

APLICACIÓN DEL MÉTODO CLADÍSTICO A UN CASO REAL: ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE *ANOMODON* HOOK. & TAYL. (MUSCI)

por

ÍÑIGO GRANZOW DE LA CERDA *

Resumen

GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1990). Aplicación del método cladístico a un caso real: análisis filogenético de *Anomodon* Hook. & Tayl. (Musci). *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(2): 305-325.

Se presenta una recapitulación de los conceptos básicos de la cladística o sistemática filogenética y se comentan algunos de los mismos (el principio de parsimonia y la polarización de los caracteres). Se detalla el método de ejecución de un análisis filogenético por ordenador con el programa PAUP, de Swofford, mediante un caso práctico. Para ello se utilizan 18 táxones: las 11 especies de que consta el género *Anomodon* en todo el mundo más 3 especies de *Haplohymenium*, como grupo interno; como grupos externos se utilizan, respectivamente, 2 especies de *Herpetineuron* y 2 de *Thelia*. En la matriz de datos se emplean 35 caracteres, que se explican uno por uno en el apéndice. Se concluye que *Anomodon* solo puede ser un género monofilético si se incluyen en él las especies de *Haplohymenium* y *Herpetineuron*.

Palabras clave: Cladística, *Anomodon*, *Leskeaceae*, *Thuidiaceae*, musgos.

Abstract

GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1990). The cladistic method applied to a real case: Phylogenetic analysis of *Anomodon* Hook. & Tayl. (Musci). *Anales Jard. Bot. Madrid* 47(2): 305-325 (in Spanish).

The basic concepts of cladistics or phylogenetic systematics are here reviewed, some, like the principle of parsimony and character polarization, in a rather thorough way. The method for a computer analysis with Swofford's package, PAUP, is described through a practical case. For this purpose, a total of 18 taxa are used: the 11 species, worldwide, of the moss genus *Anomodon*, in addition to 3 of *Haplohymenium*, as the ingroup; 2 species of *Herpetineuron* and 2 of *Thelia* are taken as the outgroups. For them, 35 characters are included in the data matrix, each of them sufficiently explained. The genus *Anomodon* turns out to be a monophyletic group, only if those species of *Haplohymenium* and *Herpetineuron* are included in the genus.

Key words: Cladistics, *Anomodon*, *Leskeaceae*, *Thuidiaceae*, musci.

INTRODUCCIÓN

Para situar la revisión taxonómica de un género en un contexto evolutivo, ésta debe ir acompañada del estudio de las relaciones filogenéticas entre los táxones que lo componen. Tal estudio permite analizar si ha sido acertado el criterio

* Real Jardín Botánico, C.S.I.C. Plaza de Murillo, 2. 28014 Madrid.

seguido para delimitar el género como tal. Se trata de analizar, en definitiva, si el taxon que nos ocupa —en este caso las once especies que se considera constituyen el género *Anomodon* a nivel mundial— es realmente un grupo monofilético. La monofilesis del género es, por otra parte, nuestra hipótesis de partida. El análisis filogenético tiene como finalidad dilucidar la interrelación entre todos los táxones que constituyen el género *Anomodon* a nivel mundial, así como la posición de éste con respecto a los géneros más estrechamente emparentados.

La metodología de la Sistemática Filogenética, cuyas bases sentó HENNIG (1950, *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*), fue posteriormente puesta a punto por autores como Bremer, Farris, Funk, Lundberg, Nelson, Platnick, Wiley, etc. No obstante, esto ocurrió solo después de la aparición, quince años más tarde, de las traducciones inglesa y castellana (HENNIG, 1966, 1968), respectivamente, de otra obra de este autor.

El primer tratamiento taxonómico de un grupo vegetal en que se adopta la metodología de la sistemática filogenética fue el de KOPONEN (1968), para la familia *Mniaceae*. Sin embargo, en los siguientes diez años, hasta la aparición del trabajo de BREMER & WANNTORP (1978), prácticamente no se volvieron a aplicar las ideas de Hennig a grupos vegetales. Es por eso que la sistemática filogenética avanzó en esa época de la mano de los zoólogos. Bremer y Wanntorp, así como HUMPHRIES & FUNK (1984) más recientemente, exponen la metodología filogenética, planteando la problemática que se presenta al aplicarla a grupos de plantas.

Existe cierta diversidad de métodos en cuanto a los algoritmos que se emplean para confeccionar redes o árboles. Dichos algoritmos —propuestos, los más conocidos, por CAMIN & SOKAL (1965), FARRIS (1972, 1983) o SWOFFORD (1981)— difieren, principalmente, en la forma en que se calculan las distancias entre táxones (“Unidades Taxonómicas Operativas” o UTOs). FARRIS (1970) y LUNDBERG (1972) elaboran detenidamente el algoritmo —Lundberg lo desarrolla en un ejemplo muy ilustrativo—, referido como “Wagner Ground Analysis” (WAGNER, 1961), para estimar árboles evolutivos mediante el cálculo de distancias mínimas para las ramas (entre los “nudos”, designados éstos como “Unidades Taxonómicas Hipotéticas” o UTHs). Para ello se usan las distancias patrísticas entre táxones, que son las distancias a lo largo de las líneas filéticas (FARRIS, 1967), a diferencia de los métodos fenéticos, que solo tienen en cuenta semejanzas totales entre táxones terminales. Con el fin de reducir al mínimo dichas distancias, el procedimiento que se sigue es el de emplazar en los nudos táxones hipotéticos (UTHs), que no son otra cosa que un conjunto hipotético de estadios de caracteres, de forma que el número de transformaciones, o pasos, entre taxon y taxon consecutivos sea mínimo. Esos autores aclaran la diferencia entre redes y árboles: serán redes (o “undirected trees”) cuando no se especifica la raíz, y árboles cuando para una red de nudos y entrenudos se especifica cuál es la raíz.

Entre los métodos de análisis filogenético existentes y que hoy por hoy se aplican para representar filogenias, cabe mencionar el de Wagner —desarrollado por FARRIS (1970) y que otros muchos autores han ido perfeccionando—, así como el de compatibilidad de caracteres que expone y desarrolla detenidamente MEACHAM (1981), si bien existen otros más; cualquiera de ellos podría resultar válido, en principio. Estos métodos se basan en criterios diferentes, sobre todo para la elección de caracteres, su evolución o serie de transformación y su ponderación o “pesado”. En los últimos años también se han desarrollado numerosos algoritmos

específicos para calcular distancias basadas en datos bioquímicos —concretamente, secuencia de aminoácidos o de bases en ADN—, a menudo a partir de ecuaciones elaboradas por feneticistas.

El principio de parsimonia

El “principio de parsimonia” ha sido, tal vez, una de las cuestiones que más discusión ha generado entre los cladistas. Actualmente, el concepto de parsimonia ha sido adoptado tanto por feneticistas como por cladistas. Fueron CAMIN & SOKAL (1965) los primeros en manejar el concepto de “árboles de máxima parsimonia” o, al menos, el término. El principio se basa en la elección, entre todas las genealogías posibles, de aquella(s) que menos suposiciones requiera(n); esto es, la(s) genealogía(s) que implique(n) un número mínimo de transformaciones en los caracteres como consecuencia de la evolución. Como filosofía, la de la parsimonia es muy antigua. Ya Aristóteles postuló que en la Naturaleza no existe nada superfluo, sino que ésta procura el mínimo esfuerzo; idea ésta a la que también Newton dedicó alguna atención. A este concepto se le ha llamado *Parsimonia Evolutiva* (KLUGE, 1984) o *Criterio de Simplicidad* de SOBER (1983). Sin embargo, el adoptar la hipótesis más sencilla implica, para algunos autores, aceptar que la evolución sigue la ruta más corta, siendo así que nuestro universo está plagado de ejemplos que demuestran que no es ése el caso. Por eso surge la *Parsimonia Metodológica*, defendida por algunos cladistas posteriores a Hennig (FARRIS, 1983; SOBER, 1983; KLUGE, 1984), que es una herramienta con que se elabora y comprueba una hipótesis filogenética.

Hennig no propuso el principio de parsimonia; fue Farris quien lo introdujo posteriormente entre los cladistas, si bien no todas las escuelas de cladistas lo aceptan. Según este principio, se han de buscar los árboles con el mínimo número de pasos. Como explica KLUGE (1984), las hipótesis más sencillas son más “fáciles” de comprobar, pues cuanto más sencillas, más vulnerables resultan a las refutaciones (*falsifications*) rigurosas, con lo cual son *a priori* más improbables. Por el contrario, las verificaciones realizadas sobre hipótesis más complejas tratan a éstas con menor severidad. Las hipótesis que requieren menos suposiciones son capaces de aportar más información a la resolución de un caso particular. Ello implica, como concluye Kluge, que el cladograma más sencillo para un conjunto de datos es capaz de explicar un caso particular utilizando el mínimo de información externa (es decir, menos suposiciones) y es por tanto más informativo. En cualquier caso, la mayoría de los cladistas admiten que, a pesar de todo, lo anterior no quiere decir que por ser las hipótesis más simples tienen mayor probabilidad de ajustarse a la realidad: simplemente, son más informativas. Por otro lado, diferentes métodos imponen diferentes restricciones; por ejemplo, CAMIN & SOKAL (1965) imponen la de que en la Naturaleza las reversiones son muy improbables, con lo que algunos métodos no admiten reversiones en la reconstrucción de filogenias.

Polaridad de los caracteres

Inferir la polaridad de los caracteres es, en definitiva, inferir su evolución. Sin embargo, los criterios para determinar si un carácter es “primitivo” (o plesimórfi-

co) o “derivado” (o apomórfico) son muy discutibles y existen de hecho discrepancias a este respecto. Tal vez el criterio más difundido sea el de “común es primitivo”, y puede que sea el de más sentido común; sin embargo, no es generalizable en absoluto. El análisis de caracteres ha recibido enorme atención y tal vez haya generado tanta discusión como el “principio de parsimonia”. La finalidad de la polarización de caracteres es determinar cuál es el antepasado común hipotético más próximo, que sería el taxon que acumulase el mayor número de estadios primitivos o plesiomorfías. KLUGE & FARRIS (1969) y LUNDBERG (1972) fueron de los primeros en acuñar la noción de grupo externo (LUNDBERG, 1972: 401 lo denomina “related-group”) como criterio para determinar qué estadios de un carácter son primitivos y cuáles derivados. Algunos autores, como FARRIS (1982) —en uno de los alegatos más diáfanos en favor del principio de parsimonia—, mantienen que parsimonia y análisis por grupo externo están íntimamente ligados, pues pretenden proporcionar los árboles más simples, tanto para el grupo interno como para los árboles globales, que incluyen a los grupos externos (WILEY, 1981; MADDISON & *al.*, 1984). El método expuesto por Farris es relativamente complejo: propone que el grupo externo se añada una vez hallada la topología del grupo interno (“in-group”) más simple, e insiste en el papel del principio de parsimonia con respecto al método de análisis por grupo externo. En STEVENS (1980), WATRONS & WHEELER (1981), FARRIS (1982) y MADDISON & *al.* (1984), por ejemplo, pueden encontrarse algunas de las exposiciones de los distintos métodos de análisis de caracteres. STEVENS (1980) define y comenta otros métodos y, aunque propugna el análisis por grupo externo como el más adecuado, propone la utilización de criterios combinados (ontogenéticos, paleontológicos, geográficos, tendencias evolutivas, caracteres asociados, etc.) como la alternativa ideal para inferir la polaridad de los caracteres. Sin embargo, solo en contados grupos de organismos se dispone de una información integral, y es por eso por lo que LUNDBERG (1972), STEVENS (1980) y tantos otros autores se decantan a favor del método del grupo externo, si bien advierten de los peligros de la elección de grupos externos inadecuados o tenidos erróneamente como tales. En el trabajo de MADDISON & *al.* (1984) también se ofrece una discusión a fondo acerca del análisis por grupo externo y en sus ejemplos de análisis emplean grupos externos múltiples.

Índice de consistencia

El “índice de consistencia”, desarrollado por KLUGE & FARRIS (1969), se utiliza para determinar la firmeza o “calidad” de un árbol (o de un cladograma). Refleja el grado de homoplasia, es decir, los cambios en caracteres que tienen lugar más de una vez, ya sea por convergencia, paralelismo, por la existencia de reversiones, etc., y se calcula como el cociente entre el número mínimo posible de cambios dividido por el número total de cambios que contiene el cladograma (que es la longitud total en número de pasos). El número mínimo posible de cambios es la suma de las transformaciones que se dan en todos los caracteres, siendo el número de transformaciones para un carácter igual al número de estadios menos 1. Obviamente, árboles con idéntico nivel de parsimonia tienen idéntico índice de consistencia y el índice de consistencia se hace mayor cuanto menor es el número real de cambios (o pasos). Según el principio de parsimonia, el caso

óptimo se alcanza cuando todos los caracteres sufren un único cambio y solo una vez o, si es carácter de múltiples estadios, cuando el número de cambios es igual al número de estadios menos 1; cuando esto se cumple para todos los caracteres, el índice de consistencia es igual a 1.

La sistemática filogenética en los briófitos

El primer análisis filogenético realizado en musgos se debe a KOPONEN (1968), en su monografía de la familia *Mniaceae*. Aunque sigue los principios de la sistemática filogenética propugnados por Hennig, reconoce que su clasificación no es estrictamente filogenética, sino que “tiene en cuenta discontinuidades fenéticas y consideraciones prácticas”. En su estudio, Koponen expone detalladamente los caracteres utilizados en la confección del árbol filogenético e intenta, sobre todo, definir géneros basados en el principio de monofilesis. En un trabajo posterior, KOPONEN (1973) también utilizó un análisis filogenético en su revisión taxonómica del género *Rhizomnium* en Norteamérica. Desde entonces, algunos briólogos han adoptado el criterio filogenético o cladístico en los tratamientos taxonómicos de ciertos grupos de musgos (CHURCHILL, 1981, para las *Grimmiaceae*; MISHLER, 1985, para el género *Tortula* sect. *Rurales*). También existen algunos trabajos en los cuales se aplican los métodos cladísticos a niveles taxonómicos superiores (que incluyen a los “briófitos” como parte de las “plantas terrestres”) y en los que, como mucho, se analizan los grupos de briófitos por encima del nivel de orden. Ejemplos de éstos son los de BREMER & WANNTORP (1981) y MISHLER & CHURCHILL (1984, 1985).

La filogenia del género Anomodon y géneros afines

El siguiente análisis filogenético abarca a cuatro de los géneros de la familia *Anomodontaceae* (*sensu* BUCK & VITT, 1986), *Anomodon*, *Haplohymenium*, *Herpetineuron* y *Thelia*, habiendo tan solo quedado fuera del mismo *Lindbergia*, *Bryonorrhisia* (STARK & BUCK, 1986) y *Myurella*; tenemos, además, nuestras reservas en cuanto a lo apropiado de incluir este último género en la familia. De cualquier forma, en el criterio para la elección de un género próximo, como es *Thelia*, más allá de la tradicional tribu *Anomodonteae* y en la posición de éste seguimos a CROSBY (1980) y BUCK & VITT (1986), en parte.

Los caracteres sinapomórficos para la familia *Anomodontaceae* se basan en la morfología del perístoma. En esta familia, el endóstoma está poco desarrollado, tiene membrana basal muy reducida y carece de cilios. De los géneros incluidos, todos tienen gametófito con hojas papilosas, excepto *Herpetineuron*, que además posee endóstoma con segmentos relativamente bien desarrollados, si se comparan con los de *Anomodon* y *Haplohymenium*. En realidad no existe, *a priori*, ninguna sinapomorfía para las especies del género *Anomodon* en el sentido tradicional.

MATERIAL Y MÉTODOS

Entre los paquetes para reconstrucción de filogenias mediante ordenador, según el método cladístico, tal vez el más extendido hasta hace relativamente

poco haya sido el elaborado por Felsenstein (PHYLIP), que incluye múltiples tipos de análisis, según diferentes criterios. No obstante, hemos optado por utilizar el paquete de Swofford, PAUP (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*, versión 2.4, 1985), que también sigue el principio de parsimonia. Este programa, además de ser más eficaz, subsana gran parte de los inconvenientes que presenta el paquete de Felsenstein, entre ellos la posibilidad de utilizar caracteres con más de dos estadios, que no requieren ser recodificados a un sistema binario. El algoritmo del programa de Swofford sigue, sin embargo, el criterio de parsimonia de Wagner, que consiste en no hacer presuposiciones respecto a la direccionalidad de las transformaciones en los caracteres. Es decir, que no se imponen restricciones a las reversiones, no se presupone polaridad alguna, ni se da prioridad a unos caracteres sobre otros, sino que se considera que cada una de las transformaciones posibles goza de la misma probabilidad de haber ocurrido. El análisis es también más flexible y admite la polarización de caracteres mediante otro criterio que el de antepasado ("*Ancestor*"). En general, el proceso de cálculo está más elaborado que en PHYLIP, ya que en este último los resultados dependen del orden que ocupan las UTOs en la matriz de datos. Esto obliga, al utilizar PHYLIP, a introducir las UTOs al menos en 10 combinaciones distintas para asegurar que se alcanza el árbol o los árboles más simples. PHYLIP tampoco maneja bien los caracteres con estadios desconocidos para una determinada UTO (codificados como "?"), pues en realidad hace caso omiso del carácter, íntegramente, a la hora de los cálculos. PAUP, sin embargo, los considera como "cualquier posible estadio", y toma cada una de las posibilidades de ese carácter para tal UTO, quedándose con el estadio que produzca el árbol de menor longitud.

La ejecución final del programa PAUP, versión 2.4 (SWOFFORD, 1985) para micro-ordenadores tipo P.C. compatibles, se realizó en un ordenador Olivetti M-24 de 640 Kbytes de memoria en RAM, disco rígido de 20 Mbytes y provisto de coprocesador matemático i8087.

Análisis realizado

Los caracteres empleados fueron 35, que se detallan en el apéndice I. La matriz de caracteres que se introduce en el programa es la del apéndice II.

Se ha ejecutado el programa con dos modalidades diferentes para la forma de pesado de los caracteres. En una primera ejecución se han considerado todas las transformaciones de caracteres idénticas y con peso = 1 (opción por defecto, u orden "WEIGHT = UNITY"). En una segunda, se ha asignado peso fraccionario a las transformaciones de algunos de los caracteres con más de dos estadios (en el apéndice II son los que figuran con peso = 1 tras la orden "WTS", forma abreviada de "WEIGHTS"). El criterio que para ello se ha seguido se explica más adelante.

Para polarizar los caracteres se emplearon dos grupos externos, los que de forma tradicional, y también fenéticamente, son más próximos a *Anomodon*. Para los grupos externos, se ha optado por incluir en el análisis más de una especie por género, con el fin de representar la variabilidad de cada grupo.

Elección de los grupos externos

Dado que, en los análisis previos en que se emplearon *Haplohymenium* y *Herpetineuron* como grupos externos, *Haplohymenium* ha resultado ser parte inte-

grante del “grupo interno”, solo quedan *Herpetineuron toccoe* y *H. acutifolius* como “grupo externo”. El análisis puede realizarse con solo un grupo externo, sin que afecte, básicamente, a la topología del cladograma. Sin embargo, para que éste resulte en un árbol, enraizado, requiere la inclusión de un segundo grupo externo. La elección de *Thelia* como grupo externo lejano se debe a que no quedan más géneros en la tribu *Anomodonteae*. Resulta difícil decidirse por un género de las *Leskeaceae* o de las *Thuidiaceae*. Aun optando por una de las dos familias, la elección de un género u otro estaría sometida a una arbitrariedad que podría llevarnos a tomar un género demasiado apartado filogenéticamente de *Anomodonteae*, dado lo conflictivo de la posición sistemática del grupo, según las clasificaciones tradicionales. Esta elección se simplifica cuando se sigue la propuesta por BUCK & VITT (1986; GRANZOW DE LA CERDA, 1988b: 7-8), quienes incluyen en la familia *Anomodontaceae* Kindb. los tres géneros de la tradicional tribu *Anomodonteae*, más *Thelia*, *Lindbergia* y *Myurella*. Hemos optado por tomar uno de esos géneros como segundo grupo externo. Descartada *Myurella*, en razón de su peristoma hipnáceo, se ha elegido el género *Thelia*, por tener mejor acceso a material de al menos dos de sus especies.

Táxones incluidos en el análisis

Se incluyen todas las especies de *Anomodon* reconocidas, que son 11 (GRANZOW DE LA CERDA, 1988b):

- A. abbreviatus* Mitt. (= *ABB*)
- A. attenuatus* (Hedw.) Hüb. (= *ATT*)
- A. dentatus* Gao (= *DEN*)
- A. giraldii* C. Muell. (= *GIR*)
- A. longifolius* (Brid.) Hartm. (= *LON*)
- A. minor* (Hedw.) Lindb. (= *MIN*)
- A. rostratus* (Hedw.) Schimp. (= *ROS*)
- A. rugelii* (C. Muell.) Keissl. (= *RUG*)
- A. solovjovii* Laz. (= *SOL*)
- A. thraustus* C. Muell. (= *THR*)
- A. viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. (= *VIT*)

Tres especies de *Haplohymenium*, que se consideran parte del grupo interno:

- H. longinerve* (Broth.) Broth. (= *HLNE*)
- H. pseudotriste* (C. Muell.) Broth. (= *HPSE*)
- H. triste* (Ces.) Kindb. (= *HTRI*).

De *Herpetineuron*, grupo externo “proximal”, se utilizan 2 especies:

- H. acutifolius* (Mitt.) Granzow (= *HRACU*)
- H. toccoe* (Sull.) Card. (= *HRTOC*)

Y de *Thelia*, grupo externo “distal”, se utilizan 2 especies:

- T. asprella* Sull. (= *THASP*)
- T. hirtella* (Hedw.) Sull. (= *THHIR*).

Con el fin de completar los datos sobre los caracteres que se han podido observar, nos hemos ayudado en parte de los trabajos de IWATSUKI (1963), para las

especies de *Anomodon* del este asiático, y de NOGUCHI (1957), para las especies de *Haplohymenium*. Para *Herpetineuron*, género que falta en Europa, y *Thelia*, confinado en Norteamérica, nos hemos servido de las obras de SULLIVANT (1864), BROTHERUS (1924-1925), GROUT (1932-1934) y CRUM & ANDERSON (1981).

Algunas aclaraciones referentes a los caracteres y al funcionamiento del programa PAUP

Ponderación o "pesado" de los caracteres. El criterio para asignar peso a ciertos caracteres es el siguiente: por defecto, a los caracteres se les asigna peso unitario, independientemente del número de estadios (orden "WEIGHT = UNITY"); esto quiere decir que todas las transformaciones tienen valor 1 (el peso de un carácter es igual al número de estadios menos 1). De esta manera, cuantos más estadios tenga un carácter, mayor resulta su peso. Para evitar esto puede asignarse peso diferencialmente a cada carácter. Los caracteres en que la multiplicidad de estadios se deba a que se han considerado formas o estadios intermedios, hemos juzgado más adecuado otorgar a ese carácter peso total = 1. O lo que es lo mismo, la distancia entre dos estadios se toma como una fracción, de manera que el total de la distancia de la serie de transformación de dicho carácter sea la unidad. Los caracteres con más de dos estadios a los que se les asigna peso = 0,5 para cada transformación son: 3, 7, 8, 12, 13, 14, 19, 23, 26 y 34. Estos caracteres tienen tres estadios, excepto los caracteres 12 y 23, que tienen cuatro. Los demás caracteres tienen peso = 1 para cada transformación. Los caracteres 5, 17 y 31 presentan tres estadios, pero sin embargo —por considerarse que el codificado como "1" no es intermedio entre "0" y "2", sino que los tres son claramente distintos— se mantiene peso unitario para cada transformación. En los caracteres 12 y 23 algunos estadios son intermedios, pero otros son del tipo descrito para los de los caracteres 5 y 17.

Caracteres no ordenados. Tan solo los caracteres 17 y 31 se han considerado así, ya que sus tres estadios, a nuestro parecer, no corresponden realmente a una serie de transformación lineal. O lo que es lo mismo, los tres estadios son equidistantes (la serie de transformación es en realidad triangular). Para los demás caracteres se considera la serie de transformación como lineal. En cualquier caso, es preciso aclarar que el hecho de haber codificado los estadios con 0, 1, 2 ó 3 no tiene nada que ver con su condición de plesiomórficos (o "primitivos") o apomórficos (o "derivados").

Opciones del programa PAUP que se han empleado. Se ha ejecutado el programa PAUP con las opciones "SWAP = GLOBAL" y "MULPARS". En el algoritmo del programa de Swofford ("análisis según Wagner") el procedimiento que sigue la ejecución es el de introducir los táxones uno a uno; una vez construida la topología inicial, busca todas las combinaciones posibles a base de permutar táxones, nudos y clados (instrucción "SWAP"), para encontrar topologías cada vez más sencillas, hasta no encontrar ningún cladograma más corto.

La salida del programa: redes de Wagner y su enraizamiento. Durante su ejecución, PAUP construye primero redes y luego las enraiza para darles condición de árboles. Si se quieren enraizar los cladogramas es necesario elegir un criterio

de polaridad para los caracteres, ya sea mediante un antepasado hipotético o mediante el método de comparación con grupos externos (KLUGE & FARRIS, 1969; LUNDBERG, 1972; WILEY, 1981; FARRIS, 1982; MADDISON & *al.*, 1984). Este método nos exige de presuponer cuál es el estadio primitivo y cuál el derivado para cada carácter. Para enraizar los cladogramas se ha utilizado el método "Lundberg" (instrucción "ROOT=LUNDBERG"); éste asigna *a posteriori* la condición de antepasado hipotético al taxon que, conforme a la topología obtenida, acumula mayor número de plesiomorfías. En análisis previos también se ha empleado el método del grupo externo (instrucción "ROOT=OUTGROUP"), marcando en la matriz de datos aquellos táxones elegidos *a priori* como pertenecientes a los grupos externos, o designándolos en la secuencia de instrucciones preliminares.

RESULTADOS

Las especies de *Anomodon* objeto del análisis están bien definidas taxonómicamente y, salvo excepciones muy concretas —caso de ciertos ejemplares de *A. rugelii* y *A. minor*—, no presentan fenómenos de introgresión, con lo que el concepto de especie aplicado a estos táxones no requiere mayor aclaración. Se sigue el tratamiento taxonómico de GRANZOW DE LA CERDA (1988a), en el cual no se reconocen táxones infraespecíficos.

Para las 18 especies incluidas en el análisis (grupo interno más los dos externos) se ha obtenido un único árbol, representado en la figura 1. Su índice de consistencia es 0,413.

Según el cladograma generado por el programa, las dos especies de *Herpetineuron* son los táxones terminales de un clado monofilético que incluye a *A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius* y *A. rostratus*. Las 11 especies de *Anomodon* siempre aparecen formando dos grupos claramente diferenciados. Uno está constituido por las especies *A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius* y *A. rostratus*, más las dos de *Herpetineuron*; el otro, por las restantes, *A. abbreviatus*, *A. dentatus*, *A. minor*, *A. rugelii*, *A. solovjovii*, *A. thraustus* y *A. viticulosus*, al que nos referiremos como *Anomodon* en sentido estricto. Entre ambos grupos aparece el integrado por las tres especies de *Haplohymenium*, el cual siempre ha resultado monofilético, incluso en los análisis previos.

Solo cuando el análisis se realiza utilizando el método "Lundberg" para polarizar los caracteres, el grupo de las dos especies de *Thelia* es reconocido como externo (fig. 1), y por tanto el cladograma queda enraizado. Cuando se emplea el método de enraizamiento por grupo externo, el programa revierte por defecto a una red wagneriana, ya que no es posible el enraizamiento sin violar la monofilesis del grupo interno. No obstante, la topología y el índice de consistencia resultan idénticos utilizando cualquiera de los dos métodos.

Los dos análisis definitivos realizados —uno asignando peso fraccionario a 11 caracteres de más de dos estadios, el otro peso unitario para todas y cada una de las transformaciones— han dado como resultado, cada uno, un único cladograma. La topología y el índice de consistencia de ambos cladogramas (fig. 1) son idénticos.

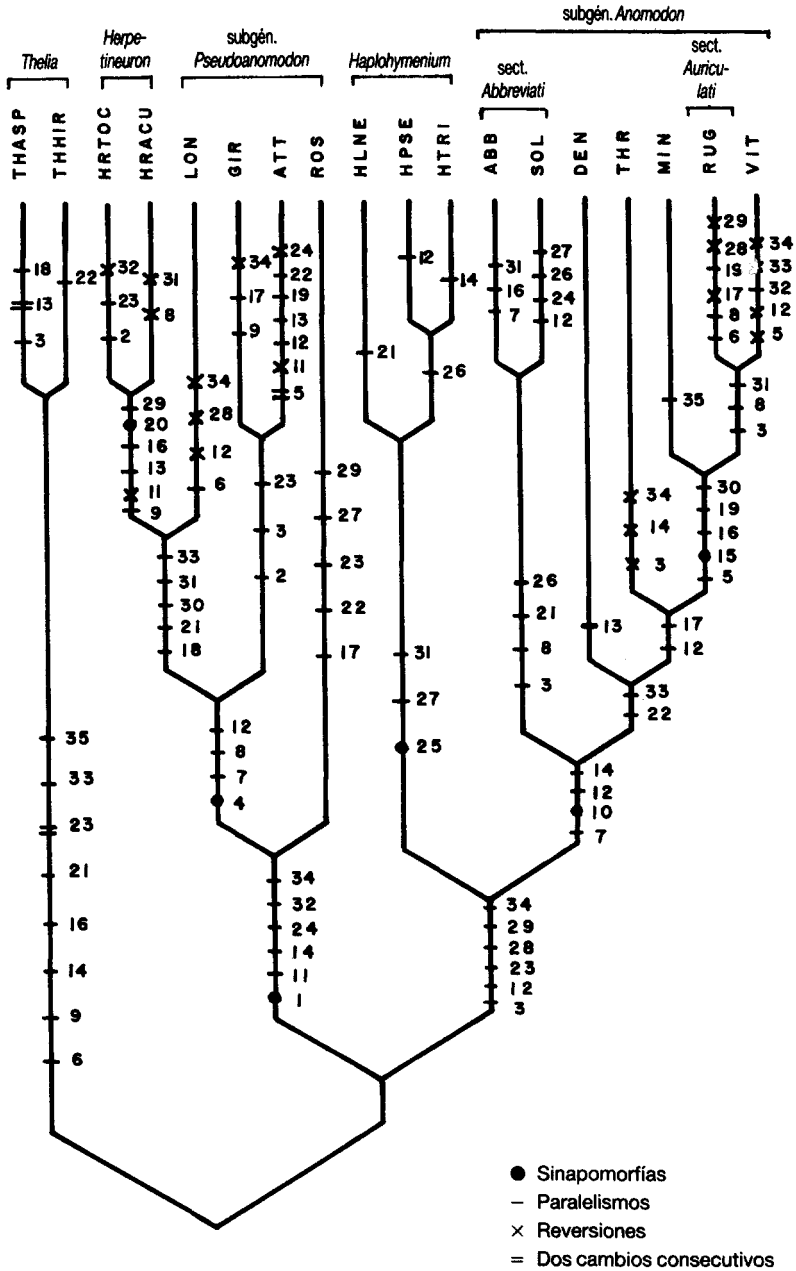


Fig. 1.—Cladograma generado a partir del análisis cladístico. Sobre las "ramas" se representan los caracteres que sufren transformación. Los seis caracteres sinapomórficos están indicados por flechas. Los nombres de táxones supraespecíficos de *Anomodon* con que se denominan los diferentes clados son los sugeridos por IWATSUKI (1963).

Las únicas verdaderas sinapomorfías (caracteres que no presentan homoplasia) son:

1. Ramificación de "pseudofasciculada" a pinnada, tipo *A. longifolius*.
4. Presencia de ramas flageliformes o al menos atenuadas.
10. Forma de la porción de la lámina situada por encima de la constricción ligulada.
15. Costa que se hace bífida al final.
20. Presencia de papilas en las células de la lámina.
25. Caliptra hirsuta (sinapomorfía para las especies de *Haplohymenium*).

DISCUSIÓN

El cladograma

El índice de consistencia máximo obtenido es relativamente bajo (0,411). El nivel de homoplasia para el cladograma en nuestro análisis es, por tanto, relativamente alto: incluye algo más del doble de cambios del mínimo posible. Los caracteres sinapomórficos, en sentido estricto, se reducen a seis (caracteres 1, 4, 10, 15, 20 y 25); son también seis los cladogramas que están definidos por al menos una sinapomorfía. Sin embargo, la solidez de la topología es destacable, ya que se repite para cualquiera de las dos modalidades de pesado de caracteres, así como en análisis previos en los que, en lugar de las especies de *Thelia*, se emplearon las de *Haplohymenium* como grupo externo.

En el análisis que aquí se discute, así como en los ensayos previos, las especies *Herpetineuron toccocae* y *H. acutifolius*, al igual que *Thelia asprella* y *T. hirtella*, siempre aparecen en parejas, como táxones hermanos.

Implicaciones taxonómicas

En el cladograma pueden distinguirse claramente dos grupos monofiléticos hermanos, que constituyen los dos cladogramas principales. Uno es el de los *Anomodon* s. str. + *Haplohymenium* y el otro el de las especies del subgénero *Pseudoanomodon* + *Herpetineuron*.

Del análisis se desprende que si se otorga a *Anomodon* el tratamiento tradicional (considerándolo constituido exclusivamente por 11 especies) —esto es, considerando *Haplohymenium* o *Herpetineuron* como géneros, monofiléticos— *Anomodon* como tal quedaría convertido en un género parafilético, según la definición hennigiana; en todo caso, constituiría un grupo "convexo" en el sentido de ESTABROOK (1978) y DUNCAN (1980). En el caso de considerar *Haplohymenium* como género, solo el grupo de especies de *Anomodon* s. str. resulta monofilético, siendo ambos grupos hermanos, mientras que el resto de los táxones del "grupo interno" (*A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius* y *A. rostratus*) formaría un conjunto parafilético de especies. Lo mismo ocurre con las especies de *Herpetineuron*, que forman un par terminal para el clado del subgénero *Pseudoanomodon*. El excluir a *Herpetineuron* conllevaría el hacer parafilético a todo el subgénero *Pseudoanomodon*.

Por consiguiente, teniendo en cuenta el resultado del análisis y en consonancia con un planteamiento cladístico ortodoxo, caben dos alternativas taxonómicas

ante la tribu *Anomodontae*: (1) reconocer dos géneros, cada uno constituido por uno de los dos clados principales, o (2) fusionar *Herpetineuron*, *Haplohymenium* y *Anomodon* en un género único, pues los tres géneros juntos sí constituyen un grupo monofilético, en cuanto que incluyen a todas y cada una de las especies del clado y comparten un antepasado hipotético. *Thelia* sería, en ambos casos, el género hermano de los dos grupos, sea cual fuere el rango que se dé a estos táxones. En el caso (1), el género correspondiente al clado de los *Pseudoanomodon* habría de llamarse *Herpetineuron*, pues la especie tipo para *Anomodon* es *A. viticulosus*, que pertenece al clado de los *Anomodon* s. str. El nombre de *Anomodon* tiene prioridad sobre los de *Haplohymenium* y *Herpetineuron*, por lo que, en el caso (2), las especies de estos dos géneros deberían ser transferidas a *Anomodon*; esto, por otra parte, no es ninguna novedad, ya que prácticamente todas las especies de esos géneros han recibido un nombre bajo *Anomodon*. Sin embargo, el incluir *Haplohymenium* y *Herpetineuron* en *Anomodon* excede el propósito de este estudio, ya que, si bien se han estudiado todas las especies de *Anomodon* conocidas en el mundo, se requeriría una revisión profunda, bajo la óptica cladística, de al menos todas las especies del que ahora es el género *Haplohymenium* (cf. NOGUCHI, 1957).

Consideraciones sobre los caracteres

El único carácter estrictamente sinapomórfico que distingue a los táxones del clado formado por las especies de *Herpetineuron* más las del subgénero *Pseudoanomodon* del clado *Anomodon* s. str. + *Haplohymenium*, es la forma de ramificación (carácter 1).

Para un análisis cladístico sería ideal contar con al menos un carácter autoapomórfico (es decir, derivado y exclusivo de un taxon en particular) por cada una de las especies. Sin embargo, en la mayoría de los casos de análisis filogenéticos esto no ocurre y los táxones han de definirse mediante una combinación de caracteres que sí resulta, como combinación, exclusiva para esa especie. No obstante, cuando existen autoapomorfías, éstas no deben incluirse en la matriz de caracteres a la hora de efectuar el análisis, para agilizar los cálculos y facilitar el funcionamiento del programa. Solo cuatro especies presentan autoapomorfías: *A. rostratus* (hojas con el ápice terminado en un pelo hialino uniseriado), *A. solovjovii* (hojas periqueciales largas y cápsula inmersa), *A. longifolius* (papilas de la lámina: una por célula, redondeada y baja) y *A. giraldii* (células de paredes sinuosas en toda la lámina).

Algunos caracteres gametofíticos, que han recibido especial atención en las diferentes clasificaciones, merecen un comentario. Se trata de la presencia y forma de las papilas en las células de la lámina. Podría pensarse *a priori* que los caracteres de tales papilas constituirían buenas sinapomorfías a la hora de definir clados. Sin embargo, esto no deja de ser una suposición infundada, pues, de hecho, el número de papilas por célula presenta una consistencia muy baja, siendo uno de los caracteres más homoplásicos. La ausencia de papilas sí es una sinapomorfía (carácter 20) para las especies del género *Herpetineuron*, por más que la no ramificación de las papilas es homoplásico para *A. abbreviatus*, *A. solovjovii* y *Haplohymenium*, así como para *A. giraldii*, en el clado de los *Pseudo-*

anomodon, siendo la estructura papilar en este último taxon aparentemente homóloga a la que vemos en *Haplohymenium triste* y *H. pseudotriste*.

Es obvio que los caracteres que presentan las especies de los grupos "*Haplohymenium*" y "*Herpetineuron*" no son plesiomorfos. Vistas *a posteriori* sus situaciones respectivas en la filogenia de *Anomodon*, queda claro que en realidad tales caracteres son auténticas sinapomorfías para cada grupo. Éstas son, en el caso de *Haplohymenium*, la presencia de caliptra hirsuta (carácter 25), la reducción de la costa (si bien compartido éste con el grupo externo, *Thelia*), además de otros no incluidos en el análisis, como la reducción en el tamaño del gametófito, etc. Para *Herpetineuron* son caracteres sinapomórficos la pérdida de papilas (carácter 20), antes comentada, más la morfología foliar—carencia de constricción (carácter 9), solo compartido con los táxones de *Thelia*—, así como la areolación, carácter no incluido en el análisis. Al estar ambos grupos tan claramente definidos por dichos caracteres, no es de extrañar que fenéticamente resulten bastante distantes del resto de los *Anomodon* y que se hayan separado como géneros distintos.

Sobre la distribución geográfica

Las pautas de distribución en estas especies guardan una cierta correlación con su posición taxonómica dentro del género y podrían derivarse de las mismas algunas conclusiones. El Extremo Oriente asiático (Manchuria, Corea y Japón) y el Himalaya son las regiones en que mejor representado está el género *Anomodon* (nueve especies). Lo mismo puede decirse de *Haplohymenium* y *Herpetineuron*. En Europa, por el contrario, solo se encuentran cinco especies de *Anomodon* y seis en el continente americano.

Anomodon attenuatus y *A. rostratus* no se dan en el este del continente asiático, pero sí en Europa, hasta el Cáucaso—*A. attenuatus* se encuentra también en Cachemira—, además de en Norte y Centroamérica; son las únicas dos especies del género que viven en las islas del Caribe, hasta las Bermudas. Las áreas de distribución de *A. giraldii* y *A. attenuatus*, por otro lado, no se solapan, que se sepa, si bien siempre aparecen en todos los cladogramas como especies hermanas. *Anomodon longifolius* tiene un área amplia de distribución por todo el continente euroasiático y, sin embargo, no se da en el Nuevo Mundo. Poco puede concluirse, por consiguiente, de las distribuciones de este grupo de especies (subgen. *Pseudanomodon*).

En cuanto al clado de *Anomodon* s. str., debe decirse que las pautas de distribución de las siete especies del clado terminal (grupo hermano de *Haplohymenium*) resultan más congruentes con su posición filogenética que en el anterior grupo de especies. Las especies más basales tienen áreas más reducidas (¿tal vez próximas a las "de origen", en el Extremo Oriente?). Siguiendo hacia el extremo del clado puede apreciarse cómo las sucesivas especies tienen áreas más amplias (con la excepción de *A. dentatus*, que es un endemismo de Manchuria). Así, *A. abbreviatus* y *A. solovjovii* solo se dan en el este asiático, pero *A. solovjovii* está menos extendido que *A. abbreviatus*: Japón, Corea y los extremos orientales de la URSS y China. Lo mismo ocurre con *A. thraustus* y *A. minor*: ambas especies presentan disyunción asiática-norte y centroamericana, aunque *A. thraustus* está menos extendido que *A. minor*, pues aquella especie se da en Méjico, pero no llega a los Estados Unidos. *Anomodon rugelii* y *A. viticulosus*, los táxones del

clado terminal, son los más cosmopolitas: se dan en los continentes euroasiático y americano, pero son más septentrionales que cualquiera de las demás especies extraasiáticas. Aunque *A. viticulosus* está citado, aisladamente, de Canarias y Argelia, ni esta especie ni *A. rugelii* se extienden en América más al sur de Georgia y Arkansas. GIER (1980), no obstante, indica la presencia de *A. viticulosus* en la región Mesoamericana, pero sin precisar más. En Europa, *A. rugelii* tampoco llega a la Península Ibérica (GRANZOW DE LA CERDA, 1988a).

Por otra parte, *Haplohymenium* y *Herpetineuron* cuentan con representantes en el hemisferio Sur, cosa que no ocurre con *Anomodon*. *Haplohymenium triste* es especie aún más cosmopolita que las especies de *Anomodon*, *A. viticulosus* o *A. rugelii*, pues se da en Eurasia, en el Pacífico sur, en Norteamérica —llegando hasta Méjico— y ha sido citado de Costa Rica. También nos consta la presencia en los Andes bolivianos de *Anomodon fragillimus* Herz. (!), que es sinónimo de *H. triste* (GRANZOW DE LA CERDA, 1988b, 1989). GIER (1980) indica también su presencia en Sudamérica nororiental: Brasil y las Guayanas, sin dar más precisiones. *Haplohymenium pseudotriste* y *H. triste*, especies hermanas dentro del clado de *Haplohymenium*, son las únicas del género que pueden encontrarse fuera del este asiático (NOGUCHI, 1957). *Haplohymenium pseudotriste* crece en el sureste asiático, Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y Madagascar. *H. longinerve*, la más basal de estas tres especies, por su parte, queda confinada en el este asiático, como el resto de las del género.

De las dos especies de *Herpetineuron*, una, *H. toccocae*, es prácticamente cosmopolita: sur, este y sudeste asiáticos, desde el Himalaya hasta Nueva Caledonia y Filipinas, centro y sur de África, Norte y Centroamérica; pero falta en toda Europa. *Herpetineuron acutifolius*, por otra parte, está confinada en el Himalaya, con contadas localidades en Japón, en la isla de Honshu (IWATSUKI, 1963; GAN-GULEE, 1973; GRANZOW DE LA CERDA, 1989).

En consecuencia, estos datos pueden sugerir que los táxones más alejados del antepasado hipotético ocupan áreas de distribución más amplias, si bien algunas de las especies más basales, como son *A. attenuatus* o *A. rostratus*, faltan en el este asiático.

CONCLUSIONES

De este análisis cladístico se extraen claras conclusiones de índole taxonómica, como lo es el proponer la inclusión del género *Haplohymenium* en *Anomodon*. El género *Anomodon* constituye un grupo monofilético si y solamente si se incluyen en él también las especies de los géneros *Haplohymenium* y *Herpetineuron*. El grupo de especies terminales de *Anomodon* en sentido estricto (*A. viticulosus*, *A. rugelii*, *A. minor*, *A. thraustus*, *A. solovjovii*, *A. abbreviatus* y *A. dentatus*), en cualquier caso, sí es monofilético. El otro grupo de cuatro especies (*A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius* y *A. rostratus*) es monofilético siempre que se incluyan las especies de *Herpetineuron*. En su revisión taxonómica de las especies de *Anomodon* del Asia oriental, IWATSUKI (1963) agrupa a la mayoría de ellas en el subgénero *Anomodon*, el cual coincide, si se le suma *A. dentatus*, con el grupo monofilético que hemos venido llamando "*Anomodon* s. str.". La sección *Abbreviati* Iwats., dentro del referido subgénero, agrupa a su vez las especies de

papila única, *A. abbreviatus* y *A. solovjovii*, que en el presente análisis y en todos los preliminares forman un par monofilético hermano de las otras cinco especies. Sin embargo, la sección *Auriculati* Iwats. (con *A. rugelii* como especie única) carece de sentido, ya que dicha especie siempre aparece en nuestros análisis —así como en los anteriores— ligada a *A. viticulosus* o al menos a *A. minor*, siempre formando tríos monofiléticos. El subgénero *Pseudoanomodon* Limpr. está constituido por las especies *A. attenuatus* —especie tipo del subgénero—, *A. longifolius* y *A. rostratus* (PODPÈRA, 1954) y, según IWATSUKI (1963), también por las asiáticas *A. acutifolius* (= *Herpetineuron acutifoilius*, *fide* GRANZOW DE LA CERDA, 1989) y *A. giraldui*. Este subgénero coincide con el conjunto de especies que en el cladograma de la figura 1 aparece como monofilético, siempre que en el mismo se incluyan las especies de *Herpetineuron*.

Si, para resolver la imposibilidad de dar polaridad a los caracteres y enraizar así el árbol mediante grupos externos, se introdujera un nuevo grupo externo —y sería ya el cuarto—, como por ejemplo *Lindbergia*, ¿qué ocurriría? Posiblemente se hallarían especies de “*Anomodon*” entre *Lindbergia* y *Thelia* que harían imposible, una vez más, enraizar el árbol. Como consecuencia, si nuestros temores se confirman, *Anomodon* s.l. (con “*Herpetineuron*” también en él incluido) podría seguir resultando un género parafilético. Y así, ¿hasta cuándo?... Hasta dar con un grupo que incluya todos y cada uno de los táxones de este género *Anomodon* s.l. y que, por tanto, sea estrictamente monofilético.

AGRADECIMIENTOS

Gran parte de este trabajo fue realizado durante mi estancia en el laboratorio de Briología de la Universitat Autònoma de Barcelona. A Efraín de Luna y al Dr. Brent Mishler, de Duke University (North Carolina, USA), se debe mi gratitud por sus comentarios sobre el manuscrito y sugerencias previas. Agradezco también los comentarios y la paciencia del Dr. Gonzalo Nieto y el rotulado del cladograma de Juan Quirós, del Real Jardín Botánico de Madrid, así como el tiempo de ordenador brindado por el Museo Nacional de Ciencias Naturales. Mi más profunda gratitud a las y los colegas del Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia de la Facultat de Ciències de la Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BREMER, K. & H.-E. WANNTORP (1981). The cladistic approach to plant classification. In: V. A. Funk & D. R. Brooks (Eds.), *Advances in cladistics*. Vol. 1, pp. 87-94. New York Botanical Garden, New York.
- BROTHERUS, V. F. (1924-1925). Musci. In: A. Engler & K. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. 11 Band 2 Hälfte, W. Engelmann, Leipzig.
- BUCK, W. R. & D. H. VITT (1986). Suggestions for a new familial classification of pleurocarpous mosses. *Taxon* 35(1): 21-60.
- CAMIN, J. H. & R. R. SOKAL (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19(3): 311-327.
- CHURCHILL, S. P. (1981). A phylogenetic analysis, classification and synopsis of the genera of the Grimmiaceae (Musci). In: V. A. Funk & D. R. Brooks (Eds.), *Advances in cladistics*. Vol. 1, pp. 127-144. New York Botanical Garden, New York.
- CROSBY, M. R. (1980). The diversity and relationships of mosses. In: R. J. Taylor & A. E. Leviton (Eds.), *The mosses of North America*, pp. 115-129. Pacific Div. A.A.A.S., Calif. Acad. Sci., San Francisco.

- CRUM, H. A. & L. E. ANDERSON (1981). *Mosses of eastern North America*. Vol. 2. Columbia University Press, New York.
- DUNCAN, T. (1980). Cladistics for the practicing taxonomist—an eclectic view. *Syst. Bot.* 5: 136-148.
- ESTABROOK, G. F. (1978). Some concepts for the estimation of evolutionary relationships in systematic botany. *Syst. Bot.* 3: 146-158.
- FARRIS, J. S. (1967). The meaning of relationship and taxonomic procedure. *Syst. Zool.* 16: 44-51.
- FARRIS, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- FARRIS, J. S. (1972). Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *Amer. Nat.* 106: 645-660.
- FARRIS, J. S. (1982). Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 31: 328-334.
- FARRIS, J. S. (1983). The logical basis of phylogenetic analysis. In: N. I. Platnick & V. A. Funk (Eds.), *Advances in Cladistics*. Vol. 2, pp. 7-36. Columbia Univ. Press, New York.
- FRITSCH, R. (1982). Index to plant chromosome numbers—Bryophyta. *Regnum Vegetabile* 108: 1-268.
- GANGULEE, H. C. (1978). *Mosses from Eastern India and Adjacent Regions*. Fascicle 7. P. K. Ghosh. Calcutta.
- GIER, L. J. (1980). A preliminary study of the Thuidiaceae (Musci) of Latin America. *J. Bryol.* 11(2): 253-309.
- GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1987). Estudios cariológicos en cuatro especies de musgos ibéricos. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44: 227-232.
- GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1988a). Distribución de las especies del género *Anomodon* Hook. & Tayl. (Musci) en la región occidental. *Fontqueria* 16: 9-24.
- GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1988b). *Estudios taxonómicos y biosistemáticos en el género Anomodon Hook. & Tayl. (Musci)*. Tesis doctoral. Universitat Autònoma de Barcelona. Bellaterra (Barcelona).
- GRANZOW DE LA CERDA, Í. (1989). Notes on the taxonomic position of five species of *Anomodon* Hook. & Tayl., some with erroneous identity, and two new combinations. *The Bryologist* 92(3): 381-386.
- GROUT, A. J. (1932-1934). *Moss Flora of North America North of Mexico*, vol. 3, parts 3-4. Publicado por el autor. Newfane, Vermont.
- HENNIG, W. (1950). *Grundzüge eine Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag. Berlin.
- HENNIG, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press. Urbana.
- HENNIG, W. (1968). *Elementos para una Sistemática Filogenética*. Eudeba. Buenos Aires.
- HUMPHRIES, C. J. & V. A. FUNK (1984). Cladistic Methodology. In: V. H. Heywood & D. M. Moore (Eds.), *Current Concepts in Plant Taxonomy*, pp. 323-363. Academic Press, London.
- IRELAND, R. R. (1971). Moss pseudoparaphyllia. *The Bryologist* 74: 312-330.
- IWATSUKI, Z. (1963). A revision of the east Asiatic species of the genus *Anomodon*. *J. Hattori Bot. Lab.* 26: 27-62.
- KLUGE, A. G. (1984). The relevance of parsimony to phylogenetic inference. In: Duncan & Stuessy (Eds.), *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*, pp. 24-38. Columbia University Press, New York.
- KLUGE, A. G. & J. S. FARRIS (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- KOPONEN, T. (1968). Generic revision of Mniaceae Mitt. (Bryophyta). *Ann. Bot. Fenn.* 5: 117-151.
- KOPONEN, T. (1973). Rhizomnium (Mniaceae) in North America. *Ann. Bot. Fenn.* 10: 1-26.
- LUNDBERG, J. G. (1972). Wagner networks and ancestors. *Syst. Zool.* 21: 398-413.
- MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE & D. R. MADDISON (1984). Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-108.
- MEACHAM, C. A. (1981). A manual method for character compatibility analysis. *Taxon* 30(3): 591-600.
- MISHLER, B. D. (1985). The phylogenetic relationship of *Tortula*: An SEM survey and a preliminary cladistic analysis. *The Bryologist* 88(4): 388-403.
- MISHLER, B. D. & S. P. CHURCHILL (1984). A cladistic approach to the phylogeny of the "Bryophytes". *Brittonia* 36(4): 406-424.
- MISHLER, B. D. & S. P. CHURCHILL (1985). Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* 1: 305-328.
- NOGUCHI, A. (1957). A revision of the genus *Haplohymenium* Doz. & Molk. (Musci). *Kumamoto Jour. Bot.*, ser. B, sect. 3(1): 20-35.
- PODPĚRA, J. (1954). *Conspicuum Muscorum Europaeorum*. Československé Akad. Věd. Praha.
- SOBER, E. R. (1983). Parsimony methods in systematics. In: N. I. Platnick & V. A. Funk (Eds.), *Advances in Cladistics*. Vol. 2, pp. 37-47. Columbia University Press, New York.
- STARK, L. R. & W. R. BUCK (1986). Corrections to *Forsstroemia* including *Bryonorrhisia*, gen. nov. (Anomodontaceae). *Brittonia* 38(1): 48-54.

- STEVENS, P. F. (1980). Evolutionary polarity of character states. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 333-358.
- SULLIVANT, W. S. (1864). *Icones Muscorum*. Sever and Francis. Cambridge, Massachusetts.
- SWOFFORD, D. L. (1981). On the utility of the distance Wagner procedure. In: V. A. Funk & D. R. Brooks (Eds.), *Advances in Cladistics*. Vol. 1, pp. 25-43. New York Botanical Garden, New York.
- SWOFFORD, D. L. (1985). *PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) version 2.4 for IBM PC and Compatibles. Manual del usuario*. Distribuido por el autor. Champaign, Illinois.
- WAGNER, W. H. Jr. (1961). Problems in the classification of ferns. In: *Recent Advances in Botany*. University of Toronto Press, Toronto.
- WATRONS, L. E. & Q. D. WHEELER (1981). The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- WILEY, E. O. (1981). *Phylogenetics: The Theory and Practice of Pylogenetic Systematics*. J. Wiley, New York.

APÉNDICE I

Explicación de los caracteres

Se relaciona a continuación la lista de caracteres, con la consiguiente explicación para cada uno de sus estadios. Se han utilizado 35 caracteres para las 11 especies de *Anomodon* que constituyen, hipotéticamente, el grupo interno, además de las tres de *Haplohymenium* y los táxones correspondientes a los grupos externos que sirven para polarizar los caracteres. En esta relación de los 35 caracteres empleados se han considerado indeterminaciones ("?", indicadas en la matriz del apéndice II con el símbolo "7") para representar tres situaciones distintas: el carácter o la estructura se desconoce; el carácter no se aplica por carecer el taxon de la estructura a la que se refiere; o el taxon presenta polimorfismo para ese carácter. Hacemos de nuevo hincapié en que el hecho de designar un estadio con 0, 1 ó 2 no implica una determinada polaridad para tales estadios.

1. Ramificación pseudofasciculada/pinnada "tipo *A. longifolius*". Las ramas secundarias parten de puntos muy próximos de las ramas primarias, erectas, de forma que parecen casi verticiladas. Estos "nudos" apenas están separados unos de otros. Es el tipo de ramificación característico de *A. longifolius*—de ahí su denominación: ausencia de este tipo de ramificación (0). Se da en *A. attenuatus*, *A. rostratus*, *A. giraldii* y las dos especies de *Herpetineuron* (1). No se considera para *Haplohymenium longinerve*, *H. pseudotriste* y *T. asprella* (?).
2. Ramificación en escalera "tipo *A. giraldii*". Existen ramas de órdenes sucesivos: las ramas secundarias producen una (o varias ramas) de tercer orden, arqueadas; ésta(s), a su vez, otra(s) de cuarto orden y así sucesivamente. El efecto es un aspecto de ramas escalonadas, progresivamente más jóvenes. Ausencia de este tipo de ramificación (0). La ramificación "tipo *A. giraldii*" se da casi siempre en *A. attenuatus* y *Herpetineuron toccoae* (1). No se considera para *Haplohymenium longinerve* y *H. pseudotriste* (?).
3. Sección del caulidio: las células centrales son conspicuamente más pequeñas y resultan bien diferenciadas en *A. longifolius*, *A. rostratus*, *A. thraustus*, las especies de *Haplohymenium* y en *T. hirtella* (0). Las células centrales son algo distintas, aunque la diferenciación es poco perceptible en *A. minor*, *Haplohymenium triste* y *T. asprella* (1). En las restantes especies de *Anomodon* el caulidio es homogéneo, sin que se aprecie una zona central de células de distinta sección (2). No se considera para *A. dentatus*, *Haplohymenium longinerve* y *H. pseudotriste* (?).
4. Presencia de ramas flageliformes y/o atenuadas: en general ausentes (0). Éstas se dan en *A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius* y las especies de *Herpetineuron* (1).
5. Orientación de las hojas en el caulidio cuando mojadas: no complanadas por ninguno de los lados de las ramas, que es el caso más general (0). Complanadas solo en la parte dorsal de la rama, secundarias en la ventral y orientadas hacia el substrato, en *A. minor* y *A. rugelii* (1). Las hojas de las ramas secundarias, sobre todo en sus partes terminales, dispuestas en un único plano en *A. attenuatus* (2). No se considera para *Haplohymenium longinerve* (?).
6. Presencia de pseudoparafilos foliosos (en el sentido de IRELAND, 1971): ausentes en casi todas las especies (0). Existen en *A. rugelii*, *A. longifolius*, *T. asprella* y *T. hirtella* (1). En *A. rugelii*, en cualquier caso, suelen ser a menudo uniseriados, y solo de vez en cuando las bases de los pseudoparafilos tienen más de una célula de ancho, por lo que parecen a menudo filamentosos.
7. Longitud de las hojas: se consideran cortas cuando la longitud de las mayores es menor de 1,2 mm, en *A. rostratus*, *Haplohymenium* y *Thelia* (0). Medianas, de 1,5 a 2,5 mm, en *A. attenuatus*, *A. dentatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius*, *A. rugelii* y *Herpetineuron* (1). Largas, cuando excede de los 2,8 mm, en *A. abbreviatus* (2). No se considera para *A. minor* y *A. viiculosus* por ser ambas demasiado variables (?).
8. Disposición de las hojas: erectas y adpresas al caulidio, formando ramas con hojas empizarradas,

sobre todo cuando secas (0). Secundas, más claramente cuando mojadas, pero también en seco en *A. abbreviatus*, *A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius*, *A. solovjovii*, *A. viticulosus* y *Herpetineuron toccoae* (1). Conspicuamente incurvadas en *A. rugelii* (2).

9. Constricción de las hojas: en *A. giraldii* y en las especies de *Herpetineuron* y de *Thelia* ambas regiones de la lámina no son distinguibles por ser las hojas de lanceoladas a triangular-ovadas, sin que exista constricción (0). Las hojas se consideran con constricción cuando existe una transición más o menos abrupta entre una región basal, ancha y lanceolada, y otra apical (1), que es el caso más general.

10. Forma de la porción distal de las hojas: se considera aquí que la forma de la lámina más allá de la constricción es atenuada cuando no existen porciones paralelas de los márgenes y su anchura disminuye progresivamente de forma constante, como es el caso de *A. attenuatus*, *A. longifolius* y *A. rostratus* y las especies de *Haplohymenium* (0). Se considera lingulada cuando existen porciones de la lámina más allá de la constricción con la misma (o menor) anchura que en el ápice y/o existen segmentos en que los márgenes son paralelos, como sucede en casi todos los demás táxones (1). En las especies en que la lámina no tiene constricción, como *A. giraldii* y las especies de *Herpetineuron* y *Thelia*, el carácter no se aplica (?) y en *A. viticulosus* este carácter presenta polimorfismo (?).

11. Margen: plano en casi todos los táxones (0). Revoluto, tanto en la región basal de la lámina como en la constricción o por encima de ella, en *A. giraldii*, *A. longifolius* y *A. rostratus* (1).

12. Forma del ápice: termina en un acumen bien definido, uniserado al final, o es prácticamente subulado, en *A. rostratus*, *A. longifolius* y las especies de *Thelia* (0). Agudo en *A. giraldii*, *Haplohymenium triste*, *H. longinerve* y las especies de *Herpetineuron* (1). En *A. abbreviatus*, *A. attenuatus*, *A. dentatus*, *A. viticulosus* y *Haplohymenium pseudotriste* hay, en una misma población, ápices agudos y obtusos (2). Redondeado u obtuso (a veces apiculado en *A. rugelii*), pero nunca agudo, en *A. minor*, *A. rugelii*, *A. solovjovii* y *A. thraustus* (3).

13. Margen cerca del ápice: serrulados debido a células que se proyectan; tales proyecciones están constituidas por varias células que forman un filamento en *Thelia asprella* (0). Con proyecciones unicelulares, no filamentosas, en *A. attenuatus*, *A. dentatus* y *Herpetineuron* (1). Puede estar, todo lo más, ligeramente denticulado por la presencia de fuertes papilas en las demás especies de *Anomodon*, *Haplohymenium* y en *T. hirtella* (2). No se considera para *H. longinerve* (?).

14. Longitud relativa de la costa: muy corta, menos de la mitad de la longitud de la hoja, en *Haplohymenium triste* y *Thelia* (0). Desaparece por encima de la constricción justo por encima de la mitad de la hoja en *A. thraustus* y *H. pseudotriste* (1). Costa larga, subpercurrente —que termina de 0,1 a 0,2 mm del ápice— en las restantes especies de *Anomodon* y *Herpetineuron* (2). No se considera para *Haplohymenium longinerve* (?).

15. Costa bifida cerca del ápice: la costa nunca se bifurca cerca del ápice en la mayoría de las especies de *Anomodon* ni en *Haplohymenium triste* o *Herpetineuron toccoae* (0). La costa se hace bifida, al menos en algunas hojas, justo en el ápice, dando dos ramas diminutas y generalmente desiguales, en *A. minor*, *A. rugelii* y *A. viticulosus* (1). Hay polimorfismo en *A. attenuatus* (?).

16. Terminación de la costa: la cara abaxial de la costa puede estar cubierta, en su parte superior, con células de la lámina, de forma que hacen que el final de la misma resulte difuso, desvaneciéndose hacia el ápice, lo que ocurre en *A. attenuatus*, *A. giraldii*, *A. longifolius*, *A. dentatus*, *A. rostratus*, *A. solovjovii*, *A. thraustus* y en *Haplohymenium* (0). Por el contrario, la costa presenta un final nítido y bien definido cuando no se da este recubrimiento por células dorsales de la lámina cerca del ápice; es el caso de *A. abbreviatus*, *A. minor*, *A. rugelii*, *A. viticulosus*, *Herpetineuron* y *Thelia* (1).

17. Papilas en las células de la superficie dorsal de la costa: células lisas o con unas discretísimas vesículas en *Herpetineuron* y la mayoría de las especies de *Anomodon* y *Haplohymenium* (0). Pequeñas, numerosas y desordenadas en cada célula, en *A. giraldii* (1). Altas, gruesas, alineadas y sin ramificar, de cuatro a siete sobre cada célula en *A. minor*, *A. rostratus*, *A. thraustus* y *A. viticulosus* (2). No se considera para *Haplohymenium triste* y *Thelia* (?). Nótese que la región distal de la costa puede estar recubierta por células de la lámina que son papilosas, enmascarando la ausencia de papilas.

18. Grupo de células basales: bien diferenciado, constituido por células hialinas, en casi todas las especies (0). Poco diferenciado en *A. longifolius*, *T. asprella* y ambos *Herpetineuron*, por ser las células poco hialinas, generalmente clorofilosas, o por no existir una verdadera diferencia de areolación en la base (1).

19. Células del margen en el extremo basal de las hojas (en la base de la decurrencia): carecen de papilas o éstas son tan discretas como las de las células de la lámina, siendo éste el caso más general (0). Tales células pueden tener papilas mucho más prominentes que las de las células de la lámina, que en general suelen ser únicas —a menudo ramificadas—, dando un aspecto espinuloso a esa parte del margen, como ocurre en *A. rugelii* (2); este carácter es intermedio en *A. attenuatus* y *A. viticulosus*, en los que existen una o dos células algo mamilosas, pero que no llegan a constituir un margen espinuloso (1). No se considera para *A. minor*, por ser polimorfo, ni para *Haplohymenium longinerve* (?).

20. Papilas en las células de la lámina: ausentes en ambas especies de *Herpetineuron* (0). Todos los demás táxones tienen papilas en ambas superficies, aunque en *Thelia* sólo en la dorsal (1). Nótese que estos tipos de papilas son muy distintos y probablemente no sean homólogos.

21. En las células de la lámina, número de papilas por célula: entre las especies con papilas, éstas son en general numerosas por célula (0). Excepción son *A. abbreviatus*, *A. longifolius* y *A. solovjovii*, *Haplohymenium longinerve* y las especies de *Thelia*, en que las células de la lámina tienen papila única (1). Las especies de *Herpetineuron* no tienen papilas (?).

Nota 1: Las papilas de *A. abbreviatus* y *A. solovjovii* son distintas de las de *A. longifolius* y de las de *Thelia*. En las dos especies primeras las papilas son casi tan altas como la luz de las células que las portan, o más. Dichas papilas son agudas, orientadas hacia el ápice de la hoja y suelen tener en la base papilas "adventicias" mucho más pequeñas pero semejantes.

Nota 2: Las papilas aparecen en ambas superficies de la lámina, excepto en *Thelia*, que solo las presenta en la dorsal. En las especies de *Anomodon* con células unipapiladas, la papila cubre enteramente la luz de las células. En mi opinión las papilas de *A. longifolius* y las de *A. abbreviatus* y *A. solovjovii* son homólogas, ontogenéticamente equivalentes, aunque probablemente no sea éste el caso para las de *Thelia*.

22. Ramificación de las papilas en células de la lámina: papilas no ramificadas —al menos en la práctica totalidad de la lámina— en *Anomodon abbreviatus*, *A. girdalii*, *A. longifolius* y *A. solovjovii*, las tres especies de *Haplohymenium* y *T. asprella* (0). Papilas ramificadas en las demás especies de *Anomodon* y en *T. hirtella* (1). No se considera para las especies de *Herpetineuron*, de lámina no papilosa (?).

23. Posición de las "inflorescencias" con respecto a los puntos de ramificación más recientes (más distales): las más nuevas se encuentran en posición distal respecto a los últimos puntos de ramificación, es decir, que se forman periquecios (o perigonios) en las zonas más jóvenes de las ramas, en *A. abbreviatus*, *A. minor*, *A. dentatus*, *A. rostratus*, *A. rugelii*, *A. solovjovii*, *A. thraustus*, *A. viticulosus*, *Haplohymenium* y *Herpetineuron toccocae* (0). Un tipo intermedio es el de *Herpetineuron acutifolius* y *A. longifolius*, en que más allá de las últimas inflorescencias existen ramas flageliformes (1). Nunca se encuentran inflorescencias en posición distal respecto de los puntos últimos de ramificación, sino solo sobre segmentos de caulidio de años anteriores; esto ocurre en *A. attenuatus* y *A. girdalii* (2). Los periquecios solo se forman en los ejes principales y nunca sobre las ramas en las especies de *Thelia* (3).

24. Superficie de las hojas periqueciales: lisas en toda su longitud, sin papilas, en *A. girdalii*, *A. longifolius*, *A. rostratus*, *A. solovjovii* y ambos *Herpetineuron* (0). Papilosas, al menos cerca del ápice en las demás especies de *Anomodon* y en *Haplohymenium*, si bien la areolación es muy distinta a la de las hojas vegetativas (1).

25. Superficie de la caliptra: lampiña, en todas las especies de *Anomodon*, *Herpetineuron* y *Thelia* (0). Con pelos largos y aislados, en las de *Haplohymenium* (1).

26. Longitud de la seta: larga —de más de 4 mm— en casi todas las especies (0). Corta —entre 1,5 y 3 mm— en *A. abbreviatus*, en *Haplohymenium triste* y *H. pseudotriste* (1). Seta de menos de 1 mm (cápsula totalmente incluida en el periquecio) en *A. solovjovii* (2). No se considera para *A. dentatus* por no conocerse esporófitos (?).

27. Longitud de la urna: menos de 1,2 mm en *A. rostratus*, *A. solovjovii* y *Haplohymenium* (0). En el resto de especies, longitud superior a 1,3 mm (1). Se carece de información para *A. dentatus* y es muy variable para *A. girdalii* (?).

28. Estomas en la base de la urna: presentes en *A. attenuatus*, *A. girdalii*, *A. rostratus*, *A. rugelii*, ambos *Herpetineuron* y *Thelia* (0). Faltan en *A. abbreviatus*, *A. longifolius*, *A. minor*, *A. thraustus*, *A. viticulosus* y *Haplohymenium* (1). Se carece de información para *A. dentatus* y *A. solovjovii* (?).

29. Anillo de dehiscencia en la cápsula: presente en las especies de los grupos externos, en *Haplohymenium* y en la mayoría de las de *Anomodon* (0). Carecen de él *A. attenuatus*, *A. girdalii*, *A. longifolius*, *A. rugelii* y *A. thraustus* (1). Se desconocen los esporófitos de *A. dentatus* y no se considera para *T. asprella* (?).

30. Estructura del exóstoma: los dientes están más o menos reducidos o incompletos o son irregulares y con menos de 0,2 mm de longitud en *A. longifolius*, *A. minor*, *A. rugelii*, *A. viticulosus* y *Herpetineuron* (0). Los dientes son completos, de más de 0,25 mm y divididos con una cierta simetría en *A. abbreviatus*, *A. attenuatus*, *A. girdalii*, *A. rostratus*, *A. solovjovii*, *A. thraustus*, *Haplohymenium triste*, *H. longinerve*, *T. hirtella* y *T. asprella* (1). No se considera para *A. dentatus* y *H. pseudotriste* (?).

31. Ornamentación en la parte superior de los dientes del exóstoma: verrucosa, con protuberancias gruesas, desigualmente distribuidas, en *A. abbreviatus*, *A. longifolius*, *Herpetineuron toccocae* y especies de *Haplohymenium* (0). Papilosa, con papilas distribuidas homogéneamente, en *A. attenuatus*, *A. girdalii*, *A. minor*, *A. rostratus*, *A. solovjovii* y *A. thraustus* y *Thelia* (1). Superficie lisa o finamente rugosa, en *A. rugelii*, *A. viticulosus* y *Herpetineuron acutifolius* (2). No se conocen esporófitos para *A. dentatus* (?).

32. Presencia de estriolación en la base del exóstoma: no estriolada en *A. abbreviatus*, *A. minor*, *A. rugelii*, *A. solovjovii*, *A. thraustus*, *Haplohymenium*, *Herpetineuron toccocae* y *Thelia* (0). Estriolada en *A. attenuatus*, *A. longifolius*, *A. rostratus*, *A. viticulosus* y *Herpetineuron acutifolius* (1). Se carece de información para *A. dentatus* y *A. girdalii* (?).

33. Presencia de papilas en la base del exóstoma: faltan en *A. abbreviatus*, *A. attenuatus*, *A. rostratus*, *A. solovjovii*, *A. viticulosus* y *Haplohymenium* (0). Aparecen en *A. minor*, *A. rugelii*, *A. thraustus*, *Herpetineuron* y *Thelia* (1). Se carece de información para *A. dentatus*, *A. girdalii* y hay polimorfismo en *A. longifolius* (?).

34. Segmentos del endóstoma: prácticamente ausentes en *A. abbreviatus*, *A. girdalii*, *A. minor*, *A. rugelii*, *A. solovjovii* y *Haplohymenium* (0). Presentes pero cortos, con tres células de altura o más, en *A. longifolius*, *A. thraustus*, *A. viticulosus* y *T. asprella* (1). Bien desarrollados, casi tan altos como el exóstoma, en *A. attenuatus*, *A. rostratus* y ambos *Herpetineuron* (2). No se conocen esporófitos para *A. dentatus* (?).

35. Bivalente *m* dimorfo: de las especies en las que se conoce el comportamiento meiótico, aquél no existe, que se sepa, en *A. minor*, *T. asprella* y *T. hirtella* (0), si bien ambas especies de *Thelia* presentan un par de cromosomas *m* (CRUM & ANDERSON, 1981; FRITSCH, 1982). El par de cromosomas *m* que se ha observado en meiosis de *A. attenuatus*, *A. rostratus*, *A. rugelii* y *A. viticulosus* sí es dimorfo (GRANZOW DE LA CERDA, 1987, 1988b) (1). En las demás especies se desconoce (?).

APÉNDICE II

Matriz de datos: TÁXONES × CARACTERES, tal como se ha introducido en el programa PAUP para su ejecución. Se incluye la cadena de instrucciones para el análisis (las líneas precedidas de * son meramente informativas para el usuario, y por tanto no son leídas por el programa).

PARAM NOTU = 18 NCHAR = 35 MISSING = 7 OUTWIDTH = 80
ROOT = OUTGROUP BEEP;

DATA (A5,A1,1X,351);

ABB	00200021110222010001100101110100007
ATT	11212011100212700011012100101111021
DEN	00700010110212000001010107777777777
GIR	11210011071122001001002000701117707
LON	10010111101022000101101000111001717
MIN	00101070110322112071010100110010100
ROS	1000000101022002001010000000111021
RUG	00201112110322110021010100101020101
SOL	00200011110322000001100002070110007
THR	00000010110321002001010100110110117
VIT	00200071170222112011010100110021011
HLNE	77707000100177000071100110010100007
HPSE	77700000100221000001000111010700007
HTRI	00100000100120007001000111010100007
HRACU*	10010010070112010100771000100021127
HRTOC*	11010011070112010100770000100000127
THASP*	70100100070000017101103100107110110
THHIR*	00000100070020017001113100101110170
*	111111111122222222223333333
*	12345678901234567890123456789012345

UNORD 17,31;

BATCH;

DEFINE OUTGROUP = 15,16,17,18;

*

* Análisis 1: peso unitario: todas las transformaciones pesan 1

WEIGHT = UNITY;

GO/swap=global MULPARS ROOT = LUNDBERG CHGLIST APOLIST;

*

* Análisis 2: pesos como aquí se definen:

* a estos caracteres se les da peso = 0,5

* 3 7 8 12-14 19 23 26 34

WTS 2 2 1 3*2 2*1 3*2 3*1 4*2 1 3*2 1 2 2 1 7*2 1 2;

GO/swap=global MULPARS ROOT=LUNDBERG CHGLIST APOLIST;

*

END;

Aceptado para publicación: 16-III-1990