

Análisis filogenético preliminar del género *Lepidozia* (Hepaticopsida: Lepidoziaceae) de Costa Rica

NAYDA FLORES SÁNCHEZ

Programa Regional de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica 2060, San José, Costa Rica.

RESUMEN: Utilizando el criterio de parsimonia se realizó un análisis filogenético de 12 especies de *Lepidozia* utilizando *Kurzia capillaris* (Sw.) Grolle como grupo externo. Se usaron 27 caracteres morfológicos del gametofito y el análisis se corrió con el programa PAUP 3.1.1. En el árbol de consenso estricto 5 especies se agrupan formando una politomía y el resto forman un clado donde las especies más relacionadas resultaron ser *L. incurvata*, *L. wallisiana*, *L. armata*, *L. peruviansis*, *L. münchiana*, *L. brasiliensis* y *L. pinnaticrucis*. En el análisis de bootstrap el clado que incluye a *L. subdichotoma* resultó tener un porcentaje de ajuste del 100% y el clado que incluye al resto de las especies tuvo un 53% de ajuste. Es necesario estudiar la codificación de los caracteres e intentar una modificación de algunos de ellos para bajar el nivel de homoplasias encontrado.

PALABRAS CLAVE: Hepáticas, criterio de parsimonia, consenso estricto, homoplasia.

ABSTRACT: Using the parsimony was carried out a phylogenetic analysis of 12 species of *Lepidozia* using *Kurzia capillaris* (Sw.) Grolle as outgroup. This analysis included 27 morphological, gametophytic characters and the analysis of the data was performed using PAUP 3.1.1. In the strict consensus 5 species containing a polytomy and the rest of the species containing a clade where the most related species turned out to be *L. incurvata*, *L. wallisiana*, *L. armata*, *L. peruviansis*, *L. münchiana*, *L. brasiliensis* y *L. pinnaticrucis*. In the bootstrap analysis the clade that include to *L. subdichotoma* turned out to have a percentage of adjustment of 100% and the clade that include to the rest of the species had a percentage of adjustment of the 53%. It is necessary to study the code of the characters and attempt a modification of some of them in order to lower the level of homoplasy.

KEY WORDS: Hepatics, parsimony, strict consensus, homoplasy.

INTRODUCCIÓN

La Clase Hepaticopsida (hepáticas) incluye casi 5000 especies, un estimado de 1350 especies en 188 géneros son neotropicales (Gradstein *et al.* 2001). Las hepáticas aún cuando crecen en una amplia variedad de hábitats, se encuentran preferentemente en lugares húmedos y sombreados; muchas crecen sobre suelo o son epífitas, sólo unas cuantas son secundariamente acuáticas (Delgadillo y Cárdenas 1990).

El género *Lepidozia* incluye casi 20 especies en América Tropical (ca. 75 en el mundo entero), usualmente en altas elevaciones. Las especies ocurren principalmente en Los Andes, en las montañas de América Central y en el sureste de Brasil, excepto por las ampliamente distribuidas *L.*

cupressina (Sw.) Lindenb., y *L. patens* Lindenb. que ocurren en el Caribe, en América Central y al oeste de la Cordillera de Colombia (Gradstein *et al.* 2001). En Costa Rica se informan 12 especies, casi 60%, de las 20 que se informan para América Tropical (Dauphin 2005).

Debido a su gran variación morfológica y a que las especies neotrópicas son poco conocidas la identificación de las especies de *Lepidozia* es difícil. Algunas de las especies reconocidas por Fulford (1966) posiblemente sean conespecíficas con la común y variable *L. cupressina* (Gradstein *et al.* 2001), esto podría disminuir el número de especies que se informan para Costa Rica.

El objetivo de este trabajo es proporcionar una hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas de las especies de *Lepidozia* de Costa Rica.

MATERIALES Y MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DE LEPIDOZIA

Las especies del género *Lepidozia* crecen formando tapetes o racimos blancuzcos, amarillo-verdosos, pardo-verdosos o pardos. Tienen tallos filiformes a robustos, 0.5-10 cm. de longitud, pinnados o bitripinnados; ramas laterales usualmente tipo *Frullania* a menudo flageliformes al final; ramas ventrales axilares, intercalares, flageliformes, ocasionalmente foliosas, o muy cortas, sexuales. Producen rizoides sin color, con las puntas agrandadas o variadamente ramificadas. Tienen la línea de inserción de las hojas recta o débilmente encorvada, subtransversa, oblicua o casi longitudinal. Sus hojas son incubas, alternas, simétricas o asimétricas, cuadradas, rectangulares, anchamente cuneadas u ovado truncadas; el margen de la lámina entero o dentado, inciso o ciliado, cuadrífido (en algunas especies con cinco o seis segmentos), los segmentos triangulares; células de las hojas cuadradas, hexagonales, la pared uniformemente engrosada, triángulos pequeños. Producen anfigastos transversos, casi tan grandes como las hojas o mucho más pequeños, con los segmentos triangulares a uniseriados, el margen entero, inciso, dentado o ciliado. Hojas y anfigastos de las ramas son más grandes o más pequeños. Son plantas dioicas, unas pocas especies monoicas, con ramas sexuales cortas, ventrales, axilares o intercalares (Fulford 1966).

GRUPO EXTERNO

Se usó *Kurzia capillaris* (Sw.) Grolle como grupo externo, pertenece a la misma familia Lepidoziaceae y está cercanamente relacionado con *Lepidozia*.

CARACTERES

El análisis incluyó 27 caracteres morfológicos del gametofito de 12 especies de *Lepidozia*. Los caracteres y estados de los caracteres usados para el análisis se presentan en el Cuadro 1. Los estados de los caracteres asignados a cada taxon se presentan en el Cuadro 2. En el cuadro 2 el signo “-

” significa que el caracter no es aplicable para la especie y el signo “?” significa que no se tiene la información.

Los caracteres morfológicos se observaron de las muestras de *Lepidozia* y *Kurzia capillaris* del Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ), Sección de Plantas No Vasculares, las cuales han sido recolectadas en diferentes localidades de Costa Rica. Las observaciones se realizaron utilizando equipo óptico de alta resolución: estereoscopio y microscopio de luz con aumentos de 10x hasta 100x.

Algunos datos también fueron tomados de las descripciones de la publicación de Fulford (1966).

CODIFICACIÓN DE LOS CARACTERES

Se usó una codificación binaria para los caracteres y los mismos fueron analizados en forma desordenada. Las homologías primitivas (plesiomorfias) se codificaron con 0, y las homologías derivadas (sinapomorfias) se codificaron con 1.

DESCRIPCIÓN DE LOS CARACTERES

Al final se incluyen los dibujos de los caracteres y de las especies utilizadas en el análisis filogenético.

Las hepáticas tienen dos formas principales de crecimiento: hepáticas talosas, las cuales crecen en forma de una cinta ventralmente postrada al substrato; y las hepáticas foliosas formadas por un tallo y tres hileras de hojas (dos hileras dorsales y una hilera de hojas ventrales llamadas anfigastos). Las especies del género *Lepidozia* están dentro del grupo de las hepáticas foliosas. Tanto las hojas dorsales y los anfigastos pueden variar en tamaño, forma, posición y forma de inserción en el tallo. Cutícula se refiere a las ornamentaciones sobre la capa epidérmica.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Los caracteres se analizaron en forma desordenada, con parsimonia Fitch y en opción branch and bound, utilizando el programa PAUP 3.1.1.

Se realizó la prueba de bootstrap con 1000 replicaciones para determinar el ajuste de los clados.

RESULTADOS

Se obtuvieron 16 árboles con los siguientes estadísticos: L = 70, C.I. = 0.53, R.I. = 0.51, H.I. = 0.47.

En el árbol de consenso estricto (Fig. 1) se observa una politomía formada por las especies *L. caespitosa*, *L. cupressina*, *L. reptans*, *L. squarrosa* y *L. subdichotoma*. Se tiene un clado bien definido formado por las especies *L. incurvata*, *L. wallisiana*, *L. armata*, *L. peruviansis*, *L. münchiana*, *L. brasiliensis* y *L. pinnaticrucis* (Fig.1).

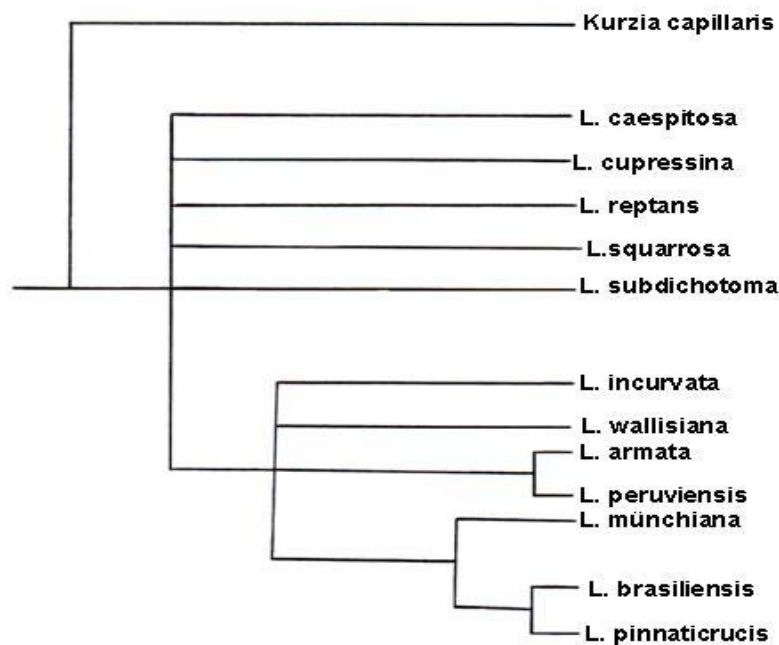


Figura 1. Árbol de consenso estricto.

Con el análisis de bootstrap se obtuvo un árbol con un clado con un porcentaje de ajuste del 100% que incluye a *L. subdichotoma*, y otro clado donde aparecen juntas las otras 11 especies, el cual tiene un porcentaje de ajuste de un 53% (Fig. 2).

DISCUSIÓN

En el árbol de consenso estricto se tiene que con los datos utilizados algunas especies de *Lepidozia* de Costa Rica parecen no mostrar una clara tendencia evolutiva ya que las mismas se agrupan formando una politomía. En el análisis de bootstrap solamente un clado separa a *L. subdichotoma* mientras que el resto de las especies quedan agrupadas en un solo clado. Posiblemente por la gran variación morfológica que presentan las especies de este género sea difícil separarlas, esto podría ser un indicativo de que muchas de las especies consideradas como tal sean solo una variación morfológica de una misma especie. Gradstein *et al.* (2001) consideran que algunas de las especies descritas por Fulford (1966), pueden ser una misma forma de la especie *L. cupressina*.

Para tratar de resolver la politomía del árbol de consenso estricto se deben incluir más caracteres en el análisis. Por ejemplo, los caracteres del esporófito posiblemente ayuden a definir las relaciones evolutivas de estas especies que se encuentran formando la politomía. Para otras especies los caracteres del gametofito permiten separar e identificar algunas especies, pero para el

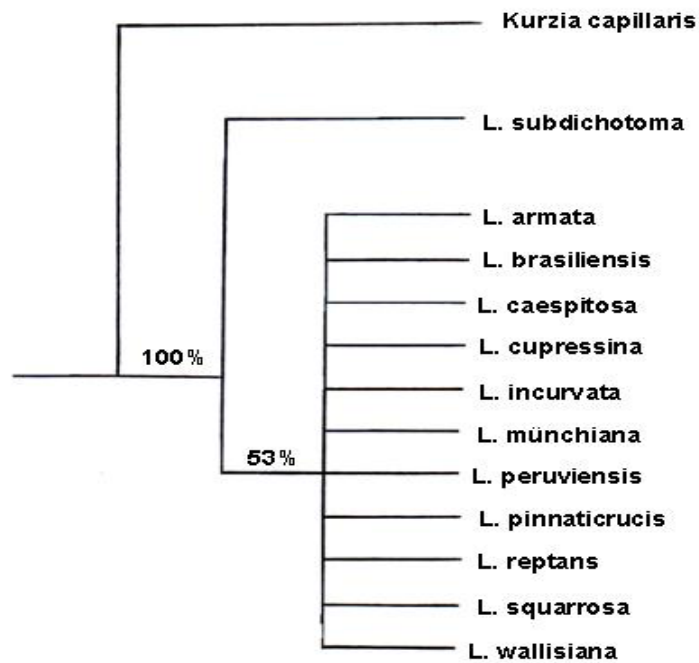


Figura 2. Análisis de Bootstrap.

caso de *Lepidozia* no proporcionan suficiente información para una clasificación filogenética bien fundada. Arrocha (1989) considera que los análisis filogenéticos de los briófitos deben incluir caracteres tanto del gametofito como del esporófito, ya que aunque por su función están sujetos a presiones evolutivas diferentes, forman una sola unidad que es el organismo. Quizás la combinación de caracteres de ambas fases del ciclo de vida de estas plantas permita definir las relaciones evolutivas de las especies que forman la politomía.

El bajo valor de C.I. indica que no existe un buen ajuste entre los caracteres y los árboles, y el bajo valor de H.I. demuestra que los cambios se están acumulando preferentemente en las ramas terminales y no en las ramas internas. Esto indica el alto nivel de homoplasias en los caracteres usados por lo que sería recomendable eliminar el outgroup y añadir un ancestro hipotético para cada carácter que incluya todos los estados de los caracteres, esto aumentaría la optimización y bajaría el nivel de homoplasias posibles. La matriz utilizada resolvería mejor las relaciones evolutivas de las especies de *Lepidozia* sino hubiera mucha información no aplicable (-) o se tuviera la información para todas las especies de modo de eliminar el signo “?”.

En un estudio realizado por Dauphin (2003), con otro grupo de hepáticas del género *Ceratolejeunea*, en el que también se obtuvo valores bajos de estos estadísticos, él sugiere que un análisis filogenético más completo de este grupo de plantas debe incluir caracteres de metabolitos secundarios, secuencias de ácidos nucleicos, contenido químico y ultraestructura para reducir el nivel de homoplasias en los análisis. Entre más caracteres se incluyan en el estudio más posibilidades hay de que el análisis refleje las verdaderas relaciones evolutivas de los grupos. Sin embargo lo importante es distinguir, hasta donde sea posible, los que son homólogos ya que también es posible que se tengan muchos caracteres y el nivel de homoplasias aumente sino se distinguen bien los que son homólogos.

AGRADECIMIENTOS

A Axel P. Retana-Salazar por su asesoramiento en el análisis de los resultados con el programa PAUP 3.1.1. y por la revisión del manuscrito junto a María Isabel Morales, quien también contribuyó con las ilustraciones.

REFERENCIAS

Arrocha C. 1989. Inventario Florístico de los Musgos del Refugio de Fauna y Vida Silvestre Tapantí y Análisis Cladístico del Orden Hookeriales. Tesis de Maestría, Escuela de Biología. Universidad de Costa Rica. 145 pp.

Dauphin G. 2003. *Ceratolejeunea*. Flora Neotrópica Monograph 90. The New York Botanical Garden Bronx, New York. 86 pp

Dauphin G. 2005. Catalogue of Costa Rican Hepaticae and Anthocerotae. *Tropical Bryology* 26: 141 - 218.

Delgadillo C, Cárdenas M. 1990. Manual de Briófitos. Cuadernos 8. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 135 pp.

Fulford MH. 1966. *Lepidozia*. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America, Part II. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 11(2):180-213.

Fulford MH. 1966. *Microlepidozia*. Manual of the leafy Hepaticae of Latin America, Part II. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 11(2): 224-234.

Gradstein SR, Churchill SP, Sallazar-Allen N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86. 577 pp.

Recibido: 15 Mayo 2006

Aceptado: 2 Junio 2006

Apéndice 1: Caracteres y estados de los caracteres para el análisis filogenético las especies de *Lepidozia* de Costa Rica.

0. Tipo de hojas
0: no como escamas 1: como escamas
1. Margen de las hojas
0: entero 1: dentado
2. Inserción de las hojas
0: transversal 1: oblicua
3. Inserción de las hojas
0: transversal 1: levemente oblicua
4. Inserción de las hojas
0: transversal 1: subtransversal a oblicua
5. Longitud de las hojas
0: < 0.60 mm 1: > 0.60 mm
6. Forma de los anfigastos del tallo
0: más largos que anchos 1: más anchos que largos
7. Tipo de cutícula
0: verruculosa 1: lisa
8. Tipo de cutícula
0: verruculosa 1: lisa a verruculosa
9. Tipo de cutícula
0: verruculosa 1: estriolada
10. Pared celular
0: delgada 1: gruesa
11. Posición de las hojas del tallo
0: tipo Kurzia (distantes a imbricadas) 1: distantes
12. Posición de las hojas del tallo
0: tipo Kurzia (distantes a imbricadas) 1: distantes a aproximadas
13. Posición de las hojas del tallo
0: tipo Kurzia (distantes a imbricadas) 1: imbricadas
14. Posición de las hojas del tallo
0: tipo Kurzia (distantes a imbricadas) 1: aproximadas a imbricadas
15. Tamaño de los anfigastos
0: tipo Kurzia (más angostos que el tallo) 1: más anchos que el tallo
16. Tamaño de los anfigastos
0: tipo Kurzia (más angostos que el tallo) 1: tan anchos como el tallo
17. Tamaño de los anfigastos

0: tipo Kurzia (más angostos que el tallo) 1: tan anchos o más anchos que el tallo

18. Tamaño de los anfigastos

0: tipo Kurzia (más angostos que el tallo) 1: tan anchos o más angostos que el tallo

19. Tallo irregularmente ramificado

0: diferente 1: presente

20. Tallo con ramificación pinnada

0: diferente 1: presente

21. Hojas cuneadas

0: diferente 1: presente

22. Hojas subcuadradas u ovado-truncadas

0: diferente 1: presente

23. Hojas del tallo fuertemente cóncavas a cuculadas

0: diferente 1: presente

24. Hojas del tallo cóncavas, nunca cuculadas

0: diferente 1: presente

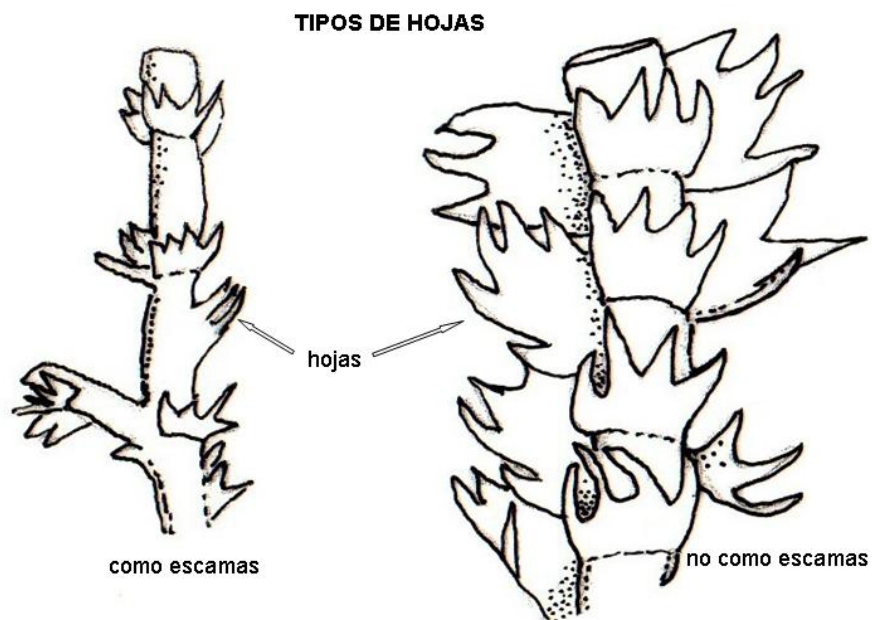
25. Segmentos de las hojas terminando en un ápice con 2 células

0: diferente 1: presente

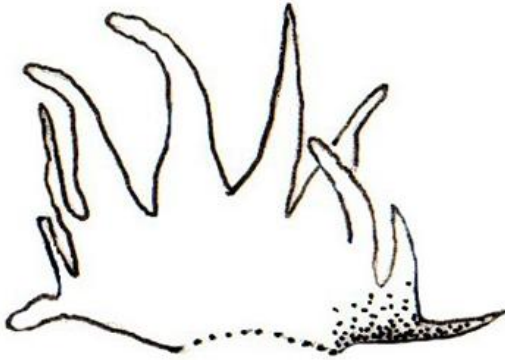
26. Segmentos de las hojas terminando en un ápice con 4-8 células

0: diferente 1: presente

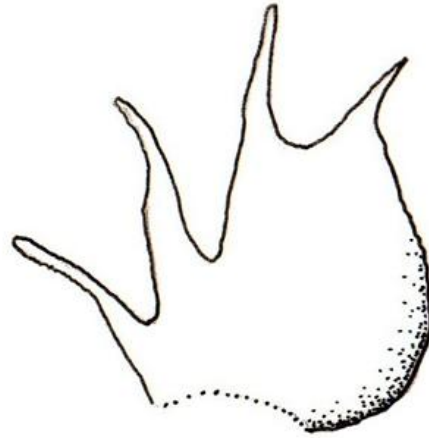
Apéndice 2. Ilustraciones de los caracteres utilizados para el análisis filogenético



MARGEN DE LAS HOJAS



dentado

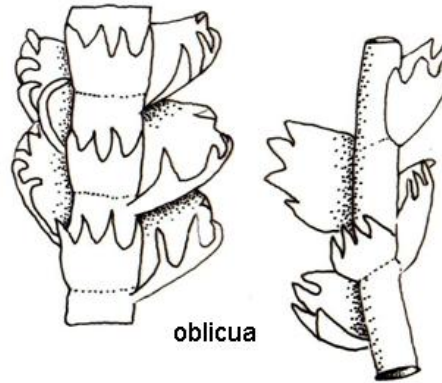


entero

INSERCIÓN DE LAS HOJAS



ligeramente oblicua



oblicua

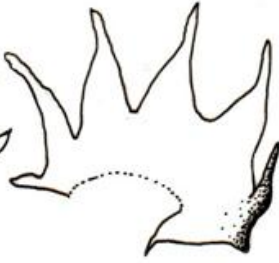


subtransversal

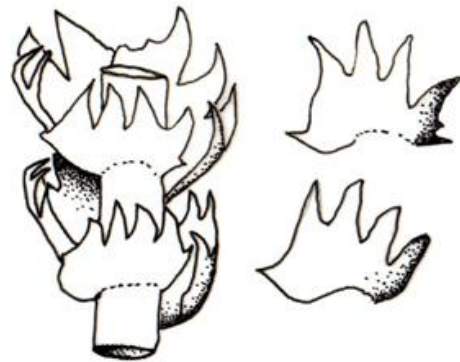
LONGITUD DE LAS HOJAS



mayores de 0.60 mm



menores de 0.60 mm



0.5 mm

**FORMA DE LOS ANFIGASTROS
(hojas ventrales)**



más largos que anchos



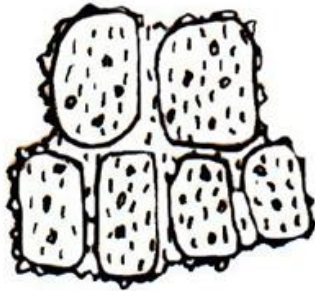
más anchos que largos

TIPO DE CUTÍCULA

lisa



lisa a verruculosa

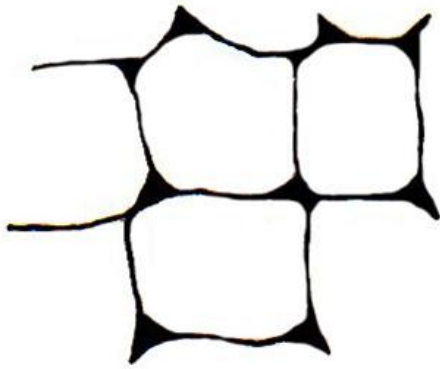


verruculosa

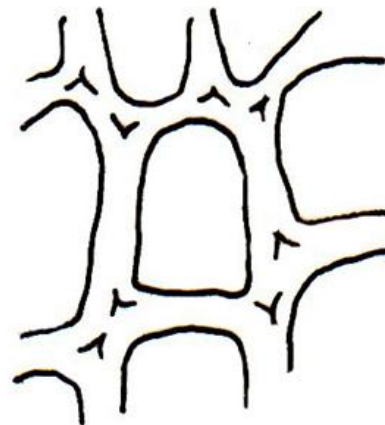


estriolada

PARED CELULAR

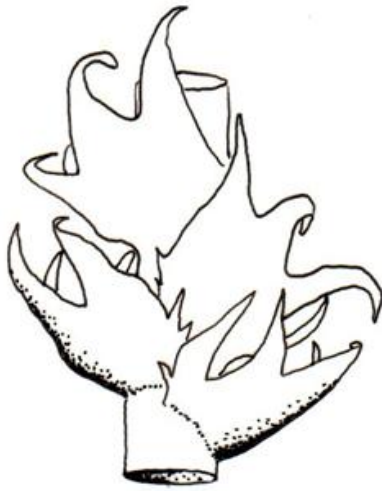


delgada



gruesa

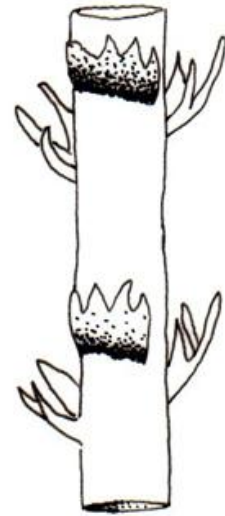
POSICIÓN DE LAS HOJAS EN EL TALLO



aproximadas



imbricadas



distantes

TAMAÑO DE LOS ANFIGASTROS (hojas ventrales)

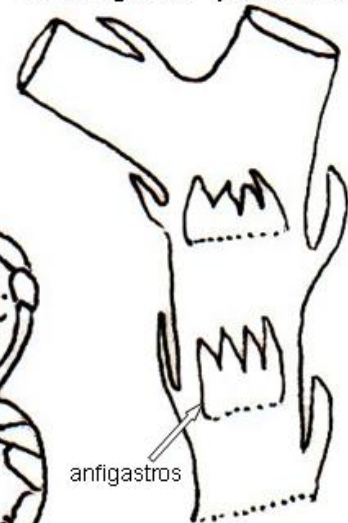


más anchos que el tallo



tan anchos como el tallo

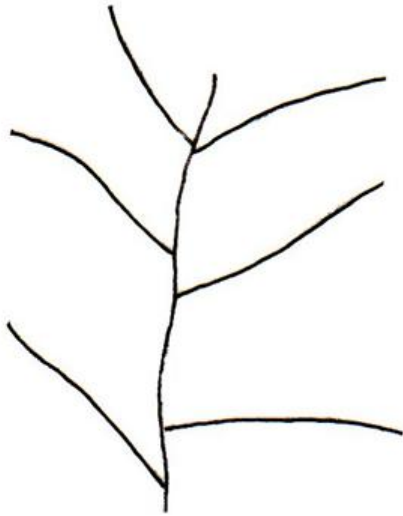
más angostos que el tallo



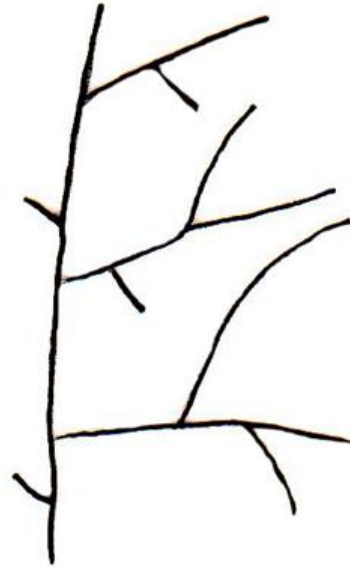
anfigastos

hojas

RAMIFICACIÓN DEL TALLO



pinnada



irregular

FORMA DE LAS HOJAS



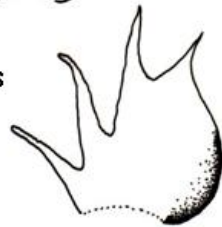
cuneadas



subcuadradas



cóncavas



ovado-truncadas

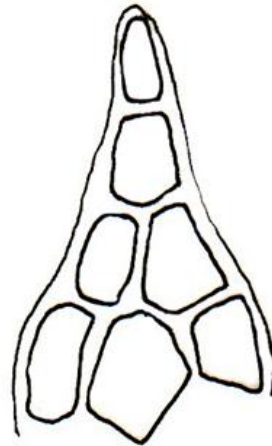


cóncava-cuculadas

ÁPICES DE LAS HOJAS



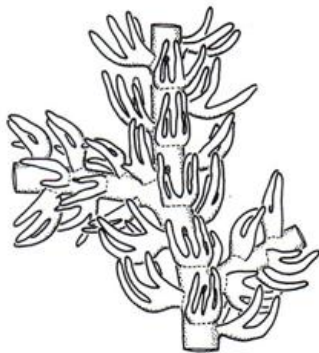
terminando en 4-8 células



terminando en 2 células

*Dibujos de los caracteres morfológicos del gametofito por N. Flores y M.I. Morales

Apéndice 3. Especies utilizadas en el análisis filogenético.



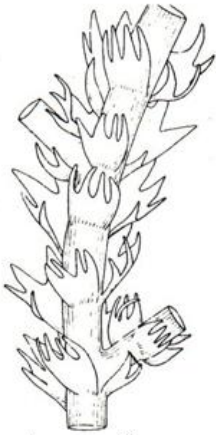
Kurzia capillaris



L. armata



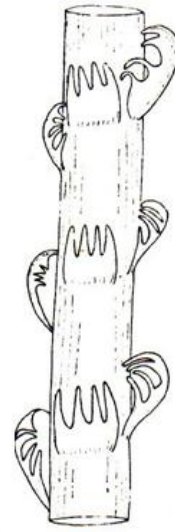
L. brasiliensis



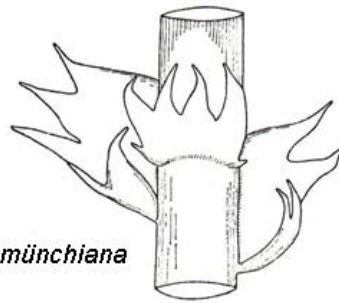
L. caespitosa



L. cupressina



L. incurvata



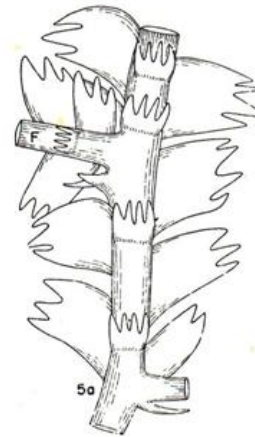
L. münchiana



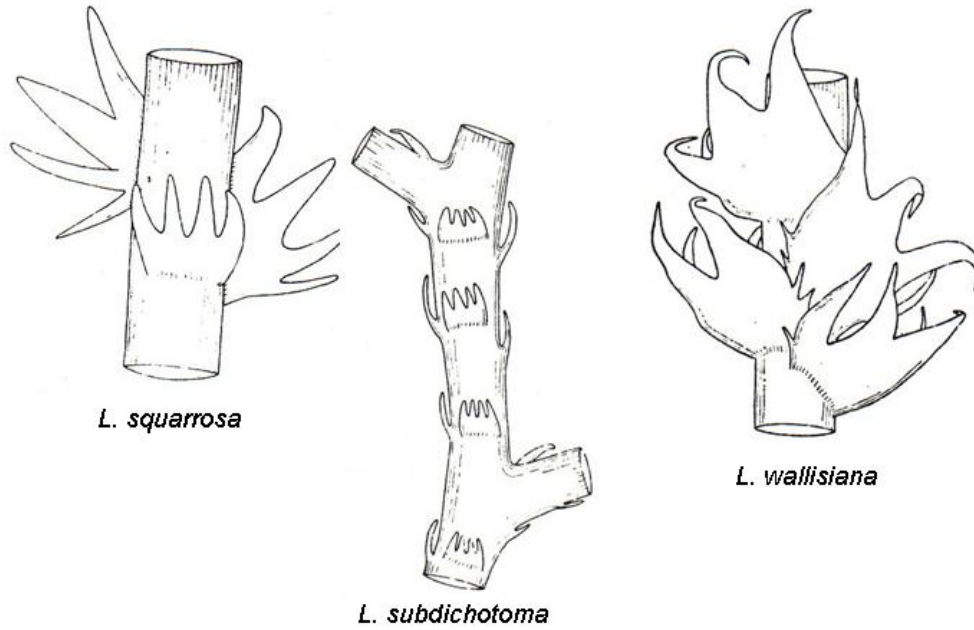
L. peruviana



L. pinnaticrucis



L. reptans



*Dibujos de las especies tomados de Fulford (1966) (Redibujados).

Apéndice 4: Matriz de datos de las especies y estados de los caracteres para el análisis filogenético de las especies de *Lepidozia* de Costa Rica.

1. <i>Kurzia capillaris</i>	000000000000000000000000
2. <i>L. armata</i>	01-1-111--1---1--1-00010100
3. <i>L. brasiliensis</i>	00-1-000001--1-1---00010100
4. <i>L. caespitosa</i>	001--?1000100001---00100000
5. <i>L. cupressina</i>	001--110001--1---1-00000010
6. <i>L. incurvata</i>	101--011--10000---101011000
7. <i>L. münchiana</i>	001--10-1-11---1---00010100
8. <i>L. peruviansis</i>	00--1011--11---000000011000
9. <i>L. pinnaticrucis</i>	00--110--1?--1-???00000000
10. <i>L. reptans</i>	001--001--0---11---00000000
11. <i>L. squarrosa</i>	001--011--11----1--00100000
12. <i>L. subdichotoma</i>	10000011--11---000010000000
13. <i>L. wallisiana</i>	001--011--1--1--1--00000001