstiele** kurz oder fast nicht vorhanden, mit einem doppelt gekielten Vorblatt knapp oberhalb der Basis;

**Ährenachse** gebogen, in der Nähe der Blüten ausgehöhlt, im trockenen Zustand flügelig doppelt gekielt, kahl;

**Deckblätter** aufrecht, dachziegelartig überlappend, aber so schmal, dass die Achse sichtbar ist, (1–)1,4–2,2(–2,7) cm lang, elliptisch-oval, leicht gerundet oder stumpf und zugespitzt, leicht über den Kelchblättern hinausragend, etwa zweieinhalbmal so lang wie die Internodien, wobei die unteren oft länger sind und etwa fünfmal so lang wie die Internodien, konvex und leicht oder kaum gekielt am Scheitel (untere), lederartig mit hyalinen Rändern, gleichmäßig oder zum Scheitel hin genervt, fast kahl oder unauffällig fein punktiert schuppenhaarig an den oberen Rändern, blassgrün bis orange-rot in der oberen Hälfte.

**Blüten** der Ährenachse nahezu anliegend, 25–30 mm lang;

**Blütenboden** (inkl. Blütenstiel) kurz, 2 × 2,5 mm, doppelt gekielt;

**Kelchblätter** elliptisch bis oval-lanzettlich, breit stumpf oder gerundet (oder undeutlich zugespitzt), 10–15(–17) mm lang, 5,5 mm breit, im zentralen Bereich dünn lederartig, genervt (achsenzugewandt und im getrockneten Zustand), fast kahl, die achsenzugewandten Kelchblätter stumpf gekielt (verdicktes Zentrum), kurz (1,5 mm) verwachsen, das achsenzugewandte Kelchblatt teilweise frei;

## Description

**Plants** stemless, flowering 25–150 cm high.

**Leaves** densely rosulate, 30–45 cm long, obscurely punctulate lepidote, green, sometimes suffused or marked with red or purple;

**Leaf sheaths** conspicuous, elliptic or ovate, 8 cm broad, densely brown punctulate lepidote;

**Leaf blade** ligulate, narrowly acuminate or subacute, canalliculate at the base to nearly flat toward the apex, 3–4 cm wide, thin when dry, subglabrous, (glaucous-)green, often tinged reddish abaxially near the base.

**Inflorescence** (incl. peduncle) ample compound, once or twice branched, with most of the branches divided except the upper ones;

**Peduncle** erect, stout, shorter than or exceeding the leaves, glabrous;

**Peduncle bracts** densely imbricate, foliaceous with divergent to spreading blades;

**Floriferous part of the inflorescence** (17–)22–33(–80) cm long, narrowly sub-pyramidal or cylindrical;

**Rachis of the inflorescence** (main axis) glabrous, angled, bright orange-red, often flexuous toward apex;

**Primary bracts** the lower ones lanceolate with spreading ligulate to attenuate green blades, often much exceeding the axillary branches, the often orange-red sheathing part clasping the base of the branches, the upper broadly ovate, often orange red but occasionally green, much shorter but exceeding the flowerless base of the branches up to reaching half way the spike;

**Primary branches** short stipitate, 2–4.5 cm apart, divergent to spreading, 7–10(–15) cm long, the lower often of 3–4 spikes;

**Stipes of primary branches** with one (or two) bicarinate prophyll(s) at the base;

**Rachis of primary branches** exposed in the larger lower branches, flexuous, bluntly angled, with furrows or grooves when dry, glabrous;

**Spikes** elliptic or lanceolate, acute, sub-dense, (4–)6–8-flowered, complanate, 3–6 cm long, 1–1.3 cm wide;

**Stipes of spikes** short or nearly none, with a bicarinate prophyll just above the base;

**Rachis of spikes** flexuous, excavate near the flowers, alate-bicarinate when dry, glabrous;

**Floral bracts** erect, imbricate but so narrow as to expose the rachis, (1–)1.4–2.2(–2.7) cm long, elliptic-ovate, sub-rounded or obtuse and apiculate, slightly exceeding the sepals, about two and a half times as long as the internodes but the lower often longer and about five times longer as the internodes, convex and slightly if at all carinate at the apex (lower ones), coriaceous with hyaline margins, even or nerved toward the apex, subglabrous or inconspicuously punctulate lepidote at upper margins, pale green to orange-red in upper half.

**Flowers** subcontiguous to the rachis of the spikes, 25–30 mm long;

**Receptacle** (incl. pedicel) short 2 × 2.5 mm, bicarinate;

**Sepals** elliptic to ovate-lanceolate, broad obtuse or rounded (or indistinctly apiculate), 10–15(–17) mm long, 5.5 mm wide, thin coriaceous in center base, nerved (adaxially and when dry), subglabrous, the adaxial ones bluntly carinate (thickened center), short (1.5 mm) connate, adaxial one sub-free;



**Kronblätter** lanzettlich bis linear, stumpf oder gerundet, (15–)18–27 × 4,5–5 mm, überragen die Staubblätter und den Fruchtknoten, blass violett in der oberen Hälfte, gesprenkelt an den Rändern und manchmal mit weißen Rändern, bilden eine röhrenförmige Krone außer an der Spitze, am breitesten in der Mitte;

**Staubblätter** nahezu gleich lang, 20–23 mm;

**Staubfäden** schmal riemenförmig, weiß, im unteren Teil sich windend, etwas dicker oberhalb;

**Staubbeutel** 2,8 mm, white, beim Trocknen blassbraun werdend, nahe an der Basis befestigt, an der Basis zweilappig, am Scheitel zugespitzt;

**Pollen** cremefarben;

**Stempel** nur geringfügig über die Staubblätter hinausragend, ca. 23 mm;

**Fruchtknoten** fast birnenförmig, sich von der Nähe der Basis zum distalen Ende verjüngend, leicht in den Griffel verengt, grün;

**Griffel** schlank, weiß bis blassgrün;

**Narbe** violett, oft mit grünen Rändern, vom zusammengefaltet-spiraligen Typ, papillös;

**Samenanlagen** nicht gesehen.

**Kapsel** schlank-oval bis zylindrisch, 10–30 mm lang, deutlich kurz geschnäbelt, außen hell mattbraun, innen glänzend schwärzlichbraun.

**Samen** spindelförmig, dunkelbraun, ca. 3 mm lang und 0,5 mm breit, chalazaler Anhang fadenförmig, 1 mm lang, Pseudopappus sehr blass bräunlich, ca. 7 mm lang, mikropylares Ende braun, sehr kurz zylindrisch.

**Petals** lanceolate to linear, obtuse or rounded, (15–)18–27 × 4.5–5 mm, exceeding the stamens and pistil, pale violet in upper half, speckled toward the margins and sometimes with white margins, forming a tubular corolla except the apex, the widest in the center;

**Stamens** sub-equally 20–23 mm long;

**Filaments** slenderly strap-shaped, white, twinning in the lower half, slightly thicker above;

**Anthers** 2.8 mm, white, pale brown when dry, sub-basifixed, bilobed at the base, apiculate at apex;

**Pollen** cream coloured;

**Pistil** just exceeding the stamens, c. 23 mm;

**Ovary** sub-pyriform, tapering from near the base to distal end, slightly contracted into the style, green;

**Style** slender, white to pale green;

**Stigma** violet, often with green margins, of the conduplicate-spiral type, papillose;

**Ovules** not seen.

**Capsule** slenderly ovoidal to cylindric, 10–30 mm long, distinctly short-beaked, light dull brown outside, shining blackish brown inside.

**Seeds** fusiform, dark brown, c. 3 mm long and 0.5 mm wide, chalazal appendage filiform, 1 mm long, pseudopappus very pale brownish, c. 7 mm long, micropylar end brown, very short cylindrical.

## Identifizierte Belegexemplare | Specimen vouchers identified

MEXICO. Dept. Chiapas: TAPILULA, Along road between Bochil and Pichucalco, at Desvio Pueblo Nuevo, at lookout site, 51.9 km E of Bochil, near Km 154, 3.4 km W of El Anexo, Alt.1860 m., 17°15'N 093°00'W, 22 Aug 1996. *Croat, T.B. 78614* (MO!); --, *Croat, T.B. 78616* (MO!); --, Pueblo Nuevo Solistahuacán, Along Highway 195 between Bochil and Pichucalco, 8 mi NW of Pueblo Nuevo Solistahuacán. On steep slopes below lookout, primary forest, Alt.1900 m., 17°12'36"N 092°57'36"W, 25 Jan 1979. *Croat, T.B. 46379* (MO!); --, Unión Juárez, On south slope of Volcán Tacaná, ca. 2 mi N of Colonia Toquian. Disturbed primary forest, Alt.1700 m., 15°04'48"N 092°03'36"W, 10 Feb 1979. *Croat, T.B. 47142* (MO!); --, Motozintla, Along road between Motozintla de Mendoza and Siltepec via El Porvenir; 11.5 mi NW of Motozintla. Disturbed forest on steep slope, Alt.1450 m., 15°26'24"N 092°19'12"W, 11 Feb 1979. *Croat, T.B. 47265* (MO!); --, SAN CRISTOBAL DE LAS CASAS, San Cristobal Municipal; km 14 carretera San Cristobal – Ocosingo., Alt. 2200 m., 16.74, -92.64, 04-04-1980. *García-Franco, J.G., J.I. Calzada, A. Vovides 230* (USF!, XAL); --, Vicinity of mirador el caminero, ca. 10 km s of rayon and 13 km n of Pueblo Nuevo Solistahuacán., Alt. 6200 ft.. Steep forest slopes with Podocarpus. 1992-07-28. *Utley, J. & K. Utley 8804* (USF!). EL SALVADOR. Dept. Santa Ana: Hda. Los Planes nördl. Metapan. Im Nebelwald.. 30-10-1950. *Rohweder, O. 319* (U!). CUBA: Oriente, Oriente: faralone [= farallones] de la perla, alt. About 2300 ft., Alt. 701 m.. epiphyte. 1911-02-14. *Shafer, j.a. 8768* (GH, NY!, U!, US); --, 1860. *Wright, C. 1517* (G-DC, GH, PI, PH, WU); --, Monte de la Prenda, Alt. 800 m.. 1889-04-

01. *Eggers 5764* (P!); --, Santiago de Cuba, Sierra Maestra, Loma del Gato. Dec. 1920. *Clément, Frere 533* (NY!). JAMAICA. Par. Clarendon: Leicesterfield, Upper Clarendon, Alt.550 m.. Growing on rose-apple tree. 01-03-1910. *Harris, W.H. 10847* (NY!); --, Par. Saint Andrew, Saint Andrew mountains, Mount Dakin, Alt.300 m., 19-05-1892. *Harris, W.H. in Herb. Jam. 5149* (B, G, GH, NY!). HONDURAS. Dept. Comayagua: Siguatopeque, near El Rincón, about 10 miles w of Siguatopeque., Alt.1400 m., 14°34'26"N 087°40'20"W, 1936-07-24. *Yuncker, T.G. et al. 6088* (GH, MO, U!); --, Dept. Lempira, N.P. Celaque, Alt.1920 m, on south slope. 23-7-2012. *Koopmans, R. 12* (L!, TEFH); --, Gallo trail., Alt.1970 m., 14.5523, -88.64972, 26-7-2012. *Koopmans, R. 17* (L!, TEFH, WU!); --, Alt.2200 m., 14.546, -88.655, 1-8-2012. *Koopmans, R. 25* (L!, TEFH); --, 05-2013. *R.Koopmans SL 626* (U!). COSTA RICA. Prov. Cartago: Forêts de Tuis., Alt.650 m.. nov. 1897. *Tonduz, A. 11375* (B!, MO); --, forested valley of valley of Rio Turrialba, 1 km N of Colinblanco. 1974-08-05. *Maas P.J.M. 1142* (U!); --, Prov. San José: between San Jeronimo and Alto de la Palma., Alt. 1400 m.. Fence rows and remnant trees. 1983-06-15. *Utley, J. 7125* (MO, USF!); --, 5.4 km s of Higuito in Altos de Tablazo., Alt.6000 ft., Remnant slopes and pastures. 1983-07-27. *Utley, J. & K. Utley 7171* (USF!); --, Dept. Chiriquí: Vicinity of Fortuna dam. Along trail near Río Hornito, Alt. ca. 1100 m., ca. 08°45'N 082°15'W, 1986-08-09. *Mcpherson, G. 9907* (MO). PANAMA. Chiriquí prov.: No del campamento de Fortuna (hornito) sitio de presa., Alt. 1000 m., 1976-08-12. *Correa A., M.D., R. Dressler, C. Garibaldi 2284* (USF!).

<sup>1</sup> Redaktionelle Anmerkung | Editorial note: Die Verwendung des Namens *Tillandsia cyanea* basiert auf der korrekten Anwendung des Internationalen Codes der Nomenklatur für Algen, Pilze und Pflanzen (ICN), ungeachtet einer möglichen und angestrebten Konservierung des Namens *T. guatemalensis* durch das Komitee für Spermatophyten beim Internationalen Botanischen Kongress (IBC). Der taxonomische Standpunkt, die aufgelisteten Taxa unter *T. cyanea* zu synonymisieren, spiegelt die Meinung des Autors wieder und nicht notwendigerweise die der botanischen Gemeinschaft. | The use of the name *Tillandsia cyanea* is based on the correct application of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (ICN), regardless of a possible and desired conservation of the name *T. guatemalensis* by the Committee for Spermatophyta at the International Botanical Congress (IBC). The taxonomic position of synonymising the listed taxa under *T. cyanea* reflects the opinion of the author and not necessarily that of the botanic community.



*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – Ein Vergleich mit *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* und anderen |  
*Tillandsia cyanea* (A.Dietr.) É.Morren (= *T. guatemalensis*) – A Comparison with *T. excelsa*, *T. selleana*, *T. cauliflora* and Others

Abb. 14 Wuchsform von *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*), wesentlich kleiner und mit weniger Verzweigungen der Blütenstands sowie im Vergleich zu anderen Exemplaren geringere Ausfärbung – Reino Koopmans SL 642 (Brom-L Samenlistennummer) Honduras, Departamento Lempira, N.P Celaque (Belegexemplar in U, BG-Nr. 2016GR01270)

Fig. 14 Habit of *Tillandsia cyanea*, (= *T. guatemalensis*) much smaller and with less branching of the inflorescence, and not much colouration compared to the other specimen – Reino Koopmans SL 642 (Brom-L seed list number) Honduras, Dept. Lempira, N.P Celaque (specimen at U, BG nr. 2016GR01270)



## Danksagung

Wir möchten Peter Bak (Assendelft, Niederlande) dafür danken, dass er uns ermöglicht hat, die Variabilität der *Tillandsia cyanea* zu studieren, indem er mehrere Nummern aus Samen gezüchtet hat. Weiters möchten wir uns beim Herbarium Berlin-Dahlem für die Ausleihe des Typus-Exemplars bedanken, das in dieser Studie verwendet wurde, sowie bei den Herbarien L, MO, NY, P, U, US, USF und WU für die Bereitstellung von Herbarbelegbildern im Internet. Für wertvolle Ergänzungen und Korrekturen am Text danken wir außerdem dem Redakteur Michael Barfuss (Universität Wien, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Wien, Österreich).

## Acknowledgements

We want to thank Peter Bak (Assendelft, The Netherlands) for growing several numbers of *Tillandsia cyanea* from seed for us to make it possible to study the variability of the species. Further we want to thank the Herbarium of Berlin-Dahlem for the loan of the type specimen used in this study, and the Herbaria L, MO, NY, P, U, US, USF, WU for making specimen images available on the internet. For valuable additions and corrections to the text, we would like to thank the editor Michael Barfuss (University of Vienna, Department of Botany and Biodiversity Research, Vienna, Austria).



▲ Abb. 15 Ein großes Exemplar von *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) in der Frontansicht, das deutlich mehr Verzweigungen zeigt (leicht dreifach verzweigt) und längere, fast lanzettlichen Ähren aufweist

Fig. 15 A large specimen of *Tillandsia cyanea* (= *T. guatemalensis*) in front view, showing much more branching (slightly triple branched) and longer sublanceolate spikes

#### Quellen | References

- ▶ Barfuss, M.H.J.; Till, W.; Leme, E.J.C.; Pinzón, J.P.; Manzanares, J.M.; Halbritter, H.; Samuel, R. & Brown, G.K. 2016. Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. – *Phytotaxa* 279(1): 1–97.
- ▶ Dietrich, A. 1852. Beschreibung einer neuen Bromeliaceen-Gattung, nebst der dahin gehörenden Art *Allardtia cyanea* Nob. von Albert Dietrich. – *Allgemeine Gartenzeitung* 20(31): 241–243.
- ▶ Gilmartin, A.J. 1965. Las Bromeliacias de Honduras. – *Ceiba* 11(2):1–81.
- ▶ Grisebach, A.H.R. 1864. *Flora of the British West Indian Islands*, L. Reeve, London, [i]-xvi, 507–789.
- ▶ Harms, H. 1929. *Bromeliaceae Novae* III. – *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 10(98): 784–805.
- ▶ Koch, K. 1867. *Gärtnerische Briefe über die Pariser Welt-Ausstellung*. IV. – *Wochenschrift des Vereines zur Beförderung des Gartenbaues in den Königlich Preussischen Staaten für Gärtnerei und Pflanzenkunde* 10: 140–142.
- ▶ Luther, H.E. & Sieff, E. 1997. *De Rebus Bromeliacearum* II. – *Selbyana* 18(1): 103–148.
- ▶ Mez, C. 1903. *Additamenta monographica* 1903 (part 1). – *Bulletin de l'herbier Boissier sér.2, vol.3*: 130–146.
- ▶ Mez, C. 1905. *Additamenta monographica* 1904 (suite) . – *Bulletin de l'herbier Boissier sér. 2, vol. 5*: 100–116.
- ▶ Rauh, W. & Gross, E. 1991. Bromeliestudien. I. Neue und wenig bekannte Arten aus Peru und anderen Ländern (Mitteilung 22). – *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 79: 5–31.
- ▶ Schlechtendal, D.F.L. de 1845 ('1844'). *Plantae Leiboldianae - Monocotyleae Reliquae*. – *Linnaea* 18(2): 410–456.
- ▶ Smith, L.B. 1945. *Bromeliaceae Notables de Colombia* III. – *Caldasia* 3(13): 239–246.
- ▶ Smith, L.B. 1949. *Studies in the Bromeliaceae* XV. – *Contributions of the United States National Herbarium* 29(7): 227–316.
- ▶ Smith, L.B. & Downs, R.J. 1977. *Tillandsioideae (Bromeliaceae)*. In: *Flora Neotropica*. 14(2). Hafner Press, New York, 663–1492.
- ▶ Wercklé, C. 1909. *La subregión fitogeográfica costarricense*. – *Sociedad Nacional de Agronomía, San Jose*, 1–55.