



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



LA FILOGENIA DEL ORDEN DICTYOTALES
(PHAEOPHYCEAE), UN ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LOS
CARACTERES MORFOLÓGICOS

T E S I S

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias del Mar y Limnología
(Biología Marina)**

p r e s e n t a

LUZ ANGÉLICA HERNÁNDEZ CARBAJAL

Director de Tesis: JOSÉ FRANCISCO FLORES PEDROCHE

Comité Tutorial: ALBERTO ABREU GROBOIS
SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ
DENÍ C. RODRIGUEZ VARGAS
ABEL SENTÍES GRANADOS

México D. F., 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A la contingencia...

**A mis padres, gracias por todo su amor y solidaridad
A Eva, Lucy e Isaac, por su imprescindible presencia
A ti Miguel por tu ilimitada paciencia, entrega
y sobre todo por tu infinito apoyo, los amo.
A Sofía...**

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Silva, quien a través del Dr. Francisco Flores Pedroche hizo posible el préstamo del material biológico del Herbario UC de la Universidad de California Berkeley, además por el financiamiento otorgado por UCMEXUS, para las salidas a campo y recolecta de material biológico en las costas del Golfo de México y Mar Caribe a través del proyecto "Morphological and molecular studies in Codium (Chlorophyta) from Gulf of México and Caribbean Mexico."

Al CONACyT por la beca-crédito otorgada con No. de registro 159071, durante el periodo 2000- 2002.

A la licencia otorgada por el Colegio de Ciencias y Humanidades plantel Oriente UNAM, para escribir la presente Tesis de Maestría, durante el semestre 2007-1.

Agradezco enormemente a:

La Dra. Teresa Terrazas por los aprendizajes obtenidos durante sus clases de Metodologías en Sistemática en el Colegio de Postgraduados. A la M. en C. Monserrat Vázquez Sánchez, M en C. Dalila Frago Tejas por su tiempo, comentarios, análisis y discusiones acaloradas e interesantes en tantas ocasiones, a la Dra. Alejandrina Ávila Ortiz por su paciencia y enseñanza en la determinación de los ejemplares, realización de preparaciones y gracias por toda la experiencia.

A las ficólogas Dra. Catalina Mendoza González y Dra. Luz Elena Mateo Cid, de la ENCB.

A los miembros de mi comité: Dra. Susana Enríquez Domínguez, Dra. Dení C. Rodríguez Vargas, Dr. Abel Sentíes Granados y Dr. Alberto Abreu Grobois por la revisión del manuscrito, reiterando mi agradecimiento a sus comentarios aportaciones y sugerencias para la culminación de este trabajo escrito.

Y sobre todo a mi asesor, Dr. José Francisco Flores Pedroche por todo su apoyo y paciencia.

A los imprescindibles con quienes he compartido en esta etapa momentos verdaderamente gratos y placenteros así también difíciles, en especial a Alma, Gloria, Arturo, Rocío, Manuel, Benigno, Juana, Oscar, Rosalba, Federico, Daría, Héctor, Monse, Dalis, Matías; a todos ustedes muchas gracias.

INDICE

RESUMEN	i
I.- INTRODUCCIÓN	1
1.1 Las costas mexicanas	1
1.2 Las algas en México	1
1.3 Las algas pardas	2
1.4 El orden Dictyotales	5
1.5 Objetivos	10
II.- ANTECEDENTES	11
2.1 La morfología de los géneros del orden Dictyotales	11
2.2 La selección de los caracteres	15
2.3 El análisis cladístico	17
2.3.1 La polarización de caracteres	18
2.3.2 El método de parsimonia	22
2.3.3 La búsqueda de árboles óptimos	23
2.3.4 La estadística de los cladogramas	24
III.- MATERIAL Y MÉTODO	27
3.1 Trabajo exploratorio	27
3.1.1 Selección de los taxa	27
3.1.2 Selección de los caracteres morfológicos	31
3.1.3 Selección de los caracteres moleculares	32

3.2 Organización de los datos	34
3.2.1 Descripción de caracteres y estados de caracter morfológicos	34
3.2.2 Tabla de caracteres y estados de caracter	41
3.2.3 Matriz codificada de caracteres y estados de caracter morfológicos	42
3.2.4 Matriz de caracteres morfológicos y moleculares	43
IV.- RESULTADOS	46
4.1 Análisis cladístico de los caracteres morfológicos	46
4.2 Análisis de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos	49
4.3 Análisis cladístico de los caracteres morfológicos y moleculares combinados	55
4.4 Análisis de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos y moleculares combinados	57
V.- DISCUSIÓN DE RESULTADOS	59
VI.- CONCLUSIONES	69
VII.- CONSIDERACIONES FINALES	69
VIII.- LITERATURA CITADA	71

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como objetivo general formular una propuesta sobre la filogenia del orden Dictyotales, utilizando el método de análisis cladístico de los caracteres morfológicos de especies representantes obtenidos de la revisión bibliográfica, de material de herbario y de ejemplares recolectados *ex profeso*. Además de realizarse el análisis cladístico combinado de los caracteres morfológicos y de las secuencias parciales del gen *rbcL* de algunas especies pertenecientes al orden registradas en el Gen Bank.

Los resultados del análisis cladístico de los caracteres morfológicos generaron un cladograma pectinado y muestra además que la estructura taxonómica conformada por tres familias (Dictyoteceae, Scoresbyellaeae y Dictyotopsidaceae) y dos tribus (Dictyoteae y Zonarieae), no se cumple. La tribu Zonarieae queda estructurada de la siguiente forma: un clado formado por 4 subclados: [[[*Chlanidophora*, [*Taonia -Homoeostrichus*], [*Lobophora*, [*Zonaria -Styopodium*], [*Padina -Distromium*]]], y *Lobospira* como género basal a este gran clado. Los géneros *Dictyopteris* y *Spatoglossum* quedan fuera de este grupo y además son clados independientes. En lo que respecta a la tribu Dictyoteae, los géneros [*Glossophora* [*Dictyota* [*Pachydictyon* [*Dilophus*]]]], generan clados independientes. Los resultados del análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares muestran que la tribu Zonarieae está distribuida en tres clados diferentes, y la tribu Dictyoteae, a diferencia de los taxa que conforman a Zonarieae, se encuentran conformando un sólo clado monofilético, y comparten hermandad con *Scoryesbella*.

I.- INTRODUCCIÓN

1.1 Las costas mexicanas

México cuenta con 11,592.77 km² de litorales exclusivamente en su parte continental, en esta gran extensión de territorio existen numerosas especies asociadas a estos hábitats, desde los humedales interiores hasta la zona de humedales marinos. Además nuestro país cuenta con 371 islas distribuidas en el Océano Pacífico, en el Golfo de California (Mar de Cortés), en el Golfo de México y Mar Caribe, con lo cual la diversidad de ambientes y hábitats, aumenta considerablemente, en gran medida a la configuración fisiográfica (CONABIO, 1998).

De todos los organismos autótrofos que habitan en estos litorales, las algas juegan un papel vital y comparable al de las plantas en el ambiente terrestre, ya que son las productoras primarias de todo ecosistema acuático, su dinámica, su composición y su fisiología está estrechamente relacionada con las características físicas y químicas del agua. Debido a su amplia distribución, en estos ambientes presentan facultades morfológicas, bioquímicas y reproductivas que las hace únicas (Pedroche *et al*, 1993).

En las zonas costeras la mayoría de los animales dependen directa o indirectamente, para su sobrevivencia, de la densa vegetación de algas y praderas de fanerógamas. Las macroalgas proporcionan alimento, protección, zonas de reproducción y crianza para una amplia variedad de organismos marinos (Campos, 1999).

1.2 Las algas en México

En México, gracias al trabajo de diversos grupos interesados en la ficología, son tres los catálogos relacionados directamente con las algas marinas: Catálogo onomástico (nomenclátor) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas

de México por González-González *et al.* (1996), que incluye registros de ambas costas; Clasificación y nomenclatura de las macroalgas marinas del Atlántico mexicano por Dreckmann (1998) y Catálogo de algas marinas béntónicas del Pacífico de México por Pedroche *et al* (en prensa), estos trabajos permiten afirmar que la diversidad de la flora algal béntica de México conocida hasta el 2002 , asciende a 1,108 nombres válidos y actuales que incluyen especies y variedades. De ellos 177 especies son de la División Chlorophyta, 181 especies de la División Phaeophyta y 750 especies de la División Rhodophyta.

Los nombres mal aplicados y sinónimos presentes en la literatura en los últimos 155 años ascienden a 701, que sumados a los nombres válidos alcanza un total de 1,809 nombres registrados en algún momento de la historia de la ficología marina en el Pacífico de México. Muchos de ellos que aún se emplean en los trabajos florísticos, y producen principalmente errores nomenclaturales y de identificación. En la actualidad las especies nuevas descritas para México en la División Chlorophyta ascienden a 33 (9 ahora sinónimos), en la Clase Phaeophyta a 61 (18 ahora sinónimos) y en la División Rhodophyta a 336 (95 ahora sinónimos). (Pedroche y Senties, 2003).

A pesar de los logros alcanzados hasta estos momentos falta mucho por hacer con respecto al conocimiento y descripción de la biodiversidad algal del Pacífico mexicano. Aún así los trabajos sobre las algas marinas han ido incrementándose paulatinamente y en consecuencia también el número de personas que requieren cada vez más de una infraestructura documental que proporcione conocimientos actualizados (Ortega *et al*, 1993).

1.3 Las algas pardas

Entre las macroalgas, se encuentra la gran diversidad de algas pardas, con más de 250 géneros y cerca de 1500 especies (Hoek *et al.*, 1999) incluidas en la clase Phaeophyceae, ha sido caracterizada por la mayoría de los autores por incluir

especies multicelulares, estructuradas por talos que varían de filamentos microscópicos ramificados hasta plantas foliosas de varios metros de longitud (Hoek *et al.*, 1999), de ahí el calificativo de macroalgas. El tipo de crecimiento de estos organismos puede ser difuso, tricotálico y/o apical, siendo la condición parenquimatosas característica de varios de sus órdenes (Bold y Wynne, 1985).

Los organismos de esta clase, presentan una historia de vida generalmente con alternancia de fases de tipo diplohaplóntico (heteromórfico ó isomórfico), en la reproducción sexual se producen y liberan células móviles como gametos o zoosporas. A nivel celular los cloroplastos están rodeados por retículo endoplasmático (cloroplastos ER) y presentan pirenoides que se proyectan hacia fuera de estos (Hoek *et al.*, 1999).

De acuerdo a la clasificación taxonómica (Lee, 1999), la clase Phaeophyceae pertenece a la división Heterokontophyta, (tabla1). Dentro de esta clase denominada vulgarmente algas pardas (Phaeophyceae), se encuentra el orden Dictyotales (tabla 2).

Grupo	Phylum (división)	Clase	Características del phylum
1	Cyanophyta (cianobacteria)		Crofila a; ficobiliproteínas, glicógeno como producto de almacenamiento y paredes celulares consistentes de aminoazúcares y aminoácidos
2	Glaucophyta Rodophyta Chlorophyta		Algas eucariotas con cloroplastos rodeados por dos membranas
3	Euglenophyta Dinophyta		Algas eucariotas con cloroplastos rodeados por una membrana adicional, cloroplastos ER
4	Criptophyta Heterokontophyta Prymnesiophyta	Crisophyceae Synurophyceae Dictyochophyceae Pelagophyceae Bacillariophyceae Raphidophyceae Xantophyceae Eustigmatophyceae Phaeophyceae	Algas eucariotas con cloroplastos rodeados por dos membranas adicionales, cloroplastos ER.

Tabla1.- Clasificación taxonómica de las algas en cuatro grandes grupos propuesta por Lee (1999).

	Orden	Autoridad
Clase Phaeophyceae	Asceseirales	Petrov
	Choristocarpales	-
	Cluteriales	Oltmanns
	Desmarestiales	Setchell & Gardner
	Dictyotales	Kjellman
	Ectocarpales	Setchell & Gardner
	Fucales	Kylin
	Incertae sedis	-
	Ishigeales	G. Y. Cho & Boo
	Laminariales	Miguia
	Ralfsiales	Nakamura
	Scytothamnales	A.F. Peters & M.N. Clayton
	Sphacelariales	Oltmanns
	Sporochnales	Sauvageau
	Syringodermatales	E.C. Henry
	Tilopteridiales	Bessey

Tabla 2.- Clasificación taxonómica de la Clase Phaeophyceae. (Guiry y Guiry, 2007).

En los últimos 200 años, el interés por la biodiversidad algal y en especial por la taxonomía se ha acrecentado en todo el mundo, lo que ha provocado cambios nomenclaturales que se están revisando actualmente. En el caso de la taxonomía de las algas pardas se han generado algunas discusiones que versan sobre las delimitaciones de los órdenes, sobre todo entre las algas con construcción simple y en lo que respecta a los caracteres primitivos (plesiomórficos) y derivados (apomórficos) dentro del grupo.

A principios de los años 1990, con el uso reciente de secuencias de ADN se propusieron posibles escenarios en la evolución de este grupo. De tal forma que Rousseau *et al.*, (2001), al analizar y comparar secuencias de la subunidad larga de nrARN ribosomal y del gen 28S, propusieron que de los órdenes que pertenecen a Phaeophyceae, Ectocarpales es un grupo monofilético que posee pirenoides pedunculados y proyectados hacia fuera; además determinaron la polifilia de los órdenes Laminariales y Tilopteridiales. Crearon el orden Scytothamnales y confirmaron la monofilia de los órdenes Syringodermatales, Sphacelariales y Dictyotales.

Por otro lado Draisma, *et al.*, (2001) al analizar secuencias de *rbcl* y de los genes 18S y 26S de rADN generaron también propuestas filogenéticas dentro del grupo Phaeophyceae y a diferencia de Rosseau *et al.*, (2001), confirman para Laminariales su condición monofilética y proponen también como un grupo parafilético al orden Sphacelariales, y como grupo basal y además monofilético al orden Dictyotales, mientras que los órdenes Ectocarpales y Laminariales son los más derivados (figura 1).

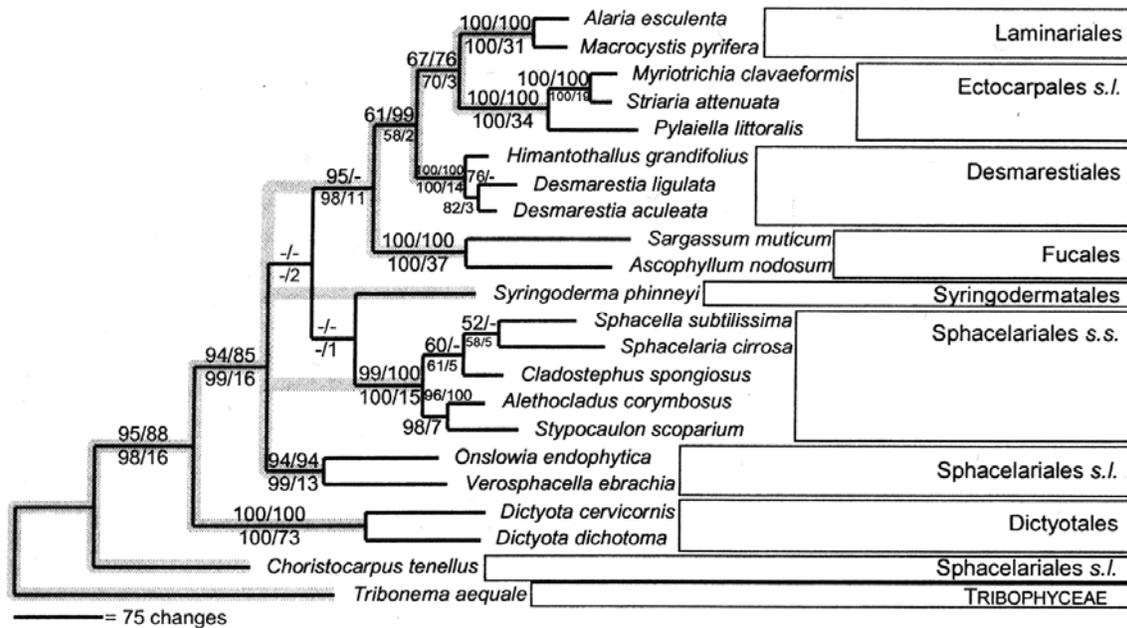


Figura 1.- Árbol filogenético de la clase Phaeophyceae, basado en la combinación de secuencias parciales de los genes *rbcl* y 26S rDNA, utilizando como grupo externo a *Tribonema aequale*, Pascher. Los porcentajes arriba de las ramas son de bootstrap (izq) y (der), debajo de las ramas se muestran los porcentajes de parsimonia (izq) y el índice de decaimiento (der). Los guiones indican porcentajes < 50% ó que los internodos no coinciden en los arboles de neiborg joining o jackknife. Las líneas grises indican la topología mínima del análisis de bootstrap. Tomado de Draisma, *et al.*, (2001).

1.4 El orden Dictyotales

El orden **Dictyotales** Kjellman (Phaeophyceae), es un grupo bien delimitado (Joly, 1967; Bold y Wynne, 1985, Lee, 1999; Womersley, 1987; Hoek *et al.*, 1999; Graham y Wilcox, 2000) y está conformado por 16 géneros que se caracterizan por su crecimiento apical y marginal con ramificación dicotómica en algunos de ellos, además presentan reproducción oogámica con alternancia de generaciones

isomorfos, es decir, existen individuos morfológicamente iguales pero unos producen únicamente meiosporas (esporofitos) y otros producen gametos por mitosis (gametofito) en una misma historia de vida.

Dictyotales no ha quedado excluido de los cambios taxonómicos y nomenclaturales a lo largo de su historia. Papenfuss en la revisión taxonómica que realizó en 1977, enlistó 24 géneros que conformaban hasta esa fecha a dicho orden. Al revisar estas taxa concluyó que solo 17 géneros pertenecían al orden, propuso sinonimias entre algunos géneros y otros fueron trasladados a otros órdenes. En 1980 Allender, propuso que la especie *Dictyotopsis propagulifera* fuera considerada dentro del orden Dictyotales conformando así una nueva familia (Dictyotopsidaceae), basándose en el tipo de crecimiento apical y por presentar un talo monostromático. Aunque para Bold y Wynne (1985); y Broadwater *et al*, (1995) *Dictyotopsis* es un género “anómalo”, ya que hasta 1980 aún estaba a discusión su clasificación taxonómica dentro del orden Dictyotales y además por estar restringida geográficamente a los manglares de Indonesia, en las islas Fiji y al norte de Australia.

Womersley en 1987, a través de la revisión de varios organismos, comparó y estableció algunas semejanzas entre las especies de diferentes géneros (figura 2). Discute sobre la gran similitud entre los géneros *Dictyota*, *Dilophus*, y *Pachydictyon*, por lo que agrupa a estos géneros incluyendo a *Glossophora* en la tribu *Dictyoteae*, (figura 3). Menciona que la diferencia fundamental entre el género *Dityopteris* y *Spatoglossum* es que éste último ha perdido la nervadura central del talo. Mientras que las diferencias entre *Chlanidophora* y *Distromium* son que este último tiene esporangios en soros indusiados a diferencia de *Chlanidophora* que tiene esporangios esparcidos. Así también hace evidente la presencia de ocho esporas en *Zonaria* con respecto a *Homeostrichus*, un género que comparte muchas semejanzas con *Zonaria* y *Lobophora*, como el número de capas medulares y la ausencia de parafises asociadas a esporangios, pero que a

diferencia de *Zonaria*, *Lobophora* presenta una capa central medular más grande y pigmentada.

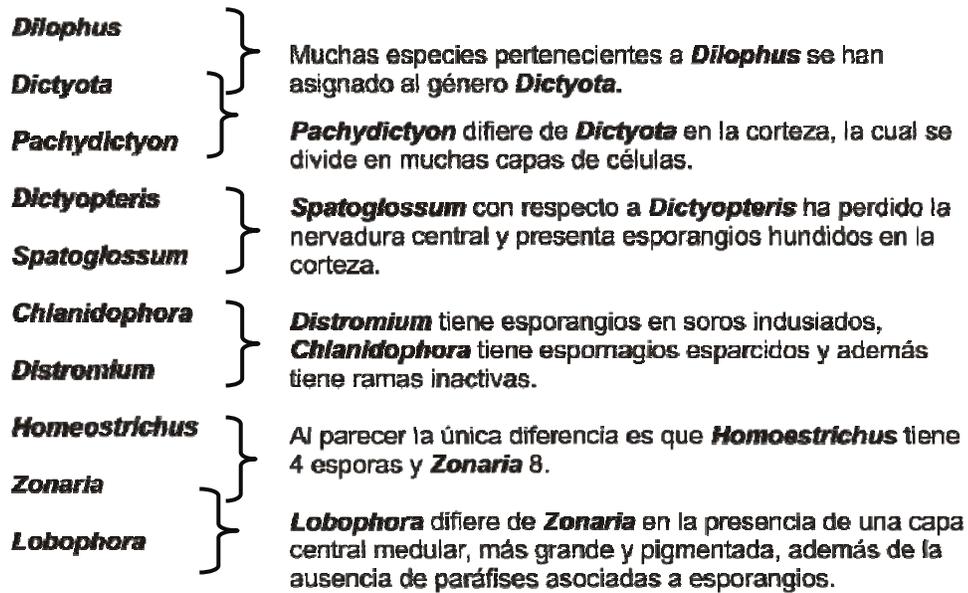


Figura 2.- Comparación morfológica de distintos géneros del orden Dictyotales, basada en la propuesta de Womersley (1987) este autor genera algunas relaciones de parentesco por similitud de los caracteres morfológicos.

Por lo anterior, Womersley agrupa a: *Dictyopteris*, *Spatoglossum*, *Chlanidophora*, *Distromium* y *Homeostrichus* junto con *Padina*, *Taonia* y *Lobospira*, en la Tribu *Zonarieae*. Por último describe al género *Scoresbyella* y lo agrupa en una sola familia (Figura 3).

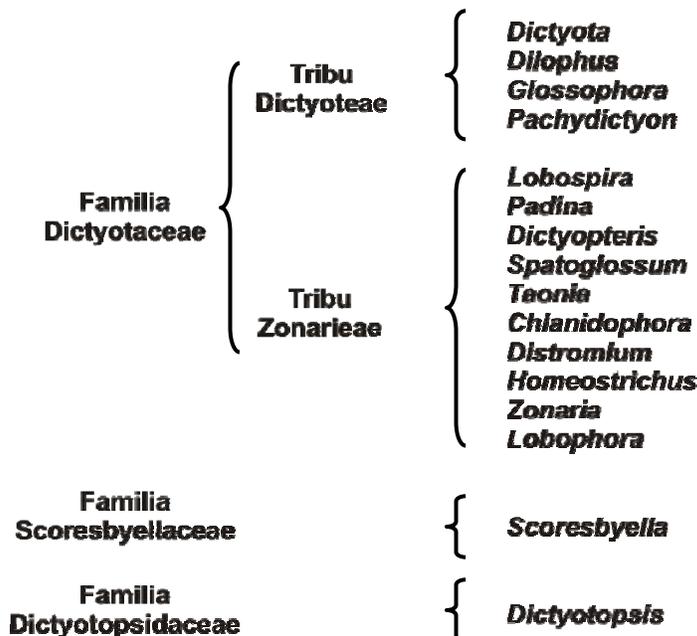


Figura 3.- Taxonomía del orden Dictyotales basada en la propuesta de Womersley (1987). La familia Dictyotopsidaceae, (Allender, 1980), no es considerada por Womersley, se anexa dentro de este esquema con fines ilustrativos.

A pesar de los cambios propuestos por Womersley, para Hoek *et al.*, (1999) el orden Dictyotales posee una única familia (Dictyotaceae) y menciona que es un grupo monofilético bien delimitado, y que los caracteres sinapomórficos del orden, son: las frondas parenquimatosas aplanadas, formadas por divisiones longitudinales y transversales a partir de las células apicales (Joly, 1967; Bold y Wynne, 1985, Lee, 1999, Hoek *et al.*, 1999 Graham y Wilcox, 2000), la fusión sexual estrictamente oogámica en el gametofito, la pérdida del flagelo posterior liso en el espermatozoide (espermatozoides uniflagelados), los oogonios y anteridios arreglados en soros; esporangios uniloculares y la producción de 4 meiosporas no móviles (tetraesporas) en el tetrasporofito como carácter distintivo de este orden (Lee, 1999). Los organismos pertenecientes a estos taxa solo se distribuyen en zonas de aguas tropicales y subtropicales alrededor del mundo.

La base de datos de algas (Guiry y Guiry, 2007) en su página web: <http://www.algaebase.org/>, actualizada hasta el 12 de marzo del 2007 muestra la taxonomía actual del orden Dictyotales, conformado por dos familias: Dictyotaceae con 2 tribus (Dictyoteae y Zonarieae) con 19 géneros y Scoresbyellaceae con un sólo género, como se muestra en la tabla 3, aunque la base de datos no incluye a la familia Dictyotopsidaceae (Allender, 1980) como una nueva familia perteneciente al orden.

Orden	Familia	Tribu	Géneros
Dictyotales Kjellman	Dictyotaceae Lamouroux ex Dumortier	Dictyoteae Greville	<i>Canistrocarpus</i> De Paula & De Clerck
		Dictyoteae Greville	<i>Dictyota</i> J. V. Lamouroux
		Dictyoteae Greville	<i>Pachydictyon</i> J. Agardh
		Dictyoteae Greville	<i>Rugolopterix</i> De Clerck & Coppejans
		Dictyoteae Greville	<i>Glossophora</i> J. Agardh
		Dictyoteae Greville	<i>Dilophus</i> J. Agardh
		Zonarieae	<i>Distromium</i> Levring
		Zonarieae	<i>Padina</i> Adanson
		Zonarieae	<i>Homeostrichus</i> J. Agardh
		Zonarieae	<i>Lobophora</i> J. Agardh
		Zonarieae	<i>Lobospira</i> Areschoug
		Zonarieae	<i>Spatoglossum</i> Kützting
		Zonarieae	<i>Taonia</i> J. Agardh
		Zonarieae	<i>Zonaria</i> C. Agardh
		Zonarieae	<i>Chlanidhpora</i> J. Agardh
		?	<i>Newhousia</i> Kraft, Saundres, Abbott & Haroun
		?	<i>Exallosorus</i> J. A. Phillips
?	<i>Stoehospermum</i> Kützting		
?	<i>Stypopodium</i> J. Agardh		
Scoresbyellae Womersley	<i>Scoresbyella</i> Womersley		
Dictyotopsidaceae Allender	<i>Dictyotopsis</i> Troll		

Tabla 3.- Taxonomía del orden Dictyotales, Familias, tribus y géneros correspondientes, basada en la propuesta de (Guiry y Guiry, 2007). Se anexa a la familia Dictyotopsidaceae.

Es importante mencionar que en los últimos cinco años, se han generado dos propuestas filogenéticas moleculares que contradicen a la clasificación taxonómica propuesta por Womersley desde 1987, la primera de Lee y Bae (2002), en la que a través del análisis cladístico de secuencias parciales del gen 18S rARN y de la región espaciadora del gen rbcL, obtuvieron que los géneros pertenecientes a la tribu Dictyoteae, forman un clado monofilético (*Dictyota-Pachydictyon-Dilophus*) mientras que los géneros de la tribu Zonarieae formaron cuatro clados polifiléticos: (*Padina*; *Distromium-Lobophora-Zonaria*; *Spatoglossum-Lobospira*; y *Dictyopteris-Spatoglossum*), discrepando de la propuesta de Womersley (1987) que considera a dicha tribu como un grupo monofilético.

La segunda propuesta filogenética pone en tela de juicio la monofilia de la familia Dictyotaceae (incluyendo a sus dos tribus: Dictyoteae y Zonarieae). Esta propuesta generada por De Clerck *et al.*, (2006), se basa en el análisis obtenido de las secuencias parciales de los genes rbcL y del 26S rADN de especies pertenecientes a la familia Dictyotaceae y concluye que la clasificación del orden (tres familias y dos tribus) no refleja adecuadamente su historia evolutiva, ya que a diferencia de lo propuesto por Lee y Bae (2002), ninguno de los géneros pertenecientes a la tribu Dictyoteae se resuelve como un clado monofilético.

Considerando que la monofilia del orden Dictyotales no ha sido cuestionada (Hoek *et al.*, 1999 y Lee & Bae, 2002) y que es un clado basal a todos los órdenes que conforman Phaeophyceae (Draisma *et al.*, 2001) como se muestra en la figura 1, y tomando en cuenta además, la cantidad de cambios taxonómicos y nomenclaturales que ha sufrido; surge la necesidad de realizar un análisis cladístico de los caracteres morfológicos de las especies que lo conforman y comparar los resultados con los antes mencionados. No hay que olvidar que los atributos morfológicos de las algas han sido considerados históricamente por la mayoría de los autores, como punto de partida para la clasificación taxonómica y han sido usados consecuentemente para describir especies así como también para hacer propuestas sobre las relaciones filogenéticas.

1.5 Objetivos

Por lo tanto el presente trabajo tuvo como objetivo general:

- Formular una propuesta sobre la filogenia del orden, utilizando el método de análisis cladístico de los caracteres morfológicos de especies representantes del mismo, a través de los caracteres morfológicos obtenidos como resultados de la revisión bibliográfica de las descripciones de las especies tipo de cada género así como del análisis de material de herbario y de ejemplares recolectados *ex profeso*;

Y objetivos particulares:

- Elaborar una matriz de estos caracteres y estados de caracter para ser analizada con el programa *Phylogenetic Analysis Using Parsimony* (PAUP) (Swofford, 1999),
- Realizar el análisis combinado de los caracteres morfológicos y moleculares mismos que se obtuvieron de las secuencias parciales del gen *rbcl* de las especies, registradas en el Gen Bank.

II.- ANTECEDENTES

2.1 La morfología de los géneros del orden Dictyotales

La diversidad de construcción de los talos en las algas contrasta mucho con la uniformidad en las plantas vasculares. Los meristemas parenquimatosos producen tejido que se diferencian en una variedad de formas. La gran mayoría de las algas marinas son filamentosas y se construyen a partir de unidades de filamentos corticados. El desarrollo de pseudoparénquima se encuentra en Fucales, Dictyotales entre otras. En el caso del orden Dictyotales, la construcción de los talos se da a través de una región meristemática bien localizada en el ápice de los mismos (Loaban y Harrison 1997).

Los organismos pertenecientes al orden Dictyotales se distinguen comúnmente por los siguientes rasgos morfológicos:

- crecimiento apical el cual determina el tipo de ramificación (dicotómica, subdicotómica, irregular)
- crecimiento marginal del cual se origina la forma abanicada de los talos
- presencia de células diferenciadas morfológicamente conformando médula y corteza que se observan en sección transversal
- presencia de grupos de pelos en la superficie del talo
- tetraesporangios
- talos dioicos (gametofitos en diferentes individuos)
- soros esporangiales (esporangios reunidos formando soros)
- soros oogoniales y anteridiales

Los talos de este orden generalmente crecen erectos o parcialmente postrados; los que tienen forma de cintas (figura 4A) se ramifican dicotómica, subdicotómica e irregularmente y los que forman una lamina presentan formas flabeladas (abanicados) ó laciniadas (figura 4B). Los talos crecen extendiéndose desde una base estrecha, en esta zona todas las ramas se encuentran unidas por rizoides al

sustrato (estructuras celulares en forma de filamentos sin diferenciación celular) formando comúnmente un órgano de fijación (pie de fijación) (figura 4A).

El crecimiento del talo es de dos tipos: apical (una simple célula apical comúnmente prominente) originando ramificaciones dicotómicas; crecimiento marginal en donde una hilera de numerosas células apicales marginales se dividen para iniciar ramas laterales irregularmente. En cada caso el crecimiento se da por divisiones regulares longitudinales y transversales de las células apicales.

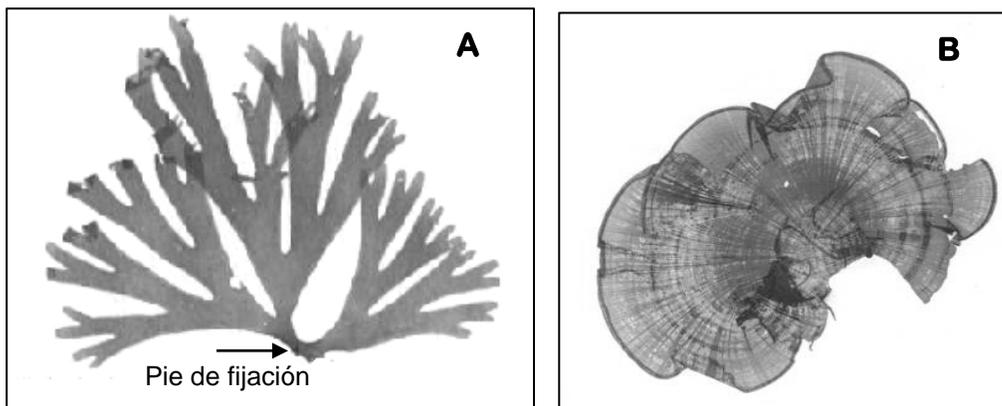


Figura 4. Forma en cinta de *Pachydictyon coriaceum* (Holmes) Okamura y abanicada en *Padina gymnospora* Kützting.

Cuando los talos están ramificados presentan ramas más o menos liguladas (afiladas), comúnmente dispuestas en un plano, en ocasiones pueden ser espiraladas y muy divididas como el caso del género *Lobospira*. También presentan ramas más pequeñas e inactivas (ya no crecen). En los talos flabelados el crecimiento marginal de las células origina la formación de líneas concéntricas las cuales se extienden desde la base, ejemplo de ello es el género *Padina* (figura 4B).

En los talos pertenecientes al género *Glossophora*, es notoria la presencia de estructuras en forma de saco que crecen sobre la superficie (ramelli) (figura 5 A y F). Este rasgo es único de los miembros de este género.

En sección transversal, se observa por lo general la presencia de células arregladas regularmente y que son notoriamente más grandes y con pocos

feoplastos (en algunos géneros pueden ser redondeadas), las cuales constituyen la médula (figura 5 C), ésta puede ser monostromática (una sola hilera de células), distromática (dos hileras de células) durante toda la vida del talo ó polistromática de tal forma que a través del crecimiento de los talos, las células medulares se desplazan lateralmente por divisiones transversales y longitudinales y las células más externas se diferencian posteriormente en una corteza (figura 5 D) formada de pequeñas células densamente pobladas de feoplastos.

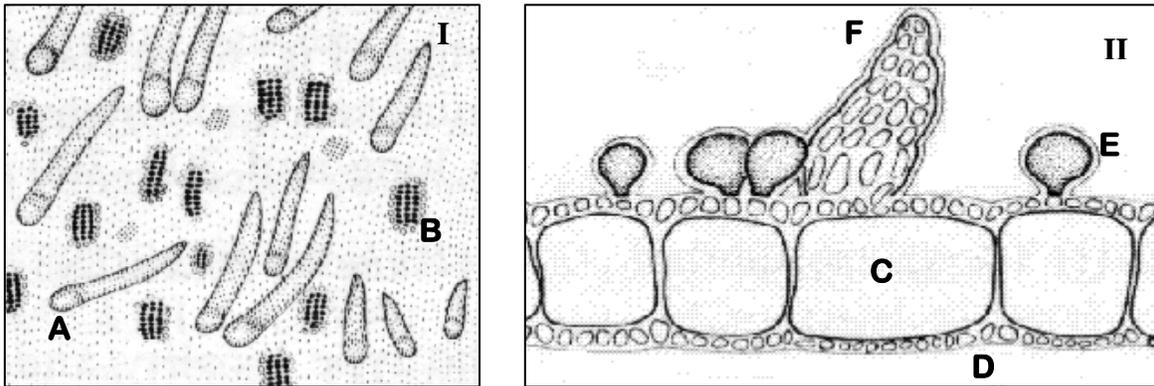


Figura 5. *Glossophora nigricans*, (J. Agardh) Womersley, I.- Vista superficial, de sacos (ramelli) (A) y soros esporangiales (B), II.- corte transversal en donde se observan las células medulares (C) y células de la corteza (D), además de esporangios sin dividir (E) y un saco (ramellus) (F), (Womersley, 1987).

El espesor de la corteza puede ser de 1 hasta 5 células, se distingue la forma prismática e irregular de las células de la médula de las de la corteza. La presencia de pelos feofíceos en mechones dispersos, en líneas concéntricas, ó en puntos de ramificación desarrollados de la superficie de células corticales, es característica de algunos géneros. Los pelos feofíceos son filamentos uniseriados de células que se desarrollan de un meristemo basal de una o pocas células en división.

Por otro lado, los caracteres reproductivos de estos organismos como los esporangios, oogonios, anteridios, ya sean simples (uniloculares) o en soros, corresponden a la historia de vida diplohaplóntica de los miembros de este orden. La historia de vida de un organismo de este tipo, presenta dos generaciones alternadas, gametofito (haploide) y esporofito (diploide) multicelular e isomórficos

(tanto el esporofito como el gametofito presentan morfología y tamaño similar), y dioico, esto implica que los gametos femeninos y masculinos se producen en diferentes talos (figura 6).

El esporofito presenta esporangios uniloculares (crecen en una simple cámara) y se encuentran esparcidos o agrupados en soros sobre la superficie del talo produciendo 4 meioesporas (n) inmóviles que cuando son liberadas, cada una germina, crece y da origen a un gametofito haploide (n) como se muestra en la figura 6A. Womersley (1967) también describe la presencia de mitoesporas (apomeióticas), las cuales se producen en esporangios uniloculares (Figura 6B) que se dividen por mitosis dando lugar a una sola "espora diploide" ($2n$), que se libera, germina y crece dando origen a otro esporofito diploide.

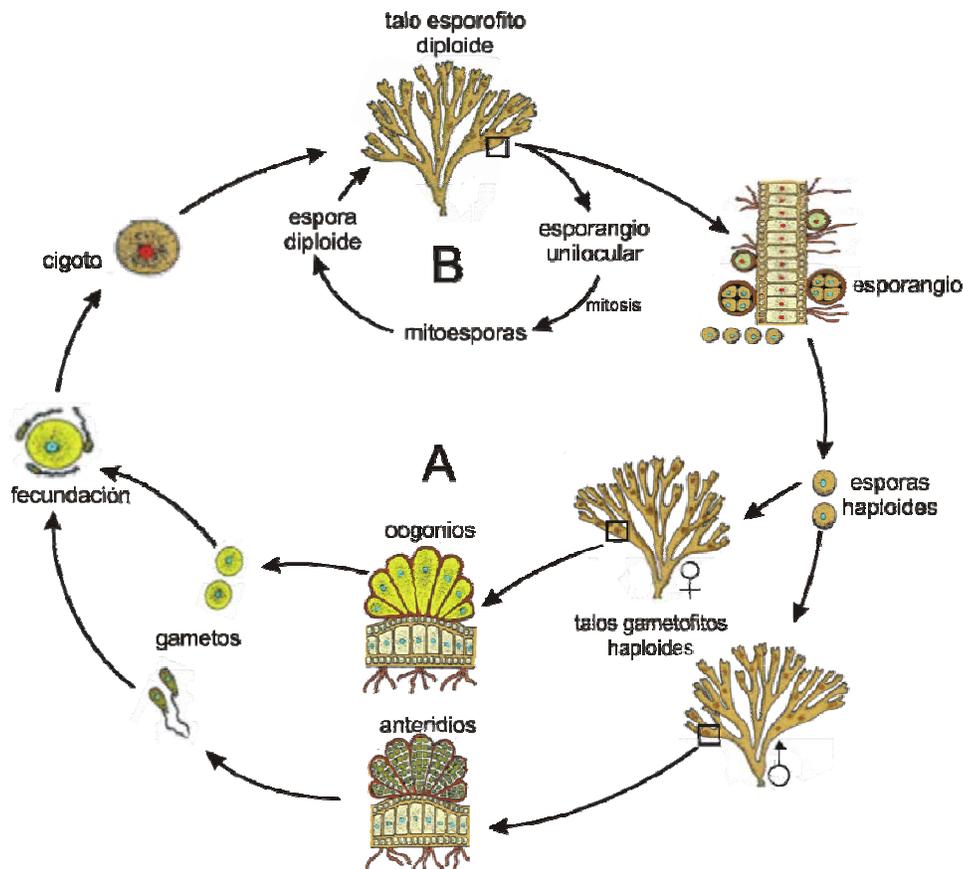


Figura 6.- A) Esquema de la alternancia de generaciones dipohaplóntica isomórfica. Un esporofito diploide produce esporangios los cuales forman esporas (n) haploides, por divisiones meióticas. Estas esporas germinan, son liberadas y posteriormente crecen formando talos gametofitos masculinos y femeninos (haploides) los cuales forman anteridios (masculinos) y oogonios (femeninos), estos producen gametos haploides por divisiones mitóticas, los cuales son liberados y a través de la fecundación forman otro esporofito diploide. B) Producción de mitoesporas

Los esporangios producen cuatro meiosporas (tetraesporangios) inmóviles u 8 esporas (octaesporangio) como es el caso de *Zonaria*, los esporangios generalmente se encuentran superficialmente en el talo y son producidos por las células de la corteza.

El gametofito oogámico presenta soros (grupos de ovoides) estrechamente adyacentes en talos femeninos, y soros anteridiales en el gametofito masculino, los soros comúnmente están rodeados de parafises estériles, que no son otra cosa que filamentos uniseriados sobre la superficie del talo. En muchos taxa los soros se encuentran sobre la superficie del talo y ocasionalmente hundidos en la corteza. Cada lóculo produce un esperma uniflagelado. Los órganos reproductivos se producen en ambos lados de los talos en muchos taxa.

En lo que respecta a las características sexuales de los talos gametófitos para muchos géneros pertenecientes al orden Dictyotales no han sido descritos, por lo que se desconocen las estructuras reproductoras como oogonios y anteridios, probablemente porque la meiosis en los esporangios no siempre ocurre. En muchas especies, el esporangio sólo se divide antes de la descarga de las esporas. Existe un aparente predominio de plantas esporangiales puede deberse en parte a que las plantas sexuales (gametófitos) se encuentran comúnmente en aguas más profundas y no son frecuentemente recolectadas (Womersley, 1967). Aunque en México Mateo-Cid *et al.*, (2000) han descrito talos sexuales (gametófitos masculinos y femeninos), para los géneros *Dictyota*, *Dictyopteris*, *Pachydictyon*, *Padina*, *Taonia* y *Zonaria* colectados en la península de Baja California y para *Padina* en el Pacífico Mexicano (Ávila-Ortíz y Pedroche, 1999).

2.2 La selección de los caracteres

Los caracteres y estados de carácter, pueden ser de dos tipos: cualitativos como la presencia ó ausencia de un carácter determinado y cuantitativos como medidas, intervalos, promedios entre otros (Villaseñor y Dávila, 1996). ¿Pero qué caracteres tenemos que escoger?; para Poe y Wiens (2000), “en sistemática filogenética, los

caracteres ideales son aquellos que varían entre las unidades terminales de un análisis pero no los que varían dentro de estos". Debemos entender por taxa terminales, a las especies o taxa superiores, como agregados de especies (géneros, órdenes, familias). Por lo tanto la variación que permite resolver la filogenia es a nivel intergrupo y no la variación intragrupo.

Aunque no existe como tal un criterio metodológico a seguir que indique como incluir o excluir los caracteres morfológicos en un análisis filogenético. Poe y Wiens (2000), sugieren excluir:

- Los caracteres cuantitativos, porque los estados de caracter están circunscritos arbitrariamente y la polarización de estos es difícil de determinar.
- Aquellos caracteres desconocidos para las dos terceras partes de las Unidades Taxonómicas.
- Y los caracteres con datos ausentes o polimórficos dentro de los grupos.

Por lo contrario los caracteres que deben ser seleccionados para el análisis filogenético deben tener baja variación intraespecífica, estar presentes en muchos taxa y poder ser tipificados inequívocamente.

González y de Luna (1996) sugieren que el problema práctico de seleccionar los caracteres taxonómicos y de tipificarlos correctamente, no solo requiere de una base empírica, la cual consiste en la similitud, la conjunción y la variación discreta heredable e independiente que presentan los caracteres; sino de la evaluación de hipótesis de homología, éstas son resultado de un proceso de inferencia y dependen lógicamente de un conjunto específico de datos.

Algunos autores ya han descrito caracteres de diferentes tipos para los géneros pertenecientes al orden Dictyotales (morfológicos, químicos, moleculares, entre otros) como se muestra en la tabla 4. Estos caracteres que pueden ser utilizados en un estudio filogenético, tienen la desventaja de que no están descritos para todos los géneros pertenecientes al orden.

Morfológicos y de estructuras reproductivas	Químicos	Moleculares	Distribución geográfica y morfología
(Yotsokura, 1995)	(Sasaki <i>et al.</i> , 1999)	(Lee y Bae 2002)	(Nizamuddin y Campbell, 1995)
(Broadwater <i>et al.</i> , 1995)	(De Andrade <i>et al.</i> , 2002)	(De Clerck, 2006)	(Kraft <i>et al.</i> , 2004)
(Phillips, 1998)	(Amado <i>et al.</i> , 1996)	(Hoshina <i>et al.</i> , 2004)	
(Phillips, 1997)			
(Phillips <i>et al.</i> , 1994)			
(Phillips y Clayton, 1993)			
(Phillips y Clayton, 1994)			
(Phillips y Clayton, 1997)			
(Phillips y Huisman, 1998)			
(Tanaka, 1991)			

Tabla 4. Tabla basada en los diferentes tipos de caracteres descritos por diferentes autores.

2.3 El análisis cladístico

El cladismo es un método de análisis que “se fundamenta en el principio ontológico de la evolución o de la herencia con modificación, que implica la transmisión vertical de los caracteres” (Espinoza y Llorente, 1993) permite generar hipótesis y reconstruir las relaciones filogenéticas (genealogías) entre los organismos (Forey *et al.*, 1994), elucidando los patrones de ancestría común entre las especies.

La idea básica del cladismo es, que los miembros de un grupo comparten una historia evolutiva común y están estrechamente relacionados entre ellos. Estos grupos son reconocidos por compartir características derivadas (sinapomorfías) que han sido generadas a través de diversos procesos de especiación y que no están presentes en su ancestro inmediato, (Llorente, 1994).

El cladismo ayuda a elucidar la evolución de un grupo de organismos, permite examinar la manera en que los caracteres cambian con el tiempo dentro de los grupos, es decir, la dirección y frecuencia relativa del cambio. También es posible comparar a los descendientes de un solo antepasado para proponer modelos de origen y extinción en estos grupos, o para observar el tamaño y diversidad de los grupos hermanos (Lipscomb, 1998).

El cladismo parte de tres suposiciones básicas importantes:

- Los organismos agrupados en el taxón a estudiar, deben conformar un grupo monofilético, es decir, deben estar relacionados por un ancestro común.
- El grupo por lo tanto ha evolucionado y transformado sus caracteres (producto de la especiación), formando linajes que tienen en común sinapomorfias, los linajes que se pueden representar en un diagrama de ramificación (cladograma) como los patrones de bifurcación.
- Por lo que los caracteres, se conservan (caracteres primitivos), se pierden o aparecen a lo largo de la evolución de los clados, como convergencias o paralelismos (homoplasias) o autoapomorfías (caracteres derivados exclusivos).

Para saber cuáles han sido los cambios en los caracteres y el orden de transformación de estos, es necesario realizar una polarización, es decir, la comparación de los caracteres que presentan los organismos de estas taxa con los caracteres que presentan los organismos de un taxón hermano (grupo externo).

2.3.1 La polarización de los caracteres

La polarización consiste en la determinación de los estados de carácter que son plesiomórficos (figura 7A) y los que son apomórficos, para ello se utiliza el criterio de comparación del grupo de estudio con el grupo externo. El grupo de estudio (grupo interno) en este caso, lo conforman los representantes de los géneros pertenecientes al orden Dictyotales, mientras que el grupo externo corresponde a un género que de antemano sabemos que es ancestral al grupo interno.

Este criterio de comparación con un grupo externo “permite suponer que un carácter que se encuentra en ambos grupos (figura 7A) puede haber sido heredado de un ancestro más antiguo que el ancestro del grupo de estudio,

mientras que si se restringe al grupo de estudio, éste fue heredado de un ancestro más reciente” (Morrone, 2000), lo que genera que las especies que comparten un mismo carácter se agrupen en clados (figura 7B). Los caracteres plesiomórficos se definen como aquellos caracteres que están presentes tanto en los taxa de estudio como en el grupo externo, son los caracteres primitivos o ancestrales, lo que permite suponer un ancestro más antiguo al grupo interno, mientras que los caracteres sinapomórficos, se definen como aquellos caracteres derivados de los ancestrales y que comparten dos o más taxa, permiten agrupar a estos en un clado, generando entre ellos relaciones de hermandad, la cual es mostrada en un cladograma (figura 7C).

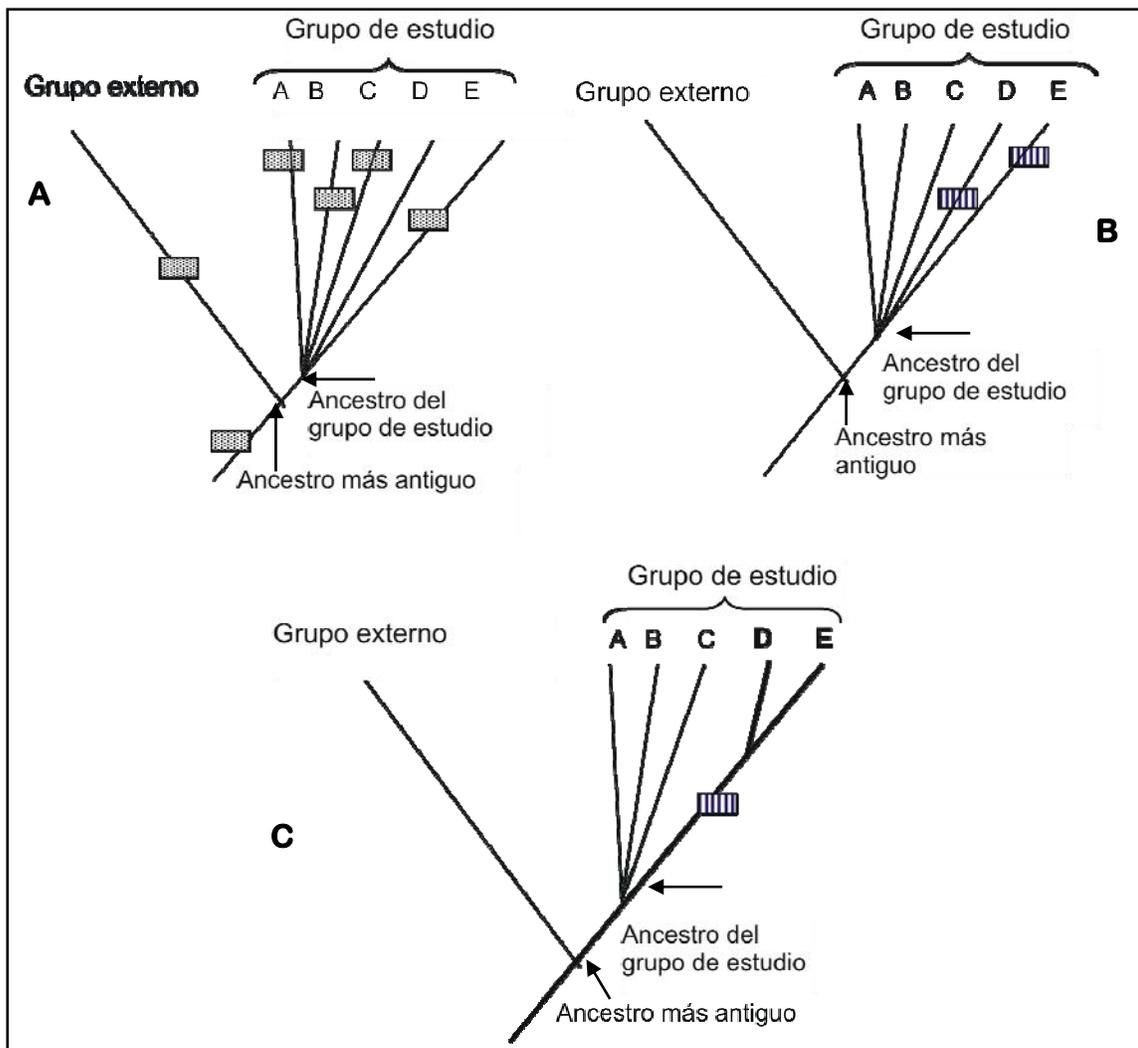


Figura 7.- En la figura A el carácter punteado resulta ser plesiomórfico para el grupo de estudio, ya que todos los taxa lo presentan, además del ancestro común. El carácter rayado es sinapomórfico ya que permite agrupar a los taxa D y E en un clado monofilético dentro del grupo de estudio (B y C).

La polarización de caracteres permite la obtención de hipótesis de parentesco entre los taxa, es decir la filogenia de un grupo de especies. Por lo tanto los caracteres polarizados son aquellos para los cuales el estado ancestral a todos los otros estados esta especificado con anterioridad.

De acuerdo a los resultados obtenidos por Draisma *et al.* (2001), los grupos externos utilizados en el análisis filogenético de la clase Phaeophyceae y en consecuencia los ancestrales a esta, son las familias Tribophyceae y Phaeothamniophyceae (figura 8). Por lo tanto en este análisis de caracteres, se propone como grupo externo al género **Vaucheria** A. P. De Candolle, el cual pertenece al orden Vaucheriales y este a su vez a la familia Tribophyceae (Xanthophyceae), este orden se caracteriza por agrupar organismos con talos cenocíticos, filamentosos u ovoides con crecimiento apical, sin paredes celulares excepto en células asociadas a órganos reproductivos, como oogonios y anteridios separados de los filamentos vegetativos por doble pared.

La decisión de utilizar a un representante de este género como grupo externo, se fundamenta en los estudios realizados por Ariztia *et al.* (1999), Draisma *et al.* (2001), Rousseau *et al.* (2001), Lee y Bae (2002), quienes proponen la estrecha relación entre Xanthophyceae y Phaeothamniophyceae como grupos basales a Phaeophyceae (figuras 8 y 9).

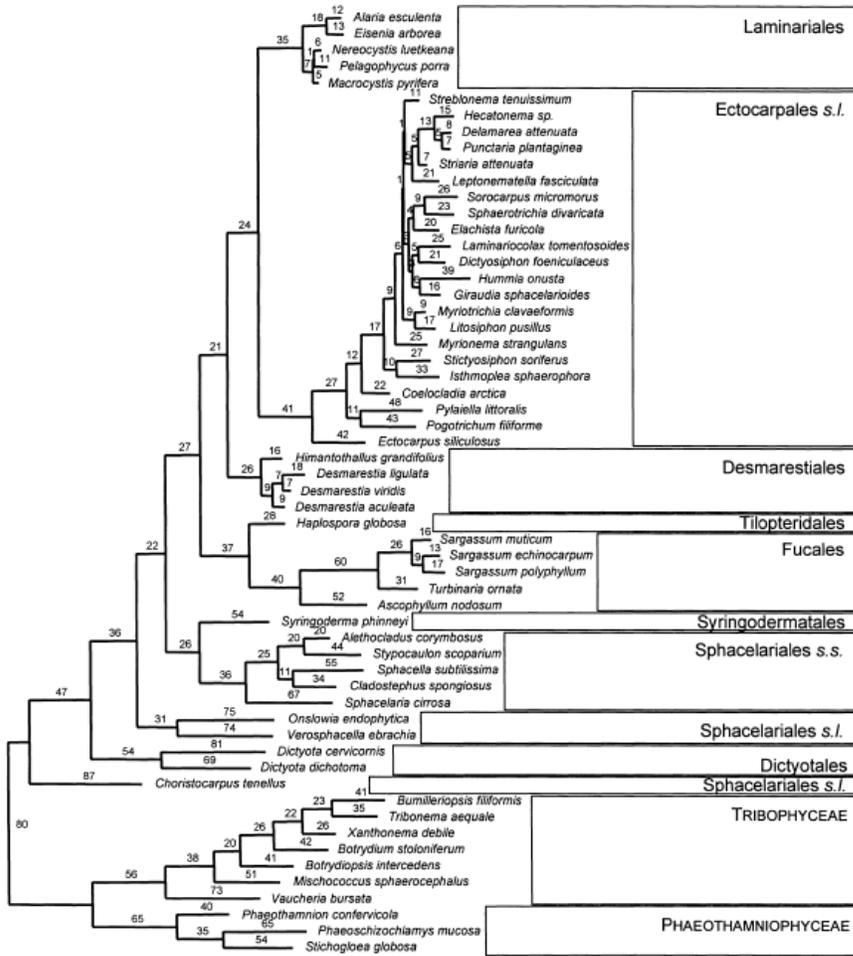


Figura 8.- Uno de los 227 cladogramas más parsimoniosos de Phaeophyceae. Análisis del gen *rbcl*. Los grupos ancestrales a Phaeophyceae son Tribophyceae y Phaeothamniophyceae. (Tomado de Drasima *et al.*, 2001)

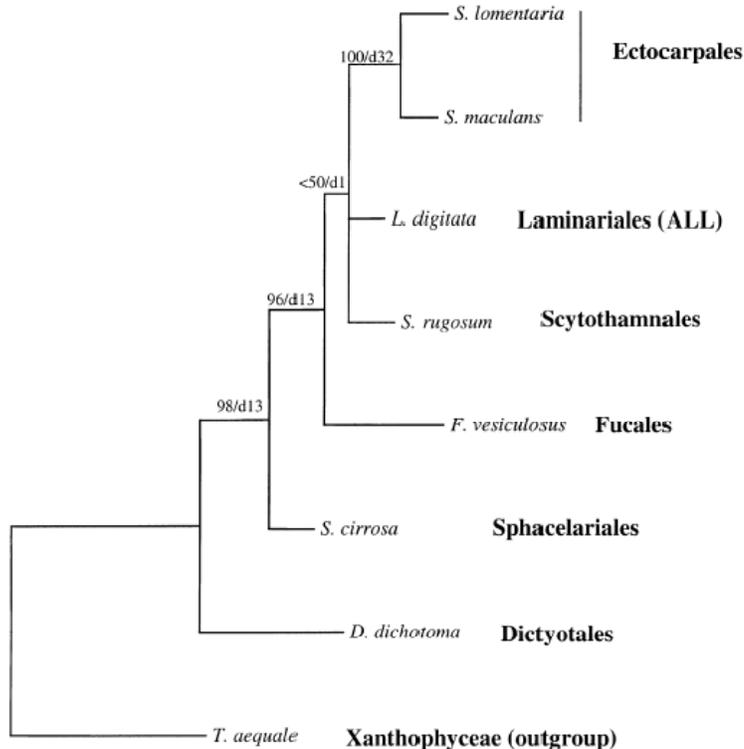


Figura 9.- Cladograma de consenso estricto de Phaeophyceae con un $CI = 0.83$, $RI = 0.46$, y longitud del cladograma de 1224. Los números indican: el porcentaje de bootstrap/ índice de decaimiento. Se observa como grupo externo a Xanthophyceae. Tomado de Rousseau *et al.* (2001).

Una vez seleccionados los caracteres y estados a analizar para los grupos interno y externo, se construye una matriz codificada, es decir, se asigna un valor numérico, a cada estado de carácter; si el carácter es binario, tendrá dos estados de carácter, si es múltiple, tiene más de dos estados de carácter respectivamente; por ejemplo: el valor para ausencia es "0" y presencia "1" (binario) mientras que para un carácter con tres estados se asigna los números "0" , "1", y "2" (multiestado) como se muestra en la tabla 5.

taxa/caracteres	1	2	3	4
<i>Vaucheria conifera</i>	-	0	0	-
<i>Chlanidophora microphylla</i>	2	1	1	1
<i>Dictyopteris polypodioides</i>	1	1	0	-
<i>Dictyota dichotoma</i>	0	1	0	-

Tabla 5.- Las columnas (carácter 1, 2, 3 y 4) los estados de carácter (0, 1 y 2) y en las filas las especies. Los guiones son estados de carácter que no aplican.

2.3.2 El método de parsimonia

A partir de la matriz de datos, se construye un cladograma (hipótesis de relaciones de parentesco), la construcción de éste parte de un principio fundamental, el de **parsimonia**, el cual consta de la elección de la hipótesis (cladograma) que ha incluido el menor número de pasos en su elaboración. (Espinoza y Llorente, 1993).

En la obtención de cladogramas, se utilizan varios programas informáticos: Hennig86, NONA, DADA, CLADOS, WINCLADA y PAUP, en todos estos programas se pueden editar archivos del tipo NEXUS y se pueden manipular matrices de datos morfológicos y moleculares. El programa **Phylogenetic Analysis Using Parsimony PAUP**, "infiere filogenias de caracteres discretos bajo el principio de máxima parsimonia" (Swofford, 1999). El método de parsimonia busca árboles (cladogramas) que en su construcción, utilicen una cantidad mínima de pasos, esto se traduce como la mínima cantidad de cambios evolutivos necesarios; PAUP utiliza una serie de algoritmos para determinar la longitud mínima posible en cada árbol y reconstruye ancestros hipotéticos consistentes, con esa misma cantidad de pasos (longitud del árbol).

PAUP permite el análisis de caracteres binarios, multiestado, ordenados y desordenados, es decir, aquellos estados de carácter definidos como cualquier estado que es capaz de transformarse directamente en cualquier otro estado, con igual peso (Swofford, 1999). También permite paralelismos, reversiones y polimorfismos, ya que puede haber caracteres homoplásicos que aparezcan más de una sola vez, así también, puede que un carácter antecesor aparezca en un clado o taxa reciente en un cladograma ó existe la posibilidad de que coexistan tanto estados ancestrales como derivados en un mismo taxa. (Espinoza y Llorente, 1993).

2.3.3 La búsqueda de árboles óptimos

EL programa PAUP realiza una búsqueda de los “mejores” árboles (menor número de pasos) utilizando el método heurístico, esto implica que un árbol es escogido al azar para iniciar el proceso de búsqueda reestructurándolo con el fin de obtener el menor número de pasos (longitud mínima) en la resolución del árbol. Para tal efecto se utiliza la estrategia “stepwise addition”, la cual opera conectando a 3 taxa seleccionados al azar; de los mejores árboles que se derivan de conectar y reconectar diferentes taxa en 1000 réplicas el programa escoge una cantidad de árboles, de los cuales se retiene el árbol de menor longitud y con este árbol guardado se siguen realizando pruebas de conexión y reconexión de taxa, hasta que todos los taxa han sido puestos en un lugar. El método de conexión y reconexión se da a través de “tree bisection and reconnection” (**TBR**), lo que implica que el árbol es disectado a lo largo de las ramas produciendo dos subárboles desarticulados. Los subárboles son reconectados por la unión de un par de ramas, en cada uno de los subárboles. Todas las posibles bisecciones y reconexiones son evaluadas y el programa genera al final una cantidad de árboles con un número mínimo de pasos. (Swofford, 1999).

PAUP, permite también realizar diferentes réplicas modificando los datos de la matriz original, de tal manera que se eliminan al azar la mitad de los caracteres o taxa con el fin de determinar la estabilidad de los clados, estas pruebas se llaman

“Bootstrapping” y “Jackknife”. Debido a las réplicas, se obtienen una cantidad de cladogramas en cada uno de los análisis con lo que el programa, al final, genera un cladograma consenso de mayoría relativa. De éste se obtiene un porcentaje que se interpreta como la cantidad de veces que un grupo de taxa aparece en el mismo lugar dentro de la estructura del cladograma este porcentaje implica cierta confiabilidad de las relaciones de parentesco entre los grupos.

Del conjunto de datos (matriz de datos), resultan una determinada cantidad, diferente en cada caso, de cladogramas igualmente parsimoniosos (con el mismo número de pasos, e índices de consistencia y retención iguales), de éste conjunto de cladogramas se obtienen los cladogramas de consenso estricto y de mayoría relativa, con la finalidad de conocer la “robustez” de los mismos. El cladograma de consenso estricto, resulta de combinar únicamente aquellos componentes que aparecen repetidos en todos los cladogramas originales. El cladograma de mayoría relativa, resulta de combinar aquellos componentes que aparecen en la mayoría (>50%) de los cladogramas originales (Morrone, 2000).

2.3.4 La estadística de los cladogramas

En el análisis de los cladogramas se han utilizado diferentes índices para describir cuanta homoplasia hay en éstos, los principales descriptores son el número de pasos en un cladograma (árbol), el índice de consistencia, índice de retención entre otros, los cuales proporcionan información de los caracteres individualmente y del cladograma en su conjunto (Tabla 6).

Caracter	Min pasos	Pasos arbol	Max pasos	CI	RI	RC	HI
1	2	4	10	0.500	0.750	0.375	0.500
2	1	3	9	0.333	0.750	0.250	0.667
3	1	1	8	1.000	1.000	1.000	0.000

Tabla 6.- Ejemplo del diagnóstico de los tres primeros caracteres del análisis filogenético. A partir de estos datos se obtienen los índices para todo el cladograma.

Índice de Consistencia **CI**, éste índice cuantifica el nivel de homoplasia relativa del cladograma, $CI = M/S$, donde M es la sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y S es la longitud del cladograma. Un árbol con un buen índice de consistencia es aquel que presenta valores cercanos a 1.00

Índice de homoplasia, **HI**, el índice de homoplasia se define como: $HI = 1 - CI$, el Índice retención, **RI**, cuantifica la homoplasia observada en el cladograma y $RI = (G - S) / (G - M)$, donde G es la sumatoria de las mayores cantidades posibles de cambios que podrían tener los caracteres en el cladograma. M, es la sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y S es la longitud del cladograma. El índice de consistencia rescalado **RC**, resulta de multiplicar el valor del índice de consistencia por el índice de retención. $RC = CI \times RI$.

Todas estas medidas son usadas no solo en la comparación de los caracteres en un simple árbol, sino también en múltiples árboles. Si diferentes análisis de un grupo de datos producen diferentes árboles (representan diferentes hipótesis); estos índices son una forma fácil de estimar cuáles caracteres soportan la o las hipótesis, esto permite elegir la topología de un análisis en el que se generan diversos cladogramas, en este caso, se generaron 142 cladogramas igualmente parsimoniosos con diferentes topologías, pero los índices son los mismos en cada uno de ellos.

Por último, de los cladogramas obtenidos igualmente parsimoniosos, se escoge un cladograma al azar y en él se representan los caracteres y estados de carácter, en este caso morfológicos, con el propósito de observar en el cladograma, aquellos caracteres que son sinapomórficos, plesiomórficos y homoplásicos, es decir, se hace un mapeo de caracteres en el cladograma (figura 10).

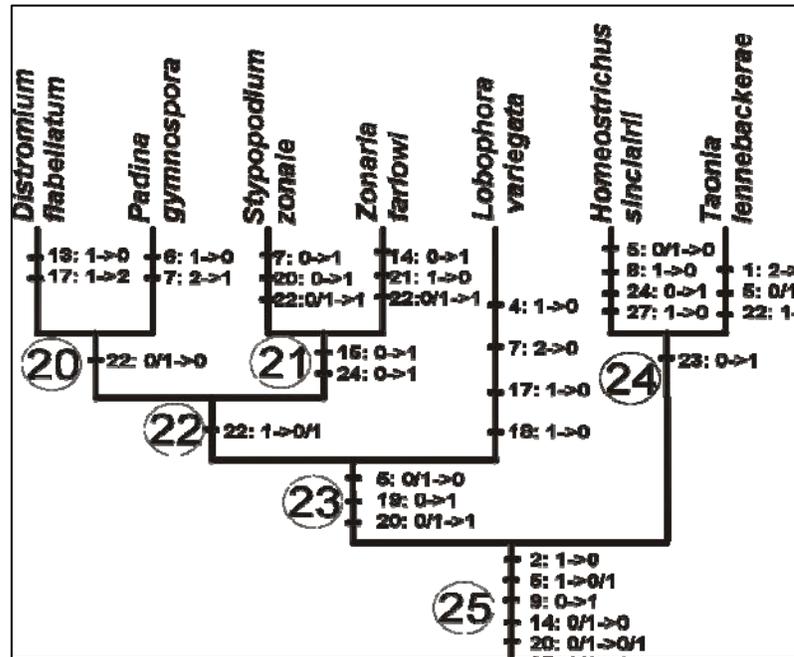


Figura 10.- Mapeo de caracteres, los números encerrados en un círculo indican el nodo en el cladograma, los números al lado de las ramas indican el carácter y el cambio de estado, por ejemplo el carácter número 13, tiene un cambio de estado (1) de a (0), como se muestra en la figura, Nodo 20 en la rama que corresponde a *Distromium flabellatum*, 13: 1→0

Algunos autores como De Clerck *et al.*, (2006) y Hoshina *et al.*, (2004), obtienen primero los cladogramas de secuencias parciales de genes y posteriormente mapean en ellos algunos caracteres de tipo morfológico, e interpretan los cambios de caracteres. Esta es una forma de interpretación de la evolución de los caracteres, en este trabajo, se llevó a cabo una combinación tanto de los caracteres morfológicos como de los moleculares en una misma matriz. Y se solicitó al programa (PAUP) la representación (mapeo) de los caracteres en el cladograma elegido.

III.- MATERIAL Y MÉTODO

Se realizó la siguiente serie de pasos propuestos por Morrone (2000), Poe y Wiens (2000) para llevar a cabo la estimación filogenética:

- Trabajo exploratorio el cual consistió en:
 - Selección de los taxa
 - Selección de los caracteres morfológicos y moleculares
- Organización de los datos:
 - Descripción de caracteres y estados de caracter
 - Codificación de los caracteres en una matriz
- Análisis de los datos morfológicos y moleculares utilizando el software PAUP (versión 4.0):
 - Polarización de los caracteres
 - Análisis de máxima parsimonia en la obtención de los árboles más óptimos por búsqueda heurística

3.1.- Trabajo exploratorio

3.1.1 Selección de los taxa

Se tomaron en cuenta para este análisis 16 géneros pertenecientes al orden Dictyotales considerados por Papenfuss (1977), al género *Scoresbyella* propuesto por Womersley (1987) y se incluyó además al género *Dictyotopsis* propuesto por Allender (1980), haciendo un total de 18 géneros revisados como se muestra en la tabla 7.; de los géneros *Scoresbyella* y *Dictyotopsis* sólo se llevó a cabo la revisión bibliográfica por la falta de los ejemplares correspondientes.

Géneros	Especie tipo	Ejemplares representativos revisados	
		UC	UAMI
<i>Chlanidophora</i>	<i>Chlanidophora microphylla</i> (Harvey) J. Agardh	<i>Chlanidophora microphylla</i>	--
<i>Dictyopteris</i>	<i>Dictyopteris membranacea</i> (Stackhouse) Batters	<i>Dictyopteris polypodioides</i> (A.P. de Candolle) J.V. Lamouroux (=Dictyopteris membranacea)	<i>Dictyopteris delicatula</i> Ixtapa Zihuatanejo Gro.
<i>Dictyota</i>	<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Lamouroux	<i>Dictyota dichotoma</i>	<i>Dictyota dichotoma</i> Isla de en medio Veracruz <i>Dictyota divaricata</i> Pto Morelos Q. Roo
<i>Dictyotopsis</i>	<i>Dictyotopsis propagulifera</i> (Troll) Allender	--	--
<i>Dilophus</i>	<i>Dilophus gunnianus</i> J. Agardh	<i>Dilophus guineensis</i> (Kützing) J. Agardh	--
<i>Distromium</i>	<i>Distromium skotsbergii</i> Levring	<i>Distromium flabellatum</i> Womersley	--
<i>Glossophora</i>	<i>Glossophora kunthii</i> (J. Agardh) J. Agardh	<i>Glossophora kunthii</i>	--
<i>Homeostrichus</i>	<i>Homeostrichus multifidus</i> (J. Agardh) J. Agardh	<i>Homeostrichus flabellatus</i> Okamura	--
<i>Lobophora</i>	<i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Womersley	<i>Lobophora nigrescens</i> J. Agardh (=Lobophora Variegata)	<i>Lobophora variegata</i> Pto. Morelos Q. Roo
<i>Lobospira</i>	<i>Lobospira bicuspidata</i> J. Areschoug	<i>Lobospira bicuspidata</i>	--
<i>Pachydictyon</i>	<i>Pachydictyon polyclada</i> (Kützing) Womersley	<i>Pachydictyon coriaceum</i> (Holmes) Okamura	--
<i>Padina</i>	<i>Padina pavonica</i> (Lannaeus) Thivy	<i>Padina pavonica</i>	<i>Padina gymospora</i> Barra Cazonas
<i>Spatoglossum</i>	<i>Spatoglossum solieri</i> (Chauvin ex Montagne)	<i>Spatoglossum solieri</i>	<i>Spatoglossum schroderi</i> Barra Cazonas Ver.
<i>Stoechospermum</i>	<i>Stoechospermum marginatum</i> (C. Agardh) Kützing	<i>Stoechospermum marginatum</i>	---
<i>Styopodium</i>	<i>Styopodium zonale</i> (Lamouroux) Papenfuss	<i>Styopodium zonale</i>	<i>Styopodium zonale</i> Pto. Morelos
<i>Taonia</i>	<i>Taonia atomaria</i> (Woodward) J. Agardh	<i>Taonia atomaria</i>	
<i>Zonaria</i>	<i>Zonaria tournefortii</i> (Lamouroux) Montagne	<i>Zonaria tournefortii</i>	<i>Zonaria farlowii</i> Tres Hemanas ¿? Pacífico
<i>Scoresbyella</i>	<i>Scorysbella profunda</i> (Womersley)	---	---

Tabla 7.- Lista de géneros y especies tipo de acuerdo a Papenfus (1977) y Womersley (1987), y se enlistan los ejemplares en préstamo y recolectados que se analizaron para este estudio.

Se solicitó al herbario de la Universidad de California en Berkeley (U.C.) el préstamo de ejemplares representantes de 16 géneros (tabla 8); ya que de los 18 géneros incluidos en este estudio, sólo 9 están representados en México, tanto en el Atlántico como en el Pacífico (tabla 9).

Género	Ejemplar	Número de ejemplar	Fecha de recolecta	Recolector	Localidad
1	<i>Chlanidophora microphylla</i>	1513665	26/02/1984	H. B. S. Womersley	Nora Creina South Australia
2	<i>Dictyopteris polipodiodes</i>	1575595	29/10/1988	?	Villa S. Giovanni Regio Calabria, Italia
	<i>Dictyopteris undulata</i>	1498424	04/03/1981	D. Reed	Bomber Cove
3	<i>Dictyota dichotoma</i>	1463063	21/07/1975	W. F. Prud'home van Reine	Nederland, Zeeland, Zuid-Beveland, Yerseke
	<i>Dictyota binghamiae</i>	M058169	26/12/1916	N. L. Gardner	Breakwater San Pedro, California
4	<i>Dilophus guinnensis</i>	M105458	07/04/1956	?	West end of Morant Bay, Jamaica
5	<i>Distromium flabellatum</i>	1452452	17/09/1966	H. B. S. Womersley	Aldinga South Australia
6	<i>Glossophora kunthii</i>	1459787	20/01/1935	Irl B. warnock	Bay of Islands, New Zealand
7	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714683	21/06/1990	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714682	20/06/1990	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714681	19/06/1990	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714687	31/03/1994	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714688	19/06/1993	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus flabellatus</i>	1714689	26/08/1992	Hideo Ohba	Tokunoshima Island Ryukyu Islands Southern Japan
	<i>Homeostrichus sinclairii</i>	919708	01/11/1937	L. M. Cranwell	Motiti Island, Bay of Plenty, Nueva Zelanda
8	<i>Lobophora nigrescens</i>	1457640	20/03/1970	David Ladd	North Cottesloe Beach, Australia
	<i>Lobophora nigrescens</i>	1457641	05/04/1970	David Ladd	North Cottesloe Beach, Australia
9	<i>Lobospira bicuspidata</i>	303865	22/12/1982	L.B.Milon	P.P.H.
10	<i>Pachydictyon coriaceum</i>	1713067	01/07/1969	Gittins 7349	Newport Beach, Orange Co. California
11	<i>Padina pavonica</i>	1575598	29/10/1988	?	Villa S. Giovanni Regio Calabria, Italia
12	<i>Spatoglossum solierii</i>	1573193	29/03/1942	H. P. Calumpong	Between Halo a and Kaloko, Oahu
	<i>Spatoglossum solierii</i>	1573199	13/04/1941	H. P. Calumpong	Kawela Bay, Oahu, Hawaii
	<i>Spatoglossum solierii</i>	1561124	01/04/1942	H. P. Calumpong	Elks Club, Waikiki, Oahu, Hawaii
13	<i>Stoecho spermum marginatum</i>	1470584	12/03/1989	P. C. Silva	Gurgussum Beach, a few miles north of Massawa, Ethiopia
14	<i>Stytopodium zonale</i>	M109931	08/01/1963	L. R. Almodóvar	Bahía de Yehuas, Argentina
	<i>Stytopodium zonale</i>	1362156	24/04/1967	L. R. Almodóvar	Bahía Guánica, San Juan Puerto Rico
15	<i>Taonia atomaria</i>	1713255	22/08/1997	P. C. Silva 13321	Crand du Noirda, Falaises du Cap Gris-Nez, Pas de Calais, Francia
	<i>Taonia lennebackeae</i>	1713118	01/07/1969	Gittins 7346	Newport Beach, Orange Co. California
16	<i>Zonaria farlowii</i>	M1065758	19/05/1977	R. Moe	White's Point San Pedro California
	<i>Zonaria Tournefortii</i>	?	29/10/1988	?	Villa S. Giovanni Regio Calabria, Italia

Tabla 8.-Ejemplares en préstamo proporcionados por el Herbario de la Universidad de Berkeley (U.C.)

La filogenia del Orden Dictyotales (Phaeophyceae) un análisis cladístico de los caracteres morfológicos

Género	Especies del Pacífico	Especies del Atlántico
<i>Dictyopteris</i>	<i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux	*
	<i>Dictyopteris johnstonei</i> N. L. Gardner	<i>Dictyopteris jamaicensis</i> W. R. Taylor
	<i>Dictyopteris polypodioides</i> J. V. Lamouroux	*
	<i>Dictyopteris repens</i> (Okamura) Borgesen	<i>Dictyopteris justii</i> J. V. Lamouroux
	<i>Dictyopteris undulata</i> Holmes	<i>Dictyopteris plagiogramma</i> (Montagne) Vickers
<i>Dictyota</i>	<i>Dictyota batayresiana</i> J. V. Lamouroux	*
	<i>Dictyota binghamiae</i> J. Agardh	-
	<i>Dictyota cervicornis</i> Kützinger	*
	<i>Dictyota ciliolata</i> Sonder ex Kützinger	* <i>Dictyota ciliolata</i> (var. Bermudensis) Taylor
	<i>Dictyota concrescens</i> W. R. Taylor	*
	<i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh	*
	<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) J. V. Lamouroux	*
	<i>Dictyota divaricata</i> J. V. Lamouroux	*
	<i>Dictyota flabellata</i> Setchell & N. L. Gardner	<i>Dictyota guineensis</i> Kützinger
	<i>Dictyota friabilis</i> Setchell	<i>Dictyota jamaicensis</i> W. R. Taylor
	<i>Dictyota linearis</i> Tervisan	*
	<i>Dictyota masonii</i> Setchell & N. L. Gardner	<i>Dictyota mertensii</i> Kützinger
	<i>Dictyota okamurae</i> E. Y. Dawson	<i>Dictyota pinnatifida</i> Kützinger
	<i>Dictyota paffii</i> Schnetter	<i>Dictyota volubilis</i> Kützinger
	<i>Dictyota pinnata</i> Hörning	-
<i>Dictyota volubilis</i> Kützinger	-	
<i>Lobophora</i>	<i>Lobophora variegata</i> J. V. Lamouroux	*
<i>Pachydictyon</i>	<i>Pachydictyon coriaceum</i> Holmes	-
<i>Padina</i>	<i>Padina concrescens</i> Thivy	<i>Padina boergesenii</i> Allender & Kraft
	<i>Padina crispata</i> Thivy	<i>Padina gymnospora</i> Kützinger
	<i>Padina durvillaei</i> Bory Saint Vincent	<i>Padina haitiensis</i> Thivy
	<i>Padina mexicana</i> E. Y. Dawson	<i>Padina pavonica</i> J. V. Lamouroux
	-	<i>Padina perindusiata</i> Thivy
-	<i>Padina sanctae-crucis</i> Borgesen	
<i>Spatoglossum</i>	<i>Spatoglossum howellii</i> J. Tanaka	<i>Spatoglossum schoederi</i> Kützinger
	<i>Spatoglossum lanceolatum</i> J. Agardh	-
	<i>Spatoglossum schroederi</i> Kützinger	-
	<i>Spatoglossum subflabellatum</i> Weber Van Bosse	-
<i>Stypopodium</i>	-	<i>Stypopodium zonale</i> J. V. Lamouroux
<i>Taonia</i>	<i>Taonia lennebackerae</i> J. Agardh	-
<i>Zonaria</i>	<i>Zonaria farlowii</i> Setchell & N. L. Gardner	<i>Zonaria tournefortii</i> (J. V. Lamouroux) Montagne

Tabla 9. Géneros y especies del orden Dictyotales registrados para la República Mexicana, información recopilada de Dreckmann (1998), Ortega et al. (1993), González-González et al., (1996).

(*) Misma especie
(-) No se encuentra

3.1.2 Selección de los caracteres morfológicos

La selección de caracteres morfológicos se realizó considerando aquellos caracteres que se conocieran para más de las dos terceras partes de los OTU's, que tuvieran poca variación dentro del género, así como aquellas estructuras que fueran correspondientes entre géneros (hipótesis de homología) desde un punto de vista ontológico.

La revisión de material biológico se llevó a cabo a través de la observación macroscópica y microscópica de los ejemplares de herbario y los recolectados ex profeso, mediante cortes de tipo longitudinal y transversal, en las porciones apical, media y basal del talo, con el fin de contrastar la información de tipo morfológico de las estructuras vegetativas y reproductoras de las descripciones bibliográficas, con esta información se generó una tabla de caracteres y estados de carácter para cada una de las especies analizadas y comparadas.

La revisión bibliográfica de estos 19 géneros (dieciocho del grupo interno más uno del grupo externo) se realizó conformándose una ficha, con la foto del ejemplar (cámara réflex Olympus OM10), la descripción del género y de la especie respectivamente. Para ello se consultó a los siguientes autores: Setchell y Gardner (1967), Papenfuss (1977), Joly (1967), Taylor (1945, 1979), Misra (1966) y Womersley (1987).

Se utilizó la matriz de datos codificada y el programa **Phylogenetic Analysis Using Parsimony** (PAUP) versión 4.0, en la búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos, la búsqueda se realizó de la siguiente manera:

Raíz o nodo basal de los árboles:

- Se consideraron a las especies de todos los géneros pertenecientes al orden Dictyotales como un grupo monofilético y al taxa **Vaucheria bursata** (**Tribophyceae**) se utilizó como grupo externo, el que se asumió como un grupo monofilético y grupo hermano del grupo interno.

Caracteres:

- Se consideró a los caracteres como desordenados y con igual peso.

Opciones de parsimonia en la construcción del cladograma:

- Las ramas en los árboles (cladograma) se colapsaron si la máxima longitud de la rama era cero, lo que generó politomías en los árboles.
- El método de optimización para caracteres desordenados utilizado fue ACCTRAN (transformación acelerada), esta es una hipótesis del cambio de los caracteres, en la cual hay una preferencia por un origen simple seguido por reversiones.
- Se consideró a los caracteres multiestados como inciertos, así como a los (-) “gaps” como datos desconocidos.

3.1.3 Selección de los caracteres moleculares

Este trabajo tuvo como propósitos obtener la posible filogenia del orden, utilizando los caracteres morfológicos, pero además se incluyó un análisis combinado de los caracteres morfológicos y moleculares, estos últimos se obtuvieron de las secuencias parciales del gen *rbcL*, dispuestas para 12 géneros, mismas que se alojan en la base de datos del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI) en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/gquery/gquery.fcgi>

Hasta el 5 de diciembre de 2006 se encontraron un total de 481 secuencias de 12 géneros diferentes del orden Dictyotales, estas secuencias parciales corresponden a los siguientes genes: 18S y 26S de ARN ribosomal, *rbcL* (subunidad larga del gen de ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa), gen parcial de la proteína D1 del centro de reacción del fotosistema II (*psbA*) de cloroplasto, gen parcial de la apoproteína A1 P700 de clorofila A del fotosistema I, (*psaA*) de cloroplasto, genes *atpB* y *atpE* de cloroplasto y de la subunidad pequeña del gen de ARN ribosomal. Además de la secuencia completa del genoma mitocondrial de la especie *Dictyota dichotoma*.

Se seleccionaron 12 especies representantes del orden Dictyotales y como grupo externo a *Vaucheria bursata* (O. F. Müller) C. Agardh y se descargaron de esta página web las secuencias parciales del gen *rbcl*, por ser este gen el más secuenciado en los taxa de este orden, las secuencias se detallan en la tabla 10.

Se utilizó la matriz codificada de datos morfológicos, además de las secuencias moleculares correspondientes (tabla 10), las cuales se alinearon con el programa Sequence Navigator Program by Applied Biosystems versión 1.0.1, una vez alineadas las secuencias (1226 nucleótidos de largo) se agregaron a la matriz codificada de datos morfológicos (tabla 13) y utilizando el programa **Phylogenetic Analysis Using Parsimony** (PAUP) versión 4.0, se realizó la búsqueda heurística de los árboles más parsimoniosos, de la misma forma que para los datos morfológicos.

Taxa	Información del origen de la secuencia	Número de acceso <i>rbcl</i>
<i>Dictyopteris polypodioides</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/2006	DQ472042.
<i>Homoeostrichus sinclairii</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/2006	DQ472034
<i>Scoresbyella profunda</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/2006	DQ472046
<i>Taonia Lennebackeriae</i>	Sasaki,H., Murakami,A. and Kawai,H. 13/01/2003	AB099976
<i>Dictyota dichotoma</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/2006	DQ472080
<i>Lobophora variegata</i>	Lee,W.J. and Bae,K.S. 25/02/2001	AF353376
<i>Padina sp.</i>	Hoshina,R., Hasegawa,K., Tanaka,J. and Hara,Y. 26/11/2002	AB096906
<i>Spatoglossum pacificum</i>	Lee,W.J. and Bae,K.S. 25/02/2001	AF353383
<i>Glossophora nigigricans</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/06	DQ472077
<i>Lobospira bicuspidata</i>	Lee,W.J. and Bae,K.S. 25/02/2001	AF353379
<i>Pachydictyon polycladum</i>	De Clerck,O., Leliaert,F., Verbruggen,H., Lane,C.E., Campos De Paula,J., Payo,D.A. and Coppejans,E. 03/04/06	DQ472050
<i>Styopodium zonale</i>	Hoshina,R., Hasegawa,K., Tanaka,J. and Hara,Y. 26/11/2002	AB096912
<i>Vaucheria bursata</i>	Andersen,R.A. and Bailey,J.C. 28/01/2002	AF476940

Tabla 10.- Especies representantes de 12 géneros diferentes pertenecientes al orden Dictyotales, se muestra la información de los autores que secuenciaron y el número de acceso del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI).

3.2- Organización de los datos.

3.2.1 Descripción de caracteres y estados de carácter morfológicos

A continuación se describe a cada uno de los caracteres que se obtuvieron de este estudio; se asignó un número aleatoriamente a cada uno de los estados de carácter (0,1 y 2).

1.- Tipo de ramificación: la forma en que se generan las ramas en los talos, puede ser dicotómica (0), (ramificación en dos partes iguales, originándose desde el ápice), el estado subdicotómico (1), es la ramificación que genera dos divisiones, pero estas no se dan a la misma distancia ni la misma altura (figura 11C), y ramificación irregular (2) se da en ramas que son producto del crecimiento marginal de células apicales las cuales se dividen y forman irregularmente ramas laterales (figura 11A).

2.- Talo en forma de cinta: la presencia de este carácter (1) implica a las ramas de los talos en forma de cintas largas, angostas y aplanadas. Figura 11 (C y D) y (0) la ausencia de la forma en cinta.

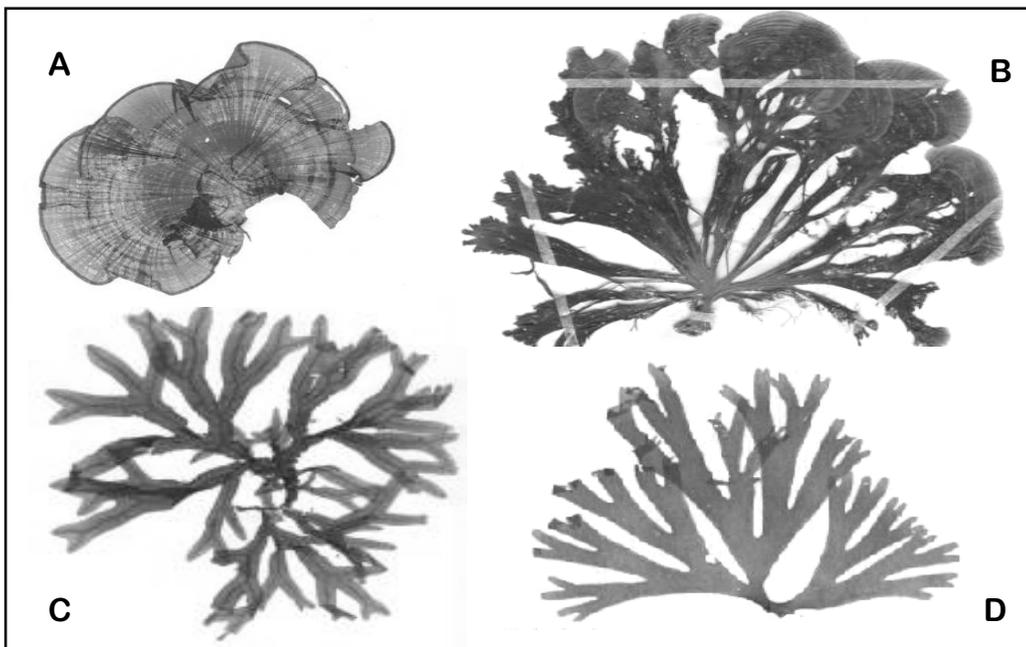


Figura 11.- Diferentes formas de talos y ramificación, A) *Padina pavonica* presenta ramificación irregular y forma del talo en lámina (U. C.); B) *Distromium flabellatum* (U. C.), C) *Dictyopteris polipodioides* presenta forma del talo en cinta y ramificación dicotómica (U. C.); D) *Pachidictyon coriaceum* (U. C.).

3.- Talo en forma de lámina: la presencia de este carácter (1), se refiere a cuando los talos se ramifican y generan láminas complanadas (en un mismo plano), las ramas tienen forma de abanicos (figura 11 A y B) y (0), la ausencia de la forma abanicada.

4.- Margen de la lámina: lámina entera (0), se refiere a los talos que presentan láminas con un margen uniforme sin dientes o lóbulos (Figura 12A), el estado de carácter lámina dividida (1) es la presencia de un margen irregular (Figura 12 B).

5.- Tipo de lámina: el estado lámina flabelada (0), se refiere a aquellas láminas en forma de abanicos en un solo plano y que se extienden desde la base estrecha del talo hacia arriba del mismo, (figura 12A), lámina laciniada (1), se refiere a aquellas ramas lobuladas, agrietadas ó divididas comúnmente en la parte superior de la lámina (figura 12B).

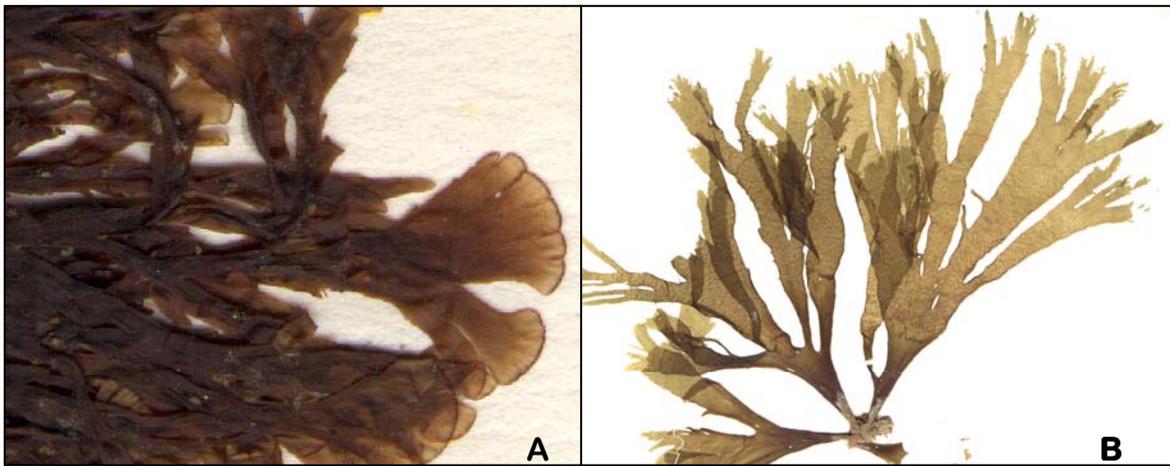


Figura 12. A) *Zonaria farlowii* (U. C.) y B) *Taonia atomaria* (U. C.) lámina laciniada.

6.- Forma de la zona meristemática: la forma en que las células crecen en el margen superior de la lámina, generando que el margen sea involuto (0), es decir, crece hacia adentro y enrollada como la cola de un escorpión (figura 14A); la forma plana del margen de la lámina que no presenta esta característica es el estado (1).

7.- Arreglo de la lámina: la forma natural que presenta la lámina, ondulada (0), semicónica (1) y plana (2) (figura 13).

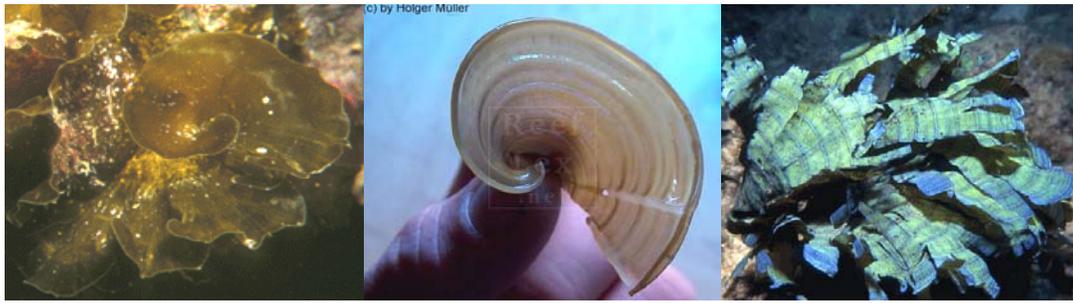


Figura 13.- Arreglo de la lámina ondulada (A) en *Lobophora variegata*, semicónica (B) en *Padina Gymnospora* y plana (C) en *Styopodium zonale*. (Tomado de AlgaeBase version 4.2).

8.- Pelos feofíceos: los pelos feofíceos son filamentos uniseriados de células que se desarrollan de un meristemo basal, el estado (1) implica la presencia de pelos feofíceos superficiales en los talos y (0) la ausencia de este estado.

9.- Agrupación de pelos feofíceos: la distribución de los pelos feofíceos esparcidos en mechones sin que exista un patrón en la distribución, es el estado (0) como se muestra en la figura 14 (B), por el contrario, los pelos feofíceos en líneas concéntricas (1), implica que estos crecen en líneas con el mismo centro desde la base del talo hasta la parte superior del mismo, figura 14 (C), y cuando los pelos feofíceos se agrupan sólo en los puntos de ramificación corresponden al estado (2).

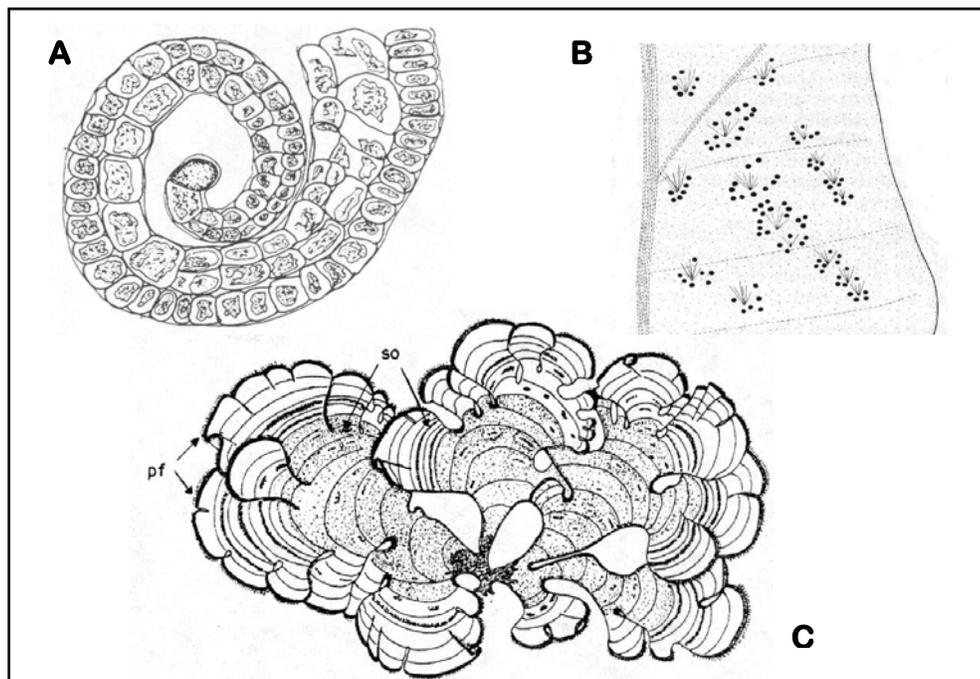


Figura. 14.- A) *Padina crispata*. Corte de la porción apical del talo con margen involuto tomado de Mateo-Cid *et al.*, (2000). B) *Dictyopteris australis*. Vista superficial del talo con pelos feofíceos y esporangios esparcidos sobre el talo. Tomado de Womersley (1987) C) *Padina gymnospora* aspecto general del talo con soros (so) alternando con pelos feofíceos (pf) distribuidos en bandas concéntricas. tomado de Mateo-Cid *et al.* 2000.

10.- Crecimiento apical: crecimiento que ocurre en la porción distal de una rama, en el estado simple (0), la célula apical sobresale en tamaño de las células proximales y las divisiones celulares se dan hacia abajo de esta célula apical (figura 15 A) mientras que en el tipo lenticular, la célula apical tiene forma de doble lente convexa (1) y las divisiones transversales y longitudinales tienen el mismo centro de la célula apical lenticular (figura 15 B).

11.- Crecimiento marginal: la presencia de este carácter (1) se refiere al grupo de células que en conjunto se dividen en la parte del margen superior de la lámina y (0) a la ausencia del mismo.

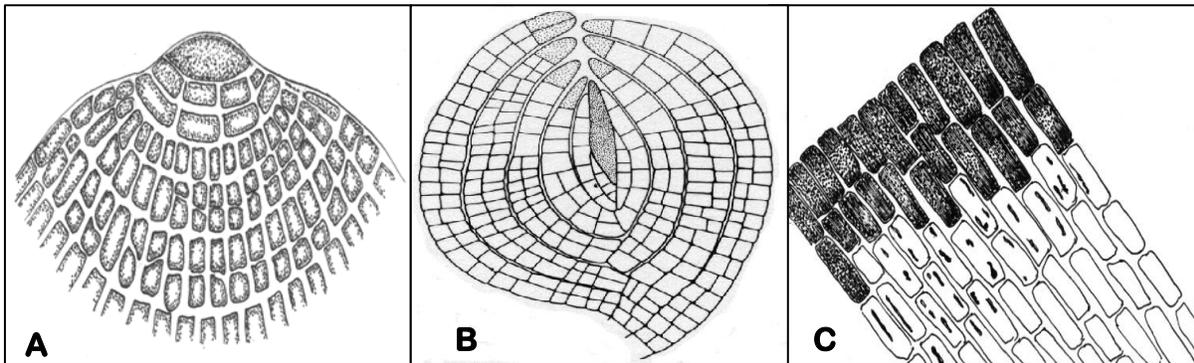


Figura 15.- **A) *Glossophora kunhtii*** (U. C.) crecimiento apical, **C) *Distromium flabellatum*** (U. C.) crecimiento marginal. **B) *Scoresbyella profunda***. Crecimiento lenticular (Womersley, 1987).

12.- Tipo de crecimiento marginal: (0) se refiere a varios grupos de células apicales que se ubican en el margen superior de las ramas (figura 16A), cuando el crecimiento se da en células de todo el margen superior (1), y cuando grupos de células apicales forman dos tipos de meristemas uno apical y dos meristemas laterales (2), como se observa en la figura 16 (B).

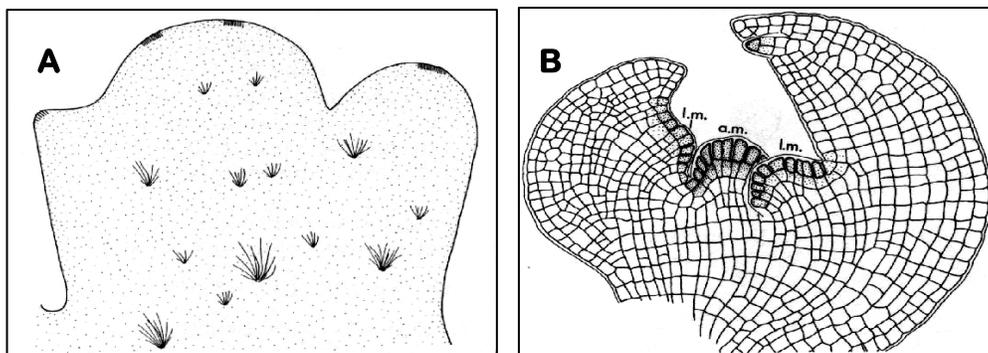


Figura 16.- ***Spatoglossum australasicum*** vista superficial, se observan regiones de células meristematicas en el margen superior de una rama, además de grupos de pelos feofíceos. B) ***Lobospira bicuspidata***, ápice con meristemo apical (am) y meristemo lateral (lm). Tomado de Womersley (1987).

13.- Células corticales (corteza): la presencia (1) ó ausencia (0) de células que forman la capa más exterior del tejido del talo, es el tejido externo a las células medulares (figura 17B).

14.- Forma de células corticales: en cortes transversales de los talos, el estado (0) se refiere a la forma prismática de las células, es decir con ángulos y lados definidos (figura 17B), las células que no presentan estos lados ni ángulos definidos son células con formas irregulares (1) (figura 21A).

15.- Forma de células medulares: en cortes transversales de los talos, el estado (0) se refiere a la forma prismática de las células, es decir con ángulos y lados definidos (figura 17A), las células que no presentan estos lados ni ángulos definidos son células con formas irregulares (1).

16.- Número de células corticales: en muchos géneros la corteza sólo está conformada por una sola célula, monostromática (0). Por el contrario la corteza puede estar formada por más de una célula, polistromática (1) (figura 17 B).

17.- Tipo de médula: número de células que conforman la médula las cuales se observan en corte transversal de los talos, en muchos géneros la médula sólo está conformada por una sola célula por lo tanto la médula es monostromática (0), figura 17 (A), (2) el estado distromático se refiere a solo dos células, ambos estados de caracter se dan en todo el cuerpo del talo, desde la base hasta las zonas superiores del talo, (1) el estado polistromático, implica que la médula del talo está formado por más de dos células.

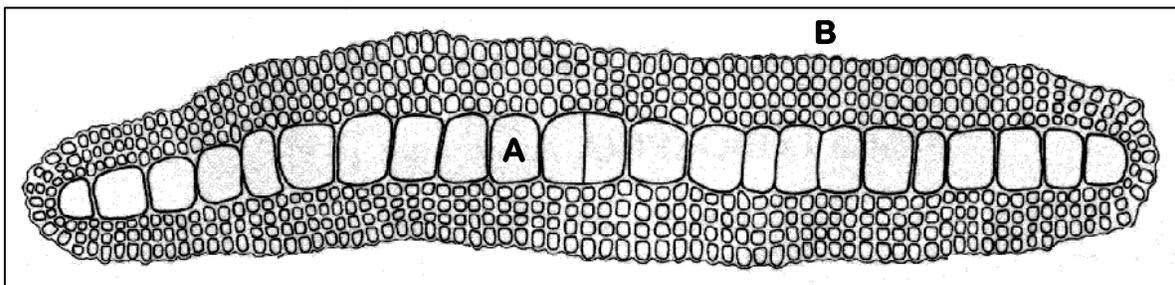


Figura 17.- *Pachydictyon paniculatum*, corte transversal del talo, con médula monostromática (A) y corteza (B) de 2 a 5 células. Tomado de Womersley (1987).

18.- Número de células medulares en el margen: las células que se localizan en los márgenes laterales del talo y que se observan en corte transversal de los

mismos, el margen puede estar constituido por una célula (0), por dos (1), o más de dos células (2) figura 18 (A).

19.- Soros esporangiales: la presencia (1) o ausencia (0) de estas estructuras reproductivas formando grupos de esporangios sobre la superficie del talo.

20.- Soros esporangiales indusiados: la presencia (1) ó ausencia (0) de una envoltura que cubre a los esporangios agrupados en soros (indusio), figura 18 (B).

21.- Tetraesporangios uniloculares: cuando el esporangio se dividió por meiosis y produjo 4 meioesporas en una sola cámara ó lóbulo (1) figura 18 (B). Sólo en el caso del genero *Zonaria*, en los esporangios se producen 8 meioesporas (2).

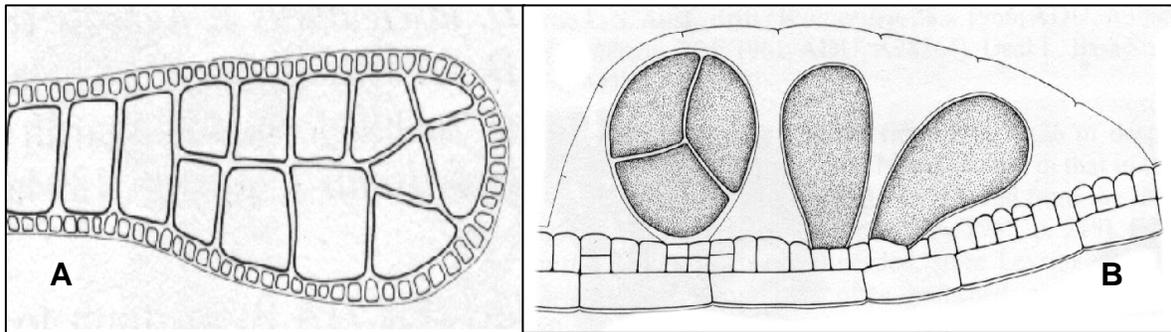


Figura 18.- A) *Dilophus gunnianus* corte transversal del talo, se observan las células del corteza, y la medula en la sección del margen, B) *Distromium flabellatum*, corte longitudinal, se observa soro esporangial indusiado. (Womersley 1987).

22.- Ubicación de tetraesporangios: estos pueden estar formando líneas concéntricas (0) cuando el talo tiene forma de abanico ó estar esparcidos irregularmente (1) ó formar hileras paralelas al margen del talo (2).

23.- Esporangios pedunculados: la presencia (1) (figura 19 B) ó ausencia (0) (figura 19 A) de un pedúnculo (estructura corta formada de células) que sostiene a un esporangio sobre el talo.

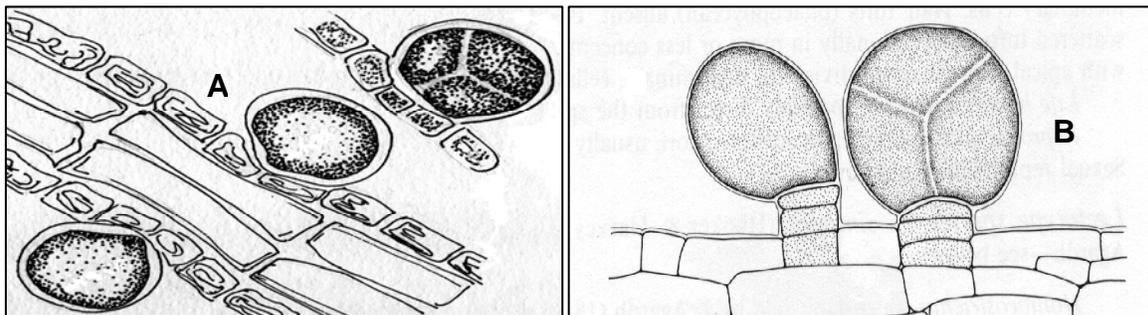


Figura 19.- *Taonia atomaria* (U.C.). Corte transversal del talo, con esporangios uniloculares sin dividirse A) y un tetraesporangio. B) *Taonia asutraliasica*. Sección longitudinal del talo con esporangios pedunculados. Tomado de Womersley 1987.

24.- Parafises asociadas a esporangios: este caracter se refiere a la presencia (1) o ausencia (0) de parafises asociadas a esporangios figura 20 (A y B).

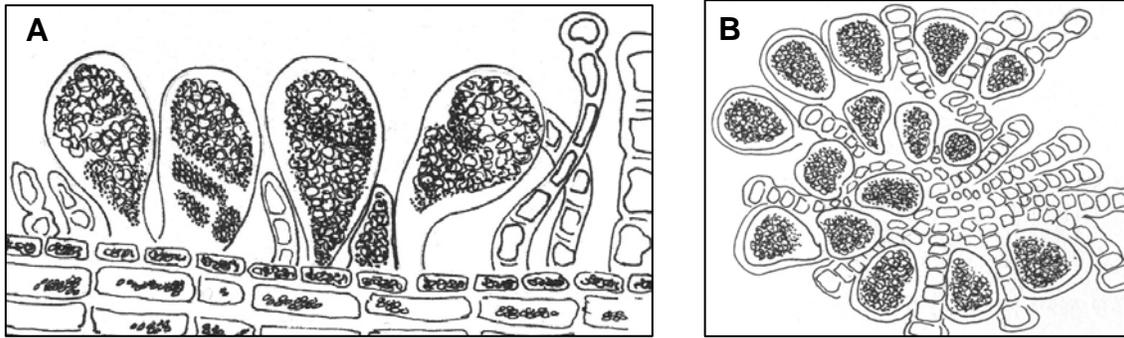


Figura 20- *Zonaria farlowii*, **A)** corte transversal y **B)** vista superficial con esporangios rodeados de parafises estériles (U. C.).

25.- Parafises asociadas a oogonios: la presencia (1) ó ausencia de parafises asociados a oogonios (0).

26.- Parafises asociadas a anteridios: la presencia (1) o ausencia de parafises asociados a anteridios (0).

27.- Soros oogoniales: la presencia (1) o ausencia (0) de soros oogoniales sobre el talo (figura 21 A).

28.- Soros anteridiales: la presencia (1) o ausencia (0) de soros oogoniales sobre el talo (figura 21B).

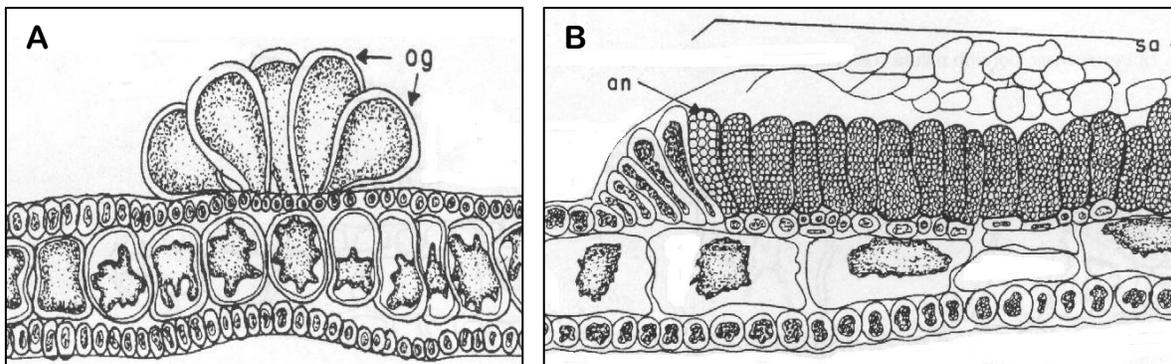


Figura 21- *Dictyota dichotoma*, **A)** Corte de un talo de con oogonios (og), **B)** corte de un talo con soro anteridial (sa) y paquetes de anteridios (an), Mateo-Cid *et al.* (2000).

3.2.2 Tabla de caracteres y estados de carácter

Con la descripción de caracteres y estados, se construyó la matriz correspondiente (tabla 11), la información morfológica corresponde a cada una de las especies representativas de los géneros se codificó en la matriz de datos como se muestra en la tabla 12.

Carácter		Estados de carácter		
1	Tipo de ramificación	Dicotómica, (0)	Subdicotómica, (1)	Irregular, (2)
2	Forma del talo en cinta	Ausente, (0)	Presente, (1)	
3	Forma del talo en lámina	Ausente, (0)	Presente, (1)	
4	Margen de la lámina	Entera, (0)	Dividida, (1)	
5	Tipo de lamina	Flabelada, (0)	Laciniada, (1)	
6	Forma de la zona meristemática	Involuta, (0)	Plano, (1)	
7	Arreglo de la lámina	Ondulada, (0)	Semicónica, (1)	Plana, (2)
8	Pelos feofíceos	Ausente, (0)	Presente, (1)	
9	Agrupación de pelos feofíceos	Mechones esparcidos, (0)	Líneas concéntricas, (1)	Puntos de ramificación, (2)
10	Crecimiento apical	Simple, (0)	Lenticular, (1)	
11	Crecimiento marginal	Ausente, (0)	Presente, (1)	
12	Tipo de crecimiento marginal	Por un grupo de células apicales (0)	Células del margen superior (1)	Zona meristemática (apical y lateral) (2)
13	Células corticales	Ausente, (0)	Presente, (1)	
14	Forma de células corticales	Prismáticas, (0)	Irregulares, (1)	
15	Forma de células medulares	Prismáticas, (0)	Irregulares, (1)	
16	Tipo de corteza	Monostromática, (0)	Polistromática, (1)	
17	Tipo de medula	Monostromática (0)	Polistromática, (1)	Distromático, (2)
18	No. de células medulares en el margen	Una, (0)	Dos, (1)	Mas de dos, (2)
19	Esporangios en soros	Ausente, (0)	Presente, (1)	
20	Soros esporangiales indusiados	Ausente, (0)	Presente, (1)	
21	Tetraesporangios uniloculares	Ausente, (0)	Presente, (1)	
22	Ubicación de esporangios	Líneas concéntricas, (0)	Esparcidos irregularmente, (1)	Hileras paralelas al margen, (2)
23	Esporangios pedunculados	Ausente, (0)	Presente, (1)	
24	Paráfises asociadas a esporangios	Ausente, (0)	Presente, (1)	
25	Paráfises asociadas a oogonios	Ausente, (0)	Presente, (1)	
26	Paráfises asociadas a anteridios	Ausente, (0)	Presente, (1)	
27	Soros oogoniales	Ausente, (0)	Presente, (1)	
28	Soros anteridiales	Ausente, (0)	Presente, (1)	

Tabla 11- Tabla de caracteres y estados de carácter para los géneros pertenecientes al orden Dictyotales.

3.2.3 Matriz codificada de caracteres y estados de carácter morfológicos

Caracteres	Estados de carácter			GE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	Vaucheria conifera	Chlamidophora microphylla	Dictyopteris polyodiodes	Dictyota dichotoma	Dictyopsis propagulifera	Dilophus gunnianus	Distromium flabellatum	Glossophora nigricans	Homeostrichus sinclairii	Lobophora variegata	Lobospira bicuspidata	Pachydictyon polykladum	Padina gymnospora	Spatoglossum asperum	Stochoospermum marginatum	Styopodium zonale	Taonia lennebackerae	Zonaria farlowi	Scoresbyella profunda			
1 Tipo de ramificación	Dicotómica, (0)	Subdicotómica, (1)	Irregular, (2)	-	2	1	0	0	1	2	1	2	2	2	0	2	1	1	2	1	2	1
2 Forma del talo en cinta	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1
3 Forma del talo en lámina	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0
4 Margen de la lámina	Entera, (0)	Dividida, (1)		-	1	-	-	-	1	-	1	0	-	-	1	-	-	-	1	1	1	-
5 Tipo de lamina	Flabelada, (0)	Laciniada, (1)		-	1	-	-	-	0	-	0	0	-	-	0	1	-	0	1	0	1	-
6 Forma de la zona meristemática	Involuta, (0)	Plano, (1)		-	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
7 Arreglo de la lámina	Ondulada, (0)	Semicónica, (1)	Plana, (2)	-	2	-	-	-	2	-	2	0	-	-	1	-	-	1	2	2	2	-
8 Pelos feofíceos	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
9 Agrupación de pelos feofíceos	Mechones esparcidos, (0)	Líneas concéntricas (1)	Puntos de ramificación (2)	-	0	0	0	-	0	1	-	-	1	0	2	1	-	0	1	1	1	0
10 Crecimiento apical	Simple, (0)	Lenticular, (1)		0	-	-	0	0	0	-	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
11 Crecimiento marginal	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
12 Tipo de crecimiento marginal	Por un grupo de células apicales (0)	Células del margen superior (1)	Zona meristemática (apical y lateral), (2)	-	1	0	-	-	1	-	1	1	1	2	-	1	0	1	1	1	1	-
13 Células corticales	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
14 Forma de células corticales	Prismáticas, (0)	Irregulares, (1)		-	-	0	1	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
15 Forma de células medulares	Prismáticas, (0)	Irregulares, (1)		-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
16 Tipo de corteza	Monostromática, (0)	Polistromática, (1)		-	-	0	0	-	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
17 Tipo de medula	Monostromática (0)	Polistromática, (1)	Distromático, (2)	-	2	1	0	0	1	2	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
18 No. de células medulares en el margen	Una, (0)	Dos, (1)	Más de dos, (2)	-	1	2	0	0	2	1	1	1	0	2	0	1	1	0	?	1	1	1
19 Esporangios en soros	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	0	1	0	?	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	?
20 Soros esporangiales indusiados	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	-	0	-	?	-	1	-	-	1	-	-	1	-	0	0	-	1	?
21 Tetraesporangios uniloculares	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?
22 Ubicación de esporangios	Líneas concéntricas, (0)	Esparcidos irregularmente, (1)	Hileras paralelas al margen, (2)	-	1	1	1	?	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	1	?
23 Esporangios pedunculados	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?
24 Paráfises asociadas a esporangios	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	?
25 Paráfises asociadas a oogonios	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	?	0	0	?	0	?	0	1	?	?	0	1	?	0	?	?	?	?
26 Paráfises asociadas a anteridios	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	?	0	0	?	0	?	0	1	?	?	?	?	?	0	1	?	?	1
27 Soros oogoniales	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	?	1	1	?	1	?	1	0	1	?	1	1	?	1	?	1	1	?
28 Soros anteridiales	Ausente, (0)	Presente, (1)		0	1	1	1	?	1	?	1	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1

Tabla 12.- Matriz codificada. Caracteres y estados de carácter morfológicos, para 18 taxa del orden Dictyotales y un grupo externo perteneciente a la familia Tribophyceae. (-) no aplica, (?) desconocido

3.2.4 Matriz de caracteres morfológicos y moleculares

Vaucheria bursata	-00----0--0-0-----0-0-000000AATGTAAAACATACGGATATACTAGCATTATTCGGTATTACTCCTCAACCTGGTGTAGATCCTGTAGAAAGCTGCAGCAGCT
Dictyopteris polyodiodes	110--1-10-100000121011000011-----CTAGCTCTATTCCGAATCACCCCTCAGCCCGCGTGGATCCGGTAGANGCTGCNCGNGCA
Dictyota dichotoma	010--1-1000-1100000-11000011A-----TCACACCTCAGCCCGCGGTGGATCCAAATAGAAAGCTGCTGCCGCA
Glossophora nigricans	110--1-0-00-1100210-11000011-----C-----ACACCTCAGCCCGCGGTAGATCCGGTAGAGGCTGCTGCCGCA
Homeostrichus sinclairii	20110120--111000110-11111101-----CTTTATT----ATTA--CTGA-----AT----TAAAGTTAATCTAGCT
Lobophora variegata	201001011-1110000111100??1?-----TATT----ATTA--CTCA-----AT----TAAAGTT-----
Lobospira bicuspidata	010--1-1200-1001000-11000?1?-----CTAGCTTTATTCCGAATCACACCTCAGCCCGCGGTGGATCCANNAGAAGCTGCTGCCGCA
Pachydictyon polycladum	201100111-111000111110001?1?AA-GAAA-----CTGACATCCTAGCTCTATTCCGAATCACACCTCAGCCCGCGGTGGATCCTGTAGAGGCTGCTGCCGCA
Padina gymnospora	100-11-0--101010110-1100????-----CTGATGTTCTAGCTCTATTCCGAATCACACCTCAGCCCGCGGTGGATCCGGTAGAGGCGGCTGCCGCA
Spatoglossum asperum	201-01111-1110101?101001?1?1A--GAA-----GTAAATGGATGC-GTATGTCAGGTGTGGATCATATCCATGCTGGTACTGTTGTTGGTAAA
Styopodium zonale	101111211-111000110-1010??11-----GTAAATGGATGC-GTATGTCAGGTGTGGATCATATCCATGCTGGTACTGTTGTTGGTAAA
Taonia lennebackerae	110--1-1010-111011??????1?1-----CCTCAGCCCGCGGTGGATCCGGTAGAGGCTGCTGCCGCA
Scoresbyella profunda	GTAGCTGGTGAATCCTCAACTGCGACTTGG&CAGTAGTATGGACAGATT--TATTAACCTGCCTGTGATATCTACCGTGCAAAAAGCATACCGTG-TAGATCCTGTACCTG
Vaucheria bursata	GTAGCTGGAGAATCTTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Dictyopteris polyodiodes	GTAGCAGGAGAATCCTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Dictyota dichotoma	GTAGCAGGAGAATCCTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Glossophora nigricans	GTAGCAGGAGAATCCTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Homeostrichus sinclairii	-----TC-----TGCTACGTGGACTGTCGTTGGACTGATT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Lobophora variegata	GAAG--GGTATTCTIT--TGATA--TGGA-----TTGGC-----ATCA-----CTTCGTAAGTGT-GTCCAGTAGCATCTGGTGAATTCAGTGT-----G
Lobospira bicuspidata	-----AA--TTAGCTG--AAG-GG-----T--TATT-----CTTTGATATGGATTGGCA-----TCTC-----TAC-----
Pachydictyon polycladum	GTAGCAGGAGAATCTTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Padina gymnospora	GTAGCTGGAGAATCTTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Spatoglossum asperum	-----ATCCATGG-----TGTCAAAATG--CATCAAC----TTCTTA-CIATTTAGGTGATGATG-TAGTGTACTAATGTTTTGGTGGTG
Styopodium zonale	GTAGCAGGGAATCTTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Taonia lennebackerae	TTAGAGGAGACCCATTAA-TGGTAA----AAGGTTCTACAACACATTACTATTAACAGAAATTAATAATCTAGCTGAAGGTTTATTCT-TCGATA-TGGATTGG
Scoresbyella profunda	GTAGCAGGAGAATCCTCAACTGCTACGTGGACTGTTGTTGGACTGACT--TATTAACAGCCTGTGACATCTATAGAGCAAAAAGCCTATCGAG-TAGATCCTGTACCTG
Vaucheria bursata	GTACAACCTG-ATCAATATTTTGCATATATTTTCATACCAATGTGAATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCTAAATTAACCTGCATCTATTATTGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Dictyopteris polyodiodes	GTACAATG-ANCAATCTTTTGCATATATTTGCGTATGAATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Dictyota dichotoma	GTACAATG-ATCAATCTTTTGCATATATTTGCATATGAATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Glossophora nigricans	GAACAAATG-ATCAATCTTTTGCATATGTTGCATATGATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Homeostrichus sinclairii	GCACAAGTG-ATCAATCTTTTGCATATATTCGCTTATGAATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Lobophora variegata	GC-CAAATGCATCAA--CTTT--TATATTACCTAGG-----TGATCAGCTTGTATT-----ACAG--T-----TTGGT-----GGAGTA
Lobospira bicuspidata	GTA-AAATG-----TGTCCT-----GTT-----GCTTC-----TGGTGGTATCCATGTTGGTGC
Pachydictyon polycladum	GTACAATG-ATCAATCTTTTGCATATATTTGCATATGAGTGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Padina gymnospora	GTACAACG-ACCAATCTTTTGCATATATATGCATATGAATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Spatoglossum asperum	GTACAATTG-GTCA--TCCT-GATGGTATCC-----AATCTGGT-----GCAA-----CAGCT-----AA-----CCGTGT--
Styopodium zonale	GTACAATG-ATCAATCTTTTGCATATATTTGCTTACGAATGTGACTTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Taonia lennebackerae	GCATCTCTT-AGAAAATGTTCTCTGTA--GCATCTG-----GGGAA--TCCATTGTGG--TCAAATGCATCAA--TTCCTTACTACTTAGGAGATG
Scoresbyella profunda	GTACAATG-ATCAGTCTTTTGCATACATTGCTTACGAATGTGATTTATTGGAAGAAGGTTTCATTAGCGAATTTAAACAGCTTCAATTTATGGTAAATGTTTTGGTTTTA
Vaucheria bursata	AAGCTGTTAAAGCTTTACGTTTAGAAGATATGCGAATTCATTGCTTACTTAAAACCTTTCCAAGGTCAGCAACAGGTTTAAATGTAGAAAAGAGAAAAGATTGACAAA
Dictyopteris polyodiodes	AAGCCGTTAAAGCATTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATACTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Dictyota dichotoma	AAGCTGTTAAAGCATTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATACTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Glossophora nigricans	AAGCTGTTAAAGCATTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATACTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Homeostrichus sinclairii	AAGCCGTTAAAGCTTTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Lobophora variegata	CA-----ATTGGACATCCAGATGGT-----ATTCA--A-----TCAGGGGC--A-----CAG-----CAA
Lobospira bicuspidata	AA-----ATGCCCA-----ACTTC--TTTAC-TACTTA-----GGTGTG--A--TGTA-----GTG-----TTACA--
Pachydictyon polycladum	AAGCTGTTAAAGCATTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATACTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Padina gymnospora	AAGCTGTTAAAGCTTTACGTTTAGAAGATATGCGAATTCCTTTTGCATTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA
Spatoglossum asperum	--AGCC-----TTAGAAGCTATG--GT--TTTAGCTCG--AAATG-----AAGGTCGTGATT-ATGTTGAA--GAAGTCCAGAAAATTTTACGTTA
Styopodium zonale	AAGCTGTTAAAGCTTTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAGATTAGATAA
Taonia lennebackerae	ACGTAGTATTACAAATTTGGTGGTGTACTATTGGTCAACCCAGATGG-TATCCAACTGGTGC-AA----CAGCTAACCGTGTAGCTTTAGAAGCAATGTTTTAGCTCG
Scoresbyella profunda	AAGCCCTTAAAGCATTACGTTTAGAAGATATGAGAATTCCTTTTGCATTTAAAACATTTCCAAGGTCCTGCCACAGGTGTAATCGTGGAAAAGAGAAAAGATTAGATAA

Tabla 13.- Matriz de 28 caracteres y estados de carácter morfológicos (0, 1, 2, 3) y moleculares del gen rbcL con 1226 nucleótidos (A, G, C, T) alineados; 12 géneros del orden Dictyotales y un grupo externo.

Vaucheria_bursata .TTAATTTCCGTTGTTATTTGTAATAATGGATGCGGTATGGCCGGCGTTGACCACATCCACGCCAGGTAAGTGTGTTGGTAAATAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTAAAGGTT
 Dictyopteris_polypodiodes .TTAECTTCCGTTGTAATTTGTAAGTGGATGCGGTATGTCAGGGGTAGACCACATTCATGTCAGGTACAGTTGTTGGAAAATTAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTCCGCGTT
 Dictyota_dichotoma .TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTGGATCATATCCACGCCGGTACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTAAGAGGAT
 Glossophora_nigricans .TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTAGATCATATCCACGCCGGTACTGTTGTTGGAAAATTAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTAAAGGAT
 Homeostrichus_sinclairii .TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTAGACCATATTCATGCGAGGTACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGCGATCCGTTAAT-GGTTAAGAGGTT
 Lobophora_variegata |TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTAGACCATATTCATGCGAGGTACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGCGATCCGTTAAT-GGTTAAGAGGTT
 Lobospira_bicuspidata |TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTAGACCATATTCATGCGAGGTACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGCGATCCGTTAAT-GGTTAAGAGGTT
 Pachydictyon_polycladum .TTAECTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGTCAGGGGTGGATCATATCCACGCCGGGACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTAAGAGGAT
 Padina_gymnospora .TAAACTTCCGTTGTAATTTGTAAGTGGATGCGGTATGCTGGTGTAGACCATATTCATGCTGGAAGTACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGTGATCCCTTTAAT-GGTTAAGAGGTT
 Spatoglossum_asperum :TTTACTTGCCTTTTGATTT--CAA-----GTAT-----TGAAAA--A-ATT-----TAC-----ATTTTAAAG-----CGTT-----GCAATAG---
 Stytopodium_zonale .TTAATTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGGCAGGGGTAGACCATATCCATGCTGGTACAGTTGTTGGTAAATAGAAAGGCGATCCCTTTAAT-GGTTAAGAGGTT
 Taonia_lennebackerae .ATAGCTT-----AATTTGAGTGTGAAAGTAGATT-----ATAATAT-----TAATCTT-----AATTAATA-----ATCAATGAAAGAGGTTAAGGTTAT
 Scoresbyella_profunda .TCAACTTCCGTTGTAATTTGTAATAATGGATGCGGTATGCTGGTGTGGACCATATCCATGCTGGGACTGTTGTTGGTAAATAGAAAGGAGACCCGTTAAT-GGTTAAGAGGTT

Vaucheria_bursata TTTACAATGTTTTATTAGAGACAAAATTAGAAATAAAACCTTCTCAAGGCTATTTCTTTGAAATGGATTGGGCTGCTTTACGTAAAACCTGTACCTGTAGCTTCAGGTGG
 Dictyopteris_polypodiodes TCTATAAATACTTTACTATTAACGTAATTAATAAATAAATCTACTGAAAGGATTATTTCTTCGATATGGATTGGGCATCTTTAAGAAAATGTGTCCCTGTGCTTCGGAGG
 Dictyota_dichotoma TCTATAATACATTACTTTTAACTGTAATTAAGAAATTAAGTGAAGGTTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTTAAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG
 Glossophora_nigricans TCTATAATACATTACTTTTAACTGTAATTAAGAAATTAAGTGAAGGTTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTTAAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG
 Homeostrichus_sinclairii TCTATAACACATTACTATTAACAGAATTAAGAAATTAAGTGAAGGTTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTTAAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG
 Lobophora_variegata |TTTA-----ATTTCTATT-----TTTACTTTACGGAGTAT--TTAAAA--ATGAGACTTACACAAAGG--ATGTTTTTC--GTT--TTTACCAG.
 Lobospira_bicuspidata --ATATTACATT-----TGAA-----TATACTCAA-----
 Pachydictyon_polycladum TCTATAATACATTACTTTTAACTGAGTTAAAGGTTAAACTTAGCAGAAGGCTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTTAAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG
 Padina_gymnospora TTTATAACACATTACTATTAACGTAATTAAGGTTAATTTAGCCGAAGGCTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTCTCGTAAATGTGTTCCTGT-----
 Spatoglossum_asperum TTTATAAATAAT--CTAT-----ATCTT--TTTACTTTAAGG--AGTATTGGA--ATC--ATGAGACTTACACAAAGG--ATGTTTTTC--TT--TTCTACCAG.
 Stytopodium_zonale TCTATAAATCTCTATTATTACCTGAAATTAAGAAATTAAGTGAAGGTTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTTAAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG
 Taonia_lennebackerae TTTTAAAGACCAAGAACTTAACCTCTTTATGTTTAAA--AACAGCA--TAAATAATTGAAAA--ATTTTAAAT--TTTAAAG-----GTTGCTATAATATC---AAA
 Scoresbyella_profunda TCTATAACACATTATTACTACCTGTAATTAAGAAATTAAGTGAAGGTTTATTTCTTTGATATGGATTGGGCTTCTTCTTAGAAAATGTGTTCCTGTAGCATCTGGAGG

Vaucheria_bursata :TATTCACGTGGTCAAATGCATCAATTTACTTTACTATTTAGGTGATGACGTAGTTCTTCAATTTGGTGGTGGTACTATTGGACACCCTGACGGAATTCAGCAGGTGCA.
 Dictyopteris_polypodiodes :TATTCATGTGGTCAAATGCACCAACTTTTATTATCTAGGTGATGATGTTGTATTACAATTCGGTGGTGGAACTATTGGTCCACCAGATGGTATCCAACTCGGAGCA.
 Dictyota_dichotoma :TATTCACGTGGTCAAATGCACCAACTTTTATTATTTAGGAGATGATGTTGTATTACAATTTGGTGGTGGTACAATTTGGTCCATCCCTGATGGTATTCAATCAGGTGCT.
 Glossophora_nigricans :TATTCACGTGGTCAAATGCACCAACTTTTATTATTTAGGAGACGATGTTGTACTACAATTTGGTGGTGGTACAATTTGGTCCACCCTGATGGTATTCAATCAGGTGCT.
 Homeostrichus_sinclairii :AATTCATGTGGTCAAATGCATCAACTTTCTATATTATTTAGGTGATGACGTGGTATTACAATTTGGTGGTGGTACAATTTAGGTGATCCCTGATGGTATTCAATCAGGTGCT.
 Lobophora_variegata |ACTTAA-----CAGATG--AGCAAAATTAATTCACA-----GATCGAATATG--CAATT-----GCAAAAAG-----ATGG-----
 Lobospira_bicuspidata -----CAGATACACC-----TGATTTTGT-----TGAGACT-----CCA-----
 Pachydictyon_polycladum :TATTCATGTGGTCAAATGCACCAACTAATTTATTATTTAGGCGATGATGTTGTATTACAATTTGGTGGTGGTACAATTTGGCCACCCTGATGGTATTCAATCAGGTGCT.
 Padina_gymnospora -----
 Spatoglossum_asperum :ACTTAA-----CAGATG--AACAAAT--TAAAGAACAAAGTA--GA----GTATG--CAATT-----ACAAA-----CAGTGGGCTGTT.
 Stytopodium_zonale -----
 Taonia_lennebackerae :TATCTATT----T-AGAT-----TTTTTACTTTAAG-GA-----GTATTTAAATAA--TG-----AGACTTA--CACAAAGGATGTTTTTCATT-----T
 Scoresbyella_profunda :TATTCACGTGGTCAAATGCATCAACTTTTACTATTTAGGTGATGACGTTGTTTTACAATTTGGTGGTGGTACAATTTGGGATCCAGATGGAATTCAACTCGGTGCA.

Vaucheria_bursata ACAGCAAACCGTGTGCTTTAGAAGCAATGGTATTAGCTCGTAATGAAGGTCGCTGATT
 Dictyopteris_polypodiodes ACAGCTAACCCTGTAGCTTTAGAGGCTATGGTTTTAGCTCGAAATGAAGGACGCTGATT
 Dictyota_dichotoma ACAGCAAACCAGTAGCTTTAGAAAGCTATGGTGGTACACGCAAAATGAAGGTCGCTGATT
 Glossophora_nigricans ACTGCAAATAGAGTAGCTTTAGAAAGCTATGGTGGTACCAAGAAATGAAGGTCGCTGATT
 Homeostrichus_sinclairii ACTGCTAACCCTGTGCTCTAGAAGCAATGGTATTAGCTCGAAATGAAGGTCGCTGATT
 Lobophora_variegata ---GCTATNAGTGTG-----AATGG-----ACTGATGATCCACACC
 Lobospira_bicuspidata ACAGCTAA--TGTA---TAAA-----
 Pachydictyon_polycladum ACAGCAAATCGAGTAGCTTTAGAAAGCTATGGTATTAGCTCGAAATGAAGGTCGCTGATT
 Padina_gymnospora -----
 Spatoglossum_asperum AGTG-TA---GAGTGGAC--AGATG-----ATCCGC-----ATCCACG-----
 Stytopodium_zonale -----
 Taonia_lennebackerae TTACCAGATTTAACAG---ATGAGCAAAT-TAA-AGCTCCAA-TNNA-----TT
 Scoresbyella_profunda ACAGCTAATCGAGTTGCTTTAGAAAGCTATGGTATTAGCAAGAAATGAAGGACGCTGATT

END;

IV. RESULTADOS

4.1 Análisis cladístico de los caracteres morfológicos

Se obtuvieron **19,865,332** arreglos de los cuales se retuvieron en la memoria **142 cladogramas** con un número de **68** pasos (longitud del árbol), todos los 28 caracteres son del tipo desordenado, de igual peso, de estos 4 fueron parsimoniosamente no informativos, el carácter **4**: forma de la lámina, el carácter **10** crecimiento apical, el carácter **16** tipo de corteza, y el carácter **28** soros anteridiales. Se seleccionó el **primer cladograma** de los 142 obtenidos, con los siguientes índices: CI= 0.5147 (consistencia), HI= 0.4853 (homoplasia), RC= 0.3172 (rescalado). Se mapearon los caracteres y estados de carácter en el cladograma como se muestra en la figura 22.

Se obtuvieron los cladogramas de consenso estricto (figura 23) y de mayoría relativa (figura 24). El cladograma de consenso de mayoría relativa muestra el porcentaje por arriba del 50% en el que las ramas de los 142 cladogramas igualmente parsimoniosos se agrupan formando clados. Así también se muestran los resultados del análisis de bootstrap y jackknife, los valores se indican en la figura (24).

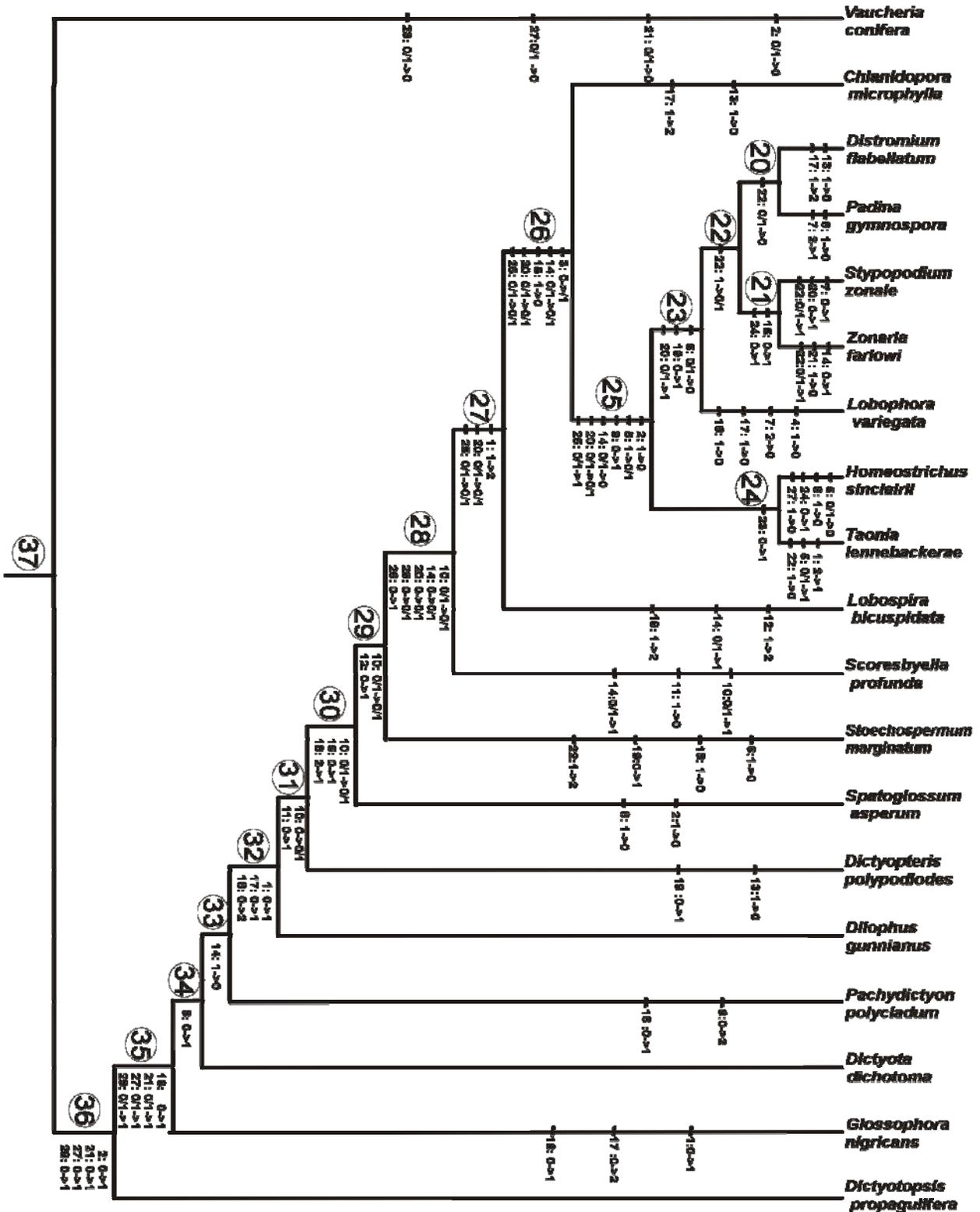


Figura 22.- El primero de los 142 cladogramas más parsimoniosos, con un número de pasos de 68, 28 caracteres del tipo desordenado con igual peso, CI=0.5147, HI= 0.4853, RI=0.6163. El número encerrado en círculo indica el número del nodo en cada una de las ramas, los números indican el carácter con su cambio de estado por ejemplo el carácter dos, tiene un cambio de estado de cero a uno (2: 0->1).

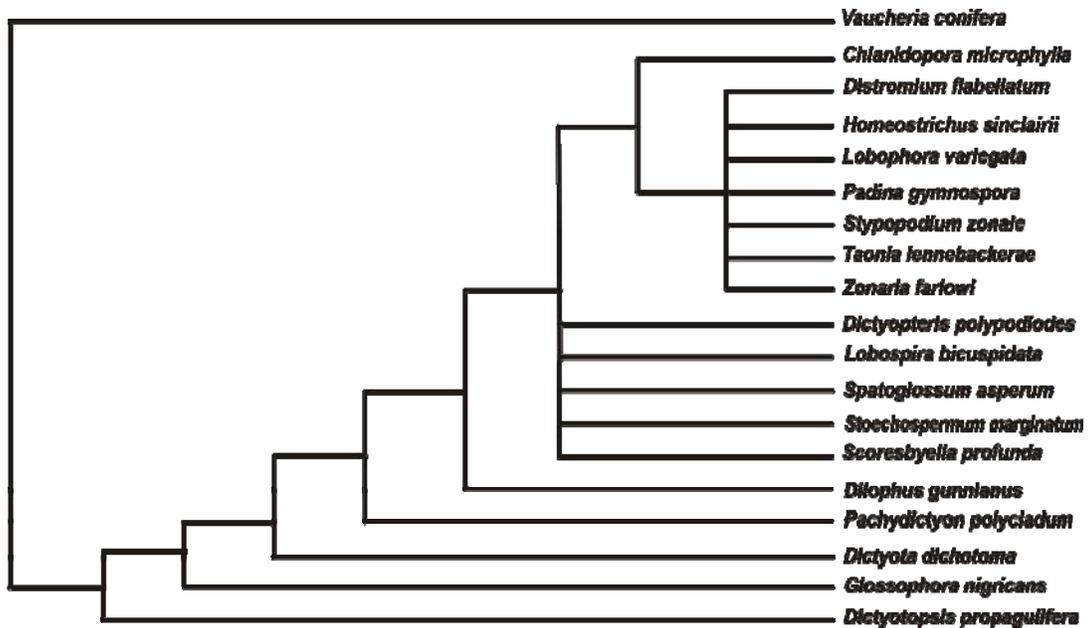


Figura 23.- Árbol de consenso estricto. De 142 árboles. Con un CI= 0.654

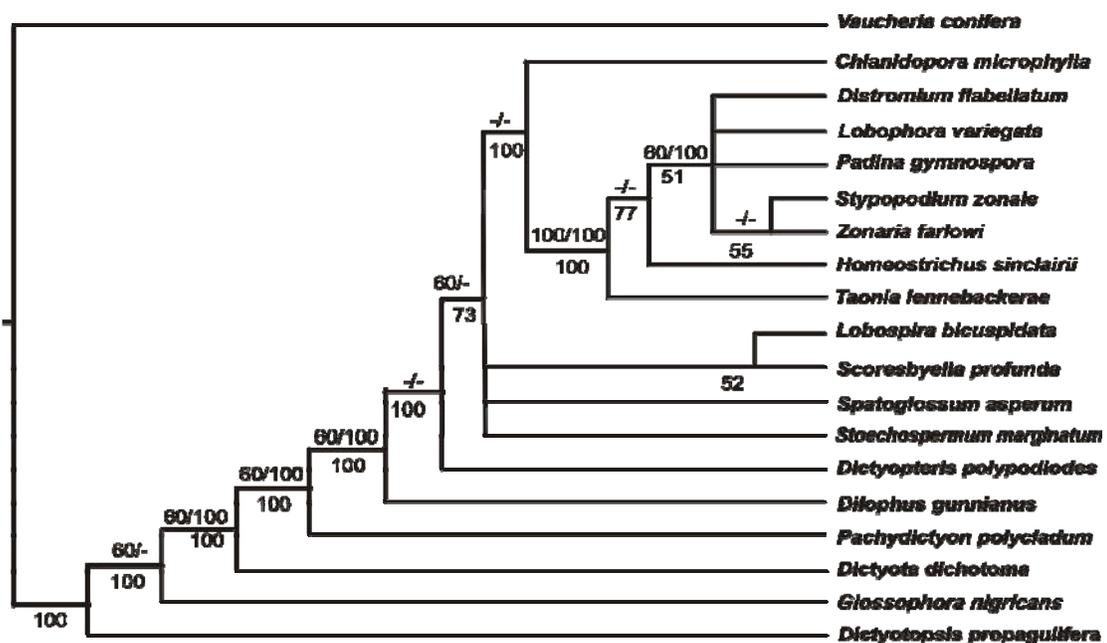


Figura 24.- Árbol de consenso de mayoría relativa (>50%), de 142 árboles más parsimoniosos. Los números arriba de las ramas (nodos) indican el valor de bootstrap (izq) y jackknife (der), los números debajo de las ramas (nodos) indican el valor en porcentaje de mayoría relativa (máxima parsimonia).

4.2 Análisis de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos

De acuerdo al cladograma obtenido (figura 22) y con la tabla de caracteres y estados de carácter (tabla 11), el orden Dictyotales está sustentado por los siguientes caracteres sinapomórficos:

En el **[Nodo 36]**, los caracteres son:

- 2)** la forma del talo en cinta, aunque este caracter sufre una transformación de estado que va de la presencia de este caracter en la base de todo el orden a la ausencia, en el nodo 25.
- 21)** la presencia de tetraesporangios uniloculares,
- 27)** la presencia de soros oogoniales y
- 28)** soros anteridiales.

Todo el orden tiene como grupo basal a *Dictyotopsis propagulifera*, **[Nodo 36]**, y conforme a la topología del árbol se observa a : [*Glossophora nigricans*, [*Dictyota dichotoma*, [*Pachydictyon polycladum*, [*Dilophus gunnianus*, [*Dyctiopteris polypodioides*, [*Spatoglossum asperum*, [*Stoechospermum marginatum*, [*Scoresbyella profunda*, [*Lobospira bicuspidata*]]]]]]]]] como clados independientes. A continuación se describe cada uno de los caracteres en los nodos subsecuentes (35 al 28), (figura 25):

En el **[Nodo 35]**, se bifurca la rama que da origen a la especie *Glossophora nigricans*, los caracteres sinapormorficos para todos los subsiguientes clados son:

- 13)** la presencia de células corticales,
- 21)** la presencia de tetraesporangios uniloculares, la ausencia es una autoapomorfia exclusiva de *Zonaria farlowi*, ya que presenta octaesporangios.
- 27)** los soros oogoniales están presentes en todos los géneros analizados a excepción de *Homoestrichus sinclairii*, que no presenta oogonios agrupados en soros.
- 28)** la presencia de soros anteridiales

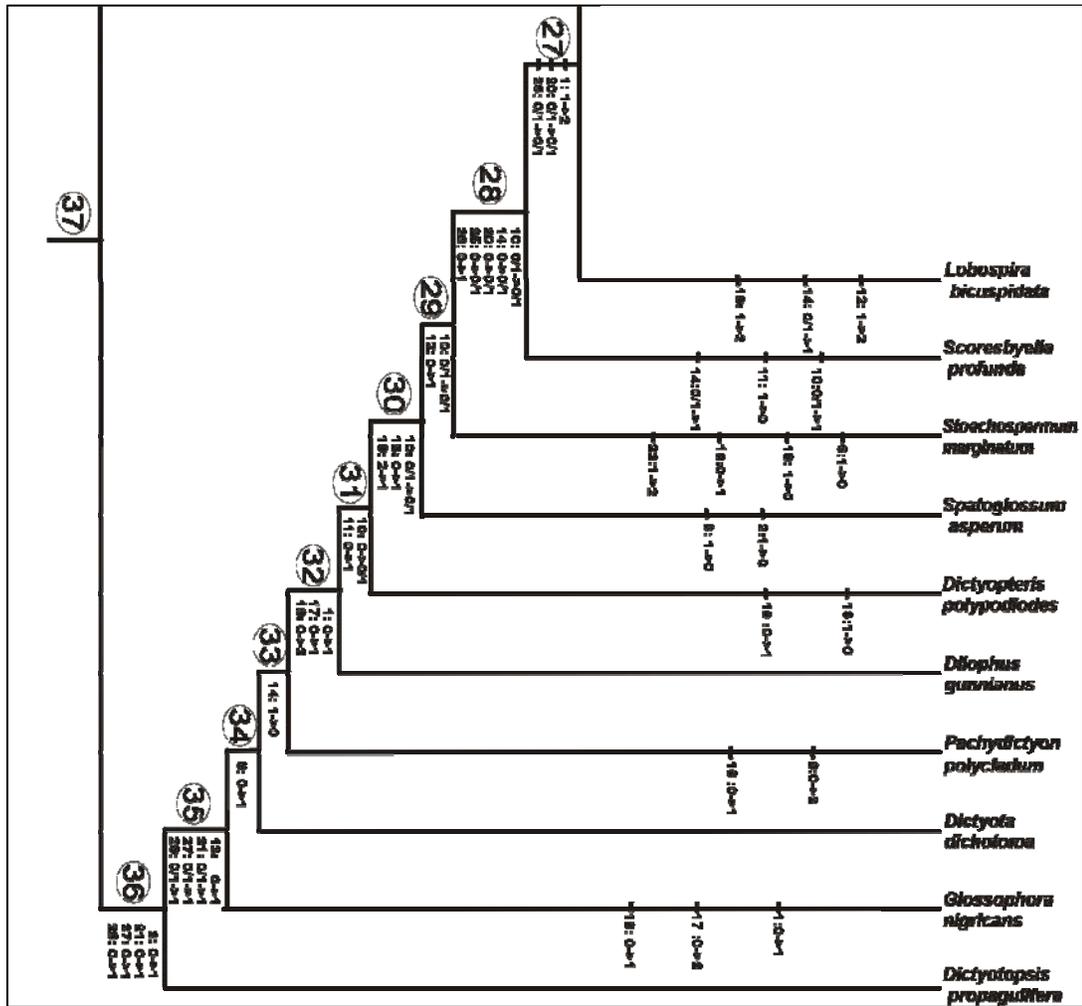


Figura 25. El primero de los 142 cladogramas más parsimoniosos, cortado de la figura 26, con la finalidad de observar la parte basal del mismo.

Como se muestra en la figura 25, en el **[Nodo 34]** se bifurca la rama que da origen a *Dictyota dichotoma*, el carácter sinapomórfico presente en todos los subsiguientes clados es:

- 8)** la presencia de pelos feofíceos, a excepción de *Spatoglossum asperum*, que pierde los pelos feofíceos ó conserva el estado ancestral.

En el **[Nodo 33]** se bifurca la rama que da origen a *Pachydictyon polycladum*, el carácter sinapomórfico presente en todos los subsiguientes clados es:

14) forma prismática de las células corticales, el cual sufre una transformación en el nodo 28, en el 26 y en el nodo 25 nuevamente vuelve a presentarse este caracter en los clados conformados por: *Taonia lennebackerae*, *Homoeostrichus sinclairii*, *Lobophora variegata*, *Zonaria farlowi*, *Styopodium zonale*, *Padina gymnospora*, *Distromium flabellatum*, a excepción de *Zonaria farlowii* en el que la forma de las células corticales es irregular, constituyendo este estado una autopomorfia para esta especie.

En el **[Nodo 32]** se bifurca la rama que da origen a *Dilophus gunnianus*, los caracteres sinapomórficos en todos los subsiguientes clados son:

- 1)** la presencia de ramificación subdicotómica, este caracter, sufre una transformación en el nodo 27, pasa del estado subdicotómico a irregular.
- 17)** la presencia de médula polistromática cambia constituyendo una autoapomorfia para *Lobophora variegata*, el cual presenta una médula del tipo monostromática.
- 18)** la presencia de más de dos células medulares, este caracter sufre una transformación en el nodo 30 (con sólo dos capas de células medulares) y en *Lobospira bicuspidata* sufre una reversión, ya que ésta presenta más de dos capas medulares, y *Lobophora variegata* con sólo una capa de células medulares.

En el **[Nodo 31]** se bifurca la rama que da origen a *Dictyopteris polypodioides*, el caracter sinapomórfico en todos los subsiguientes clados es el:

- 11)** la presencia de crecimiento marginal de los talos.

En el **[Nodo 30]** se bifurca la rama que da origen a *Spatoglossum asperum*, los caracteres sinapomórficos en todos los subsiguientes clados son:

- 15)** forma irregular de las células medulares, este caracter sufre una reversión en el nodo 26, ya que los géneros que agrupa este nodo presentan ahora una forma prismática de las células medulares.

En el **[Nodo 29]** se bifurca la rama que da origen a *Stoechoespermum marginatum* el caracter sinapormorfo en todos los subsiguientes cladon es:

12) crecimiento del talo a partir de las células del margen superior de los talos, en el caso de *Lobospira bicuspidata*, este caracter cambia al tipo de crecimiento apical y lateral, este estado representa una autoapomorfia para este género.

En el **[Nodo 28]** se bifurca la rama que da origen a *Scoresbyella profunda*, los caracteres sinapormorficos en todos los subsiguientes cladon son:

20) presencia o ausencia de soros esporangiales indusiados a excepción de *Lobophora variegata*, *Zonaria farlowi*, *Stypopodium zonale*, *Padina gymnospora*, *Distromium flabellatum*, que presentan soros esporangiales indusiados.

26) presencia de parafises asociadas a anteridios.

En el **[Nodo 27]** se bifurca la rama que da origen *Lobospira bicuspidata*, los caracteres sinapormorficos en todos los subsiguientes cladon son:

1) tipo de ramificación irregular

25) presencia o ausencia de parafises asociadas a oogonios a excepción de *Taonia lennebackerae*, *Homoeostrichus sinclairii*, *Lobophora variegata*, *Zonaria farlowi*, *Stypopodium zonale*, *Padina gymnospora*, *Distromium flabellatum* estas géneros presentan parafises asociadas a oogonios.

Como se muestra en la figura 26, en el **[Nodo 26]**, se forma un clado en el que el género basal es *Chlanidophora microphylla*, este clado está sustentado por los siguientes caracteres sinapmórficos:

3) forma del talo en lámina,

14) forma irregular de las células corticales, al menos en *Chlanidophora microphylla*.

15) forma prismática de las células medulares.

Este clado a su vez se subdivide en 4 subclados diferentes que presentan los siguientes caracteres sinapmórficos:

En el [Nodo 25] los caracteres son:

- 2) la ausencia de la forma del talo en cinta, es decir, estos géneros presentan talos en forma de láminas (abanicos),
- 5) la forma de la lámina puede ser flabelada o laciniada,
- 9) la agrupación de los pelos feofíceos se da en líneas concéntricas,
- 14) la forma prismáticas de las células corticales,
- 20) la ausencia o presencia de los soros esporangiales indusiados,
- 25) la presencia de parafises asociadas a oogonios.

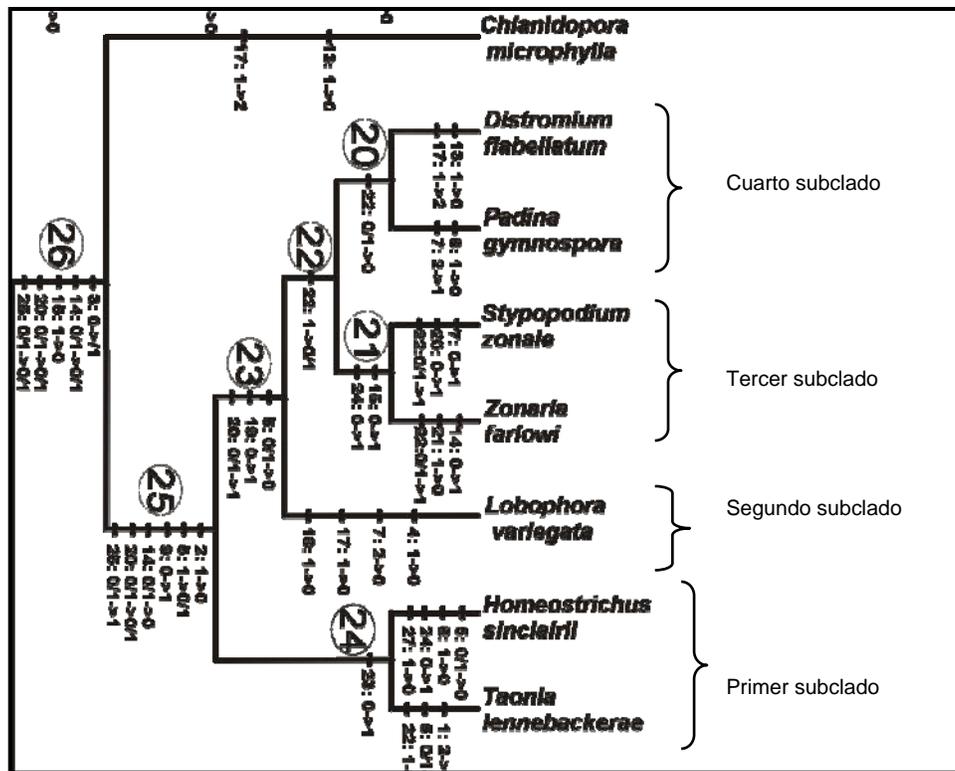


Figura 26.- Clado formado desde el nodo 25 imagen obtenida de figura 22.

El primer subclado formado por *Homeostrichus sinclairii* y *Taonia atomaria* agrupados por el **[Nodo 24]** esta soportado por el caracter

23) presencia de esporangios pedunculados.

El segundo subclado **[Nodo 23]** formado por *Lobophora variegata*, y los dos cladogramas siguientes presentan los siguientes caracteres sinapomórficos:

5) tipo de la lámina laciniada,

19) la presencia de esporangios en soros

20) la presencia de soros esporangiales con indusio.

Los siguientes dos subclados (tercero y cuarto) conformados por *Stypopodium zonale* y su especie hermana *Zonaria Farlowi* **[Nodo 21]**, se agrupan por los siguientes caracteres sinapomórficos:

15) la forma irregular de las células medulares

24) la presencia de parafises asociadas a esporangios.

Por último el subclado conformado por las especies *Distromium flabellatum* y su género hermano *Padina gymnospora* **[Nodo 20]** se agrupan por un único caracter sinapomórfico:

22) la ubicación de los esporangios en líneas concéntricas.

4.3 Análisis cladístico de los caracteres morfológicos y moleculares combinados

Se obtuvieron 2100646 arreglos de los cuales se retuvieron sólo 3 árboles con un número de 1715 pasos, se seleccionó al azar un cladograma de los 3 obtenidos (figura 27), de este análisis 341 caracteres son constantes (no cambian entre las especies analizadas), 563 son caracteres no informativos y 350 caracteres son parsimoniosamente informativos. Este cladograma presentó los siguientes índices: **CI = 0.7732** , **HI = 0.2268**, **RI = 0.4168**, **RC = 0.3223**.

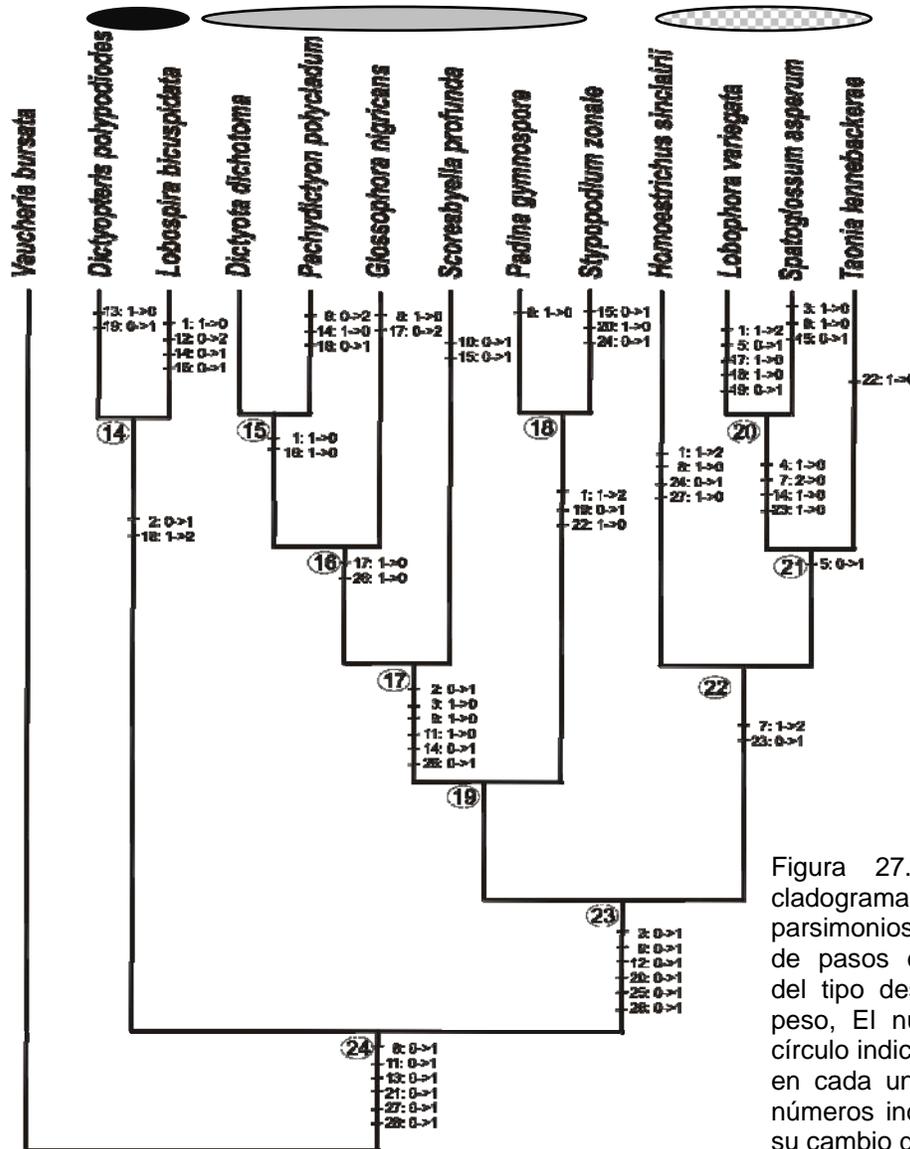


Figura 27.- Uno de los 3 cladogramas más parsimoniosos, con un número de pasos de 1715, caracteres del tipo desordenado con igual peso, El número encerrado en círculo indica el número del nodo en cada una de las ramas, los números indican el carácter con su cambio de estado.

Se obtuvo el cladograma de consenso estricto (figura 28):

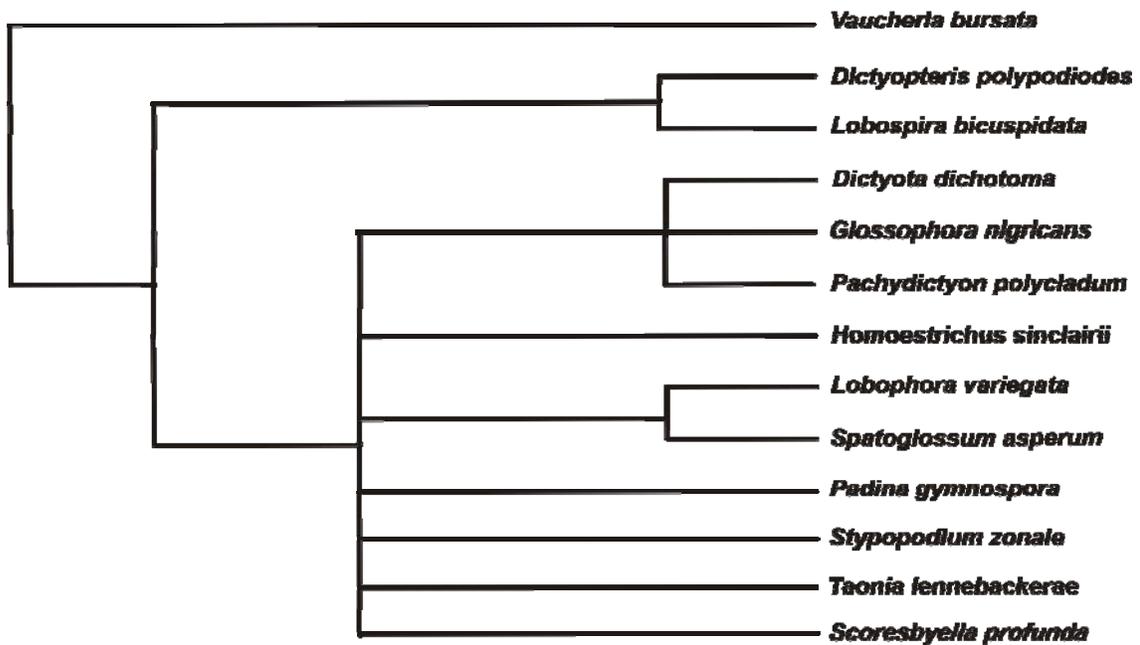


Figura 28.- Cladograma de consenso estricto de tres árboles parsimoniosos (datos moleculares y estructurales combinados).

Se realizaron los análisis de bootstrap y jackknife (figura 29):

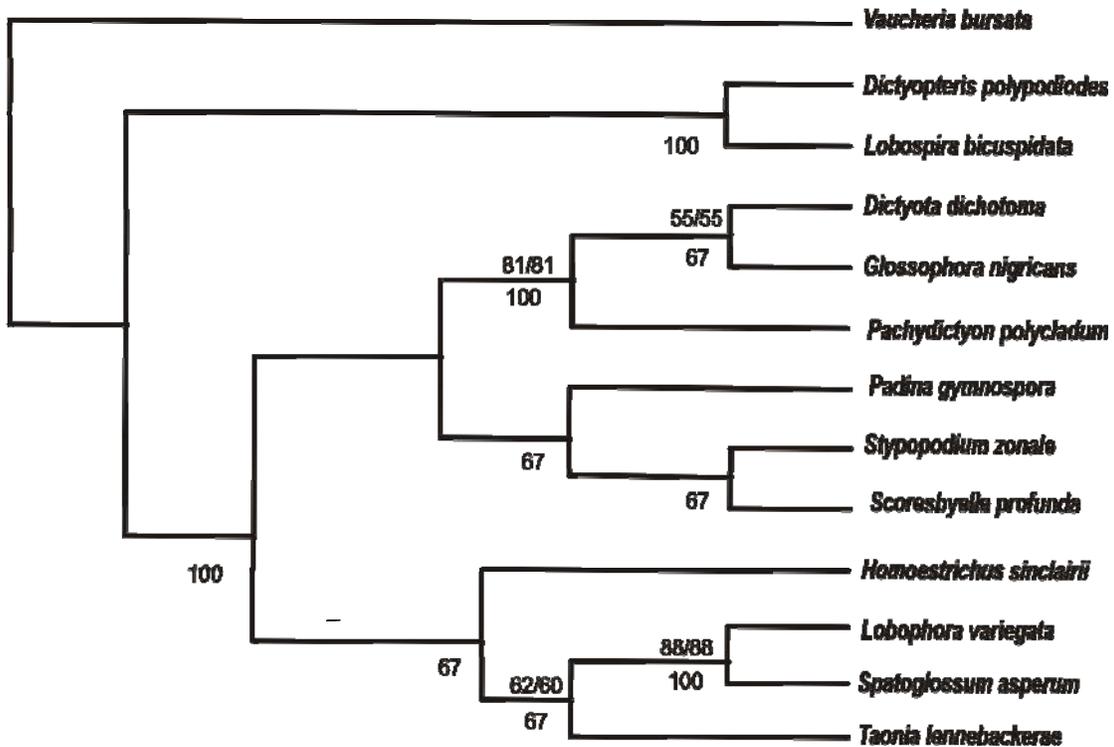


Figura 29.- Árbol de consenso de mayoría relativa (>50%), de 3 árboles más parsimoniosos. Los números arriba de las ramas (nodos) indican el valor de bootstrap (izq) y jackknife (der), los números debajo de las ramas (nodos) indican el valor en porcentaje de mayoría relativa (máxima parsimonia).

4.4 Análisis de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos y moleculares combinados.

De acuerdo al cladograma de caracteres morfológicos y moleculares combinado (figura 27) y a la tabla de caracteres y estados de carácter (tabla 11), el orden Dictyotales está sustentado por los siguientes caracteres sinapomórficos

[Nodo 24]:

- 8) pelos feofíceos
- 11) crecimiento marginal
- 13) células corticales
- 21) tetraesporancias uniloculares
- 27) soros oogoniales
- 28) soros anteridiales

Todo el orden tiene como grupo basal al clado formado por [*Dyctiopteris polypodioides*- *Lobospira bicuspidata*], los siguientes caracteres sinapomórficos son

[Nodo 23]:

- 3) forma del talo en lámina
- 9) Agrupación de pelos feofíceos en líneas concéntricas
- 12) crecimiento en células del margen superior
- 20) soros esporangiales indusiados
- 25) parafises asociadas a oogonios
- 26) parafises asociadas a anteridios

Se forman dos grandes clados el primero: **[Nodo 17]** está conformado por [*Dictyota dichotoma* -*Pachydictyon polycladum*, *Glossophora nigricans*, *Scoresbyella profunda*], los caracteres sinapomórficos para este clado son:

- 2) forma del talo en cinta
- 3) ausencia de la forma del talo en lámina (reversión)
- 9) pelos feofíceos en mechones esparcidos
- 11) ausencia de crecimiento marginal (reversión)

- 14) forma de las células corticales irregulares
- 25) paráfises asociadas a oogonios

El clado hermano a como grupos hermanos [*Dictyota dichotoma* -*Pachydictyon polycladum*, *Glossophora nigricans*, *Scoresbyella profunda*], está conformado por [*Padina gymospora*- *Styopodium zonale*], los caracteres sinapomórficos para este último clado son **[Nodo 18]** :

- 1) tipo de ramificación irregular
- 19) esporangios en soros
- 22) ubicación de esporangios en líneas concéntricas

El segundo clado **[Nodo 22]** está conformado por *Homoestrichus sinclairii*, como grupo basal a [*Lobophora variegata*-*Spatoglossum asperum*, *Taonia lennebackerae*] este clado está sustentado por los caracteres sinapomórficos:

- 7) arreglo de la lámina plana
- 23) la presencia de esporangios pedunculados

A continuación se describen los caracteres sinapomórficos para cada uno de los subclados:

[*Dyctiopteris polypodioides*- *Lobospira bicuspidata*] **[Nodo 14]:**

- 2) forma del talo en cinta
- 18) más de dos células medulares en el margen

[*Dictyota dichotoma* -*Pachydictyon polycladum*, *Glossophora nigricans*] **[Nodo 16]:**

- 17) tipo de medula distromática
- 26) ausencia de paráfises asociadas a anteridios (reversión)

[*Lobophora variegata*-*Spatoglossum asperum*, *Taonia lennebackerae*] **[Nodo 21]:**

- 5) tipo de lámina laciniada

V.- DISCUSIÓN DE RESULTADOS

La estructura taxonómica conformada por tres tribus propuesta por Womersley (figura 3) no se cumple en la hipótesis filogenética generada a partir del análisis cladístico de los caracteres morfológicos presentada en este trabajo. Lo que Womersley (1987) nombra como tribu Zonarieae queda estructurada de la siguiente forma: un clado **[Nodo 27]** formado por 4 subclados: [[[*Chlanidophora microphylla*, [*Taonia Lennebackerae*-*Homoeostrichus Sinclairii*], [*Lobophora variegata*, [*Zonaria farlowi*-*Stytopodium zonale*], [*Padina gymnospora*-*Distromium flabellatum*]]], y *Lobospira bicuspidata* basal a este gran clado. Por lo que *Dictyopteris polypodioides* y *Spatoglossum asperum* quedan fuera de este grupo y además son clados independientes (figura 30).

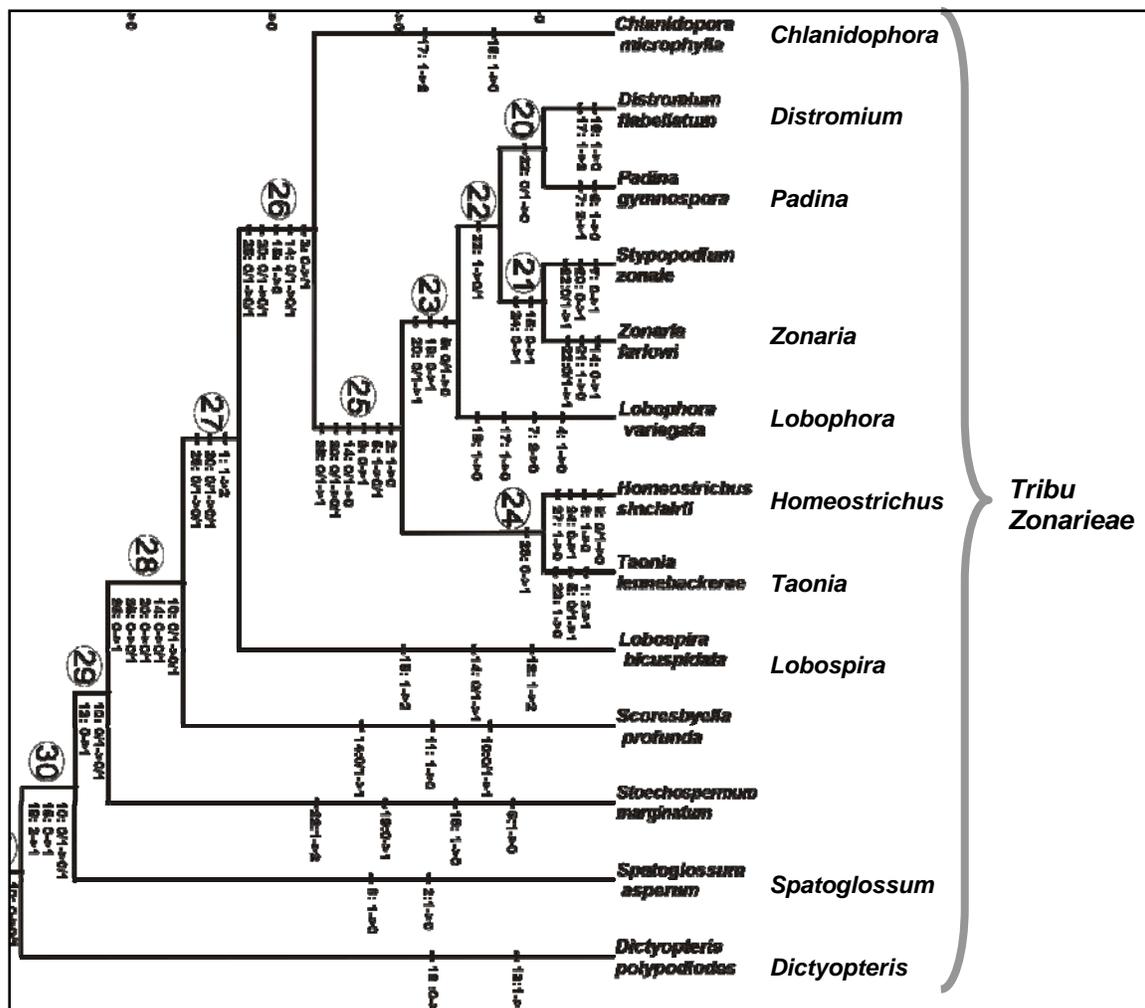


Figura 30.- Comparación de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos vs la taxonomía de la tribu Zonarieae (Dictyotales- Phaeophyceae) basada en la propuesta de Womersley (1987).

En lo que respecta a la tribu Dictyoteae tampoco conforma un grupo monofilético, los resultados de este análisis generan clados independientes en un cladograma pectinado: [*Glossophora nigricans* [*Dictyota dichotoma* [*Pachydictyon polycladum* [*Dilophus gunnianus*]]]] (figura 31), es decir, al menos hubo nueve eventos de bifurcación antes de la divergencia del [nodo 27].

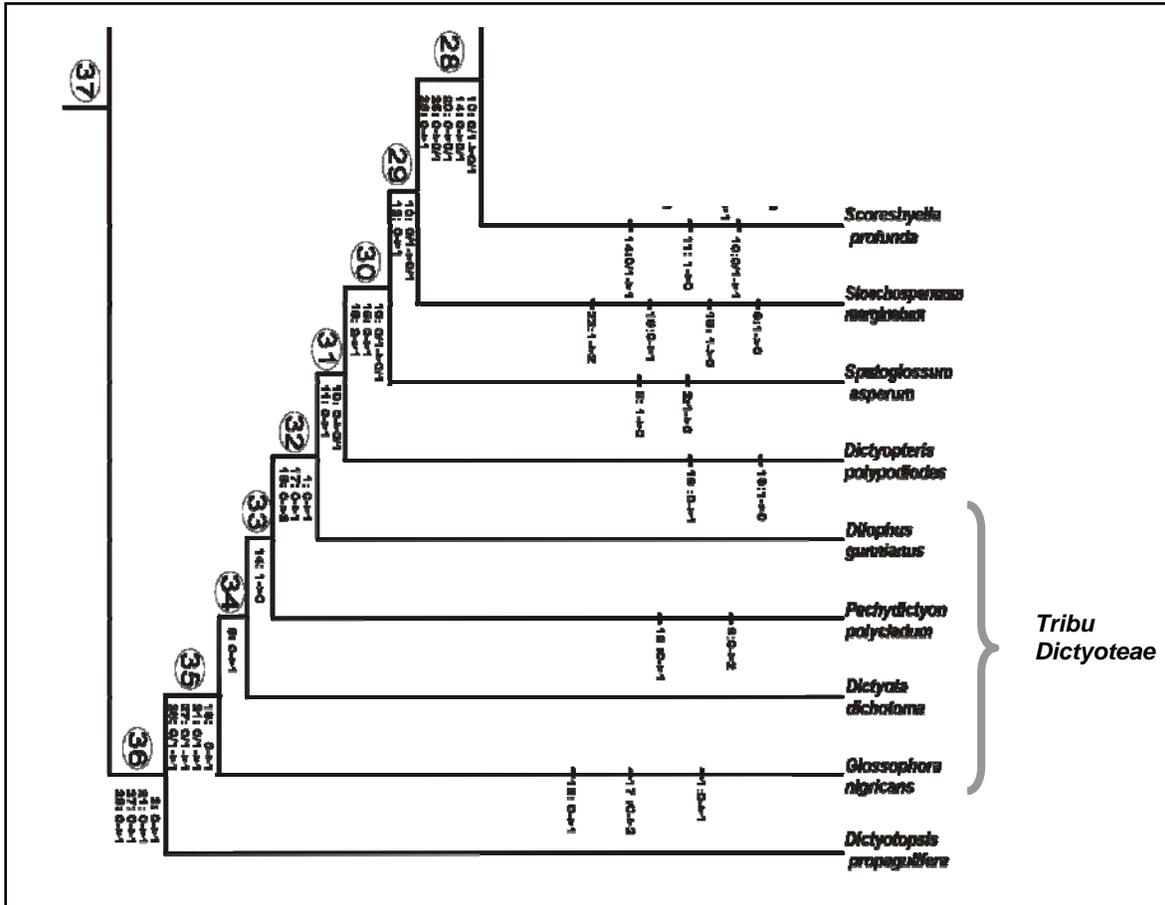


Figura 31.- Comparación de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos vs la taxonomía de la tribu Dictyoteae (Dictyotales- Phaeophyceae) basada en la propuesta de Womersley (1987).

En el cladograma del análisis combinado, la tribu Zonarieae está distribuida en tres clados diferentes, el primero [Nodo 22] [*Lobophora variegata*- *Spatoglossum asperum*] [*Taonia lennebackerae* [*Homoestrichus sinclairri*]]; en el [Nodo 19] [*Padina gymnospora*- *Stypopodium zonale*] comparte relaciones de parentesco con, [*Dictyota dichotoma* – *Pachydictyon polycladum* [*Glossophora nigricans* *Scoresbyella profunda*]], (el nodo 17) este clado monofilético para Womersley

representa a la familia Dictyoteae, además como grupo basal de este grupo se encuentra a *Scoresbyella* que taxonómicamente representa a la familia Scoresbyellaceae (figura 32).

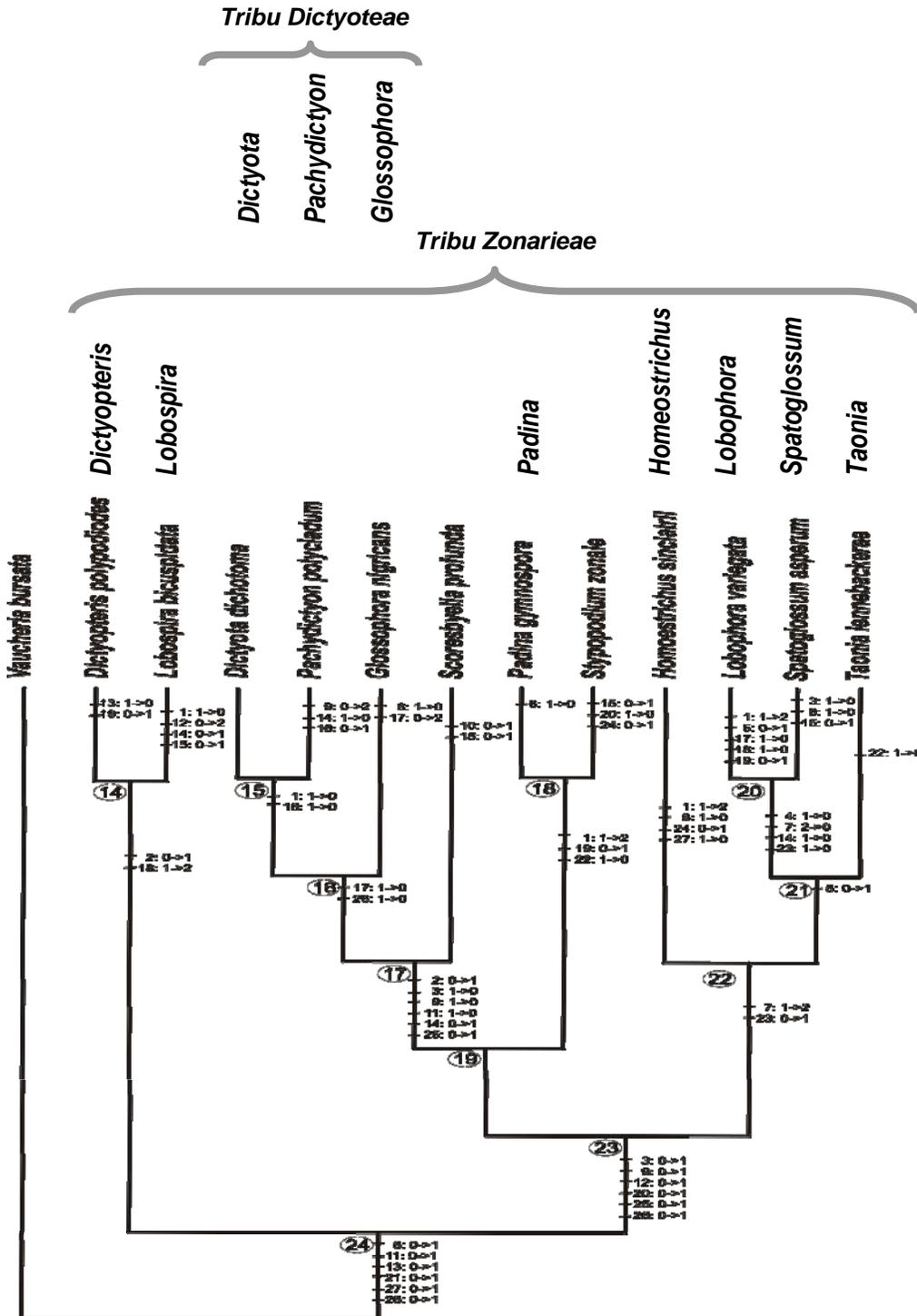


Figura 32.- Comparación de la hipótesis filogenética de los caracteres morfológicos y moleculares (combinados) con la taxonomía de las tribus Dictyoteae y Zonarieae (Dictyotales- Phaeophyceae) basada en la propuesta de Womersley (1987).

Y como grupo basal a este clado [Nodo 24] está un subclado conformado por [*Dictyopteris polipodioides* – *Lobospira bicuspidata*], géneros que pertenecen a la tribu Zonarieae.

La condición polifilética de la tribu Zonarieae obtenida de este estudio concuerda con la propuesta de Lee y Bae en 2002, generada del análisis de secuencias parciales de los genes 18S de ARN ribosomal (1861 bases) y *rbcL* RuBisCo (422 bases) de 11 géneros pertenecientes de este orden, se resuelve que la tribu Zonarieae no es monofilética y forma cuatro clados: [*Padina*; *Distromium-Lobophora-Zonaria*]; [*Spatoglossum-Lobospira*] y [*Dictyopteris-Spatoglossum*], pero los géneros *Dictyota*, *Pachydictyon* y *Dilophus* que taxonómicamente son nombrados dentro de la Tribu Dictyoteae si forman un clado monofilético, como se muestra en la figura 33.

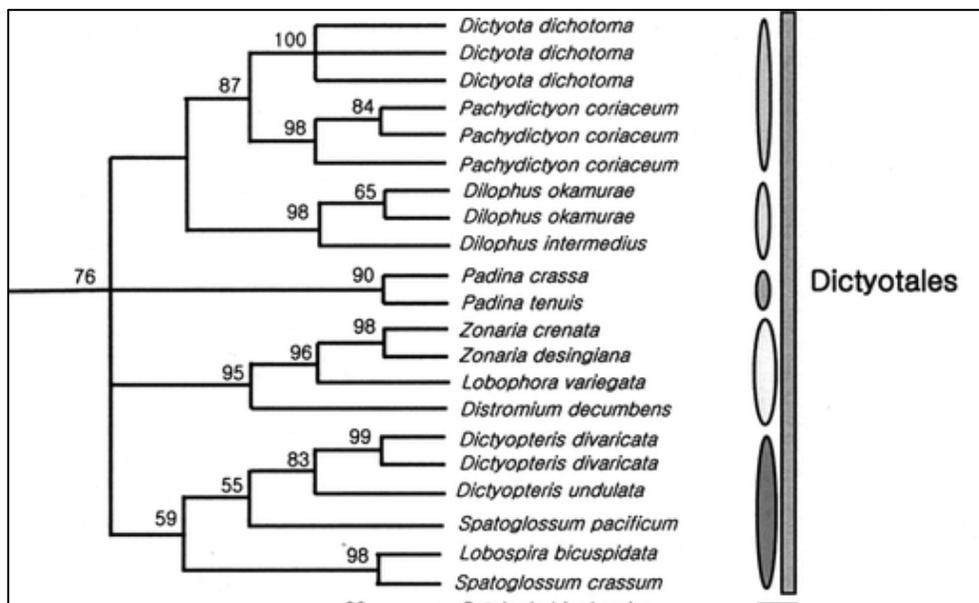


Figura 33.- Cladograma molecular de máxima parsimonia (MP) basado en las secuencias parciales de los genes *rbcL*. Los números arriba de las ramas (nodos) indican los resultados de bootstrap (%) de 1000 réplicas. Sólo los valores por arriba del 50 % se muestran (Lee y Bae, 2002).

Podemos argumentar según los resultados obtenidos tanto del análisis de caracteres morfológicos así como del análisis combinado, que los miembros de la familia Zonarieae así como los miembros de la familia Dictyotaceae, no conforman un grupo monofilético cada uno.

Por otro lado, los caracteres morfológicos han permitido delimitar a las categorías taxonómicas en el orden Dictyotales. Desde este punto de vista, en la figura 22, se observa que el número de capas medulares ha sufrido una transición evolutiva, es decir, en *Dictyotopsis* (grupo basal a todo el orden); el talo es monostromático; en este taxón no hay una diferenciación de médula ni de corteza, posteriormente este carácter cambia en el cladograma a la presencia de talos polistromáticos y por último se modifica y en el caso de estos tres géneros (*Chlanidophora*, *Distromium* y *Glossophora*) ahora se da la presencia de talos distromáticos. Esto puede ser indicio de que la presencia de talos monostromáticos pudo ser una condición ancestral dentro del orden, y posteriormente estos talos monostromáticos se diferenciaron en corteza y médula.

En cuanto a la forma de las células corticales, se observa una modificación de células de tipo irregular a células de tipo prismáticas, como se observa en el clado formado desde el nodo 25, (figura 22) [][[*Distromium*-*Padina*], [*Sttypopodium*-*Zonaria*]], *Lobophora*],[*Homeostrichus*-*Taonia*]]]. Así también la forma del talo en cinta puede interpretarse como un carácter ancestral, el cual permaneció hasta modificarse en talos de forma de abanico, lo que implica que primero surge el tipo de crecimiento de una célula apical, y posteriormente se genera el crecimiento marginal.

Del análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares como se muestra en la figura 27, se desprende que el carácter ancestral es la presencia de crecimiento marginal y la forma del talo en lámina, en los taxa que forman a [][*Homoestrichus*, [[*Lobophora*-*Spatoglossum*], *Taonia*]]], este carácter se modifica posteriormente en los taxa que agrupa el nodo 19, la ausencia del mismo, implica una novedad en estos taxa, es decir, la forma del talo en cinta y en consecuencia el crecimiento de tipo apical.

Al compararse entre sí los resultados del análisis de caracteres morfológicos y el combinado concuerdan de la siguiente manera; por un lado *Homeostrichus* y

Taonia se encuentran en un mismo clado, y aunque [[[*Glossophora*, [[*Dictyota* y [*Pachydictyon*]]] estén en grupos independientes generándose uno consecutivamente del otro, (en el análisis solo de caracteres morfológicos); se encuentran formando un clado en el cladograma combinado como se muestra en la figura 34.

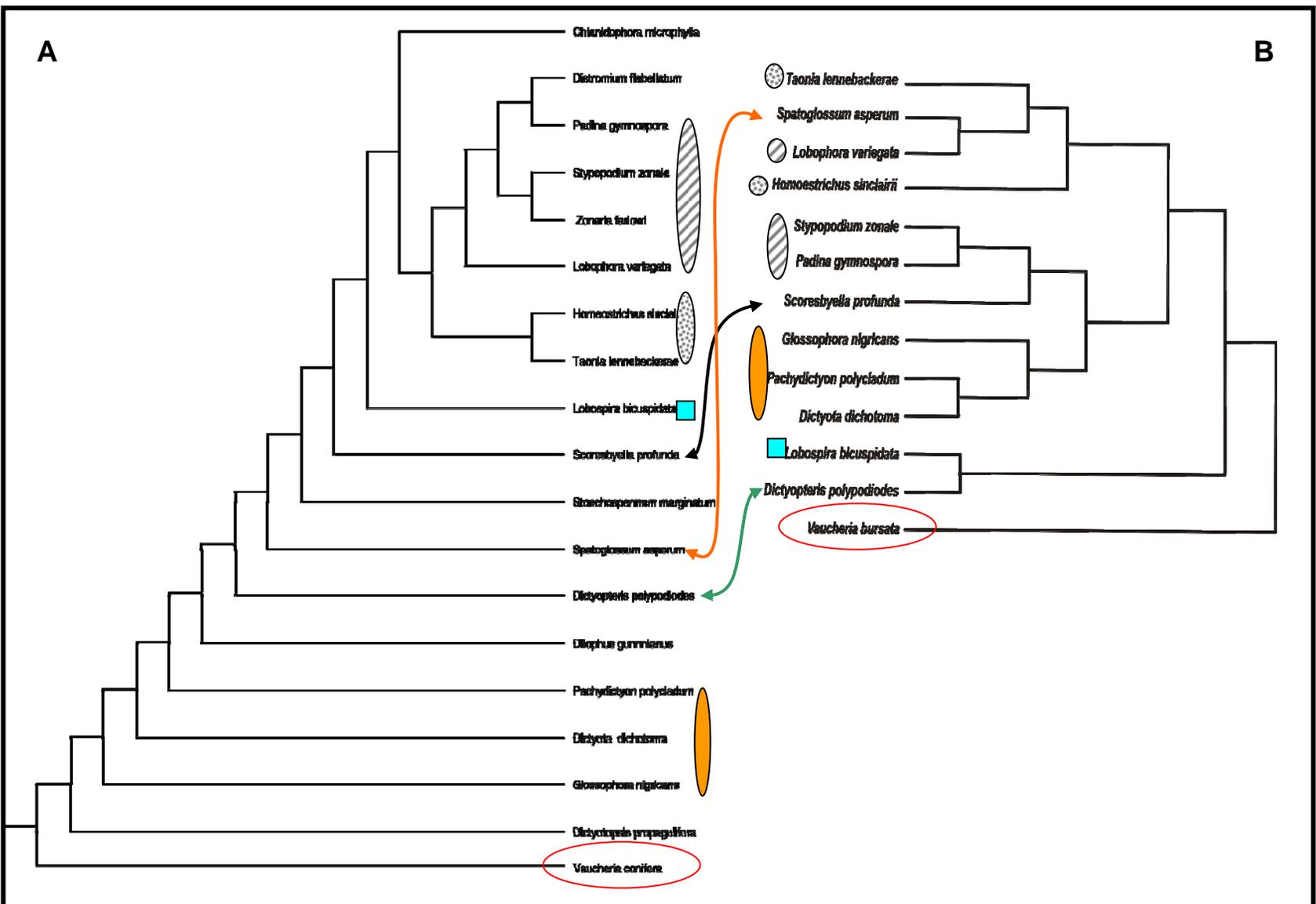


Figura 34.- Comparación de los resultados del análisis morfológico (A) y del análisis combinado (B).

A diferencia de De Clerck *et al.*, (2006), en una revisión de la clasificación taxonómica de la Tribu *Dictyoteae*, a través del análisis filogenético de secuencias parciales de los genes *rbcL*, del gen 26S rADN, de 13 especies; discrepan de los resultados sobre la monofilia de la familia *Dictyoteae* obtenida por Lee y Bae (2006), pero concuerdan con la condición polifilética de la familia *Zonarieae*, como se observa en la figura 35. Además proponen la estrecha relación de *Scoresbyella* como grupo basal a los géneros *Dictyota*, *Dilophus*, *Glossophorella*, *Pachydictyon* y *Glossophora*. Esta relación de *Scoresbyella* con estos grupos pertenecientes a lo que Womersley en 1987 nombró como familia *Dictyoteae*, puede indicar (según estos autores) que la presencia de un grupo o hilera de células apicales es ancestral en este orden y que la transición hacia una simple célula apical ocurrió una vez. Así también proponen que el modo de división celular en *Scoresbyella profunda* es muy similar a *Dictyotopsis propagulifera*, ya que en ambas especies, la célula apical tiene forma lenticular o de cuña, pero esta similitud en el caso de *Dictyotopsis* no genera la formación de médula ni corteza, ya que este género es monostromático; caso contrario en *Scoresbyella* en el cual estas células apicales posteriormente se diferencian en corteza y médula, de ahí que estos autores, relacionen estrechamente a este género con los que conforman a la llamada familia *Dictyoteae*. Desgraciadamente por falta de material biológico no pudieron incorporar a este representante en su análisis. Concluyen que la clasificación tradicional es irreconciliable con la filogenia molecular. Ya que ninguno de los géneros se resuelve como un clado monofilético.

Por lo tanto estos autores proponen una fusión de los géneros *Glossophora*, *Glossophorella*, y *Pachydictyon* en *Dictyota*. Además proponen la conformación de dos nuevos géneros, *Canistrocarpus* (que incorpora a *Dictyota cervicornis*, *Dictyota crispata*, *Dictyota magneana*) y *Rugulopteryx* (que conforma a *Dictyota radicans*, *Dilophus suhrii*, y *Dilophus marginata*).

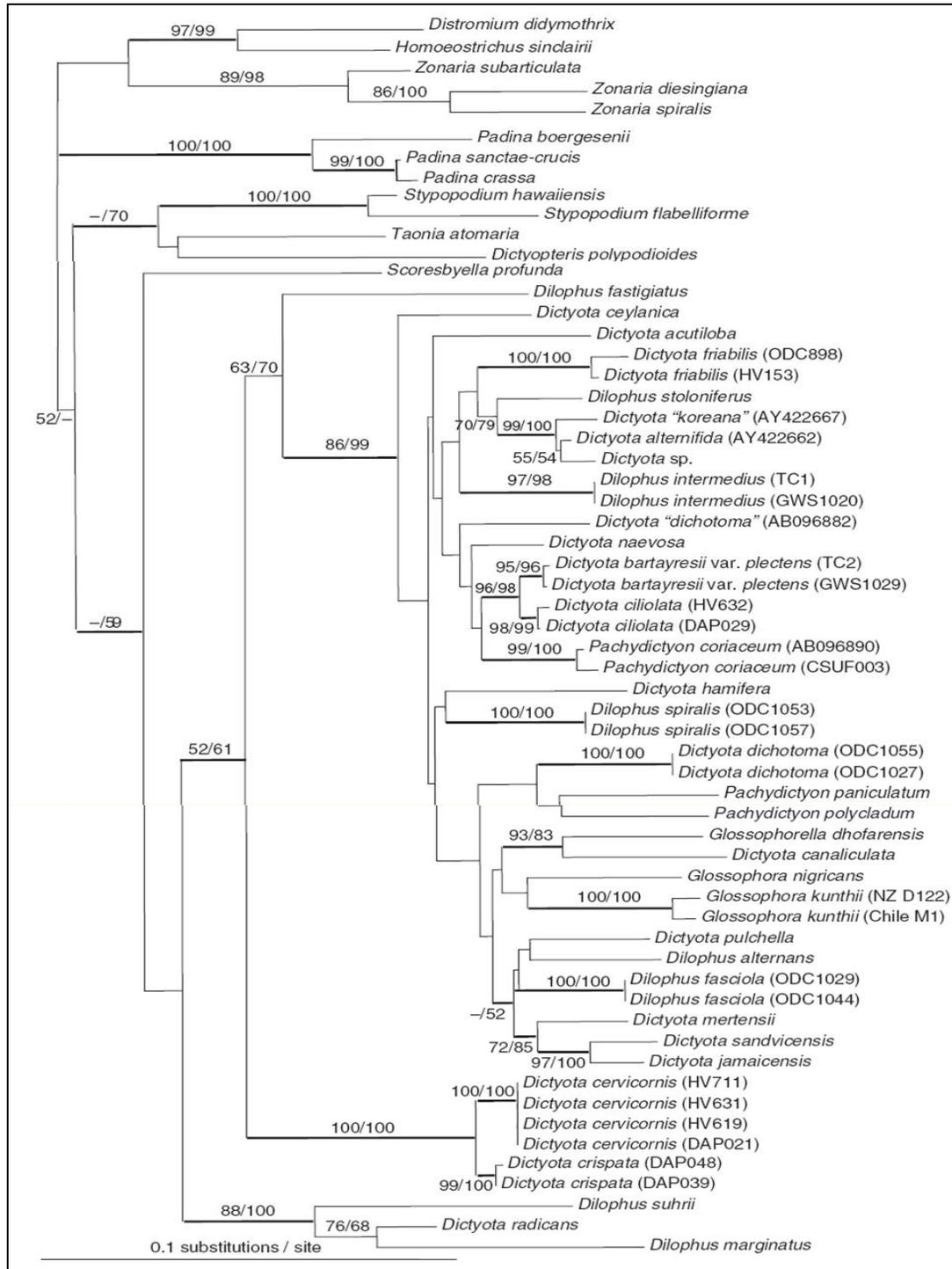


Figura 35.- Cladograma (Máxima probabilidad ML) de secuencias del gen *rbcL* (1207 bp) usando el modelo GTR+I+F. Los valores de bootstrap tanto de ML como de máxima parsimonia (MP) están indicados si son mayores de 50 (MP/ML). Tomado de De Clerck *et al*, 2006.

Es importante mencionar que ante la imposibilidad de tener todas las secuencias de todos las especies representantes de los géneros, como es el caso del trabajo de Lee y Bae (2002) en donde se analizaron 11 taxa, así como De Clerck *et al.*, (2006), en el que se analizan 13; ó como en este caso; en el que la mayoría de las descripciones bibliográficas no presentan datos completos como: el número de capas medulares y corticales, la forma de los esporangios, o la presencia de parafises asociadas a órganos reproductivos, además de la ausencia de las descripciones de los gametofitos, ya que es predominante la forma esporofítica; en este trabajo se incorporaron datos morfológicos de taxa que no habían sido analizados en otros estudios y además se combinaron con datos moleculares, en la búsqueda de hipótesis filogenéticas.

VI.- CONCLUSIONES

Se evidencia la monofilia del orden Dictyotales. Las relaciones de parentesco al interior del orden sigue estando a discusión; la clasificación taxonómica en familias y tribus no concuerda con las relaciones de parentesco obtenidas en los dos tipos de análisis; por lo que surge una pregunta ¿será necesario seguir utilizando estas subcategorías taxonómicas al interior del orden? El uso de secuencias moleculares, combinado con los caracteres morfológicos, permitió la obtención de un cladograma simétrico en donde cada una de las bifurcaciones presenta un arreglo jerárquico en donde se observan las relaciones de parentesco entre los géneros, sin embargo del análisis cladístico de los caracteres morfológicos produjo un cladograma pectinado en el cual, al menos, hay nueve bifurcaciones antes de la divergencia de un clado monofilético, el análisis combinado permitió una mejor resolución entre las relaciones de parentesco al interior del orden.

VII.- CONSIDERACIONES FINALES

En muchos trabajos taxonómicos, se han realizado análisis estadísticos, con la finalidad de poder diferenciar dos o más grupos de organismos y de conocer si las especies pertenecen o no a un género. El análisis discriminante es sumamente importante para poner a prueba la pertenencia a un grupo. Un ejemplo de la controversia entre géneros es el trabajo de De Clerck *et al*, (2006) quienes utilizaron diferentes especies de un mismo género como se observa en la figura 35, y obtuvieron como resultado una mezcla de las especies pertenecientes a los géneros *Dictyota*, *Dilophus* y *Glossophora* en diferentes clados. De ahí la necesidad primero, de conocer que caracteres los distinguen y separan. Una vez diferenciados los géneros toda esta información permitirá identificar a las especies y continuar trabajando con la morfología para poder realizar análisis cladísticos con más de un representante por género. Estableciendo ahora las relaciones de parentesco al interior de los mismos.

Desde mi punto de vista, la ficología en México ha generado una gran cantidad de trabajo de recolecta, registro y descripción misma que se debe aprovechar en la delimitación de los géneros y en la búsqueda de las relaciones de parentesco utilizando además, toda la información de tipo bioquímico, fisiológico, biogeográfico, molecular, estructural entre otros, y utilizarla conjuntamente en un análisis de evidencia total. A través del cual se generen hipótesis sobre cómo han evolucionado los diferentes tipos de caracteres y su posible relación con adaptaciones al medio, como ejemplo en aquellos procesos de absorción de luz (capacidad y eficiencia) y sus estructuras implicadas para regularla, el área fotosintética en los talos (número de capas de células en corte transversal) en relación con la forma y la resistencia al hidrodinamismo de los talos, la forma y tamaño de las células gaméticas, la producción de metabolitos secundarios en situaciones de estrés, así como la expresión y regulación de ciertos genes. Todo esto no será posible sin el trabajo interdisciplinario de ficólogos, fisiólogos, biólogos moleculares, bioquímicos, biólogos celulares entre otros y de la sistemática filogenética.

VIII.- LITERATURA CITADA

- Allender B. M. (1980). ***Dictyotopsis propagulifera*** (Paeophyta) an alga enigma. *Phycologia* 19:234-236.
- Amado Filho, G. M., Karez, C. S., Pfeiffer, W. C., Yoneshigue-Valentin, Y. y Farina, M. (1996). Accumulation, effects on growth, and localization of zinc in ***Padina gymnospora*** (Dictyotales, Phaeophyceae). *Hydrobiologia* 326-327: 451-456.
- Ariztia E. V., R. A. Andersen y M. L. Sogin. (1999). **A new phylogeny for chromophyte algae using 16s-like rARN sequences from *Mallomonas papillosa* (Synurophyceae) and *Tribonema aequale* (Xanthophyceae).** *Journal of Phycology* 27: 428–436.
- Avila-Ortíz A.G. y F.F. Pedroche (1999). ***Padina Tetrastromática* Hauck. A misapplied name for *P. crispate* Thivy in Pacific Mexico.** *Botánica Marina* Vol. 42: 355-358
- Bold, H. C y M.J. Wynne. (1985). **Introduction to algae structure and reproduction.** 2a ed. Prentice Hall. Englewood Cliffs. NJ. USA 640 pp.
- Broadtwater, S.; K. Karnas y J. Scott.(1995). **Life on the edge can be deceiving—the marginal “apical cell row” in *Lobophora variegata*.** *Journal of phycology* 31:14-20.
- Campos V. C. (1999). **Crustáceos asociados a macroalgas en Bajo Pepito, Isla Mujeres, Caribe mexicano.** *Rev. Biol. Trop.* 48:361-364.

- CONABIO (1998). **La diversidad Biológica de México. Estudio de País.** [en línea] Última actualización martes 28 de septiembre de 2004. Fecha de consulta 10 de febrero de 2006.
http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/estrategia_nacional/doctos/estudio_pais_docs.html
- De Andrade, L. R., Farina, M., & Amado Filho, G. M., (2002). **Role of *Padina gymnospora* (Dictyotales, Phaeophyceae) cell walls in cadmium accumulation.** *Phycologia*, 41:39-48.
- De Clerck, O., Leliaert, F., Verbruggen, H., Lane, C.E., De Paula, J.C., Payo, D.I. & Coppejans, E. (2006). **A revised classification of the Dictyoteae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on rbcL and 26S ribosomal ADN sequence data analyses.** *Journal of Phycology* 42: 1271-1288.
- Draisma S. G. A. W. F. Prud'homme van Reine, W. T. Stam y J.L. Olsen, (2001). **A reassessment of phylogenetic relationship within the Phaeophyceae based on rubisco large subunit and ribosomal ADN sequences.** *J. Phycol.* 37:586-603.
- Dreckmann K.M. (1998). **Clasificación y nomenclatura de macroalgas marinas bentónicas del Atlántico.** CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) México D. F., 140 pp.
- Espinoza O.D. y J. B. Llorente. (1993). **Fundamentos de biogeografías filogenéticas.** UNAM/CONABIO. Mexico D.F.,133 pp.
- Forey P.L., C. J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert, y D. M. Williams. (1994). **Cladistics. A practical course in systematics.** Oxford University Press. NY. U.S.A..191p.p

- González D. y de Luna E., (1996). **Sistemática filogenética: Teoría, análisis y datos (perspectivas)**. Bol. Soc. Bot. México 59:99-113.
- González-González J., M. Gold M., Leon Tejera H., Candelaria C., Leon-Serviere-Zaragoza E., y Fragoso D., (1996). **Catálogo onomástico (Nomenclator) y bibliografía indexada de las algas bentónicas marinas de México**. Cuadernos del Instituto de Biología 29, UNAM. México, 492 pp.
- Graham L.E. y W.L. Wilcox (2000). **Algae**. Prentice Hall. Saddle River N.J. USA, 719 p.
- Guiry, M.D. & Guiry, G.M. (2007). **AlgaeBase version 4.2**. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; fecha de búsqueda 12 de marzo 2007.
- Hoek, V.D.; D. Mann y H. Jahns (1999). **Algae an introduction of phycology**. Cambridge University Press. USA. 623pp.
- Hoshina, R., Hasegawa, K. , Tanaka, J. & Hora, Y. (2004). **Molecular phylogeny of the Dictyotaceae (Phaeophyceae) with emphasis on their morphology and its taxonomic implication**. Japan. Journal Phycology 52:89-194.
- Joly A. B.(1967). **Géneros de algas marinhas da costa Atlantica Latino – America**. Editora da Universidad Sao Paulo. Brasil, 464pp.
- Kraft, G.T., Saunders, G.W., Abbott, I.A. & Haroun, H.J. (2004). **A uniquely calcified brown alga from Hawaii: *Newhousia imbricata* gen. et sp. nov. (Dictyotales, Phaeophyceae)**. Journal of Phycology 40: 383-394.

- Lee E. R. (1999). **Phycology**. 3a. Ed. Cambridge University Press.U.S.A. 645pp.
- Lee W. J. y Bae, K. S. (2002). **Phylogenetic relationships among several genera of Dictyotaceae (Dictyotales, Phaeophyceae) based on 18S rARN and partial rbcL gene sequences**. Marine Biology. 140:1107-1115.
- Lipscomb D. 1998. **Basics of Cladistic Analysis**. George Washington University D.C. Versión en formato PDF:
www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf
- Loaban C. S. y P.J. Harrison (1997). **Seaweed ecology and physiology**. Cambridge University Press. USA, New York, 366 pp.
- Llorente B.J.(1994). **Conceptos en cladismo**. Llorente B. J y I. V. Luna , Taxonomía Biológica.. Series Texto Científico Universitario. UNAM. FCA. México. 626 pp.
- Mateo-Cid, L. E., Mendoza González, L. Huerta-Múzquiz, R. Aguilar-Rosas, y L. E. Aguilar-Rosas. (2000). **La familia Dictyotaceae (Dictyotales Phaeophyta) en la península de Baja California, México**. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. 46(2):189-270
- Misra J. N. (1966). **Phaeophyceae in India**. Indian Council of Agricultural Research. New Delhi. India
- Morrone J.J. (2000). **El lenguaje de la cladística**. Dirección general de publicaciones y fomento editorial. UNAM Mexico D. F., 199 pp.

- **National Center for Biotechnology Information**, National Library of Medicine, Building, 38A. Bethesda, MD 20894, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>. Entrez [en línea]. All data bases. Actualizado el 5 de diciembre del 2006. Consulta 5 de Diciembre del 2006.
- Nizamuddin, M. y Campbell A. C. (1995). ***Glossophorella* a new genus of the Family Dictyotaceae (Dictyotales-Phaeophyta) and its ecology from coast of the Sultanate of Oman**. Pak. J. Bot. 27:257-262.
- Ortega M. M., J. L. Godínez y M. M. Ruvalcaba. (1993). **Una clave de campo de las algas pardas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe**. Ed. AGT. S. A. México D. F. 42 pp.
- Ortega, M. M., J. L. Godínez & G. Garduño S. (2001). **Catálogo de algas bénticas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe**. Instituto de Biología. Cuaderno de Biología 39. UNAM. México D.F, 594pp.
- Pedroche, F. F., K. M. Dreckmann, A. Sentíes y R. Margain. (1993). **Diversidad algal en México**. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Vol. (especial) 44:69:92.
- Papenfuss G.F. (1977). **Review of genera of Dictyotales (Phaeophyta)**. The Bulletin of Japanese Society of Phycology 25,(suplement):271-287
- Pedroche, F. F. y Sentíes, G. A. (2003). **Exploración ficológica en el litoral del Océano Pacífico**. En: D. Robledo Ramírez, J. L. Godínez Ortega y Y. Freile Pelegrín (Eds.). Contribuciones ficológicas de México. Sociedad Ficológica de México, A. C. México D. F., Pp. 5-11.

- Pedroche F.F., P.C. Silva, L. Aguilar Rosas, R. Aguilar Rosas y K.M. Dreckmann. **Catálogo de algas marinas bentónicas del Pacífico de México.**(en prensa)
- Phillips, J.A. (1997). **Genus and species concepts in *Zonaria* and *Homoeostrichus* (Dictyotales, Phaeophyceae), including the description of *Exallosorus* gen. nov.** European Journal of Phycology 32:303-311.
- Phillips, J. A. (1998). **Studies of reproduction in australian *Dictyopteris australis* and *Dictyopteris muelleri* (Dictyotales, Phaeophyceae) identify new taxonomic characters.** European Journal of Phycology 33:345-355.
- Phillips, J. A., y Clayton, M. N. (1993). **Comparative flagellar morphology of spermatozoids of the Dictyotales (Phaeophyceae).** European Journal of Phycology 28:123-127.
- Phillips, J. A., y Clayton, M. N. (1994). **Flagellate spores in *Homoeostrichus olsenii* womersley (Dictyotales, Phaeophyceae): The largest known motile reproductive cells of marine macroalgae.** Phycologia 33:415-419.
- Phillips, J. A., Clayton, M. N., y Harvey, A. S. (1994). **Comparative studies on sporangial distribution and structure in species of *Zonaria*, *Lobophora* and *Homoeostrichus* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Australia.** European Journal of Phycology, 29(2), 93-101.

- Phillips, J. A., y Clayton, M. N. (1997). **Comparative studies on gametangial distribution and structure in species of *Zonaria* and *Homeostrichus* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Australia.** European Journal of Phycology, 32(1), 25-34.
- Phillips, J. A., y Huisman, J. M. (1998). ***Dictyopteris serrata* (Dictyotales, Phaeophyceae): A little known algal species newly recorded from Australia.** Botanica Marina 41:43-49.
- Poe, S., and J. J. Wiens. (2000). **Character selection and the methodology of morphological phylogenetics.** Pages 20–36 in Phylogenetic analysis of morphological data (J. J. Wiens, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rousseau F., Burrowes R., Peters A.F., Kuhlenkamp R. y de Reviers B. (2001). **A comprehensive phylogeny of the Phaeophyceae based on nrADN sequences resolves the earliest divergences.** Comptes Rendus del' Academie des Sciences Series III Sciences de la Vie, 324:305-319
- Sasaki, H., Kataoka, H., Kamiya, M., y Kawai, H. (1999). **Accumulation of sulfuric acid in Dictyotales (Phaeophyceae): Taxonomic distribution and ion chromatography of cell extracts.** Journal of Phycology 35:732-739.
- Setchell W.A. y N.L. Gardner. (1967). **The marine algae of the Pacific Coast of North America.** University of California Press. Berkeley California U.S.A.
- Swofford D.L. (1999). PAUP **Phylogenetic analisis using parsimony.** Version 2.2.Sinauer Associates, Sunderland M A.

- Tanaka, J. (1991). **A new species of *Spatoglossum* (*S. crassum* sp. nov.; Dictyotales, Phaeophyceae) from Japan.** Phycologia, 30:574-581.
- Taylor R.W. (1945). **Pacific marine algae of the Allan Hancock expeditions to the Galapagos Islands.** The University of southern California Press. U.S.A.528 p
- Taylor R.W. (1979). **Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas.** The University of Michigan Press. U.S. A. 870 p.
- Villaseñor J.L. y P. Dávila. (1996). **Breve Introducción a la metodología cladística.** Coordinación de servicios editoriales. Facultad de Ciencias UNAM. México. 48 pp.
- Womersley H. B. S. (1967). **A critical survey of the marine algae of southern Australia. II Phaeophyta.** Australian Journal of Botany. (reprinted from).
- Womersley, H.B.S. (1987). **The marine benthic flora of southern Australia. Part II.,** Adelaide: South Australian Government Printing Division. pp. 481
- Yotsukura, N. (1995). **Spermatozoids of *Dictyopteris divaricata* and *Dictyota dichotoma* (dictyotales, phaeophyceae) from Japan.** Hokkaido Daigaku Suisangakubu Kenkyu, 46:47-51.