

Análisis cladístico de la familia Anomodontaceae

Iñigo Granzow-de la Cerda

Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, España

Abstract. The phylogenetic relationships of the species of *Anomodon* are analyzed along with those of *Haplohymenium* and *Herpetineuron*. *Anomodon* is known only from the northern hemisphere: there are four species in Mexico (several of which extend to Guatemala and/or the Caribbean islands), two in the United States and Canada, one in Europe, and the remaining in south and east Asia. Three species of *Haplohymenium*, *Herpetineuron toccoe*, *H. acutifolium* (*Anomodon acutifolius*, Granzow-de la Cerda 1989) and *Pterogonium gracile* are also included. Thirty-one characters for the 17 taxa were analyzed by using the PAUP program, version 3.0, for Macintosh (Swofford 1991). According to the resulting trees, the 11 species of *Anomodon* are monophyletic as long as it includes the species of *Haplohymenium*. *Anomodon* comprises two clads, one equivalent to the subgenus *Pseudoanomodon* Limpr., including *A. longifolius*, *A. attenuatus*, *A. giraldii* and *A. rostratus*; the other is equivalent to subgenus *Anomodon* and includes the species of *Haplohymenium*. Section *Haplohymenium* is proposed for the latter genus.

Resumen. Se analizan las relaciones filogenéticas de las especies de *Anomodon* y sus géneros más afines, *Haplohymenium* y *Herpetineuron*. *Anomodon* está restringido al hemisferio norte: hay cuatro especies en México (algunas de las cuales llegan a Guatemala y/o las islas del Caribe), dos en Estados Unidos y Canadá, una en Europa y el resto en el sur y este asiáticos. Se incluyen tres especies de *Haplohymenium*, *Herpetineuron toccoe*, *H. acutifolium* (= *Anomodon acutifolius*, Granzow-de la Cerda 1989) y *Pterogonium gracile*. Los 31 caracteres para los 17 taxa se analizaron con el programa PAUP, versión 3.0, para Macintosh (Swofford 1991). De acuerdo con los árboles resultantes, las 11 especies de *Anomodon* son monofiléticas, siempre que dicho taxon incluya las especies de *Haplohymenium*. *Anomodon* comprende dos clados, uno que coincide con el subgénero *Pseudoanomodon* constituido por *A. longifolius*, *A. attenuatus*, *A. giraldii* y *A. rostratus*; el otro coincide con el subgénero *Anomodon* el cual incluye las especies de *Haplohymenium*. Se propone la reducción de este último a la categoría de sección *Haplohymenium*.

Introducción

Cada año es mayor el número de estudios taxonómicos que se basan en la sistemática filogenética para dilucidar las relaciones genealógicas de ciertos grupos de organismos. Desde Hennig y Wagner se ha escrito profusamente sobre los aspectos teóricos y filosóficos de los principios de clasificación propugnados por la Cladística. Por consiguiente, no es necesario hacer aquí una revisión de la literatura o una crítica de las corrientes, metodologías o polémicas aparecidas en los últimos 20 o 30 años.

Fuera del mundo germano-anglosajón, las ideas de la sistemática filogenética han prosperado poco. De hecho, son contadas las revisiones taxonómicas en habla española que plantean una clasificación bajo la óptica cladística y casi todas se refieren a grupos de animales. Con esta ponencia pretendo promover la utilización de esta metodología para la clasificación de otros organismos.

El estudio taxonómico de las Anomodontaceae ha dado lugar a una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas dentro de este grupo de musgos. El tamaño reducido de la familia, la relativa claridad de sus especies y la ausencia de problemas graves en los conceptos de las especies, permiten un estudio a nivel mundial. A lo cual es deseable y hasta imprescindible, en un análisis cladístico. Se trata de buscar la raíz de los árboles producidos y probar hipótesis diferentes sobre el parentesco entre las especies que lo integran y, por tanto, sobre la evolución del grupo.

Material y método

Se elaboró una matriz de 17 taxa X 31 caracteres (Tabla 1). La codificación de los caracteres empleados se presenta en el apéndice. La matriz se analizó con el programa PAUP (Swofford, 1990), versión 3.01 para Macintosh, que genera cladogramas utilizando el criterio de máxima simplicidad ("parsimonia"). Se generaron también los árboles de consenso.

Se utilizaron las especies de los tres géneros

incluidos en la familia Anomodontaceae Kindb. por Buck y Crum (1990; ver también Buck & Vitt, 1986), los 11 taxa reconocidos como *Anomodon*, tres en el género *Haplohymenium* y dos especies de *Herpetineuron*. El análisis se completó con *Pterogonium gracile* como parte de la familia Anomodontaceae (Buck & Crum 1990; Anderson, Crum & Buck 1990). Con el fin de dar polaridad a los caracteres y, por consiguiente, obtener un árbol enraizado en lugar de una red, se les asignó a las especies de *Herpetineuron* y *Pterogonium* la condición de grupos externos, sólo por cuestiones metodológicas.

En el análisis se incluyen 17 especies: 11 de *Anomodon*, 3 de *Haplohymenium*, 2 de *Herpetineuron* y 1 de *Pterogonium*; las tres últimas como grupo externo. A continuación se citan las especies de *Anomodon* seguidas de su área de distribución según Wijk *et al.* (1959-1969):

A. viticulosus (Hedw.) Hook. & Tayl.
As, Am1, Afr1, 5(?), Eu
A. rugelii (C.Muell.) Keissl.
As2, Am1, Eu
A. minor (Hedw.) Lindb.
As2, Am1-3
A. dentatus Gao
As2
A. abbreviatus Mitt.
As2
A. solovjovii Laz.
As1
A. thraustus C.Muell.
As2, Am2
A. rostratus (Hedw.) Schimp.
Am1-3, Eu
A. attenuatus (Hedw.) Hüb.
As3, Am1-3, Eu
A. giraldii C.Muell.
As2
A. longifolius (Brid.) Hartm.
As1, 2, Eu

Las tres especies de *Haplohymenium* mejor representadas son:

H. longinerve (Broth.) Broth.

As2

H. pseudotriste (C.Muell.) Broth.

As2, 3, Afr3, 4, Austr1, 2

H. triste (Ces.) Kindb.

As1-3, Am1, 2, 4, Eu, Oc

Las dos especies de *Herpetineuron*, como grupo externo son:

H. acutifolium (Mitt.) Granzow-C.

As2, 3, Am2

H. toccoe (Sull.) Card.

As2-4, Afr2,4, Am1, 2, 5, Austr1, 2, Oc

El grupo externo más distal es:

Pterogonium gracile (Hedw.) Sw.

As5, Afr1-4, Am1, Eu

Los siguientes son nombres de *Anomodon* descritos del Neotrópico que con reconocidos como sinónimos (cf. Williams 1930, Hegewald & Hegewald 1975, Hermann 1976, Gier 1980, Granzow-de la Cerda 1989):

A. wrightii C. Muell. Am3 = *A. attenuatus*

A. fragillimus Herz. Am4 = *Haplohymenium triste*

A. perarmatus Will. Am4 = *Philonotis scabrifolia*

A. acutifolius Mitt. As2, 3, Am2 = *Herpetineuron acutifolium*

Resultados y discusión

El análisis ha producido cuatro árboles de idéntica longitud, supuestamente de máxima simplicidad, con índice de consistencia del 48%. Los dos cladogramas con las topologías más representativas se presentan en la fig. 1. En la fig. 2 se representan dos árboles de consenso, el de consenso estricto ("strict rule") y el de la mayoría al 50% ("major rule" 50%). Este último corresponde a la aplicación del criterio de representar como nudos resueltos sólo los que coinciden en más del 50% de las topologías obtenidas, mientras que las ramas que aparecen en sólo la mitad o menos de las topologías quedan representadas como policotomías (nudos

no resueltos).

Los distintos clados obtenidos agrupan taxa que precisamente corresponden con las categorías infragenéricas ya reconocidas anteriormente (Iwatsuki 1963, Granzow-de la Cerda 1989). Aunque los árboles son de un índice de consistencia pobre, éstos son pocos y de gran "robustez", es decir, que muestran poca disparidad entre ellos, con lo que la hipótesis filogenética parece ser confiable. Existen dos clados principales: uno constituido por *A. attenuatus*, *A. longifolius* y *A. giraldii*, que corresponde al subgénero *Pseudoanomodon*; en el otro se agrupan el resto de las especies en el que podríamos considerar como subgénero *Anomodon*. Este último está formado a su vez por el grupo de tres especies terminales, *A. viticulosus*, *A. rugelii* y *A. minor*, y un conjunto de especies cuya posición relativa no está del todo resuelta, como puede observarse por las policotomías en los árboles de consenso de la fig. 2. En este conjunto confluyen los siguientes taxa: las dos especies de la sección *Abbreviati* (*A. abbreviatus* y *A. solovjovii*), *A. dentatus* y *A. thraustus* y por último, el único clado bien resuelto en ese conjunto es el de las tres especies de *Haplohymenium*. Excepción a lo anterior es la posición ambigua de *A. rostratus*. En 3 de los 4 árboles aparece en la base del clado del subgénero *Anomodon* y en uno de ellos como parte del clado *Pseudoanomodon*, lo que queda reflejado en el árbol de consenso por mayoría (fig. 2). Kindberg incluyó esta especie en el subgénero *Pseudoanomodon*. *Haplohymenium* aparecía en análisis previos (Granzow-de la Cerda 1990) entre las especies de *Anomodon*, generando así parafilesis en *Anomodon*. Dado que en todos los análisis las especies de *Haplohymenium* quedan como taxa terminales del clado *Anomodon* (s. str.), es evidente que *Haplohymenium* debe subordinarse a *Anomodon*. La asimilación nomenclatural no es nueva, ya que prácticamente todas las especies en algún momento han sido colocadas en *Anomodon*.

Este es un ejemplo claro que sirve para ilustrar cómo unas buenas sinapomorfias en *Haplohymenium*, la caliptra hirsuta y el reducido tamaño de las hojas y el porte de la planta han servido

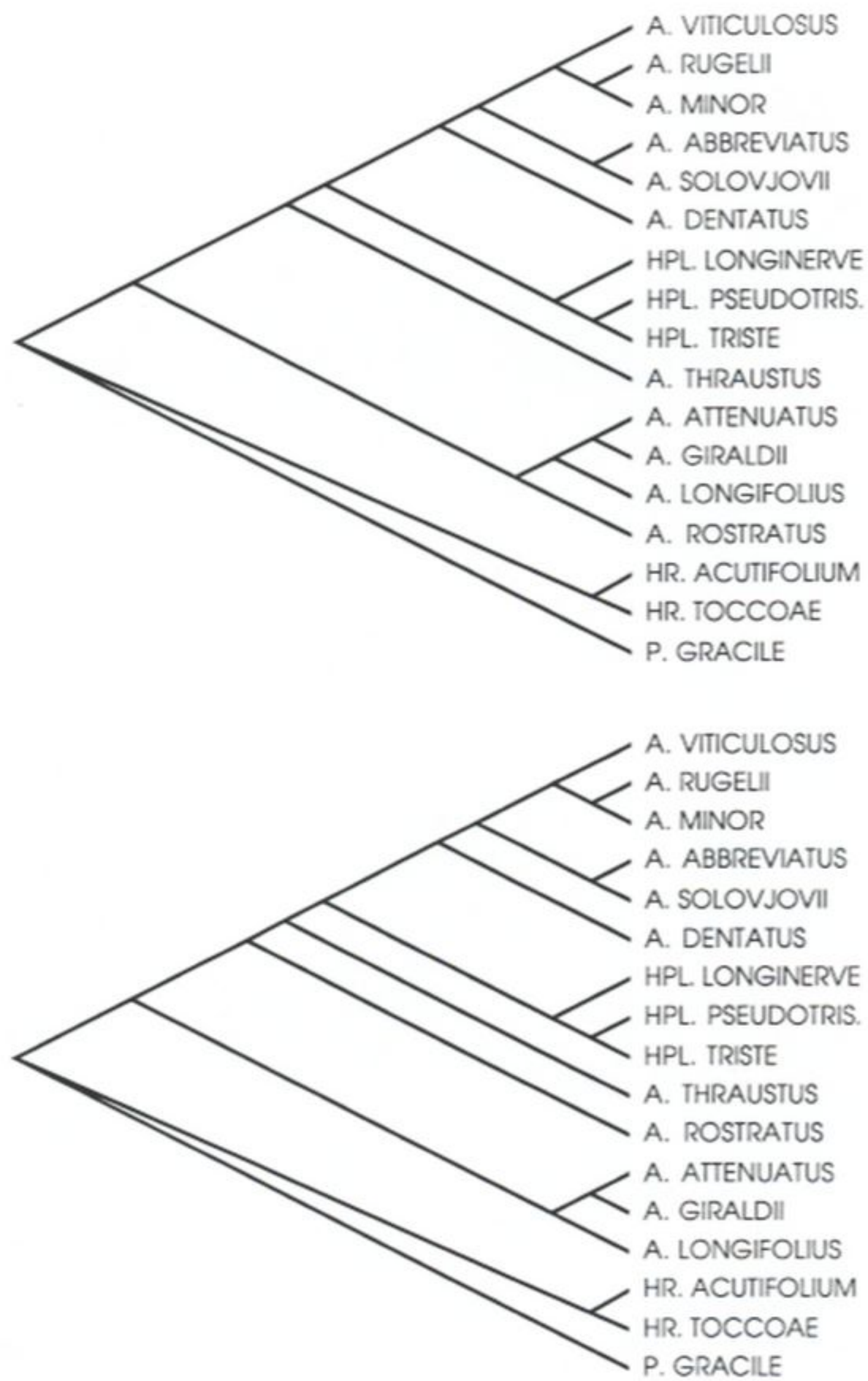


Fig. 1. Cladograma de máxima simplicidad para especies de la familia Anomodontaceae.

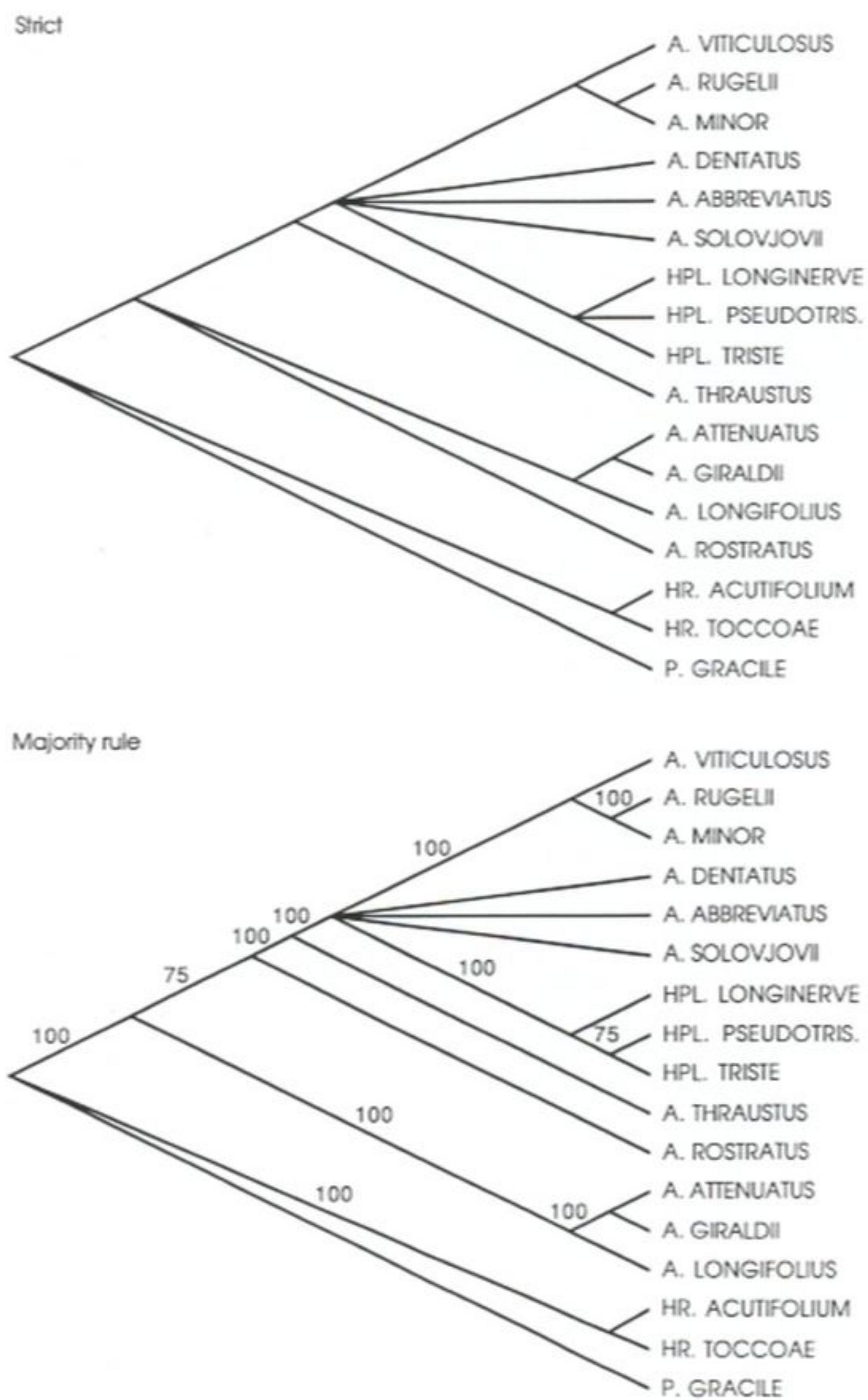


Fig. 2. Arboles de consenso para especies de la familia Anomodontaceae.

tradicionalmente para segregar un grupo de especies, siguiendo un criterio puramente fenético. Las dos especies de *Herpetineuron*, por otro lado, siempre aparecen como grupo basal de *Anomodon*, compartiendo un mismo clado monofilético. Este ha sido el caso también en todos los análisis previos (Granzow-de la Cerda 1990). Los caracteres de areolación, así como la ausencia de papilas Åcarácter compartido con *P. gracile*Å segregar el género *Anomodon*.

Conclusiones

La única sinapomorfia que define al género *Anomodon* en sentido amplio, es la presencia de papilas. Además de los criterios taxonómicos, este resultado refuerza la creencia de que *H. acutifolium* no sólo debe estar en las Anomodontaceae, sino que pertenece al género *Herpetineuron*, y no a *Bryonorrhisia* como propuso Enroth (1991).

Dada la colocación en sinonimia de algunos taxa considerados como *Anomodon*, se concluye que, con excepción de las especies pertenecientes a *Haplohymenium*, el resto del género parece estar ausente en el hemisferio sur y no se conocen endemismos para el continente americano. Este es el caso de *Anomodon whrightii*, de Cuba y Jamaica Åque es sinónimo de *A. attenuatus*Å y *A. fragillimus* (= *Haplohymenium triste* = *Anomodon tristis*) y *A. perarmatus*, que es una especie de *Philonotis* (ver Williams 1930, Hegewald & Hegewald 1975, Hermann 1976, Gier 1980, Granzow-de la Cerda 1989). Cabe destacar que existen dos importantes disyunciones entre México y el sur y este de Asia: *A. thraustus* y *Herpetineuron acutifolium*, junto con la más amplia -para ambos continentes- de *A. minor*.

El género *Haplohymenium* Kindb. debe ser subordinado a *Anomodon*. No obstante, dado lo bien definido de su clado, consideraría su designación como la **sección *Haplohymenium***.

Literatura Citada

Anderson, L.E., H.A. Crum & W.R. Buck. 1990. List of the

mosses of North America north of Mexico. *Bryologist* 93: 448-499.

Buck, W.R. & H. Crum. 1990. An evaluation of familial limits among the genera traditionally aligned with the Thuidiaceae and Leskeaceae. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 17: 55-69.

Buck, W.R. & D.H. Vitt. 1986. Suggestions for a new familial classification of pleurocarpous mosses. *Taxon* 35: 21-60.

Enroth, J. 1991. A commentary on the moss genus *Bryonorrhisia* Stark & Buck (Leskeaceae), with *B. acutifolia* (Mitt.) Enroth comb. nov. *Jour. Bryol.* 16: 407-412.

Gier, L.J. 1980. A preliminary study of the Thuidiaceae (Musci) of Latin America. *Jour. Bryol.* 11: 253-309.

Granzow-de la Cerda, I. 1989. Notes on the taxonomic position of five species of *Anomodon* Hook. & Tayl., some with erroneous identity, and two new combinations. *Bryologist* 92: 381-386.

Granzow-de la Cerda, I. 1990. Aplicación del método cladístico a un caso real: análisis filogenético de *Anomodon* Hook. & Tayl. (Musci). *Anales Jard. Bot. Madrid* 47: 305-325.

Hegewald, P. & E. Hegewald. 1975. Verzeichnis der Laubmoose von Peru nach Literaturangaben. *Jour. Hattori Bot. Lab.* 39: 39-66.

Hermann, F.J. 1976. Recopilación de los musgos de Bolivia. *Bryologist* 79: 125-171.

Iwatsuki, Z. 1963. A revision of the east Asiatic species of the genus *Anomodon*. *Jour. Hattori Bot. Lab.* 26: 27-62.

Swofford, D.L. 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.0. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Wijk, R. van der, W.D. Margadant & P.A. Florschütz. 1959-1969. *Index Muscorum*. International Bureau for Plant Taxonomy. Utrecht. 5 vols.

Williams, R.S. 1930. Some apparently new species from Peru, also new combinations. *Rev. Univ. Cuzco* 1: 34-41.

Apéndice

Codificación de los caracteres empleados:

1. Forma de ramificación (no ordenado). **0** = Eje principal con ramas sencillas, dispuestas en forma laxamente pinnada. **1** = Eje principal con ramas que a su vez se ramifican en forma pseudofasciculada, dando aspecto abigarrado, es decir, que las ramas secundarias parten de las primarias muy próximas entre sí de forma que aparenta un verticilo (como, por ejemplo, en *A. longifolius* y *A. rostratus*). **2** = id., pero también con ramas primarias sobre las que se insertan una o varias secundarias, arqueadas, y sobre éstas las terciarias, y así en sucesivos órdenes, dando apariencia de escalera. El resultado es una sucesión escalonada de ramas cada vez más jóvenes (como ocurre en *A. attenuatus* o *A. giraldii*).

2. Sección del eje principal. **0** = Haz central bien diferenciado, formado por células de diámetro claramente menor. **1** = Homogénea, sin haz central de células de menor luz.

3. Ramas atenuadas y/o flageliformes. **0** = Ausentes. **1** = Presentes.

4. Orientación de las hojas rameales en mojado (ordenado). **0** = No complanadas por el lado ventral ni dorsal de las ramas secundarias. **1** = Complanadas sólo por el lado dorsal, secundarias y orientadas hacia el substrato en el lado ventral. **2** = Complanadas por ambos lados, sobre todo hacia el ápice de las ramas secundarias.

5. Pseudoparafilos. **0** = Ausentes. **1** = Presentes.

6. Longitud de las hojas. **0** = Pequeñas: < 0.7 mm de longitud. **1** = Grandes: > 1.4 mm de longitud.

7. Disposición de las hojas en seco (ordenado). **0** = Erectas a juláceas. **1** = Secundas. **2** = Conspicuamente incurvadas.

8. Constricción de la hoja. **0** = Sin constricción, como en el caso de *A. giraldii*, siendo las hojas lanceoladas a triangular-ovadas. **1** = Constricción presente, dividiendo la hoja más o menos abruptamente en una región basal ancha y lanceolada y otra distal estrecha.

9. Forma de la región distal de la lámina, por encima de la constricción, en las hojas rameales. **0** = De márgenes claramente convergentes desde la constricción hasta el ápice. **1** = Existen porciones de la lámina más allá de la constricción tan estrechas (o más, en *A. minor*) como el ápice; por tanto, con márgenes paralelos, al menos en ciertas partes. **?** = Para especies en que la lámina carece de constricción, así como para *A. viticulosus*, en que el carácter presenta polimorfismo

dentro de una misma población.

10. Margen de la hoja. **0** = Plano en su totalidad. **1** = Revuelto al menos en parte.

11. Forma del ápice (parcialmente ordenado). **0** = Las hojas se estrechan para formar un ápice de aspecto subulado: *A. longifolius* (no ordenado). **1** = Hojas que terminan abruptamente en un acumen uniseriado: *A. rostratus* (no ordenado). **2** = Agudo, como en *A. giraldii* (ordenado). **3** = Agudo a obtuso en una misma planta (ordenado). **4** = Redondeado a obtuso, pero nunca agudo (ordenado).

Nota: El ápice de *A. rugelii*, aunque a menudo cortamente apiculado, tiene un perfil básicamente obtuso a redondo y como tal se ha considerado.

12. Margen de la hoja cerca del ápice. **0** = Entero, aunque a veces ligeramente crenulado por la presencia de papilas robustas. **1** = Con dientes.

13. Longitud de la costa (ordenado). **0** = No llega más allá del 1/3 inferior de la lámina. **1** = Llega justo hasta 1/3 - 1/4 del ápice. **2** = Llega hasta casi 1/10 del ápice, a subpercurrente.

14. Costa bifida en el ápice. **0** = Nunca se bifurca. **1** = Al menos en algunas hojas se hace bifida al final (si bien una de las ramas suele no desarrollarse). **?** = El carácter presenta polimorfismo dentro de una misma población para *A. attenuatus* y *P. gracile*.

15. Células del final de la costa. **0** = Se difuminan hacia el ápice, o enmascaradas por superposición de las células de la lámina. **1** = Nítida y de final bien definido, sin células de la lámina que la enmascaren en ningún momento.

16. Papilas de las células dorsales de la costa (no ordenado). **0** = Células sin papilas o con ligerísimos abultamientos a modo de vesículas. **1** = Papilas diminutas, numerosas y distribuidas aleatoriamente sobre cada célula, en *A. giraldii*. **2** = 4 a 7 papilas por célula, alineadas, gruesas y altas pero no ramificadas. **?** = No se considera para *Haplohymenium triste* por lo breve y enmascarado de su costa.

17. Papilas de células del margen en la inserción de la hoja (ordenado). **0** = Células con papilas numerosas, o bien, sin papilas pero semejantes a las del resto de la lámina. **1** = Estadío intermedio: existen una o dos células algo mamilosas, pero no puede considerarse el margen espinuloso. **2** = Células de papilas muy prominentes, mayores que las de las células de

la lámina, generalmente solitarias. A veces ramificada. Aspecto de espinas.

18. Papilas de las células de la lámina (no ordenado). **0** = Ausentes. **1** = Una central grande, aguda y arqueada, a veces con 1-3 ramas pequeñas en su base, cubriendo enteramente la luz de la célula. **2** = Una central corta, redondeada, cubriendo enteramente la luz de la célula. **3** = Varias, bajas y no ramificadas. **4** = Varias, escasa a profusamente ramificadas.

19. Posición de yemas gametangiales con respecto a los puntos de ramificación más recientes (distales) (ordenado). **0** = Las últimas yemas gametangiales aparecen distalmente respecto a los puntos de ramificación más recientes (es decir, periquecios o perigonios se desarrollan en las ramas más jóvenes). **1** = Más allá de las últimas yemas gametangiales sólo se forman ramas flageliformes (como en *A. longifolius* y *H. acutifolium*). **2** = Nunca se encuentran yemas gametangiales distalmente respecto de los puntos de ramificación más recientes, sino que siempre sobre el eje principal o ramas maduras.

20. Superficie de hojas periqueciales. **0** = Sin papilas, íntegramente. **1** = Papilosas, al menos cerca del ápice (aunque la areolación pueda diferir de las vegetativas).

21. Caliptra. **0** = Glabra. **1** = Hirsuta: con algunos pelos largos. ? = Esporofitos y caliptra desconocidos para *A. dentatus*.

22. Longitud de la seta (ordenado). **0** = > 4 mm. **1** = 1.5 - 3 mm. **2** = < 1 mm: cápsula inserta. ? = Esporofitos desconocidos para *A. dentatus*.

23. Longitud de la urna. **0** = < 1.1 mm. **1** = > 1.3 mm. ? = Esporofitos desconocidos para *A. dentatus*; carácter demasiado variable en *A. giraldii*.

24. Estomas. **0** = Presentes. **1** = Ausentes. ? = No se dispone de información para *A. dentatus* ni *A. solovjovii*.

25. Anillo del opérculo. **0** = Bien desarrollado. **1** = Escasamente diferenciado. ? = Esporofitos desconocidos para *A. dentatus*.

26. Estructura del exostoma. **0** = Dientes más o menos reducidos, irregulares o incompletos, < 0.2 mm de longitud. **1** = Dientes más o menos simétricamente divididos, > 0.25 mm de longitud. ? = Polimorfismo en *Haplohymenium pseudotriste*; esporofitos desconocidos para *A. dentatus*.

27. Ornamentación de la parte superior de los dientes del exostoma (no ordenado). **0** = Verrucosos, con abultamientos gruesos, distribuidos desigualmente. **1** = Con papilas, éstas homogéneamente distribuidas. **2** = Lisos o finamente rugosos. ? = Esporofitos desconocidos para *A. dentatus*.

28. Ornamentación estriolada en la base del exostoma. **0** = Ausente. **1** = Presente. ? = No se dispone de información para *A. dentatus* ni *A. giraldii*.

29. Ornamentación papilosa en la base del exostoma. **0** = Ausente. **1** = Presente. ? = No se dispone de información para *A. dentatus* ni *A. giraldii* y existe polimorfismo en *A. longifolius*.

30. Segmentos del endostoma (ordenado). **0** = Prácticamente ausentes (0-1 células de alto). **1** = Presentes pero cortos (3 o más células de alto). **2** = Bien desarrollados, casi tan altos como los dientes del exostoma. ? = Esporofitos desconocidos para *A. dentatus*.

31. Bivalente m, en meiosis. **0** = Ausente (en *A. minor*). **1** = Presente y dimorfo. ? = No existe información citológica para estas taxa.

Tabla 1. Matriz de taxa por caracteres, la cual fue introducida para ser analizada por el programa PAUP.

	carácter número	
	11111111 12345678901234567	1122222222223 89012345678901
<i>A. abbreviatus</i>	01000111103020100	10101110100007
<i>A. attenuatus</i>	21120111003127001	42100101111021
<i>A. dentatus</i>	01000101103120000	4010??????????
<i>A. giraldii</i>	21100110712020010	3200070111770?
<i>A. longifolius</i>	10101111010020000	2100011100171?
<i>A. minor</i>	01020101104021121&2	40100110010100
<i>A. rostratus</i>	10000001011010020	40000000111021
<i>A. rugelii</i>	01011121104021102	40100101020101
<i>A. solovjovii</i>	01000111104020000	1000207011000?
<i>A. thraustus</i>	00000101104010020	4010011011011?
<i>A. viticulosus</i>	01000111703021121	40100110021011
<i>Hapl. longiner.</i>	01010001003010000	1011001010000?
<i>H. pseudotriste</i>	01010001003000000	4011101070000?
<i>H. triste</i>	01000001002000000	4011101010000?
<i>Herp. acutifol.</i>	10100100702120100	0100010002112?
<i>H. tocoae</i>	20100110702120100	0000010000012?
<i>P. gracile</i>	10100100702107100	0000010011111?

