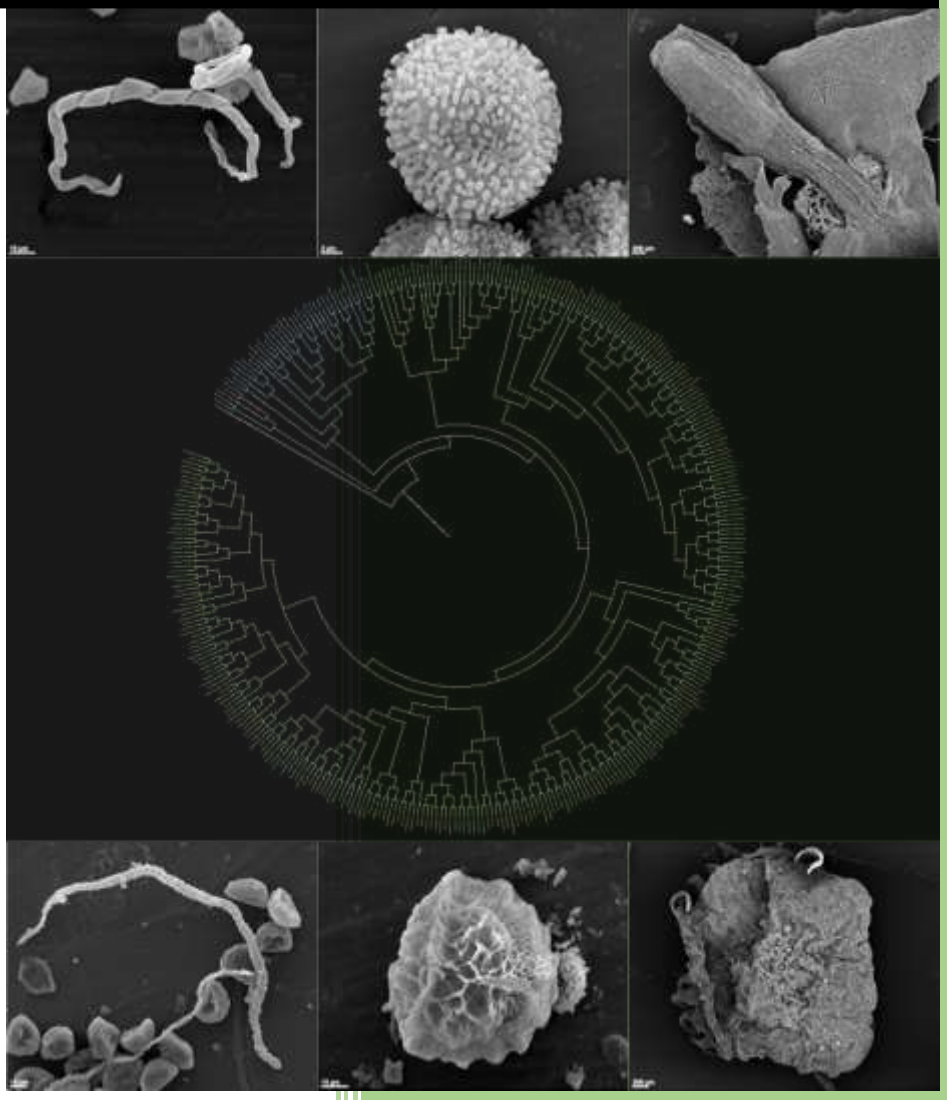
ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (MARCHANTIOPHYTA): CLARIFICANDO LA RELACIÓN ENTRE ÓRDENES Y FAMILIAS

Jorge Rafael Flores



Tesis realizada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

CONICET

Universidad Nacional de Tucumán

- 2017 -

Universidad Nacional de Tucumán

Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (MARCHANTIOPHYTA): CLARIFICANDO LA RELACIÓN ENTRE ÓRDENES Y FAMILIAS

Jorge Rafael Flores

Tesis realizada para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

Director: Dr. Guillermo M. Suárez

Director Asociado: Dr. Santiago A. Catalano

-2017-

Comisión de Supervisión

Dr. Guillermo M. Suarez

Dr. Santiago A. Catalano

Ph. D. Pablo A. Goloboff

Dr. Juan B. Larraín

AGRADECIMIENTOS

Quisiera comenzar por agradecer a mis directores, Guille Suarez y Santi Catalano, quienes siempre contribuyeron, y aún contribuyen, a mi crecimiento profesional mediante el intercambio sincero de ideas y sugerencias.

A Sole, compañera y amiga de ruta, con quién tuve la fortuna de compartir viajes de campo, cursos, congresos, etc.

A mis amigos colegas de La Plata, Buenos Aires, Córdoba y de la Patagonia por su buena onda en cada encuentro.

No puedo dejar de mencionar a mis amigos de Tucumán; especialmente a Cristian y a Gonzalo, por su compañerismo y amistad (y, desde luego, por las "cervezeadas").

También, y no menos por ser de otra especie, a la Lara (¡mi bóxer!). Siempre acompañándome en todo momento con su alegría (aunque sospecho que, en realidad, esperaba ligar comida).

En el plano personal, quiero agradecer a mis viejos y mis hermanos por su esfuerzo interminable en darme todo lo necesario para alcanzar mis metas. No puedo imaginar lo distinto que hubiese sido mi vida sin su esfuerzo.

A la gente de "mis pagos", a mis amigos, a todos ellos, a los que están y ya no están. No olvido jamás lo que aprendí de ellos, la lealtad y la coherencia. Aún seguimos siendo los mismos de siempre, no hay diploma ni títulos que lo cambien; todavía somos los de la esquina del barrio.

A Vale por su compañía, su cariño y las interminables charlas reflexivas. Descubrí en ella no sólo a una gran compañera sino también a una persona apasionada y sensible. Gracias por enseñarme tanto.

A todos ellos por hacerme quien soy.

"[…] ven pasar árboles y pájaros e ignoran a qué sombra pertenecen […] es posible que hayan extraviado la brújula y hoy vaguen preguntando, preguntando dónde carajo queda el buen amor porque vienen del odio […]"

Desaparecidos, Benedetti-Viglietti

A mi tía, a su impronta.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (MARCHANTIOPHYTA): CLARIFICANDO LA RELACIÓN ENTRE ÓRDENES Y FAMILIAS

ÍNDICE

RESUMEN 8

ABSTRACT 9

CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN 10

Resumen – 11

BRIÓFITOS, ASPECTOS GENERALES 11

LA DIVISIÓN MARCHANTIOPHYTA Y LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (HEPÁTICAS TALOSAS COMPLEJAS) 16

OBJETIVOS 20

MATERIALES Y MÉTODOS 21

CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE 26

CARACTERES GAMETOFÍTICOS 27

CARACTERES ESPOROFÍTICOS 56

DEFINICIÓN DE CARACTERES 67

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN 86

REFERENCIAS –..... 88

CAPÍTULO II - FILOGENIA 97

Resumen – 98

INTRODUCCIÓN: ESTATUS FILOGENÉTICO DE MARCHANTIIDAE Y LAS CLASIFICACIONES BASADAS EN EL PRINCIPIO DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA..... 99

ESTRATEGIAS DE VIDA Y FILOGENIA..... 102

MATERIALES Y MÉTODOS..... 104

MUESTREO TAXONÓMICO Y MORFOLÓGICO 104

DATOS MOLECULARES..... 119

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS, BÚSQUEDAS FORZADAS Y COMPARACIONES TOPOLÓGICAS. 120

RECONSTRUCCIÓN DE CARACTERES, SINAPOMORFÍAS Y DIAGNOSIS 122

PATRONES EVOLUTIVOS DE ESTRATEGIAS DE VIDA Y PERTENENCIA TAXONÓMICA..... 123

RESULTADOS..... 123

ÁRBOL COMBINADO BAJO PESADO DE BLOQUES (BW) Y BÚSQUEDAS FORZADAS..... 123

ANÁLISIS PARTICIONADOS 129

ANÁLISIS DE SENSITIVIDAD (ESTABILIDAD DE GRUPOS) 132

CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE DATOS..... 133

MAPEO DE SINAPOMORFÍAS Y EVALUACIÓN DE DIAGNOSIS 138

MAPEO DE CARACTERES ADAPTATIVOS..... 147

DISCUSIÓN 149

MONOFILIA DE GRUPOS Y ESTABILIDAD 149

CONTRIBUCIÓN DE DATOS, CONFLICTO Y CONGRUENCIA..... 154

SINAPOMORFÍAS Y DIAGNOSIS 158

ESTRATEGIAS DE VIDA, SIMILITUD MORFOLÓGICA Y ESCENARIOS EVOLUTIVOS..... 163

CONCLUSIONES..... 165

REFERENCIAS - 166

CAPÍTULO III – CORRELACIÓN DE CARACTERES..... 174

RESUMEN – 175

INTRODUCCIÓN 176

MATERIALES Y MÉTODOS..... 180

***Filogenia*.**..... 180

***Correlación de caracteres discretos*.** 180

RESULTADOS..... 184

VARIABILIDAD DE CARACTERES ADAPTATIVOS..... 184

CORRELACIÓN FILOGENÉTICA 184

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN 187

REFERENCIAS - 192

CAPÍTULO IV – CLASIFICACIÓN Y CAMBIOS TAXONÓMICOS 197

Resumen – 198

INTRODUCCIÓN 198

PROPUESTAS CLASIFICATORIAS EN EL MARCO DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA 198

CLASIFICACIONES PREVIAS Y ACTUAL DE MARCHANTIIDAE 201

CLASIFICACIÓN..... 206

CLASE: MARCHANTIOPSIDA Cronquist, Takht. & W. Zimm., Taxon 15: 132 (1966)..... 209

SUBCLASE: BLASIIDAE He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny & Piippo, Cladistics 22: 27 (2006)

..... 210

SUBCLASE: MARCHANTIIDAE Engl. en Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. I (3): 1 (1893) ... 211

ORDEN: NEOHODGSONIALES D.G. Long, Edinburg J. Bot. 63: 258 (2006)..... 212

ORDEN: SPHAEROCARPALES Cavers, New Phytol. 9: 81 (1910)..... 214

Monocarpaceae D.J. Carr ex Schelpe, J. S. AfricanBot. 35: 110 (1969)..... 215

Sphaerocarpaceae Heeg, Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 41: 573 (1891) 217

Riellaceae Engl., Syllabus, Grosse Ausgabe: 45 (1892) 219

ORDEN: MARCHANTIALES Limpr. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 1: 239, 336 (1877) 220

Lunulariaceae H. Klinggr., Höh. Crypt. Preuss.: 9 (1858) 222

Marchantiaceae Lindl., Nat. Syst. Bot., ed. 2: 412 (1836) 224

Dumortieraceae D.G.Long, Edinburgh J. Bot. 63: 260 (2006). 229

Targioniaceae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 68, 70 (1829) 231

Cleveaceae Cavers, New Phytol. 10: 42 (1911). 235

Monosoleniaceae Inoue, Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo, n.s. 9: 117 (1966) 237

Cyathodiaceae Stotler & Crand.-Stotl., Bryoph. Biol.: 63 (2000) 238

Corsiniaceae Engl., Syllabus, Grosse Ausgabe: 44 (1892) 240

Aytoniaceae Cavers, New Phytol. 10: 42 (1911) 243

Monocleaceae A.B.Frank in Leunis, Syn. Pflanzenk., ed. 2: 1556 (1877). 249

Ricciaceae Rchb., Bot. Damen: 255 (1828). 251

REFERENCIAS - 254

CAPÍTULO IV - CONCLUSIÓN GENERAL 261

Referencia - 262

APÉNDICES 264

Apéndice I 265

Tabla S1. 265

Tabla S2. 272

Figura S1. 273

Tabla S3. 274

Figura S2. 284

Figura S3. 285

Tabla S4. 286

Figura S4. 287

Apéndice II 288

Apéndice III 293

RESUMEN

En la actual tesis, se presenta el análisis filogenético más exhaustivo hasta el momento de las hepáticas talosas complejas (Marchantiidae, Marchantiophyta), el grupo más basal de plantas terrestres. Con este fin, se llevaron a cabo estudios morfo-anatómicos en más 50 especies, incluyendo la totalidad de los géneros reconocidos de Marchantiidae a nivel mundial. En el mismo, se compararon y discutieron caracteres tradicionalmente empleados en la sistemática del grupo y se definieron otros nuevos. A partir de dichos resultados, se elaboró la matriz de datos morfológicos más extensa confeccionada hasta la actualidad para este grupo de plantas. La información obtenida fue analizada simultáneamente con 11 marcadores moleculares, principalmente cloroplastídicos. Los resultados sugieren que muchos de los cambios taxonómicos realizados recientemente a nivel de familia y género se basan en agrupaciones con poco apoyo. Asimismo, se hallan grupos nuevos que permiten establecer nuevas circunscripciones a nivel de género, familia y orden. Por otro lado, varios de los grupos propuestos en base a estudios exclusivamente moleculares son provistos de caracteres morfológicos diagnósticos por primera vez. La inclusión de caracteres morfológicos, adicionalmente, se mostró como un factor determinante en la mejora de la estabilidad de varios clados de hepáticas. Este estudio indica que la inclusión de caracteres morfológicos nuevos mejora la congruencia con respecto a la evidencia molecular, y desestima la práctica instaurada de descartar caracteres morfológicos en base a su homoplasia.

ABSTRACT

In the current thesis, the most extensive phylogenetic analysis of the subclass Marchantiidae (Marchantiophyta), the basal most group of land plants, yet undertaken is presented. With this goal, morpho-anatomical surveys were conducted on more than 50 species, including all of the genera recognised worldwide. In these studies, traditional characters used in the systematic of the group were compared and other new features were described. On the basis of these results, the largest morphological matrix for this group of land plants was compiled. The obtained information was simultaneously analysed along with 11 molecular markers, mainly chloroplastic. Results suggest that many of the taxonomic changes recently proposed are based on weakly supported nodes. Likewise, novel groups were found allowing the establishment of new genera-level, family-level and order-level circumscription. In addition, diagnostic characters are assigned to groups previously proposed on the basis of molecular studies. Finally, the inclusion of morphological characters was shown to be a determinant factor to improve clade stability. This study highlights the fact that the inclusion of more and novel morphological data increases the congruence with the results obtained from molecular evidence, and rejects the long-held practice of discarding morphological characters based on their homoplasy.

CAPÍTULO I -

CAPÍTULO I – MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DE LAS HEPÁTICAS TALOSAS COMPLEJAS (MARCHANTIIDAE, MARCHANTIOPHYTA)

Resumen –

En este capítulo se describen rasgos generales y particulares del grupo de estudio (Marchantiidae) en el contexto de un estudio morfológico y anatómico comparado. Como resultado de ello, se presentan los caracteres empleados en la filogenia subsiguiente. Se proporciona una discusión detallada del tratamiento de los caracteres por distintos autores y se proveen figuras ilustrativas de los mismos.

BRIÓFITOS, ASPECTOS GENERALES

Las briófitas se hallan entre los primeros organismos que colonizaron el medio terrestre (Kenrick & Crane 1997; Qiu et al. 1998) y constituyen el segundo grupo más diverso luego de las angiospermas (ca. 25.000 especies, Fig. 1 ;Mishler 1988). Si bien son un elemento relativamente inconspicuo del paisaje, cumplen un rol ecológico significativo en distintos ecosistemas (Rubasinghe 2011). En ambientes de frio extremo, por ejemplo, se estimó que sólo el género *Sphagnum* L. contiene alrededor del 16% del carbono fijado (Renzaglia et al. 2007). Los briófitos también son los primeros colonizadores de suelos desnudos (típicos de ambientes antropizados o alterados), reduciendo de esta manera la erosión del mismo (Gradstein et al. 2001). Además, se hayan involucrados en la retención de agua en los bosques tropicales. De hecho, se constató que en estos ecosistemas la brioflora puede retener hasta 5 veces su

porcentaje de peso seco (Gradstein et al. 2001). Por último, entre otras tantas funciones (Tabla C1 – 1), los briófitos se destacan como importantes bioindicadores. Al mapear la distribución de especies sensibles a la contaminación, se puede aproximar la calidad de los ambientes en los cuales estas especies se encuentran. Sin embargo, muchos de los datos referidos a la distribución de las especies es escaso, especialmente en el Neotrópico (Gradstein et al. 2001).

Tabla C1-1. Función ecológica de los briófitos (Bryophyta, Marchantiophyta y Anthocerotophyta).

Función	**Grupo de briófito considerado**	**Literatura de referencia**
Fijación de Carbono	Briófitos *s. lato*	Matzek & Vitousek (2003)
Retención de agua	Bryophyta	Rixen & Mulder (2005) Elumeeva et al. (2011)
Bioindicadores	Bryophyta y Marchantiophyta	Ceschin et al. (2012) Giovani et al. (1994)
Colonizadores primarios en ambientes alterados	Briófitos *s. lato*	Rydgren et al. (2004) Frego (1996)

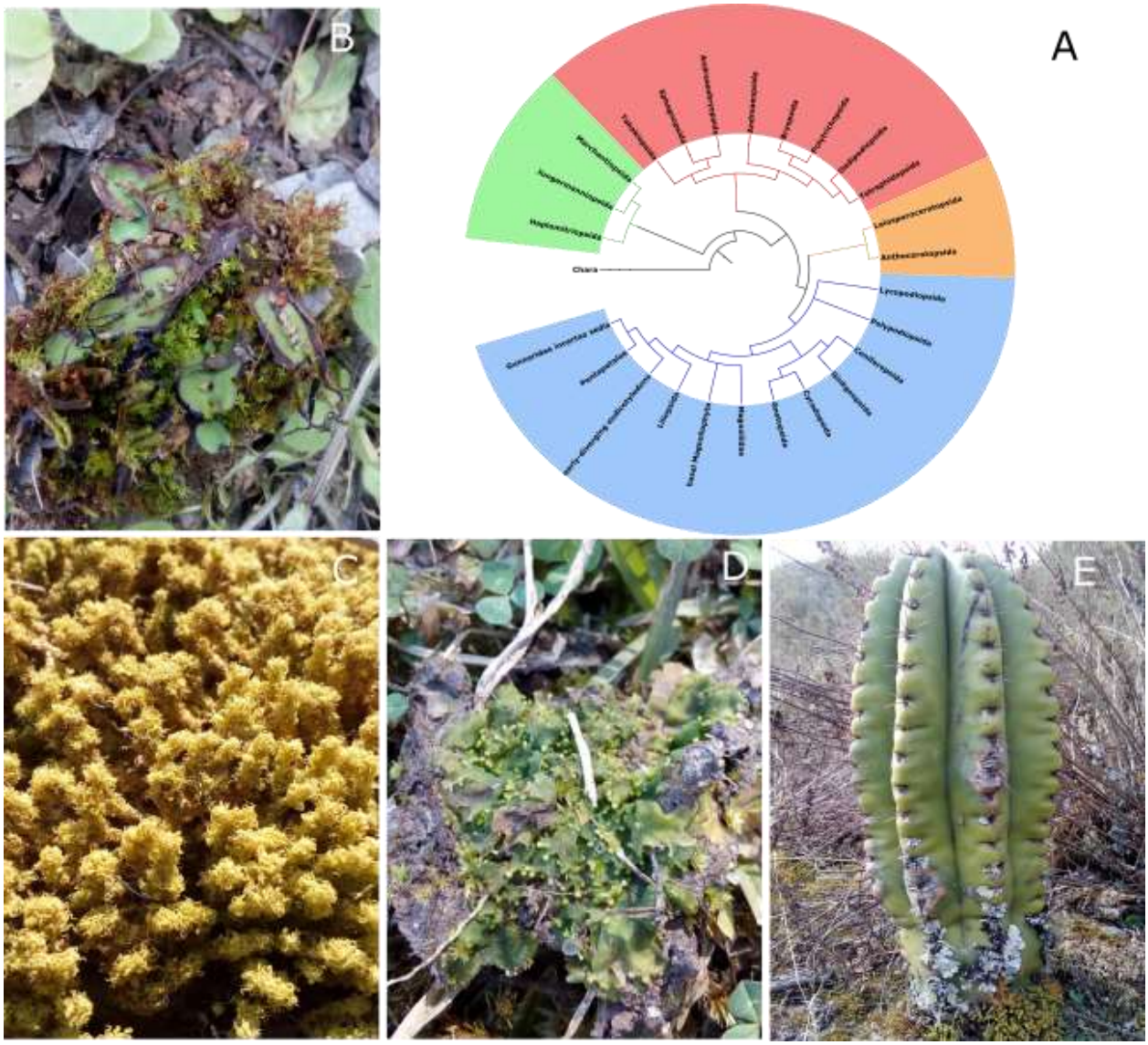


Figura C1-1. Relaciones filogenéticas entre los cuatro linajes de plantas terrestres (Embryophyta). A.- Filogenia a nivel de phylum entre las plantas terrestres. Verde: Marchantiophyta. Rojo: Bryophyta. Naranja: Anthocerotophyta. Azul: Tracheophyta. B.- Hepática talosa (Marchantiidae, Marchantiophyta). C.- Musgo (Bryopsida, Bryophyta). D.-Antocerote (Anthocerotopsida, Anthocerotophyta). E.- Planta vascular (Cactaceae, Magnoliophyta).

En términos evolutivos, los briófitos guardan un lugar relevante en la historia de la flora terrestre. La divergencia entre helechos y briófitos es estimada para el Silúrico tardío/Devónico temprano (Frey et al. 2009). Sin embargo, los primeros registros fósiles de briófitos se remontan al periodo Ordovícico (Wellman et al. 2003); aproximadamente 404 Ma antes del surgimiento de las angiospermas. Para este mismo periodo se hallaron restos asignables a helechos (Kenrick & Crane 1997), lo cual hace pensar que la divergencia entre ambos linajes es más antigua de lo estimado previamente. En este aspecto, se considera que los briófitos poseen características asociadas con el pasaje al medio terrestre (Frey et al. 2009; Gradstein et al. 2001; Mishler et al. 1994). El ciclo de vida de hepáticas, musgos y antoceros está dominado por una fase gametofítica persistente; contrariamente a la dominancia esporofítica de las restantes plantas terrestres. Los gametos masculinos biflagelados, al igual que en muchas algas, son dependientes del medio acuoso (Renzaglia & Duckett 1991). La ausencia de una cutícula verdadera en el gametofito, así como la ausencia general de esporofitos ramificados son caracteres que vinculan los briófitos con antecesores acuáticos (Rubasinghe 2011). Aunque la relación entre los briófitos y las plantas vasculares es aún conflictiva, las hepáticas son actualmente consideradas como el primer linaje de plantas terrestres (Qiu et al. 2006; Qiu & Lee 2000). Por ello, revisten importancia para la comprensión de los procesos evolutivos asociados al pasaje al medio terrestre.

Las características antes mencionadas, así como otras tantas, eran tradicionalmente empleadas para clasificar a los tres grupos de briófitos bajo una única división (Schuster 1984b; Grolle 1983). Diversos estudios morfológicos y moleculares apoyan la parafilia de los briófitos, motivo por el cual son actualmente clasificados en

tres divisiones distintas: Bryophyta (musgos), Marchantiophyta (hepáticas) y Anthocerotophyta (antoceros; Qiu & Lee 2000; Qiu & Palmer 1999; Qiu et al. 2006; Cox et al. 2014; Lewis et al. 1997; Wickett et al. 2014; Mishler et al. 1994; Frey et al. 2009; Mishler & Churchill 1984). Bryophyta es la división más numerosa en términos de diversidad específica (ca. 12.500 especies; Gradstein et al. 2001; Frey et al. 2009). Las especies de musgos se hallan ampliamente distribuidas en distintas regiones del globo y adaptadas a las más diversas condiciones climáticas (Gradstein et al. 2001). Actualmente, se reconocen tres subdivisiones: Takakiophytina (*Takakia*), Sphagnophytina (musgos de turbera) y Bryophytina (musgos comunes). Con eventuales excepciones (especialmente en el género *Takakia*), esta división se caracteriza por presentar un tallo con simetría radial, diferenciación de hojas multi-estratificadas, gametangios con células apicales, rizoides pluricelulares, seta generalmente conspicua y, cápsula con columela y estomas pero sin eláteres (Frey et al. 2009). Anthocerotophyta es un grupo relativamente pequeño de alrededor de 150 especies a nivel mundial y dos clases (Leiosporocerotposida y Anthocerotopsida; Frey et al. 2009). A diferencia de los musgos y las hepáticas, los requerimientos ecológicos de estos organismos son más estrictos. Se registran especies de antocerotes en las regiones tropicales del globo o bien en áreas templadas; pero siempre limitados a sitios con baja desecación (Frey et al. 2009; Gradstein et al. 2001). Entre algunos rasgos generales de este grupo se pueden mencionar: gametofito taloso, un cloroplasto por célula con presencia de pirenoide, poros en la superficie ventral del talo, rizoides unicelulares lisos, etc. Si bien los resultados arrojados por estudios filogenómicos no son completamente concluyentes, el paradigma dominante establece a Anthocerotophyta como taxon hermano de las plantas vasculares (Cox et al. 2014; Liu et al. 2014; Wickett et al. 2014).

LA DIVISIÓN MARCHANTIOPHYTA Y LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (HEPÁTICAS TALOSAS COMPLEJAS)

Marchantiophyta, el tercer linaje de briófitos, comprende el grupo morfológicamente más heterogéneo con alrededor de 5250 especies (Frey et al. 2009). Las hepáticas están ampliamente distribuidas en todo tipo de hábitats, desde el ártico a regiones sub-antárticas (Frey et al. 2009). Entre los briófitos, las hepáticas (Marchantiophyta) son reconocidas como el grupo más basal (Qiu et al. 1998; Karol et al. 2001; Nickrent et al. 2000).

En clasificaciones anteriores (Crandall-Stotler & Stotler 2000), se distinguían tres grupos distintos: hepáticas foliosas (Jungermaniidae), talosas simples (Metzgeriidae) y las talosas complejas (Marchantiidae). En este último grupo, las especies se caracterizan por tener un gametofito taloso de simetría dorsiventral, postrados. La célula apical es cuneada y tiene cuatro caras de corte que producen células hacia ambos lados. Los talos pueden ser estructuralmente complejos, con tejido fotosintético uni- o multi-estratificado y poros epidérmicos que permiten el intercambio gaseoso. En el parénquima de algunas especies, se pueden hallar cavidades de mucilago, idioblastos con inclusiones lipídicas y células esclerosadas. Ventralmente, llevan escamas en número y forma variable y rizoides unicelulares verrugosos característicos del grupo. Los órganos sexuales se ubican sobre el talo, aleatoriamente o en grupos compactos, o en ramas especializadas (gametangióforos). Los esporofitos están extremadamente reducidos en la subclase, llegando casi a desaparecer en algunos géneros. Las esporas son de gran tamaño, diferencian una región proximal y distal, y tienen ornamentación variada. Células estériles acompañan a las esporas y facilitan su propagación.

Las talosas complejas (Marchantiidae) divergieron de su grupo hermano, Blasiidae, hace aproximadamente 262.9 Ma (Villarreal et al. 2016). Con cerca de 380 especies, esta subclase alberga menos diversidad específica que Jungermanniidae (hepáticas foliosas; Frey et al. 2009). Sin embargo, la diversidad morfológica de estas especies contrasta con la mayor homogeneidad de los restantes grupos de hepáticas. Tal singularidad morfo-anatómica hizo que distintos autores lo reconocieran como un grupo natural más allá de los cambios surgidos en otro grupo de hepáticas (Crandall-Stotler et al. 2009; Frey et al. 2009). A diferencia de las clasificaciones tradicionales, el esquema clasificatorio actual (Crandall-Stotler et al. 2009) divide a Marchantiidae en 4 órdenes que no separan a las especies en grupos morfológicamente bien definidos (Tabla C1 – 2). Sphaerocarpales comprende especies con gametofitos lobados y ejes uni-estratificados semejantes a hojas; consideradas clásicamente como transiciones entre talosas simples y complejas (Schuster 1984b). Lunulariales y Neohodgsoniales, órdenes monotípicos, contiene especies con morfologías similares que desarrollan propágulos asexuales especializados y llevan cámaras fotosintéticas en un solo estrato. Marchantiales es el orden que concentra la mayor parte de la variabilidad morfológica; con familias constituidas por especies de tamaño pequeño y efímeras hasta especies de talos grandes y perennes (Bischler et al. 2005).

Las filogenias recientes de esta subclase alteraron significativamente la clasificación interna de Marchantiales, así como las hipótesis previas acerca de la evolución del grupo (Crandall-Stotler et al. 2009; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; He-Nygrén et al. 2006; Long 2006). En las clasificaciones pre-cladísticas, las familias del orden eran “arregladas” en series morfológicas “ascendentes” (Crandall-

Stotler et al. 2009). Esto es, el género *Marchantia* L. de mayor complejidad morfológica era considerado un taxon derivado; mientras que los taxones de morfología simplificada eran situados en la base del orden. Esta hipótesis de evolución fue apoyada por las primeras filogenias morfológicas (Crandall-Stotler & Stotler 2000; Bischler 1998). Los últimos análisis que emplearon múltiples marcadores moleculares, sin embargo, dieron sustento a una hipótesis evolutiva opuesta (Forrest et al. 2006; Crandall-Stotler et al. 2009). En estos, los taxa morfológicamente complejos se ubicaron en posiciones basales mientras que los simples fueron derivados. De esta manera, se considera actualmente que órganos y tejidos especializados (e.g. carpocéfalos y cámaras fotosintéticas) son rasgos ancestrales en este grupo (Crandall-Stotler et al. 2009).

Estos cambios recientes en la clasificación de las hepáticas también acarrearon una dificultad taxonómica adicional: en base a los nuevos esquemas de parentesco, muchas de las hipótesis de homología de distintos rasgos morfológicos tuvieron que ser sometidas a reconsideración (Crandall-Stotler et al. 2009). Varios rasgos tradicionalmente considerados homólogos en taxa hermanos fueron conservados como tal, y pudieron ser asignados como estados de caracter diagnósticos ("sinapomórficos") para los mismos. Sin embargo, la homología de la mayoría de los caracteres no pudo ser corroborada, y no fueron asignados satisfactoriamente a los grupos nuevos (Crandall-Stotler et al. 2009). Por consiguiente, muchas de las familias y órdenes de Marchantiidae persisten como grupos sin diagnosis morfológica (Crandall-Stotler et al. 2009; Long 2006). En última instancia, la clasificación del grupo -en su condición actual- carece de apoyo por parte de evidencia morfológica. Esto hace que sea indispensable llevar a cabo

una re-evaluación de la propuesta clasificatoria actual considerando la totalidad de datos producidos hasta el preseente e incorporando información morfológica nueva.

Tabla C1-2. Clasificación actualmente en uso de la subclase Marchantiidae. Los números entre paréntesis indican la cantidad estimada de especies por taxon aceptadas en la actualidad en base a Söderström et al. (2016).

Subclase	Orden	Familia	Género
Blasiidae	Blasiales	Blasiaceae	*Blasia (1)* *Cavicularia (1)*
Marchantiidae	Neohodgsoniales	Neohodgsoniaceae	*Neohodgsonia (1)*
	Sphaerocarpales	Sphaerocarpaceae	*Sphaerocarpos (9)* *Geothallus (1)*
		Riellaceae	*Riella (20)* *Austroriella (1)*
		Monocarpaceae	*Monocarpus (1)*
	Lunulariales	Lunulariaceae	*Lunularia (1)*
	Marchantiales	Marchantiaceae	*Marchantia (44)*
		Dumortieraceae	*Dumortiera (1)*
		Monocleaceae	*Monoclea (2)*
		Conocephalaceae	*Conocephalum (3)*
		Monosoleniaceae	*Monosolenium (1)*
		Cleveaceae	*Aitchisoniella (1)* *Athalamia (1)* *Clevea (3)* *Peltolepis (2)* *Sauteria (2-5)*
		Corsiniaceae	*Corsinia (1)* *Cronisia (2)*
		Wiesnerellaceae	*Wiesnerella (1)*
		Targioniaceae	*Targionia (2)*
		Cyathodiaceae	*Cyathodium (12)*
		Aytoniaceae	*Reboulia (1)* *Asterella (ca. 48)* *Plagiochasma (ca. 16)* *Cryptomitrium (3)* *Mannia (ca. 9)*
		Oxymitraceae	*Oxymitra (2)*

		Ricciaceae	*Ricciocarpos (1)* *Riccia (> 250)*

OBJETIVOS

La presente tesis tiene por objetivo revisar y, eventualmente, modificar la clasificación de la subclase Marchantiidae mediante el análisis simultáneo de datos morfológicos y moleculares novedosos. A fin de llevar a cabo con dicho propósito, la tesis desarrolla los objetivos específicos conforme la siguiente organización:

- *Capítulo I* (Introductorio): el propósito del actual capítulo es la presentación y descripción del grupo de estudio, así como llevar a cabo un estudio morfo-anatómico del grupo. Los resultados del mismo sirven de base para el análisis filogenético subsiguiente.

- *Capítulo II*: presenta un análisis filogenético mediante el empleo de datos moleculares y morfológicos. Además, se realiza una evaluación exhaustiva del valor informativo de los distintos tipos caracteres morfológicos.

- *Capítulo III:* partiendo de los resultados filogenéticos anteriores, se evalúa el rol adaptativo de la sexualidad y las cámaras aéreas en la distribución y establecimiento de las especies de hepáticas talosas.

- *Capítulo IV*: en base a los resultados filogenéticos, se propone un esquema de clasificación novedoso para el grupo. En el mismo, se incorporan conceptos nuevos a nivel taxonómico de familia, orden y género. Además, se establecen diagnosis nuevas para la mayor parte de los grupos.

- *Conclusiones generales*: se extraen y comentan los principales aportes de los estudios realizados. Asimismo, se discuten las posibles debilidades y proyecciones de este estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

ESPECIES EXAMINADAS

A fin de maximizar la representatividad de las familias comprendidas en la subclase Marchantiidae, se realizaron estudios morfológicos en la totalidad de los géneros aceptados por Crandall-Stotler et al. (2009) excepto *Athalamia* Falc. con el propósito de evaluar la morfología en los taxones recientemente pasados a sinonimia (Long et al. 2016a; Long & Crandall-Stotler 2016; Long et al. 2016b), los mismos fueron estudiados como entidades taxonómicas independientes. Los caracteres de Marchantiidae fueron adicionalmente comparados con especies de grupos relacionados, lo cual facilitó la compilación posterior de una matriz de datos morfológicos para realizar la filogenia del grupo (*ver capítulo II*). En total, se observaron 57 especies de hepáticas: 41 especies de Marchantiidae, 12 especies de Jungermanniopsida, 3 de Haplomitriopsida y 1 de Blasiidae. Los ejemplares revisados provinieron de colectas personales o de préstamos del herbario PC (Tabla C1 – 3).

Tabla C1-3. Listado de especies estudiadas. Se incluye también la localidad de cada ejemplar, así como su *voucher*. En algunos casos se empleó literatura de referencia para facilitar la comparación con otras especies.

Especie	Localidad: *Voucher*	Literatura de Apoyo
***Aitchisoniellla himalayensis* Kashyap**	India: *Ahmad 346 .*	(Bischler et al., 1994; Long et al., 2016b)
***Aneura pinguis* (L.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 43*	
Asterella chilensis	Chile: *Bertero 1129*	
***Asterella tenella* (L.) P.Beauv.**	México: *Ortcutt 1562*	(Wittlake 1954; Sharp 1939; Little 1936; Evans 1920; Bischler 1998)
***Blasia pusilla* L.**	Francia: *Fesolowicz 123; Pierrot 24057; Cuynet 18486; Poirion s/n; Gardet s/n; Coppey s/n.*	(Duckett & Renzaglia 1993)
***Bucegia romanica* Radian**	Hungría: *Boros s/n* Polonia: *Szweykowski & Chudzinska 1002*	
Clevea nana (= Athalamia hyalina)	Francia: *Bischler et Leclerc 93614*; *Bonot & Pierrot 604*; *Pierrot,* 3410; *Skrzypczak & Skrzypczak 1226*	
***Conocephalum conicum* (L.) Dumort.**	Francia: *Bischler et Baudoin 75137, 75175; Jovet-Ast et Bischler 71734, 71738, 71264, 71747, 71882; Castelli s/n; Vicq s/n; Dismier s/n*	
***Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb.**	Francia: *Jovet-Ast et Bischler, 71136-7, 71155, 71377, 71343, 71354, 71387, 71422-3, 71454, 71492, 71499, 71545, 74328; Bischler 74058, 74067, 74089, 74106, 74108, 74113, 74124, 74170, 74142, 74148, 74162, 74178*	(Bischler et al. 2005; Bischler 1998; Hässel de Menéndez 1963)
***Cronisia fimbriata* (Nees) Whittem. & Bischl.**	Bolivia: *Fuentes 2841*	(Bischler et al. 2005)
***Cryptomitrium tenerum* (Hook.) Underw.**	Argentina: *Hassel de Menéndez*	(Hässel de Menéndez 1963)

***Cyathodium cavernarum* Kunze**	Cabo Verde: *Bolle s/n*	(Bischler et al. 2005)
***Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees**	Argentina: *JR Flores*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005)
***Exormotheca pustulosa* Mitt.**	Francia: *Bischler 74077; Jovet-Ast & Bischler 74609*	(Bischler et al. 2005)
***Fossombronia foveolata* Lindb.**	Argentina: *JR Flores s/n*	(Haupt 1920; Renzaglia 1982; Crandall-Stotler et al. 2005)
***Frullania asagrayana* Mont.**	Bolivia: *Curchill et al.* 23373 (mixed with *F. beauverdii*)	(Schuster 1992; Schuster 1984c)
***Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees**	Alemania: *Lehman s/n*	(Grubb 1970; Crandall-Stotler et al. 2005)
***Jungermania* L.**	Argentina: *JR Flores 58*	(Crandall-Stotler et al. 2005)
***Lepidozia reptans* (L.) Dumort.**	Indonesia: *Richards, P. s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Schuster 1969)
***Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort.**	España: *Muñoz et al s/n*	
***Lunularia cruciata* (L.) Lindb.**	Argentina: *JR Flores 11*	(Hässel de Menéndez 1963)
***Makinoa crispata* (Steph.) Miyake**	Japón: *U. Faurie s/n*	
***Mannia androgyna* (L.) A. Evans**	Francia: *Bischler 1090*; *Bischler et Boisselier 87020, 87023, 88025, 88029, 88030bis, 88031; Cheminat 1 .*	
***Mannia californica* (Gottsche) L.C. Wheeler**	México: *McGregor & Rosario s/n*	
***Marchantia polymorpha* L.**	Argentina: *JR Flores 18, 28*	
***Metzgeria furcata* (L.) Corda**	Bolivia: *Marko Lewis s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982; Kuwahara 1986)
***Monocarpus sphaerocarpus* Carr.**	Australia: *Fawcett s/n*	
***Monoclea gottschei* Lindb.**	Argentina: *JR Flores 8, 23*	(Hässel de Menéndez 1963)

***Monosolenium tenerum* Griff.**	Japón: *Inoue 915; Deguchi 962*	(Bischler 1998; Crandall-Stotler 1980)
***Neohodgsonia mirabilis* (Perss.) Perss.**	Nueva Zelanda: *Streimann, H 51072*	(Bischler 1998)
***Oxymitra incrassata* (Brot.) Sérgio & Sim-Sim**	Francia: *Sotiaux et Sotiaux 1234*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005; Bischler 1998)
***Oxymitra incrassata* (Brot.) Sérgio & Sim-Sim**	Francia: *Sotiaux et Sotiaux 1234* .	
***Oxymitra paleaceae* Bisch.**	Francia: *Bischler 74060, 74118, 74179; Bischler et Baudoin 75237*; *Jovet-Ast et Bischler 74341, 74314, 74440, 74463, 74198; Skrzypczak 99800*	
***Pellia epiphylla* L. Corda**		(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982; Crandall-Stotler et al. 2005)
***Peltolepis quadrata* (Saut.) Müll. Frib.**	Francia: *Castelli 65001a, 66001, 67001*	
***Plagiochasma rupestre* (J.R. Forst. & G. Forst.) Steph.**	Argentina: *JR Flores 27; Schiavone, 633*	
***Plagiochila sp.* (Dumort.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 54*	
***Preissia quadrata* (Scop.) Nees**	Francia: *Allorge s/n; Jeanpert s/n; Durand s/n*	
***Radula voluta* Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees**	Argentina: *JR Flores 51*	
***Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi**	Francia: *Bischler74132, 74128, 74110, 74626; Jovet-Ast et Bischler 74562*	
***Riccia boliviensis* Jovet-Ast**	Bolivia: *Hermann 24590* (Holotipo, *PC*)	
***Riccia ciliata* Hoffm.**	Chile, San Antonio: *Mahu 1033* .	
***Riccia fluitans* L.**	Francia: *D Gabriel s/n*	(Underwood 1894; Jovet-Ast 1986; Sharp 1939; Singh 2014)
***Riccia frostii* Aust.**	*Balanyi s/n*	

	Serbia: *Pierrot 3345 (PC*	
***Riccia sp. (cf. paraguayensis)* L.**	Argentina: *JR Flores 49*	(Hässel de Menéndez 1963)
***Riccia trichocarpa* M. Howe**	Namibia: *Volk s/n/, 912, 1291* Kenia: *Vital 10039* Nigeria: *Saadan s/n* México: *R. Düll s/n .*	
***Ricciocarpos natans* (L.) Corda**	Uruguay: *Suarez et al. 1317*	(Hässel de Menéndez 1963)
***Riella helicophylla* (Bory & Mont.) Mont.**	Algeria: *Trabut s/n; Durieu de Maisonneuve s/n* (Tipo)	(Montagne 1852)
***Sauteria alpina* (Nees) Nees**	Austria: *P Geissler 17087* *Italia: Bischler 866* *Polonia: Szweykowski & Chudizinska 1001*	(Borovichev et al. 2012; Rubasinghe 2011)
***Sphaerocarpos texanus* Aust.**	Marruecos: *Jovet-Ast a,b s/n*	(Haynes 1910)
***Stephensoniella brevipedunculata* Kashyap**	Himalaya: *Chopra 500*	(Kashyap 1914b; Kashyap 1914a; Kashyap 1915)
***Symphyogyna undulata* Colenso**	Chile: *JR Flores 26, 50*	(Crandall-Stotler et al. 2005)
***Targionia hypophylla* L.**	Argentina: *JR Flores* 56, 48; *Schiavone 2417*	(Bischler et al. 2005; Hässel de Menéndez 1963)
***Treubia bracteata* Steph.**	Samoa: *F.Reinecke 17 (Isotipo; PC)*	
***Treubia sp.* K.I. Goebel**	Samoa: *F.Reinecke 17*	(Schuster & Scott 1969; Schuster 1984a)
***Wiesnerella denudata* (Mitt.) Stephani**	Japón: *Akiyama & Hiraoka 1; Akiyama 13013, Inoue 875, Suire & Toyota 3* La Reunión: *Bischler 89021; Gimalac 1703, 1706, 12569 .* Indonesia, Java: *Verdoorn s/n* Nepal: *Long 17247*	
***Wiesnerella javanica* Schiffn.**	Indonesia: *Schiffner 2300* (Tipo; PC)	

TÉCNICAS HISTOLÓGICAS

Los caracteres morfológicos fueron estudiados mediante técnicas convencionales para briófitos. El aspecto en seco y húmedo de los gametofitos fue observado en todos los ejemplares. Con la excepción de un solo carácter, las observaciones referidas a variables continuas (largo, ancho, etc.) o discretas (color, forma, etc.) fueron realizadas en estado húmedo. Por cada rasgo considerado, un mínimo de 7-10 ejemplares por especie fueron estudiados a fin de captar la variabilidad del carácter en cuestión. Cuando fue posible, cada una de esas replicas fue tomada de ejemplares independientes. Las características de los rizoides fueron tomadas en al menos dos sectores distintos por rama: (1) a la mitad de la rama evaluada y (2) en la base de la misma. Las mediciones fueron realizadas en Microscopio óptico *Leica* DMLS y Lupa binocular estereoscópica *Niko*n SMZ800; utilizando agua-glicerol-fenol o solución de Hoyer (Anderson 1954) como medio de montaje. La morfología de las esporas y eláteres, así como también otros caracteres vegetativos, fue estudiada mediante Microscopia Electrónica de Barrido (MEB). En el caso de los caracteres del gametofito o esporofito, los ejemplares fueron sometidos a desecación por punto crítico para disminuir el colapso de los tejidos internos de los órganos.

CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE

Se presentan aquí los resultados del estudio morfo-anatómico de los miembros de la subclase Marchantiidae. Los caracteres descriptos corresponden a observaciones propias y son contrastadas con las presentes en la literatura especializada. Ademas, son

comparados entre las distintas especies de Marchantiidae, así como con los taxones pertenecientes a Haplomitriopsida y Jungermanniopsida (Tabla C1 – 3). La terminología sigue a Magill et al. (1990) y Crandall-Stotler et al. (2009). Adicionalmente, se describen los caracteres empleados en la elaboración de la matriz de datos correspondientes a cada categoría.

CARACTERES GAMETOFÍTICOS

Hábito y coloración. Marchantiidae generalmente presenta talos pluri-estratificados, postrados de simetría dorsiventral, acintados (*M. polymorpha*, *Dumortiera*) a variadamente lobados (*Asterella, Monoclea*). Los márgenes son mayoritariamente enteros y lisos (*Dumortiera*), a veces crenado (*M. chenopoda* L.); en sección transversal suelen ser romos, aunque algunas especies tienen márgenes agudos (*M. paleacea*). El ancho de las ramas vario drásticamente entre 0,5-1 mm (Ricciaceae-Cyathodiaceae) hasta rangos de 10-20 mm (Neohodgsoniaceae-Marchantiaceae). En especies generalmente tolerantes a la desecación se puede desarrollar una membrana hialina hacia los bordes (*P. rupestre*). En este mismo grupo de especies xerofíticas, se suele presentar una pigmentación purpura en el talo (tanto en el parénquima como en la epidermis; *P. rupestre*, *T. hypophylla*). Bischler (1998) reportó que la pigmentación es altamente variable entre los taxa de Marchantiales, incluso entre individuos de la misma especie. Sin embargo, en este estudio fue posible observar que los géneros mesofíticos (*Dumortiera, Monoclea, Cyathodium,* etc.) no desarrollan

esta coloración en absoluto. Contrariamente a lo sugerido por algunos autores (Bischler et al. 2005; Bischler 1998), pese a su variabilidad, este carácter resultó exclusivo de taxones de ambientes xerófilos. Los miembros de Sphaerocarpales, el orden más numeroso de Marchantiidae después de Marchantiales, contrastan marcadamente con los anteriores. Los talos pueden ser postrados, lobados y multi-estratificados en línea media (Sphaerocarpaceae); o bien erectos con diferenciación de ejes semejantes a tallos y alas unduladas (Riellaceae). En todos los casos, sus gametofitos son delgados (< 1 cm de ancho) y tienen bordes enteros, sin presencia de membrana hialina. En ningún ejemplar se pudo observar coloración purpura. Las hepáticas talosas simples (Pelliidae y Metzgeriidae, Jungermanniopsida) también se caracterizan por un talo angosto (< 1 cm) la presencia de una línea media multi-estratificada ("costa" según Crandall-Stotler et al. 2009) y alas uni-estratificadas. En este grupo, los márgenes de las alas son enteros a dentados, a veces lobulados (semejantes a hojas, Pelliidae). Al igual que en Sphaerocarpales, no se observaron taxones con coloración purpura. Haplomitriopsida y Jungermanniidae (Jungermanniopsida) engloban a especies de gametofito folioso, relativamente angostos (< 1 cm) de márgenes enteros (Haplomitriopsida) a lobulados y dentados (Jungermanniidae). Al igual que en Marchantiidae, se pudo observar que, en Jungermanniidae, sólo los géneros que pueden presentarse en ambientes xerófilos presentan coloración distintiva (*Radula*, *Frullania*). Los taxa propios de ambientes mesofíticos no desarrollaron coloración oscura.

Ramificación. Típicamente, las hepáticas (Marchantiophyta) se ramifican dicotómicamente, directamente por división de las células apicales (a diferencia de las ramas especializadas, *ver abajo*). En otros casos, se originan ramas secundarias por de-diferenciación de células parenquimáticas. Estas "innovaciones", originadas según Hässel de Menéndez (1963) por traumatismos, surgen comúnmente en el ápice de manera dorsal o ventral (*Cryptomitrium*, *Dumortiera*, *Lunularia*). En algunos géneros (*Mannia*), estas ramas secundarias se desarrollan ventralmente a partir del parénquima de la "quilla" y posteriormente se ubican lateralmente. Se observó que en aquellos taxa que presentan algún tipo de innovación, la contraparte apical o lateral esta frecuentemente ausente (*Reboulia, Targionia*). Las hepáticas foliosas (Jungermanniidae), por otro lado, pueden presentar otros tipos de ramificaciones: intercalares (tecales, endógenas) y terminales (atecales, superficiales). De las especies foliosas estudiadas, dos taxa presentan ramificaciones tecales (*Plagiochila*, *Lejeunea cavifolia*) y cinco atecales (*Frullania*, *Radula*, *Fossombronia*, *Lepidozia* y *Lophocolea*). Las restantes especies de hepáticas examinadas (Haplomitriopsida incluido) se ramifican dicotómicamente de forma casi exclusiva. Una excepción a esto fue *Aneura pinguis*. En esta especie, el gametofito se ramifica pinnadamente; es decir, las ramas primarias sufren sucesivas ramificaciones secundarias y terciarias de forma que el talo finalmente se asemeja al patrón seguido por una pluma.

Superficie dorsal y ventral. La superficie dorsal del talo en Marchantiidae es plana (*Dumortiera, Monoclea, Marchantia*) a cóncava (*Lunularia, Targionia,*

Riccia, Oxymitra, Exormotheca); eventualmente convexa en algunos taxones (*Ricciocarpos*, *Riccia paraguayensis*). Un rasgo distintivo, asociado a la desecación, es el enrollamiento de los talos (*Plagiochasma, Lunularia, Riccia, Oxymitra*). Pese a ser reconocido como un carácter distintivo de las talosas, la variabilidad de este rasgo fue discutido sin demasiadas precisiones (Bischler et al. 2005; Hässel de Menéndez 1963). Aquí, fue posible observar que en algunas especies este rasgo no es dependiente del ambiente de colecta (*P. rupestre, T. hypophylla*, etc.); sin embargo, en *L. cruciata* este carácter no se presenta en los ejemplares colectados en sitios húmedos. En cuanto a su aspecto, se pudo distinguir tres tipos de superficie: lisa, "punteada" y areolada. En las especies sin diferenciación de tejido fotosintético (*M. gottschei*, *D. hirsuta*), la epidermis dorsal es completamente lisa. En géneros frecuentemente xerófilas o de ambientes abiertos (*Plagiochasma, Lunularia, Asterella*) se pueden observar "punteaduras" que corresponden a los poros epidérmicos. Por último, en aquellas especies con diferenciación de tejido fotosintético (*Lunularia, Plagiochasma*, etc.), la superficie dorsal suele estar areolada; llegando al extremo en el género *Marchantia* donde las areolas muestran cierto grado de convexidad. En plano, la epidermis dorsal está compuesta por células generalmente poliédricas a rectangulares hacia el borde (Fig. C1 – 2). Aunque lo más frecuente es hallar células sin engrosamientos, se constató aquí que las especies de climas áridos usualmente presentan trígonos (*Targionia*, *P. rupestre*; Fig. C1 – 2). Más aún, en sección transversal, estas especies xerofíticas también presentan paredes sagitales engrosadas, otorgando a las células una forma algo prismática (*T. hypophylla, P. rupestre*). La superficie ventral, por otro lado, suele

ser convexa en la mayoría de los casos y mostrar colores distintos a los de la cara dorsal (purpura, pardo, etc.; *ver Hábito y coloración*). Este último caracter, si bien muestra alguna variabilidad entre especies del mismo género, es un rasgo ubicuo en la epidermis ventral de las Marchantiidae (*Plagiochasma, Targionia, Marchantia, Riccia, Oxymitra, Exormotheca, Wiesnerella,* etc.). En Sphaerocarpales, como se mencionó antes, los géneros suelen exhibir la misma coloración verdosa en ambas superficies (*Monocarpus, Riella, Sphaerocarpos*). Los restantes miembros de Marchantiophyta (Haplomitriopsida y Jungermanniopsida) desarrollan superficies dorsales y ventrales homogéneas entre sí. Aquellos géneros que presentan una pigmentación distintiva de su superficie dorsal, también la tienen en su lado ventral (*Radula*, *Frullania*; *ver Hábito y coloración*). Asimismo, carecen de areolación como la exhibida por las talosas complejas. En Jungermanniidae, especialmente, la superficie dorsal suele curvarse en sentido ventral o dorsal. Se argumentó que la curvatura mostrada por los ejes de las hepáticas foliosas es una consecuencia del desarrollo desigual de los merófitos ventrales y dorsales (Grassi 1976; Crandall-Stotler & Stotler 2000); efecto provocado por una "inclinación" de la célula apical en el sentido respectivo (*tilt*). En última instancia, esto determina el solapamiento de las hojas (súcubas, íncubas). Se sostiene que la inclinación de la célula apical también es la causante del enrollamiento del talo en algunas talosas complejas (*Plagiochasma, Targionia*; Crandall-Stotler & Stotler 2000). En *Lunularia*, donde el enrollamiento es variable, se observó una inclinación dorsal de la célula apical. Esto permite inferir que el enrollamiento del talo en Marchantiidae está

determinado por factores adicionales a la célula apical, a diferencia de lo sugerido por la literatura (Crandall-Stotler & Stotler 2000).

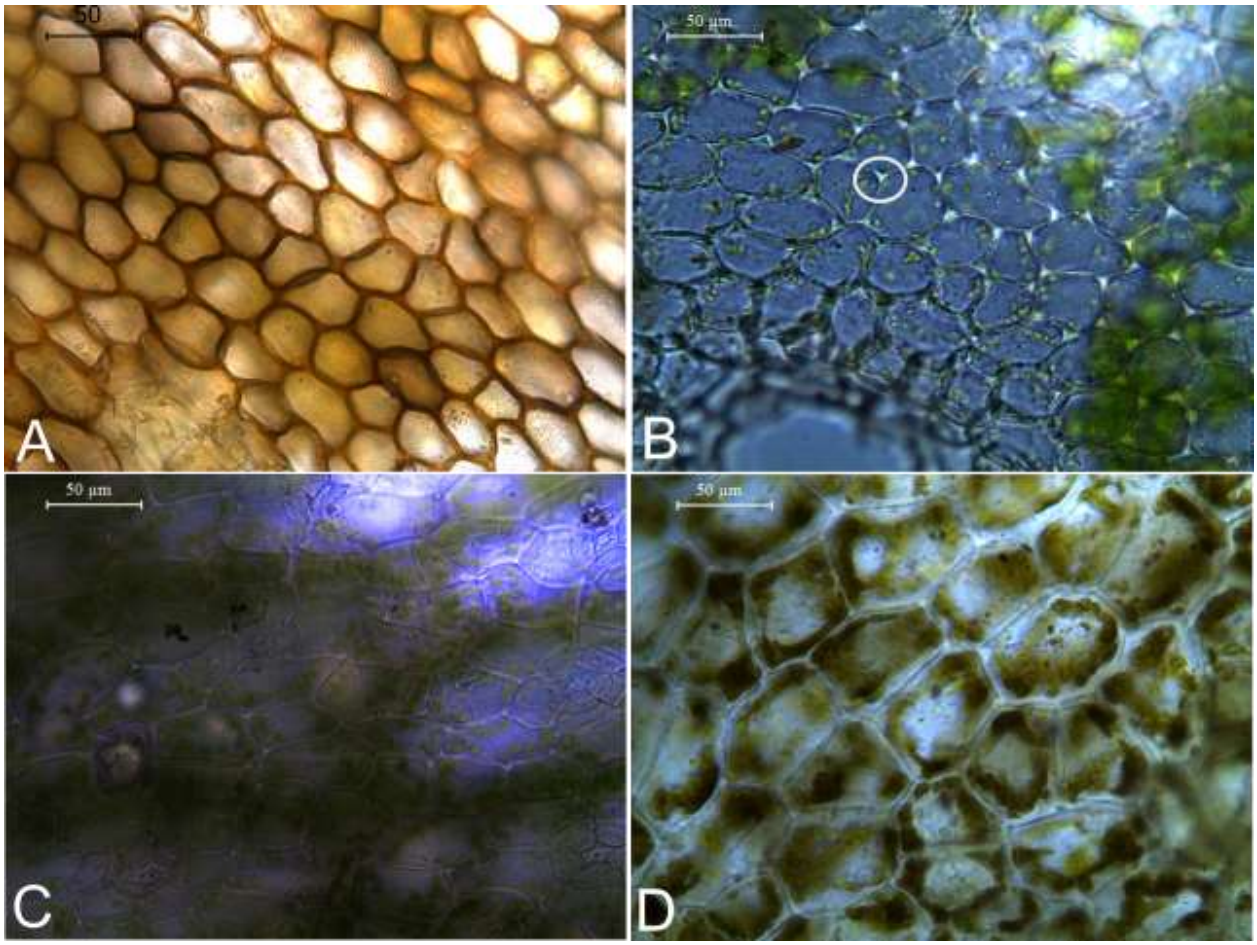


Figura C1 – 2. Superficie dorsal, epidermis. A.- *Targionia stellaris*, células epidérmicas con paredes engrosadas homogéneamente. B.- *Targionia hypophylla*, células epidérmicas con paredes engrosadas en los ángulos (trígonos; circulo blanco). C y D.- *Asterella y Monoclea*, células epidérmicas sin engrosamientos.

Poros. Los poros epidérmicos de las talosas complejas son uno de los rasgos más prominentes de Marchantiales y están completamente ausentes en los otros grupos (Haplomitriopsida y Jungermanniopsida). Clásicamente se han diferenciado dos tipos de poros: simples y compuestos (Bischler 1998). En sección transversal, los poros simples pueden observarse como simples interrupciones en la epidermis (*P. rupestre*; Fig. C1 – 3); o bien, las células que delimitan el poro pueden adquirir una morfología distinta de las epidérmicas (*Wiesnerella*; Fig. C1 – 3). Los poros compuestos, típicos de Marchantiaceae y *Neohodgsonia*, se pueden observar como anillos de células superpuestas a modo de tonel (Fig. C1 – 4). En plano, ambos tipos de poros suelen presentar anillos circundantes con células morfológicamente distintas de las epidérmicas (Fig. C1 – 5). El número de anillos radiales, así como la cantidad de células por anillo varía según la especie (*M. chenopoda, M. polymorpha*) o género (*Wiesnerella*, *Targionia*; Fig. C1 – 5). El poro, propiamente dicho, puede estar rodeado por una membrana hialina producida por el colapso de las células que lo delimitan (Fig. C1 – 5.C). Esta membrana demostró ser un rasgo poco variable entre especies del mismo género (*Targionia, Marchantia*). Hässel de Menéndez (1963) reportó que, en algunos taxa, los poros simples se elevan por encima del nivel de la epidermis. Este carácter fue constatado aquí, por primera vez en la literatura, como un rasgo estable en los taxa observados y su valor taxonómico es considerado para la diferenciación a nivel de género (*Lunularia, Targionia, Exormotheca, Wiesnerella*; Fig. C1 – 3-4). Así, se discriminó entre: “poros simples no elevados” (Fig. C1 -3. C), “poros simples suavemente elevados” (Fig. C1 -3. A-D), “poros simples fuertemente elevados” (Fig. C1 – 4. D) y poros compuestos

(Fig. C1 -4. C). En pocos géneros (*Dumortiera, Monoclea, Monosolenium*), los poros epidérmicos se hallan totalmente ausentes. En este caso, las células epidérmicas son las encargadas del intercambio de gases y los procesos fotosintéticos (ver abajo; Grassi 1976; Hässel de Menéndez 1963). En la actual circunscripción de Sphaerocarpales (Tabla 2; Forrest et al. 2015), *Monocarpus* es el único género del orden que lleva poros, aunque restringidos al carpocéfalo.

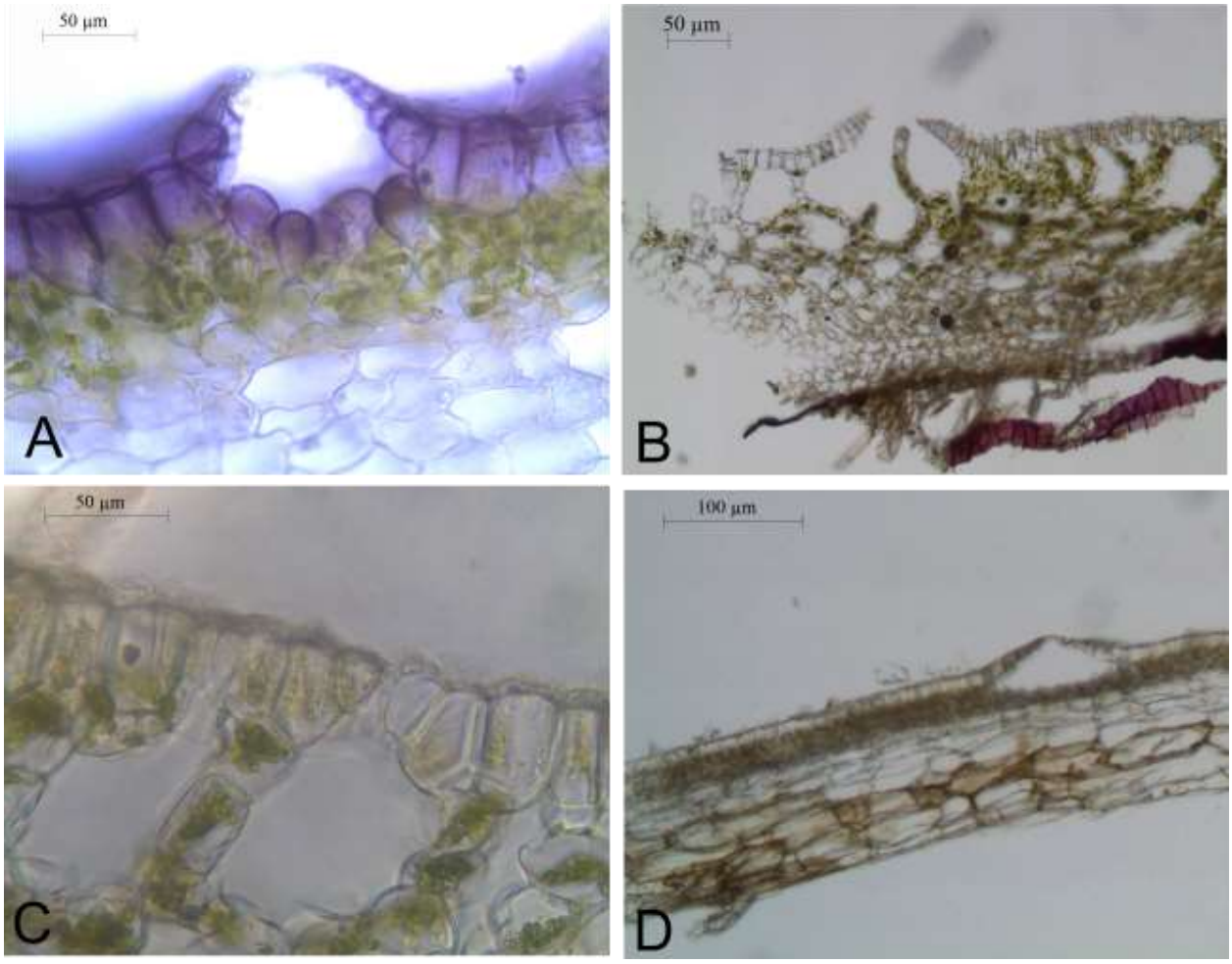


Figura C1 – 3. Poros epidérmicos. A.- *Targionia,* poro simple suavemente elevado. B.- *Reboulia*, poro simple suavemente elevado. C.- *Plagiochasma*, poro simple no elevado. D.- *Lunularia*, poro simple suavemente elevado.

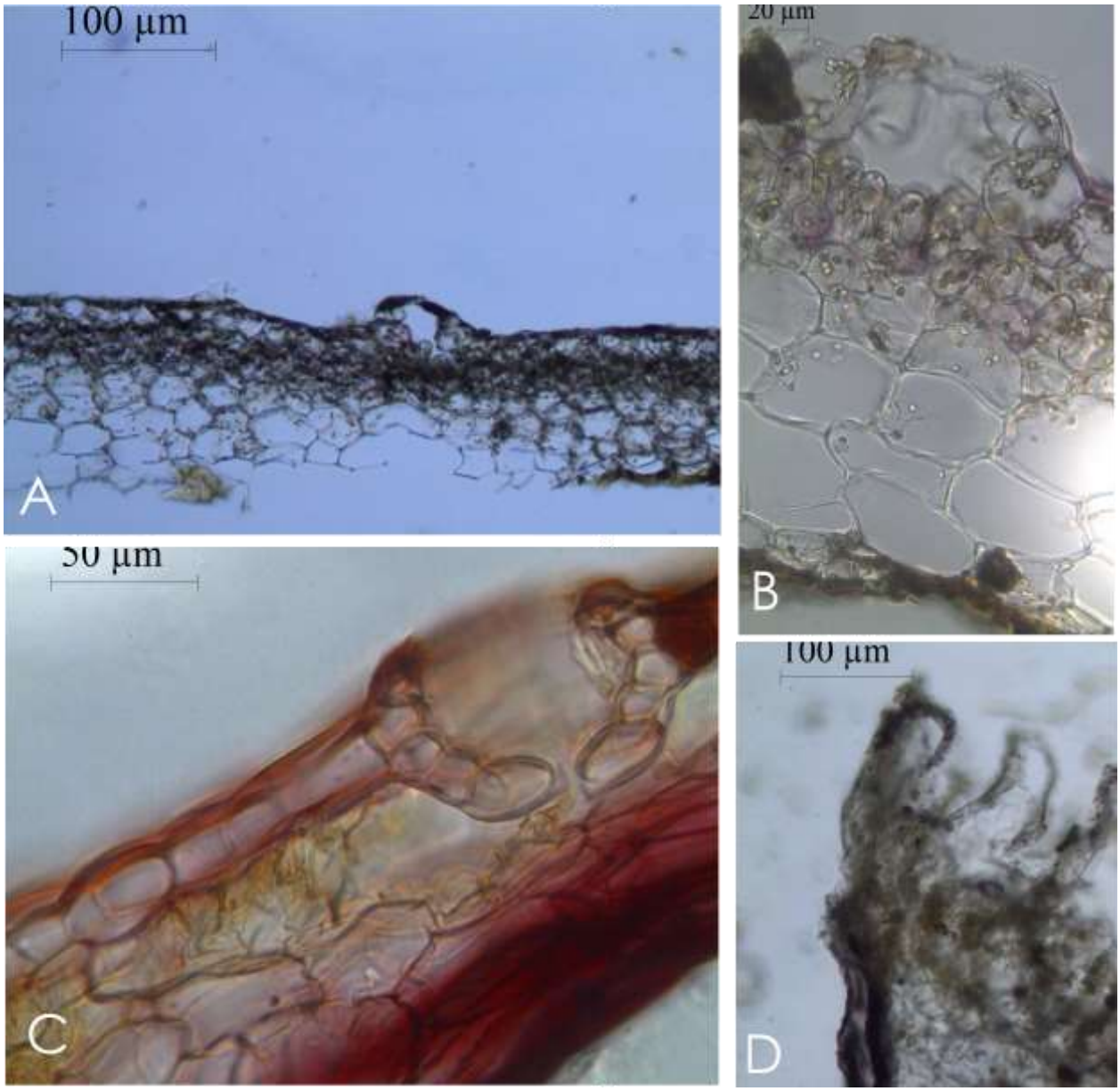


Figura C1 – 4. Poros epidérmicos. A.- *Wiesnerella*, poros epidérmico simple suavemente elevado. B.- Detalle de A. C.- *Marchantia*, poro epidérmico compuesto. D.- *Exormotheca*, poro epidérmico fuertemente elevado.

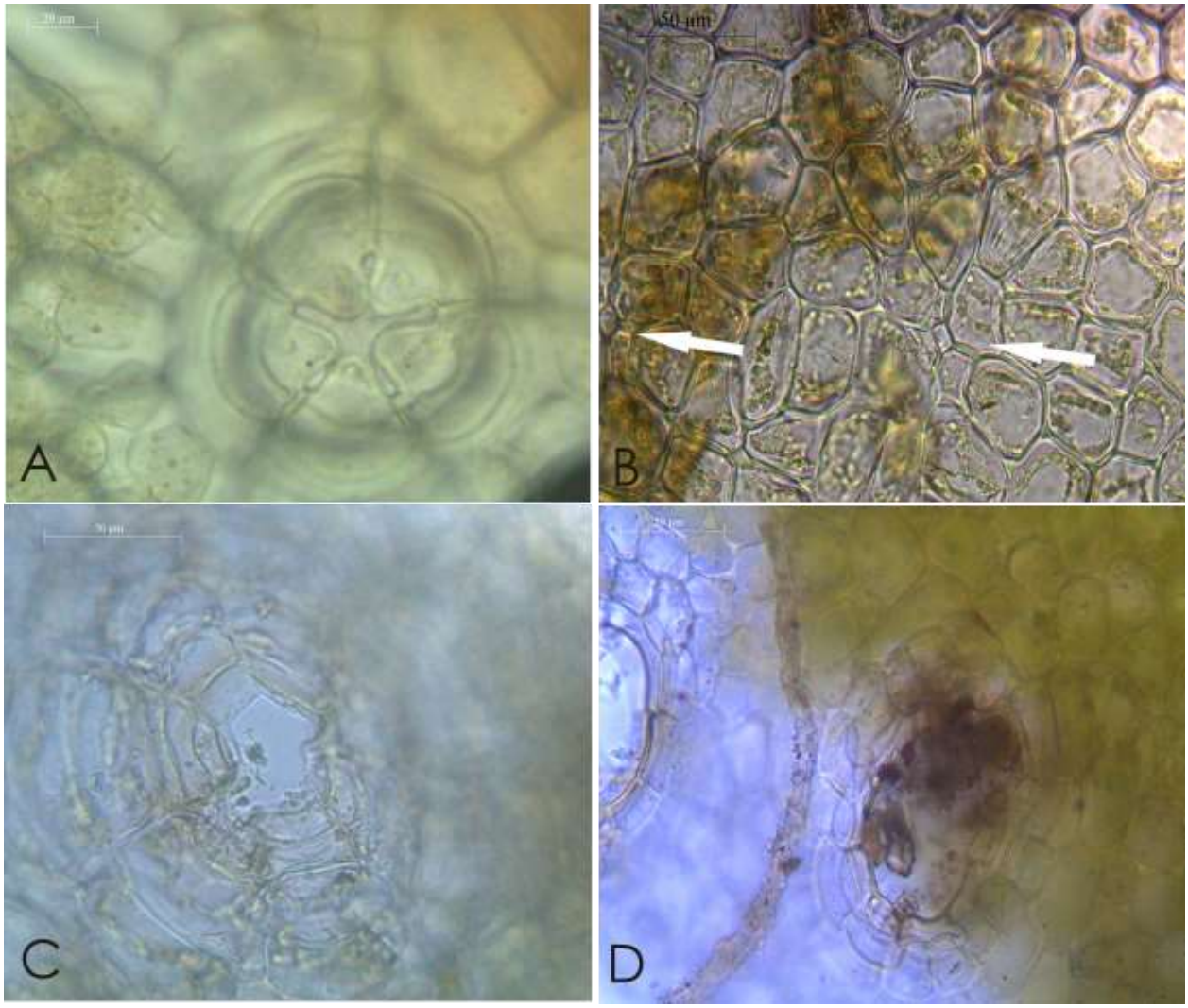


Figura C1 – 5. Poros epidérmicos en plano. A.- *Marchantia,* poro compuesto con apertura crucial y dos anillos cinco células. B.- *Plagiochasma,* poros simples con apertura reducida y sin anillos de células diferenciado (indicado con flechas blancas). C.- *Wiesnerella*, poro simple con cinco anillos de 7 células y membrana hialina bordeando la apertura. D.- *Targionia*, poros simples con tres anillos de más de 7 células.

Tejido fotosintético. El tejido fotosintético tiene una organización variable en las hepáticas. En Marchantiidae, este se organiza característicamente en cámaras aéreas dorsales que se comunican al exterior por medio de los poros epidérmicos. Se pueden distinguir tres tipos básicos de organización: uni-estratificado, pluri-estratificado y columnar (Fig. C1 - 6). En el tipo uni-estratificado ("tipo *Marchantia*" según Crandall-Stotler & Stotler 2000), el tejido fotosintético se presenta en una única capa de cámaras áreas con filamentos clorofilianos encargados de la fijación de carbono. Eventualmente, faltan los filamentos clorofilianos en este tipo de organización (*Neohodgsonia, Bucegia, Aitchisoniella, Stephensoniella, Cyathodium, Monocarpus, Oxymitra*). En otros casos, el tejido fotosintético sigue una organización uni-estratificada en la que las paredes de las cámaras se prolongan a modo de columnas, no hay diferenciación de un "techo" y los filamentos clorofilianos están ausentes ("tipo Riccia" según Crandall-Stotler & Stotler 2000). Las cámaras también se pueden superponer en múltiples estratos ("*tipo Reboulia*", Fig. C1 - 6; Crandall-Stotler & Stotler 2000), en cuyo caso no se desarrollan filamentos clorofilianos y las paredes de las cámaras son fotosintéticas (*Reboulia, Plagiochasma, Asterella, Peltolepis,* etc.). Los tipos "*Marchantia*" y "*Reboulia*" son las formas de organización más frecuente en Marchantiidae con 16 y nueve especies observadas en este estudio, respectivamente. Hässel de Menéndez (1963) denotó que el desarrollo ontogenético de las cámaras superpuestas de *Riccia* y *Ricciocarpos* difiere de los otros taxa. En Ricciaceae, este tipo de cámaras se ordenan inicialmente en un único estrato. Posteriormente, con el avance del crecimiento del talo, estas cámaras se "inclinan" hacia atrás de manera que en

las partes más viejas del gametofito se observan como superpuestas. Este tipo de desarrollo fue incluido como carácter diferencial para evaluar las relaciones filogenéticas en Marchantiidae (ver *Definición de caracteres*). En algunos taxones, la función fotosintética es cumplida por la epidermis y entonces no está presente el tejido fotosintético (*Monosolenium, Monoclea*, Sphaerocarpales) o bien es vestigial (*Dumortiera*; Fig. C1 - 6).

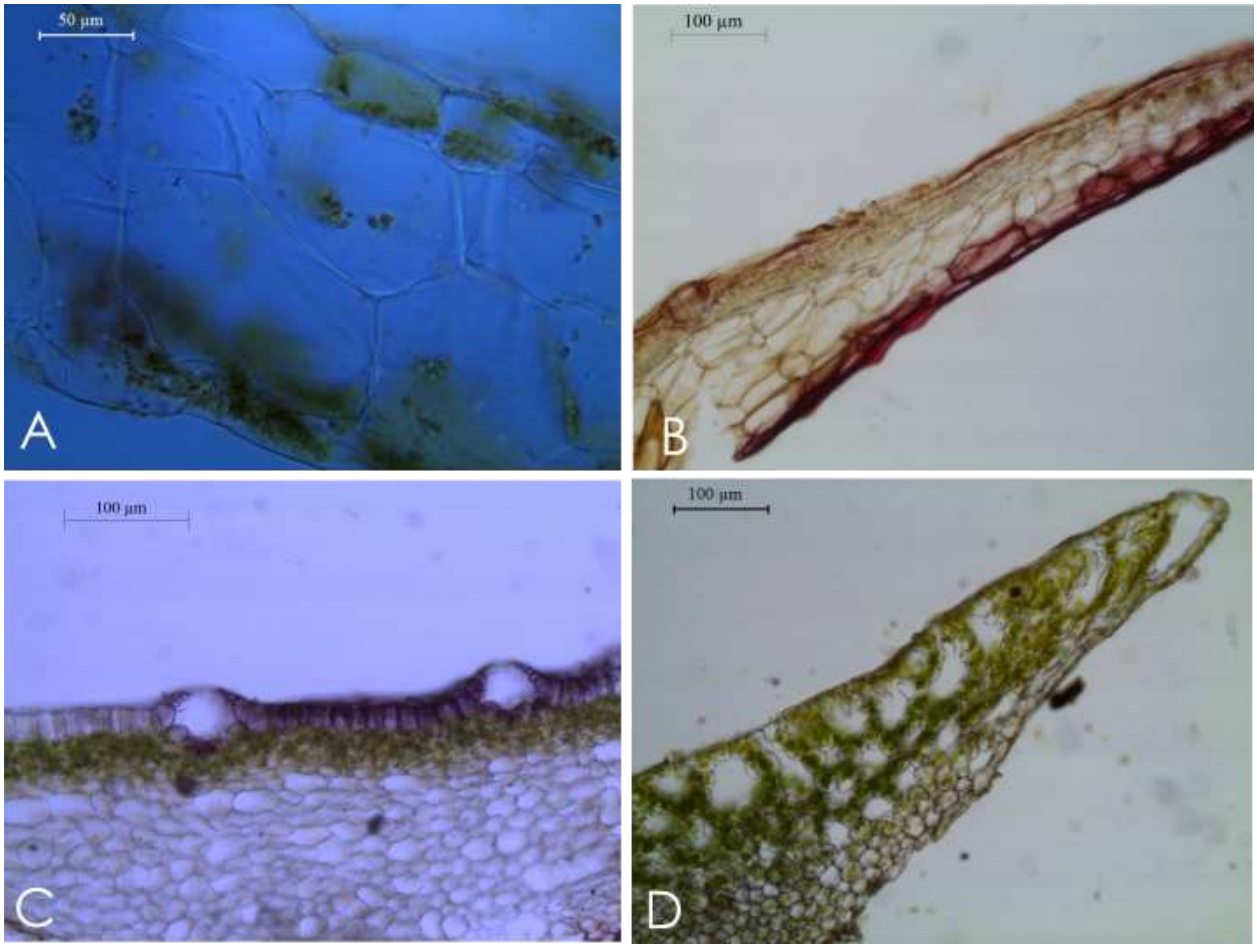


Figura C1 – 6. Tejido fotosintético. A.- *Dumortiera*, tejido fotosintético ausente. B y C.- Tejido fotosintético diferenciado en un solo estrato con filamentos clorofilianos (B. *Marchantia*; C. *Targionia*). D.- *Asterella*, tejido fotosintético diferenciado en varios estratos. Cámaras aéreas desprovistas de filamentos clorofilianos.

Tejido fundamental. El tejido parenquimático en Marchantiidae es relativamente simple y muestra distintos grados de desarrollo según el taxon. En los taxa con cámaras aéreas uni-estratificadas (Marchantiaceae, Targioniaceae, Wiesnerellaceae, Lunulariaceae, Neohodgsoniaceae), columnares o no (Ricciaceae), el parénquima ocupa más del 50% del ancho del talo. Con la excepción de *Mannia californica*, en las especies con tejido fotosintético en varios estratos el parénquima suele ocupar menos del 40% del ancho del talo (*Asterella, Ricciocarpos, Reboulia*). En este tejido se pueden diferenciar oleocuerpos (inclusiones lipídicas) en células especializadas (idioblastos). Mientras que en Marchantiidae se presenta un único oleocuerpo de gran tamaño por célula parenquimática, en Jungermanniopsida los oleocuerpos se encuentran presentes en número y forma variada en las células de las hojas. Otros tipos de características asociadas a este tejido son las células esclerosadas y paredes celulares perforadas (Fig. C1 – 7). Las células de paredes engrosadas son relativamente comunes en algunos géneros (*Marchantia*; Fig. C1 – 7.C); sin embargo, su presencia adquiere valor taxonómico a nivel de especie. En otros grupos de hepáticas, estas células se organizan en cordones centrales (*Symphyogyna*) semejantes a los de los musgos y posen valor diagnóstico a nivel de género. Algunas células parenquimáticas presentan perforaciones simples en sus paredes en varios géneros de Marchantiidae (*Marchantia, Lunularia, Wiesnerella*; Fig. C1 – 7.D). Este tipo de perforación simple es análogo a las punteaduras simples del xilema joven de plantas vasculares. Si bien no pudo ser constatado en el presente estudio, Bischler (1998) documentó punteaduras secundarias en algunas células parenquimáticas de *Conocephalum conicum*.

Finalmente, también se pueden presentar cavidades mucilaginíferas de origen esquizógeno (Fig. C1 – 7.A,B). Estas últimas son prácticamente exclusivas de algunos géneros o especies de Marchantiidae (*M. chenopoda*, *Targionia*, *Exormotheca, Conocephalum, Monosolenium*), estando ausente en la mayoría de los géneros observados de los otros grupos.

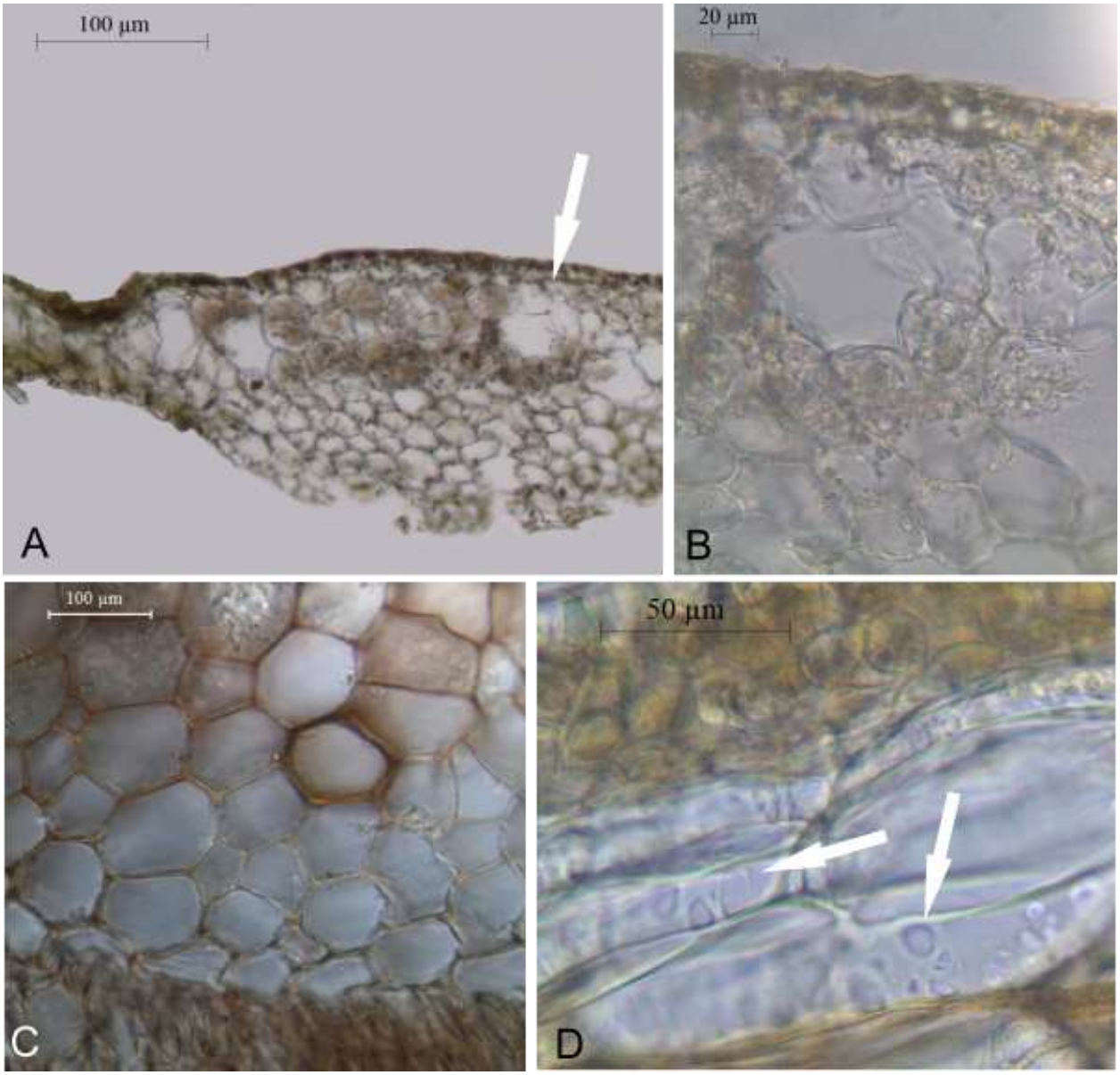


Figura C1 – 7. Tejido fundamental. A.- *Monosolenium*, corte transversal de talo mostrando cavidades de mucílago (flechas blancas). B.- Detalle de A. C.- *Marchantia*, célula parenquimatosa esclerosada. D.- *Lunularia*, células parenquimatosas con perforaciones simples (flechas blancas).

Escamas. Las escamas presentes en la superficie ventral de Marchantiidae varían en su morfología y número en los géneros del grupo. Aparte de *Monoclea*, *Dumortiera* y algunas especies de *Riccia*, las escamas son conspicuas en prácticamente la totalidad de los géneros. La morfología varía de redondeadas-orbiculares (*Marchantia*) a agudas-lanceoladas (*Ricciocarpos, Oxymitra*; Fig. C1 – 8-10) y pueden incluir oleocuerpos o no. Los márgenes, sinuosos (*Targionia, Plagiochasma*; Fig. C1 – 8, 9) a enteros (*Lunularia, Oxymitra*; Fig. C1 – 8) o serrados (*Ricciocarpos*), pueden presentar papilas hialinas (*Targionia*, *Plagiochasma;* Fig. C1 – 8, 10). Sin embargo, la presencia de estas es variable y no posee valor diagnóstico. Por otro lado, el número de filas en las que se disponen las escamas varía de manera estable entre géneros. En la mayor parte de los géneros, las escamas se disponen en dos filas bien definidas (*Lunularia, Cronisia, Cyathodium, Wiesnerella, Targionia, Conocephalum, Riccia,* Aytoniaceae). En *Marchantia*, se suelen encontrar tres filas de escamas, o más, las cuales se distinguen morfológicamente entre sí: marginales, laminares y medias. La extensión de las mismas tiene valor diagnóstico entre las especies de este taxon. En unos pocos géneros, las escamas son numerosas y no se ordenan en filas discretas (*Ricciocarpos, Corsinia, Sauteria, Athalamia, Peltolepis*), en cuyo caso no se diferencian morfológicamente entre sí. Las escamas medias generalmente llevan apéndices en número y forma variada. En la mayoría de las especies estudiadas, los apéndices son filiformes (*Cronisia, Cyathodium, Aitchisoniella, Stephensoniella, M. romanica, M. quadrata,* etc.) y no presentan constricción en el punto de inserción a la escama. Por el contrario, los apéndices reniformes (*Lunularia, Wiesnerella*) a orbiculares (*Marchantia*) suelen

desarrollar una constricción basal. En *Neohodgsonia* (Neohodgsoniales), se encuentran escamas medias en dos filas, pero sin clara presencia de apéndices. Las especies de Sphaerocarpales no desarrollan escamas semejantes a las de Marchantiidae. Crandall-Stotler & Stotler (2000) consideró a los anfigastros de Jungermanniidae como apéndices homólogos a las escamas de Marchantiidae. A diferencia de las escamas de Marchantiidae, los anfigastros de Jungermanniopsida son primariamente fotosintéticos; adquiriendo funciones secundarias de sostén y protección sólo en grupos específicos (*Lejeunea*).

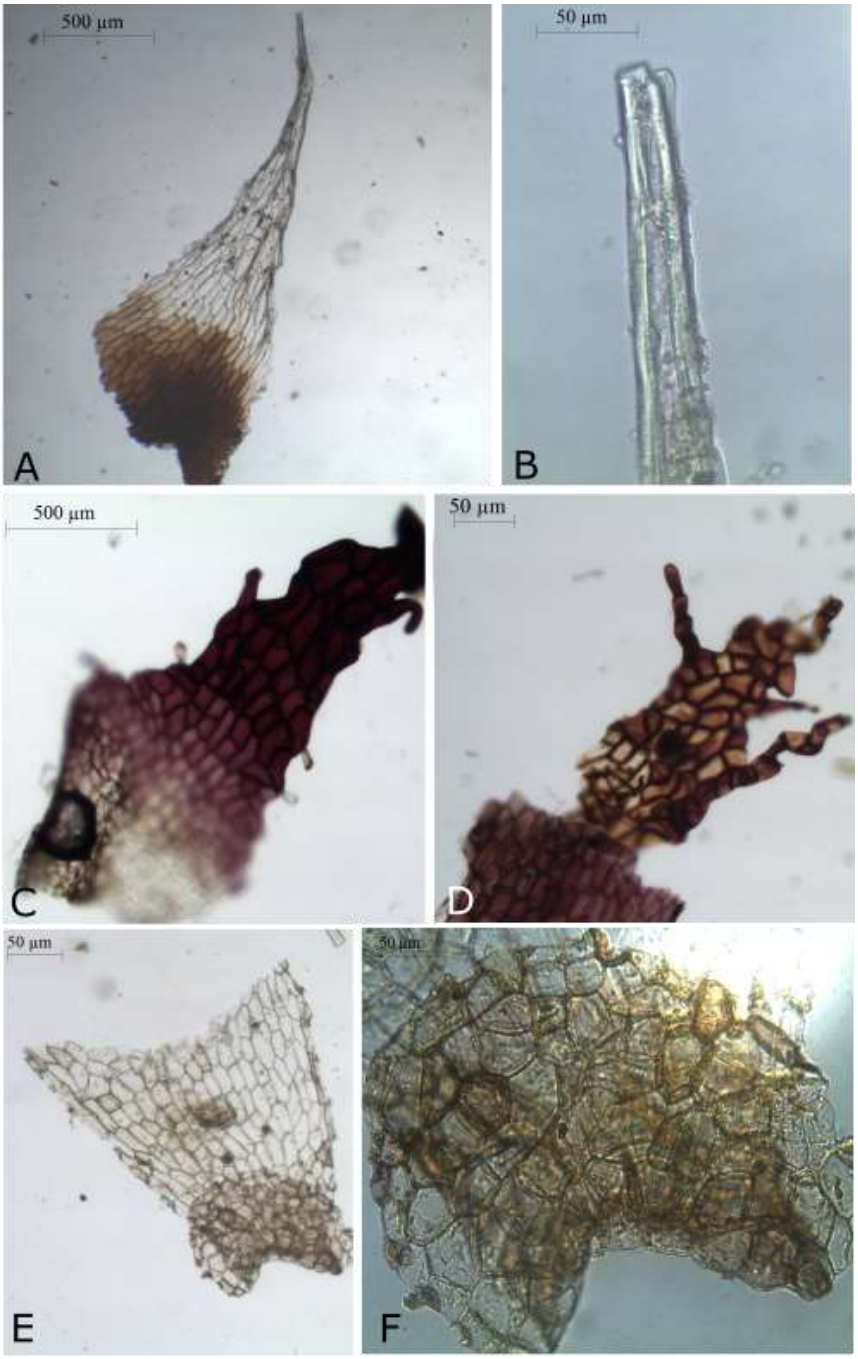


Figura C1 – 8. Escamas y apéndices. A.- *Oxymitra*, escama. B.- Detalle del ápice de la escama de *Oxymitra*. C y D.- *Targionia*. C.- Escama púrpura crenulada y papilas marginales. D.- Apéndice. E y F.- *Wiesnerella*. E.- Escama hialina de márgenes enteros planos. F. Apéndice cordado con ápice obtuso.

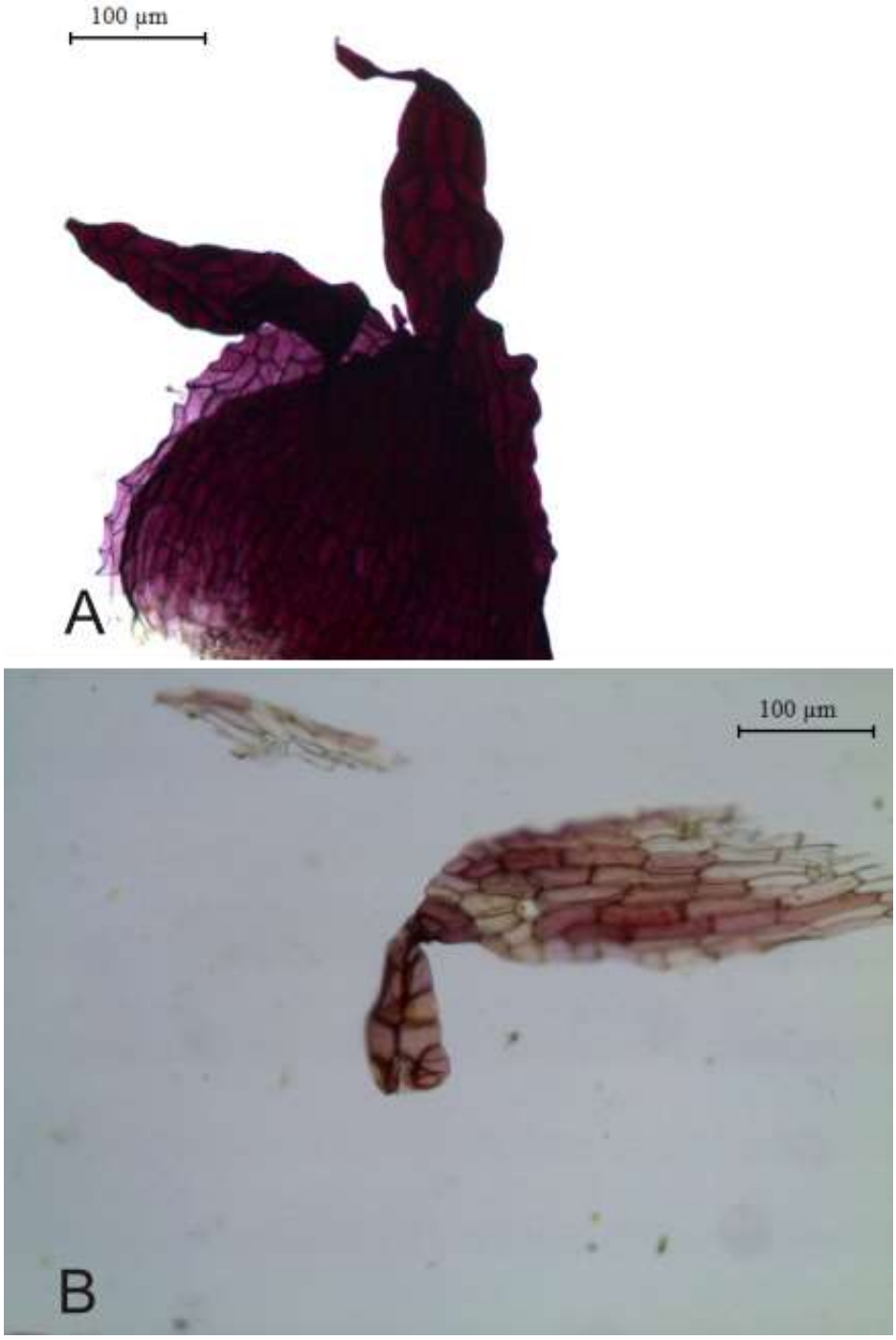


Figura C1 – 9. Escamas y apéndices. A.- *Plagiochasma*, escamas púrpuras con márgenes crenados y apéndices oblongos con extremos agudos. B.- *Asterella*, escama parda con apéndice truncado.

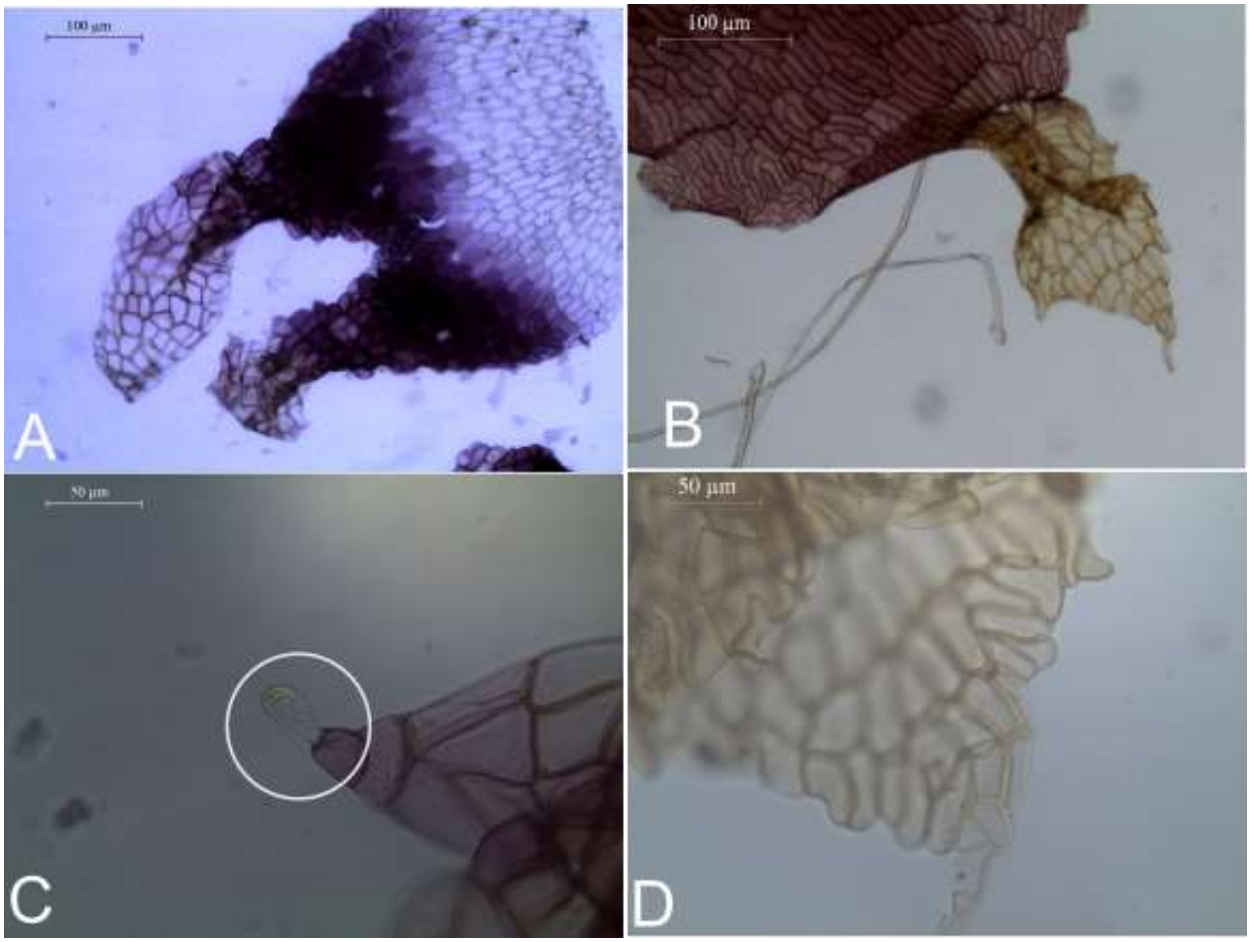


Figura C1 – 10. Escamas y apéndices. A.- *Plagiochasma intermedium*, escamas parcialmente púrpuras con apéndices oblongos. B.- *Marchantia*, apéndice cordado con constricción basal y ápice agudo. C.- Detalle de A, ápice del apéndice con márgenes enteros y papila apical. D.- Detalle de B, margen del apéndice irregular y sin papila apical.

Rizoides. Los rizoides en las hepáticas (Marchantiophyta) son unicelulares, a diferencia de Bryophyta. En Marchantiidae clásicamente se distinguen dos tipos de rizoides: verrugosos y lisos (Grassi 1976; Hässel de Menéndez 1963; Crandall-Stotler & Stotler 2000). Los primeros, propios de la subclase, llevan proyecciones internas de la pared rizoidal a modo de verrugas. En general, estos rizoides tienen pared gruesa y se posicionan en sentido paralelo al talo. Por este motivo, se sostiene que su función está asociada a la toma y transporte de agua a lo largo del talo (Duckett et al. 2014). En *Monoclea* el número de rizoides verrugosos es marcadamente bajo en comparación de los lisos, siendo esto una característica comúnmente empleada en la diferenciación del mencionado género con *Dumortiera* (Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005). Los rizoides lisos, por otro lado, suelen tener lúmenes amplios y paredes delgadas. Este tipo de rizoide se posiciona en sentido perpendicular con respecto al talo, de manera que cumple con la función de fijación al sustrato (Duckett et al. 2014). En aquellos taxa donde el número de rizoides verrugosos es escaso (*Monoclea*), los rizoides lisos se ubican paralelamente al talo y desarrollan paredes gruesas. Así, la función de los rizoides verrugosos se ve parcialmente realizada por los lisos (Duckett et al. 2014). De acuerdo a los lineamientos de Duckett et al. (2014), fue posible definir, por primera vez, tres tipos de rizoides verrugosos. En el primer tipo ("rizoides suavemente verrugosos"), los rizoides verrugosos desarrollan una pared relativamente delgada y las verrugas, simples, se presentan en baja densidad (*Dumortiera*; Fig. C1 – 11). En el otro extremo ("rizoides fuertemente verrugosos"), los rizoides tienen paredes engrosadas, tortuosas, y numerosas verrugas bífidas (Fig. C1 – 11). En este caso, las verrugas pueden o no estar

conectadas por medio de proyecciones internas de las paredes rizoidales. Entre estos tipos opuestos de rizoides se pueden hallar formas intermedias de rizoides, en los que las paredes no son tortuosas pero están fuertemente engrosadas y tienen una densidad alta de verrugas simples (Fig. C1 – 11). Si bien se pueden encontrar en varios géneros, los rizoides "fuertemente verrugosos" son característicos de *Marchantia* (Fig. C1 – 11). En este taxón, los rizoides fuertemente verrugosos se hacen más abundantes lejos del ápice del talo mientras que los rizoides suavemente verrugosos (y las formas intermedias) dominan en las proximidades del ápice. Este patrón coincide con la hipótesis de que esta variedad de rizoides son un continuo ontogenético (Duckett et al., 2014), en el cual los rizoides fuertemente verrugosos se desarrollan posteriormente durante el crecimiento del talo. En otros géneros, sin embargo, los rizoides fuertemente verrugosos están completamente ausentes (*Dumortiera*). Finalmente, otra observación novedosa del presente trabajo estuvo vinculada con el desarrollo diferencial de los rizoides según la organografía. En *Asterella* y géneros afines (Fig. C1 – 11), los rizoides fuertemente verrugosos se encuentran exclusivamente en los canales rizoidíferos de los carpocéfalos. La asociación de este tipo de rizoides con el pasaje de agua al carpocéfalo tendría una clara asociación con la reproducción de las plantas. En Marchantiaceae, por el contrario, todos los tipos de rizoides se encuentran tanto en el carpocéfalo como en el talo. Aunque existe cierto grado de variabilidad intra-específica en estos caracteres (Duckett et al., 2014), el estudio de numerosos ejemplares de la misma especie demostró que son rasgos considerablemente estables y pueden tener valor taxonómico.

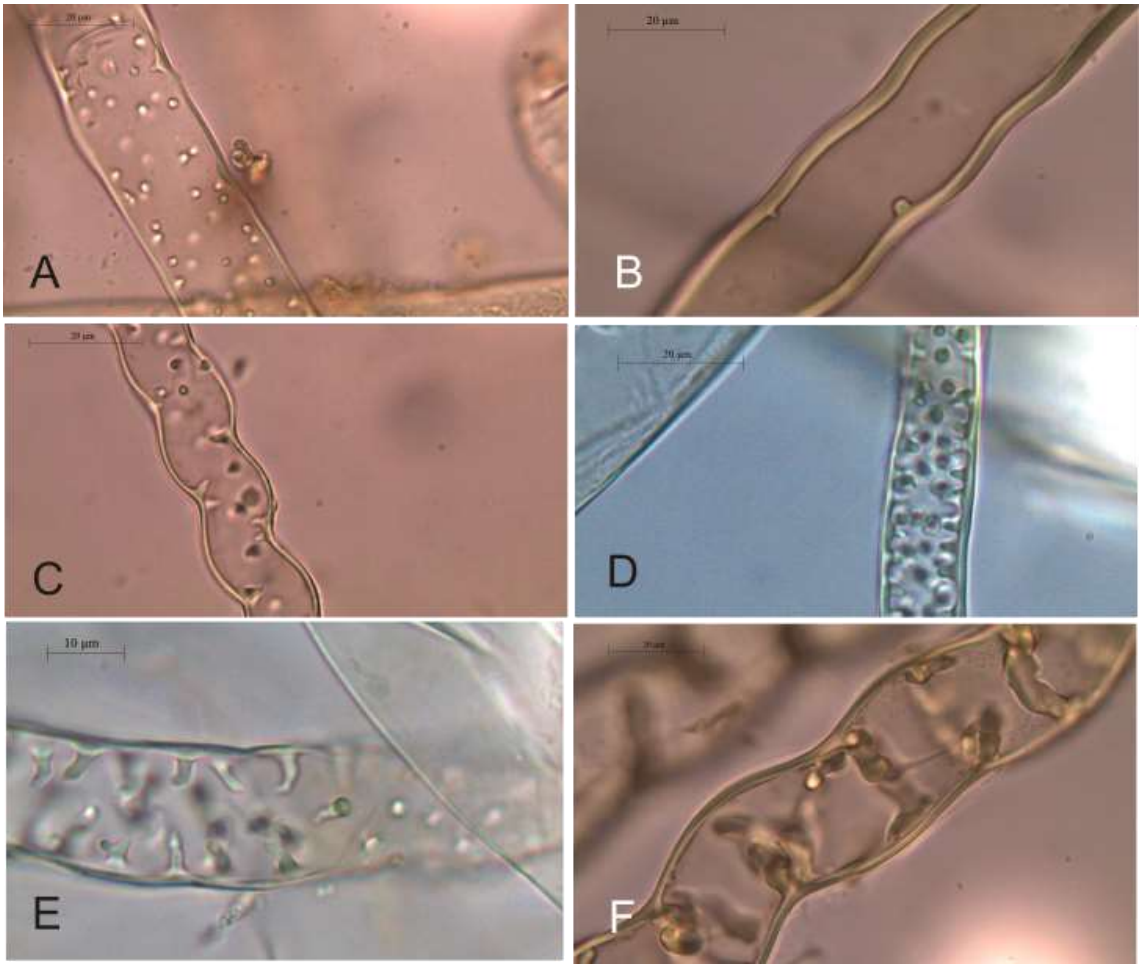


Figura C1 – 11. Rizoides verrugosos. A.-*Asterella*, rizoide suavemente verrugoso, paredes del rizoide delgadas. B.- *Dumortiera*, rizoide suavemente verrugoso, baja densidad de verrugas. C.- *Conocephalum*, rizoide verrugoso "intermedio", con verrugas bífidas y paredes del rizoide tortuosas-delgadas. D.- *Oxymitra*, rizoides verrugosos "intermedio", con alta densidad de verrugas y pared lisa-engrosada. E.- *Peltolepis*, rizoide verrugoso "intermedio", con verrugas altas, curvas, bífidas y paredes rizoidales delgadas. F.- *Marchantia*, rizoide fuertemente verrugoso, verrugas bífidas altas unidas por excrecencia interna de la pared del rizoide. Pared rizoidal tortuosa y engrosada.

Anteridios. Los anteridios en Marchantiidae se originan de células superficiales; dorsalmente y detrás de la célula apical o bien, a partir de la misma (cesando el crecimiento de la rama; Bischler et al. 2005). La posición de los órganos sexuales es muy variada, incluso en la misma familia o género. En su estudio de hepáticas, Crandall-Stotler & Stotler (2000) agruparon los distintos tipos de distribución de anteridios en siete categorías. Cuatro de ellas aplicables a Marchantiidae: en anteridióforos, en clústeres anacróginos, embebidos en receptáculos y aleatorios dorsalmente. En la actualidad, sólo cuatro géneros llevan sus anteridios en anteridióforos (*Dumortiera, Wiesnerella, Neohodgsonia y Marchantia*). Los anteridióforos son ramas especializadas donde se puede diferenciar un pedicelo y un receptáculo terminal. El primero, puede tener surcos rizoidíferos en número variable (0-2) y eventualmente tejido fotosintético (*Neohodgsonia* y algunas especies de *Marchantia*). El receptáculo de los anteridióforos (disco) pueden presentar o no cámaras aéreas. Los clústeres anacróginos incluyen los surcos dorsales de *Stephensoniella, Exormotheca, Oxymitra, Corsinia, Cronisia y Ricciocarpos*; en los cuales los anteridios se hayan agrupados compactamente. La mayor parte de los géneros estudiados (16) lleva sus anteridios inmersos en receptáculos, masas de tejido discoidales que se disponen en la superficie del talo (Magill et al. 1990). Finalmente, taxones como Sphaerocarpos, y algunas especies de *Riccia,* tienen sus anteridios dispuestos de forma aleatoria a lo largo de la superficie dorsal del talo. El conjunto de anteridios puede o no estar delimitado por escamas (*Corsinia, Cronisia, M. romanica, Aytoniaceae*), pliegues del talo (*Conocephalum, Lunularia, Oxymitra*)

o cilias (*Monoclea*). Adicionalmente, la familia Aytoniaceae y *Monoclea* llevan paráfisis y pelos mucilaginíferos, respectivamente.

Arquegonios. Los arquegonios se diferencian a partir de una célula superficial del talo, la posición de los mismos también es altamente variable entre los taxa de la subclase. De manera similar a los anteridios, Crandall-Stotler & Stotler (2000) agruparon a las distintas posiciones de los arquegonios en cinco categorías. En Marchantiidae, cuatro categorías son aplicables: en arquegonióforos, acróginos en el talo principal, clústeres anacróginos y aleatoriamente en la superficie dorsal del talo. A diferencia de los anteridios, los arquegonióforos son más frecuentes y se diferencian en 18 géneros (*Lunularia, Dumortiera, Exormotheca, Wiesnerella, Conocephalum, Monocarpus,* Cleveaceae y Aytoniaceae). En estas ramas especializadas, también se discrimina un pedicelo y un receptáculo terminal. Internamente, el pedicelo presenta 0-2 (a veces más) surcos rizoidíferos y, en algunas especies de *Marchantia* y *Neohodgsonia*, tejido fotosintético. El receptáculo puede presentar forma discoidal o lobada y, al igual que en el pedicelo, internamente se puede diferenciar tejido fotosintético. Este último, puede implicar la diferenciación de poros epidérmicos que se corresponden (*Marchantia*) no con los del talo (*Reboulia, Asterella, Conocephalum*). Cuando los arquegonios se agrupan en clústeres acróginos, el crecimiento del talo cesa. En *Cyathodium* y *Targionia*, los arquegonios se diferencian directamente de la célula apical provocando que el esporofito, así como las envolturas de protección, se dispongan terminalmente en el talo. En *Ricciocarpos, Oxymitra, Cronisia* y *Corsinia*, los arquegonios se

agrupan en clústeres anacróginos compactos. En este tipo de disposición, la diferenciación de los arquegonios no implica el cese del crecimiento del talo. En géneros como *Sphaerocarpos* y *Riccia*, los arquegonios se disponen aleatoriamente e inmersos en la superficie dorsal. Al igual que con los anteridios, algunos géneros se caracterizan por llevar pelos mucilaginíferos o paráfisis mezclados con los arquegonios (Fig. C1 – 12).

Figura C1 – 12. *Monoclea*, arquegonio. A.- Arquegonio fertilizado (Af) y arqugonio joven (A) rodeados del involucro terminal (I). B.- Detalle de A, pelos mucilaginíferos (Pm) rodenado al conjunto de arquegonios. C.- Detalle de los pelos mucilaginíferos (Pm).

Envolturas de protección[1]. En Marchantiidae, se pueden diferencian tres tipos distintos de envolturas de protección del embrión (esporofito): involucro, pseudoperianto y caliptra. El involucro es una proyección membranosa de origen exclusivamente talino y envuelve al conjunto de arquegonios. Los involucros presentan características distintas en cada género. En *Reboulia* y *Dumortiera*, estas membranas tienen una apertura bilabial radial y se disponen opuestos a los radios del receptáculo. *Asterella* desarrolla involucros con único margen libre de bordes enteros. En *Marchantia*, los involucros alternan con los radios del receptáculo y tienen dos márgenes libres dentados. *Targionia, Cyathodium* y *Monoclea* se diferencian de los restantes géneros por tener los involucros en posiciones terminales sobre las ramas principales del talo (ver Fig. C1 – 12 y Figuras del capítulo III). En los otros géneros, varían en grosor y pudiendo incluir células con oleocuerpos. Tanto en *Monoclea* como en *Oxymitra*, los involucros tienen función fotosintética. Sin embargo, en el último género, la envoltura lleva cámaras aéreas semejantes al talo. El pseudoperianto se origina del pie del arquegonio luego de la fertilización del mismo y está presente sólo en algunos géneros de Marchantiidae (*Marchantia, Neohodgsonia, Asterella*) En *Marchantia*, los pseudoperiantos son de igual longitud o mayor que las caliptras, y pueden exhibir 4 márgenes libres agudos a redondeados (*M. plicata, M. polymorpha*) o bien, extremos truncados dentados (*M. berteroana*). En *Neohodgsonia* el pseudoperianto es campanulado y semejante a los de *Marchantia.* El pseudoperianto de *Asterella* se distingue de los anteriores por

[1] Las envolturas de protección fueron recientemente redefinidas por Crandall-Stotler et al. (2009). Este apartado es un sumario del estado actual de conocimiento de estos órganos, tomado en gran medida de los estudios de Hässel (1963) y Crandall-Stotler & Stotler (2000).

dividirse en cuatro segmentos agudos-lineares (lacinias) que dejan expuesto al esporofito. La caliptra se diferencia de la pared del arquegonio fertilizado; es multi-estratificado y generalmente campanulado en la mayoría de los géneros. En *Marchantia*, eventualmente, puede corresponder con la morfología del pseudoperianto. En las hepáticas foliosas, con la excepción de la caliptra, se originan tipos distintos de envolturas de protección. El perianto, producido por la fusión de brácteas, se encuentra en géneros como *Lejeunea, Lophocolea, Lepidozia,* etc. En estas plantas, a veces, se desarrolla una caliptra vastigal en la que tanto el vientre del arquegonio como el tejido axial se hipertrofian para dar lugar a una caliptra carnosa (*Lophocolea, Pellia*).

Reproducción asexual. Al igual que otros briófitos, las hepáticas talosas se pueden propagar vegetativamente por fragmentación del gametofito o por el desarrollo de tubérculos. Estos últimos, son frecuentes en algunos géneros como *Clevea, Sauteria, Peltolepis, Exormotheca* y *Stephensoniella*, dónde se ubican apicalmente sobre las ramas principales. En otros taxones, los tuberculillos son menos frecuentes y se pueden presentar en cualquier zona del talo (*Dumortiera, Cyathodium*). En tres géneros (*Marchantia, Lunularia y Neohodgsonia*), se presentan propágulos asexuales altamente especializados en órganos denominados conceptáculos. Estos, se generan sobre la superficie dorsal del talo y constan de una membrana de células epidérmicas que rodean los propágulos. Estos últimos, son generalmente lenticulados en todos los taxa. La membrana del conceptáculo, por otro lado, varía de acuerdo al género. En los géneros *Marchantia* y *Neohodgsonia*, la membrana se extiende a modo de copa,

rodeando a los propágulos en su totalidad. En distintas especies de *Marchantia*, los bordes de la membrana del conceptáculo pueden estar largamente dentados (*M. berteroana*, *M. polymorpha*) o serrulados (*M. chenopoda*). En *Lunularia*, la membrana se extiende a modo de medialuna, cubriendo parcialmente a los propágulos por la región posterior de los mismos. En las restantes hepáticas no se desarrollan estructuras de reproducción vegetativa semejantes. En Jungermanniopsida, se pueden observar gemas marginales sobre las hojas o bien, hojas o ramas caedizas (cladia). En ningún caso, se diferencian membranas que cubran a los propágulos.

CARACTERES ESPOROFÍTICOS

Cápsula y dehiscencia. Las cápsulas de las hepáticas son morfológicamente más simples que las halladas en los musgos. En la mayoría de las hepáticas la cápsula es globosa, con algunas excepciones notables en Marchantiidae donde adquieren formas elipsoidales (*Monoclea*). En oposición a la pared capsular muti-estratificada de Jungermanniopsida, en Marchantiidae la cápsula es característicamente uni-estratificada en casi la totalidad de su extensión. Las células de la pared desarrollan engrosamientos anulares a semi-anulares según el género. En Marchantiaceae, *Targionia, Wiesnerella y Stephensoniella*, los engrosamientos son semi-anulares (Fig. C1 – 13). Engrosamientos anulares son observados en *Monosolenium, Exormotheca, Monoclea, Dumortiera, Sauteria* y muchas hepáticas foliosas. Los engrosamientos están completamente ausentes

en algunos taxones como *Lunularia, Corsinia* y Aytoniaceae. Como ya se mencionó, las cápsulas de las hepáticas talosas complejas son ampliamente consideradas uni-estratificadas. En este sentido, Hässel de Menéndez (1963) reportó que hacia el ápice de la cápsula se tienden a adicionar capas externas de células; siendo esta capa adicional homóloga a las paredes externas halladas en hepáticas foliosas. Aquí fue posible observar que estas células pueden presentar engrosamientos distintos a los de la capa interna. En *Stephensoniella*, las células adicionales presentan engrosamientos semejantes a los de la pared interna. La dehiscencia de las cápsulas en las hepáticas, por otro lado, no sigue un mecanismo complejo como en el caso de Bryophyta. En Jungermanniopsida y Blasiidae, la cápsula se escinde en cuatro (a veces ocho) valvas bien definidas. Las cápsulas de Marchantiidae muestran distintos modos de dehiscencia según el género. En Aytoniaceae (*Plagiochasma, Asterella, Mannia, Reboulia, Cryptomitrium*), la apertura de la cápsula involucra la caída de una tapa a modo de "opérculo" y (a veces) la separación de cuatro valvas irregulares. En Marchantiaceae, Cleveaceae, Targioniaceae, *Stephensoniella, Exormotheca y Aitchisoniella*, la cápsula se abre irregularmente hasta la mitad sin la diferenciación de valvas (Fig. C1 – 13). En cuatro géneros (*Wiesnerella, Neohodgsonia, Lunularia y Dumortiera*), la dehiscencia se produce siempre por cuatro valvas irregulares; asemejándose a lo que sucede en hepáticas foliosas. La cápsula en *Oxymitra*, *Corsinia, Cronisia,* Ricciaceae y Sphaerocarpales es cleistocárpica. En estos taxones, donde el esporofito se encuentra completamente reducido, las esporas son liberadas luego de la desintegración total de la cápsula y la ruptura parcial del tejido talino.

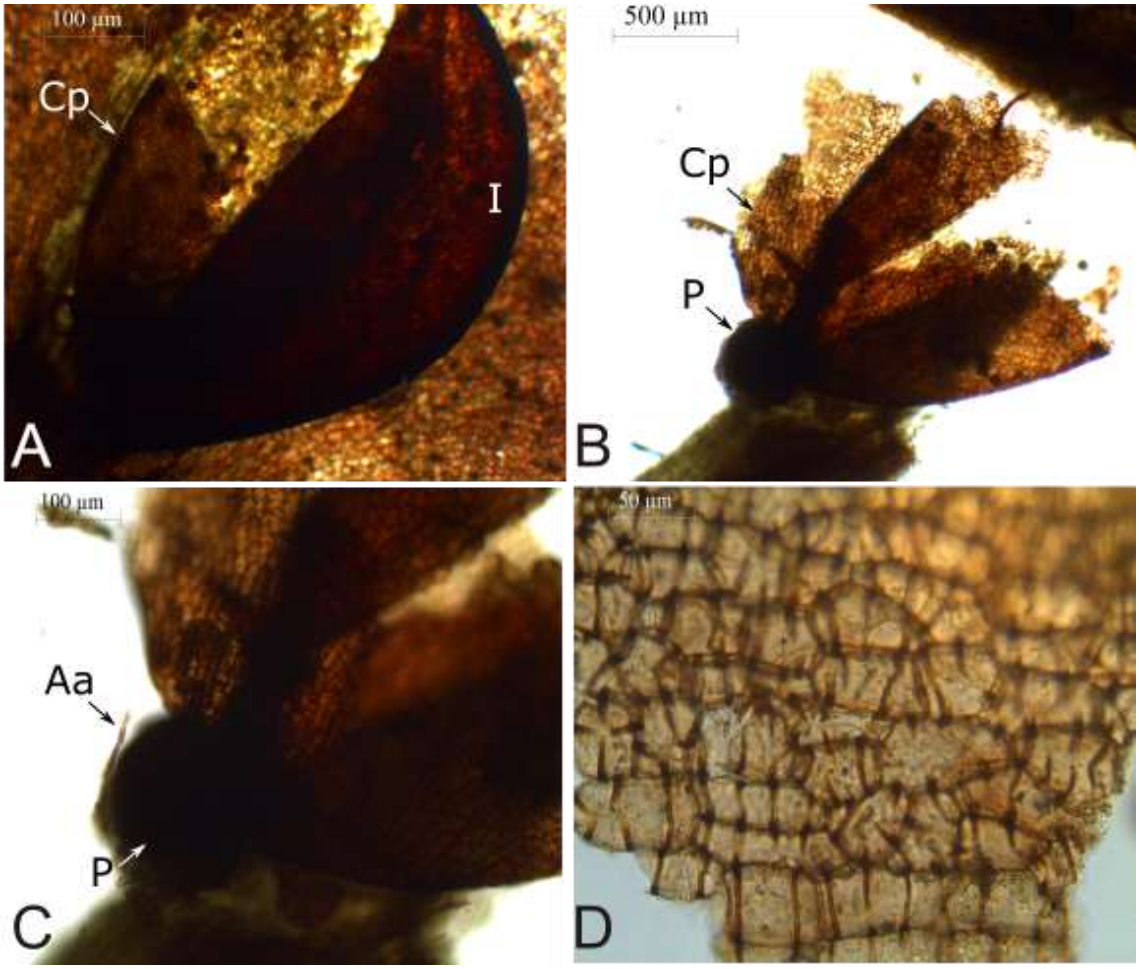


Figura C1 – 13. Involucro, cápsula y pie. *Targionia.* A.- Involucro (I) terminal ventralmente con márgenes enteros y cápsula (Cp). B.- Esporofito con cápsula dehiscente (Cp) y pie (P) bulboso. Seta inconspicua. C.- Detalle de B. Pie bulboso (P) y arquegonios abortados (Aa). D.- Engrosamientos semi-anulares de la pared capsulares.

Pie y Seta. La forma del pie es relativamente constante en las hepáticas. Como regla general, el pie es bulboso (Fig. C1 – 13.B,C). En unos pocos taxones, se observó que el pie toma forma cónica (*Monoclea, Lunularia, Dumortiera, Conocephalum*) y, en *Marchantia*, adquiere forma de copa. En el tejido gametofítico circundante al pie, se pueden presentar células con invaginaciones o evaginaciones de sus paredes celulares. Estas células, permiten la difusión de fotosintatos desde el gametofito al esporofito en desarrollo (Bischler et al. 2005). En ejemplares con esporofitos maduros (dehiscentes), estas células fueron escasamente observadas (*Dumortiera, Conocephalum y Marchantia*). Cabe recalcar que, al igual que en los briófitos, el esporofito pierde capaz fotosintética a la madurez. Por lo cual, sería razonable considerar que las células de transferencia se pierden a medida que avanza el desarrollo del esporofito. La seta del esporofito es inconspicua en Marchantiidae (Fig. C1 – 13), siendo por lo general corta y delicada en la mayoría de los géneros (*Cyathodium, Wiesnerella, Stephensoniella, Targionia,* Aytoniaceae, etc.). En *Exormotheca*, *Dumortiera* y *Sauteria*, la seta se prolonga ligeramente y deja expuesta la cápsula; superando el nivel de la membrana del involucro. Excepcionalmente, la seta se prolonga significativamente o se torna algo robusta (masiva). En estos casos, la cápsula queda elevada por encima del nivel del talo (*Monoclea*, *Lunularia*). Anatómicamente, no se diferencian células de conducción ni células de paredes engrosadas en Marchantiidae. En algunas hepáticas foliosas (*Lejeunea*), las células de la seta están engrosadas distalmente (seta articulada; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Magill et al. 1990).

Esporas. Las esporas de las hepáticas talosas complejas se diferencian de las restantes hepáticas, y musgos, por presentar esporas polarizadas de gran tamaño. Esto es, se distinguen en estas esporas una cara distal y otra proximal. Durante la ontogenia de las esporas, la célula madre (esporocitos) sufre divisiones meióticas que resultan en la formación de una tétrada de esporas jóvenes; la cual puede persistir hasta durante toda la ontogenia de las esporas (*Sphaerocarpos*). Durante esta etapa, se originan cicatrices entre las caras que se encuentran en contacto (cara proximal). La cicatriz trilete así producida es, en muchos casos, el punto de germinación de la espora. Las caras que no están en contacto durante el desarrollo (caras distales), llevan ornamentaciones muy variadas y, generalmente, distintas de las presentes en la cara proximal. Las ornamentaciones de la cara distal guardan valor diagnóstico para diferenciar géneros y especies. Tradicionalmente, se consideró que la morfología de las esporas es variable y no posee valor taxonómico entre miembros de la subclase (Bischler 1998). Motivo por el cual, tal vez, fueron pobremente estudiadas. Aunque la morfología ciertamente es variable, en esta oportunidad fue posible definir grupos morfológicos discretos (morfotipos) de valor taxonómico entre géneros y familias. Las esporas pueden presentar proyecciones corto-obtusas a modo de verrugas (tipo verrugoso) o largo-agudas (tipo baculado). En muchas hepáticas foliosas (*Pellia, Frullania*) y talosas simples (*Symphyogyna*, *Metzgeria*), por ejemplo, las esporas son pequeñas y muestran ornamentaciones romas a agudas. También, se pueden presentar esporas reticuladas con areolas bien definidas (tipo areolado con retículo cerrado) o mal definidas (tipo areolado con retículo abierto; Fig. C1 – 14, 15). En géneros como *Asterella*, *Plagiochasma,*

Targionia y Riccia, las esporas tienen areolas delimitadas por muros bien definidos (Fig. C1 – 14). Las esporas reticuladas de *Marchantia*, por otro lado, tienen muros bajos e irregulares que no definen areolas concretas (Fig. C1 – 15). Las esporas pueden, asimismo, presentar proyecciones extensas a modo de domos. Las esporas de *Clevea, Corsinia, Cronisia, Exormotheca, Stephensoniella* y *Aitchisoniella*, pueden ser adscriptas a tal morfotipo. Las ornamentaciones mencionadas abarcan, generalmente, a la totalidad del esporodermo (exosporio y endosporio). Otras proyecciones, de menor tamaño, involucran sólo la pared externa del esporodermo. Este tipo de ornamentación (ornamentación de base), fue estudiada aquí por primera vez para este grupo de plantas. La misma puede corresponder exactamente con la morfología externa de la espora o bien, presentar proyecciones agudas, romas o reticuladas (Fig. C1 – 15). En *Targionia* y *Asterella*, los muros del retículo presentan retículos cerrados de menor orden. Las especies observadas de los géneros *Plagiochasma* y *Riccia*, por ejemplo, presentan proyecciones pequeñas a modo de papilas en los muros de sus retículos. Como se mencionó, las caras proximales pueden tener una morfología distinta a la de la cara distal. Del mismo modo, la ornamentación de base de la cara proximal puede ser concordante o no con la morfología de la misma. Algunas especies de *Marchantia* poseen esporas con retículos de muros delgados y papilosos en su cara proximal mientras que las caras distales desarrollan muros gruesos y lisos (Bischler 1998). Adicionalmente, en la región ecuatorial, se pueden discriminar dos tipos de ornamentaciones que se extienden a lo largo de dicho eje: cíngulos (proyecciones positivas) y zonas (proyecciones negativas; Fig. C1 – 14). Los cíngulos podrían caracterizarse como

evaginaciones del esporodermo que alcanzan distintos grados de desarrollo. En especies de *Asterella*, los cíngulos se prolongan considerablemente y llevan el mismo tipo de ornamentación que la cara distal y/o proximal (Fig. C1 – 14). Las esporas de *Riccia* comúnmente llevan un cíngulo menos conspicuo y desprovisto de ornamentación (Fig. C1 – 14). A este tipo corresponden también las esporas de *Oxymitra*. Las zonas son invaginaciones que se ubican sobre la cara distal, comúnmente. Las esporas de *Asterella macropoda, Monoclea y Cryptomitrium* tienen una zona desarrollada sobre la cara proximal, debajo del plano ecuatorial (Fig. C1 – 14). Cabe mencionar que en algunos taxones (*Dumortiera, Cronisia, Stephensoniella; ver capítulo III*), las esporas no diferencian una marca trilete distintiva. En estas especies, las esporas suelen estar alargadas a lo largo del ecuatorial; adquiriendo una forma elíptica. En los grupos hermanos de Marchantiidae (Haplomitriopsida, Jungermanniopsida), las esporas no están polarizadas. En estos grupos, las esporas son de menor tamaño y, con pocas excepciones (*Treubia, Fossombronia*), suelen presentar proyecciones agudas (báculos, espinas, etc.).

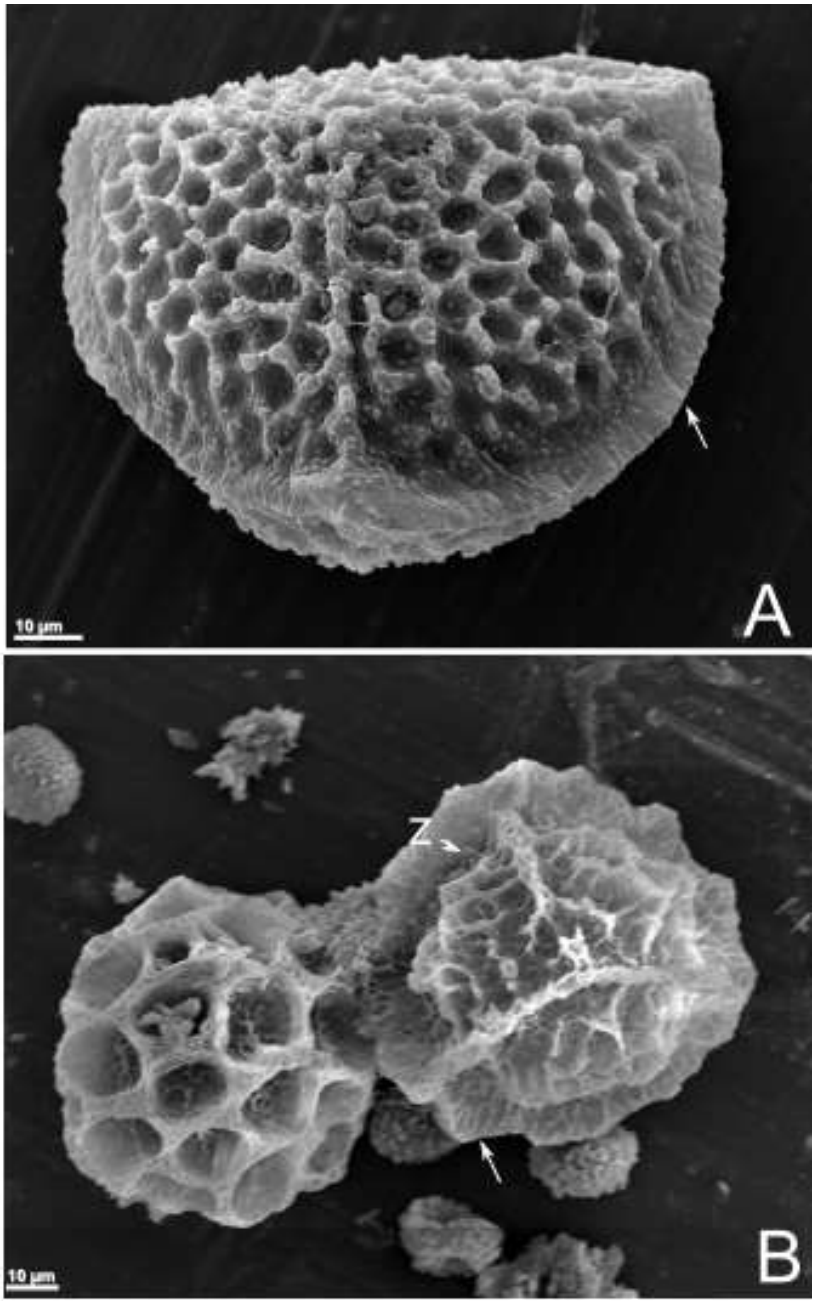


Figura C1 – 14. Esporas. A.- *Riccia*, espora en vista proximal mostrando cicatriz trilete y cíngulo (flecha blanca) suavemente desarrollado sin ornamentación semejante a la cara proximal. B.- *Asterella*, esporas en vista distal (izquierda) y proximal (derecha) con ornamentación reticulada con areolas cerradas y muros reticulados. Cíngulo fuertemente desarrollado, ornamentado igual que la para proximal (flecha blanca). Zona ("Z"; depresión ecuatorial) indicada con flecha.

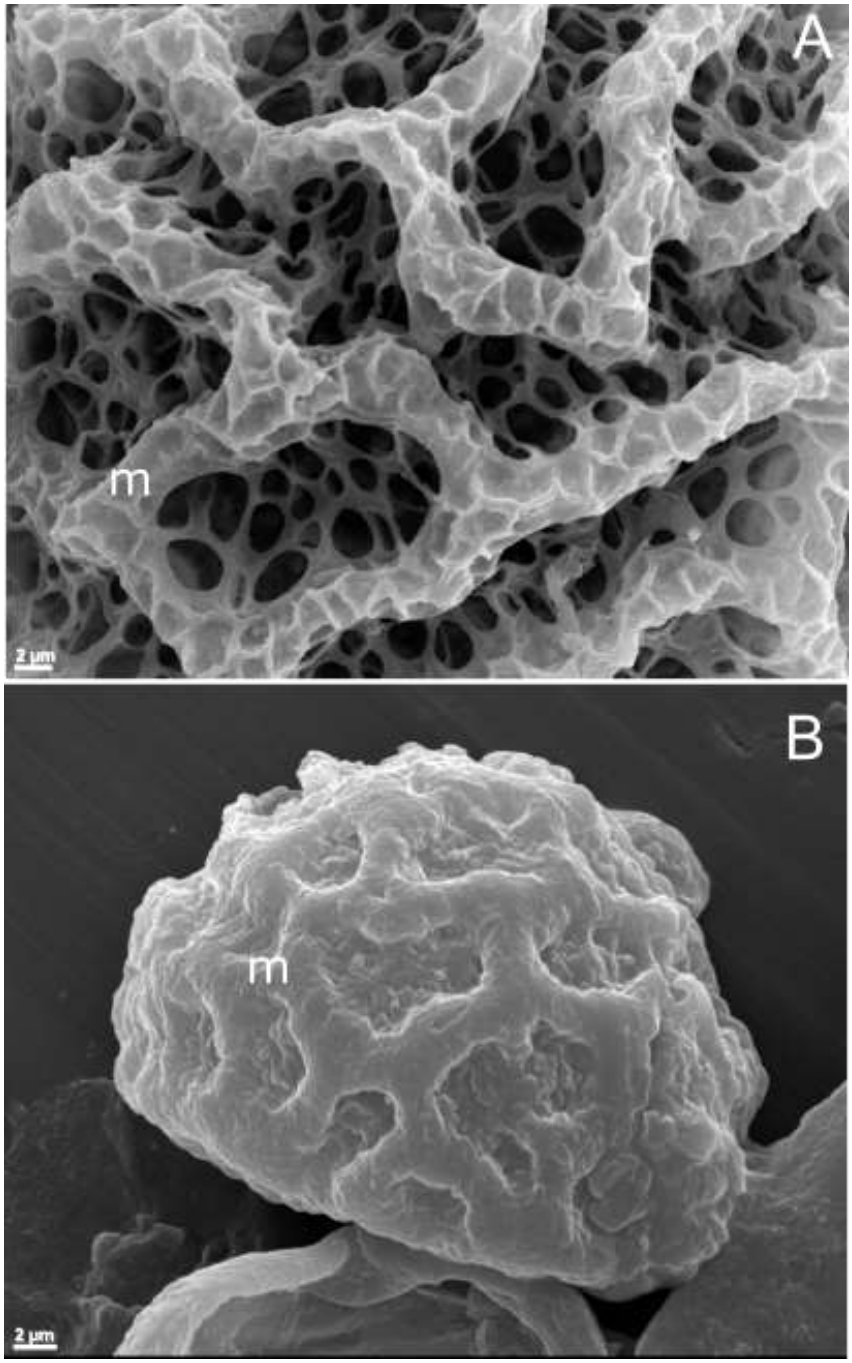


Figura C1 – 15. Esporas, ornamentación de base. A.- *Targionia*, ornamentación reticulada de la cara distal con areolas cerradas, muros (m) de los retículos areolados. B.- *Marchantia*, ornamentación reticulada de la cara distal con areolas abiertas, muros (m) del retículo con verrugosidades.

Eláteres y células estériles. Las hepáticas (y antocerotes) son únicos en desarrollar eláteres, células estériles higroscópicas que acompañan a las esporas. Los eláteres suelen presentar engrosamientos helicoidales, en número variable según el género o especie, que permiten que los eláteres se estiren en base a la humedad. En el común de los géneros de Marchantiidae, los eláteres tienen dos a cuatro bandas helicoidales que llegan a los extremos agudos de la célula (Fig. C1 – 16). Aquellos eláteres de menor longitud y extremos romos, usualmente, presentan sólo una banda helicoidal (*Cronisia, Stephensoniella*). Más aun, en *P. intermedium* y *Monosolenium*, los eláteres no presentan engrosamiento alguno (Fig. C1 – 16). El arquesporio de *Corsinia* y *Monocarpus* no desarrolla eláteres, pero se diferencian células estériles. Éstas, no tienen engrosamiento alguno; sin embargo, se estima que su función es análoga a la de los eláteres facilitando la dispersión de las esporas. Dependiendo de las divisiones mitóticas sufridas por las células madres de las esporas (esporocitos) o eláteres (elaterocitos), el número de eláteres o células estériles por cada espora (elater : espora) varía entre género o especies (Bischler, 1998). En nueve géneros (*Neohodgsonia, Monosolenium, Monoclea, Lunularia, Dumortiera, Cyathodium, Preissia, Marchantia, Bucegia*), el número de esporas supera al de eláteres en una proporción mayor a 4:1. Contrariamente, sólo en *Conocephalum*, *Exormotheca* y *Stephensoniella*, el número de eláteres es superior al de esporas. En la mayoría de los casos, la proporción del número de eláteres y esporas es 4:1; es decir, no hay división de los elaterocitos (Aytoniaceae, Cleveaceae, *Targionia*, *Wiesnerella* y *Aitchisoniella*). En aquellos taxones donde el esporofito se encuentra reducido (*Riccia, Ricciocarpos, Monocarpus*), los eláteres se

encuentran completamente ausentes. En esta situación, no se presenta un mecanismo claro que facilite la liberación de las esporas otro que la ruptura del tejido talino.

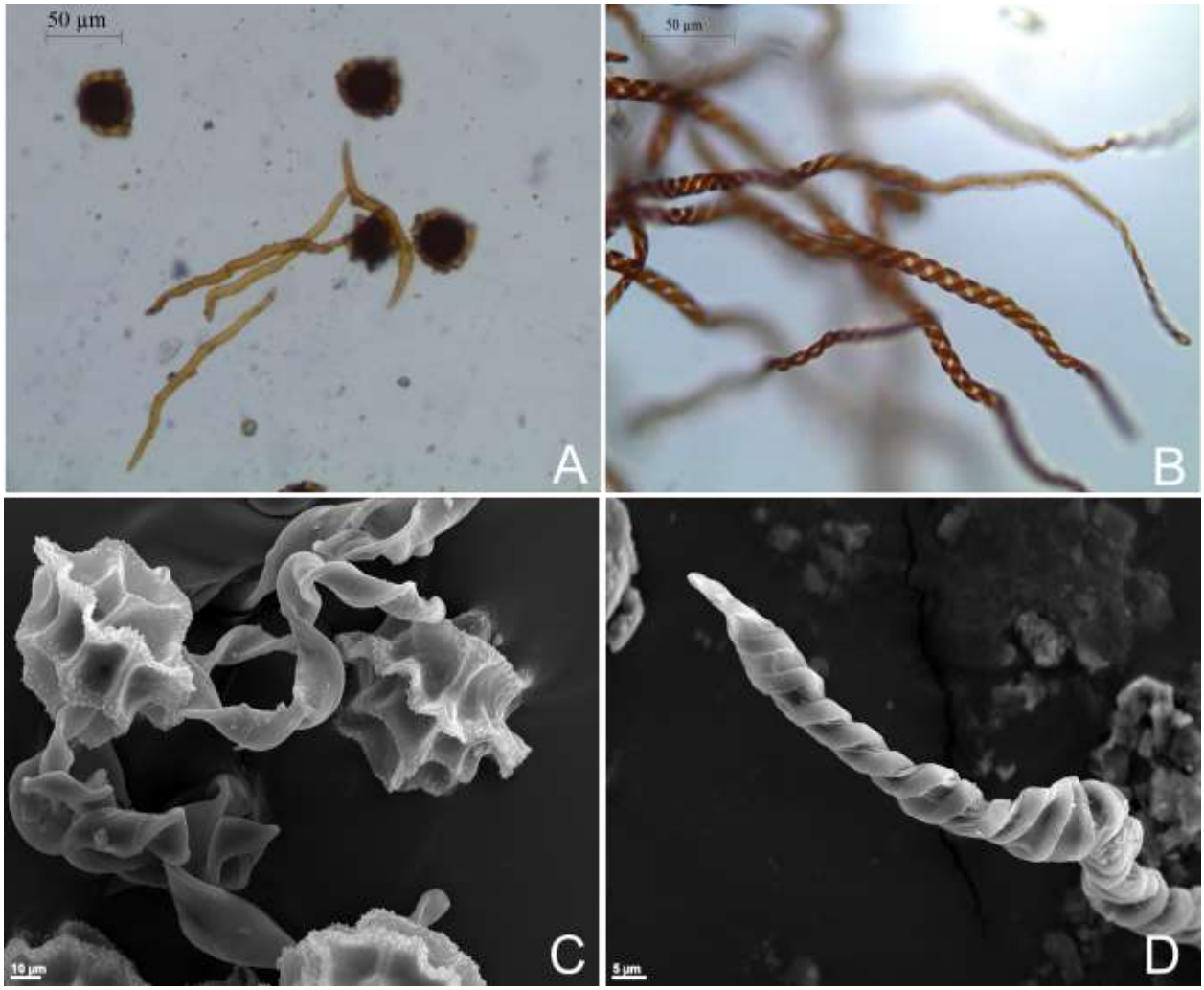


Figura C1 – 16. Eláteres. A.- *Plagiochasma*, eláteres cortos sin engrosamientos helicoidales. B.- *Dumortiera*, eláteres aguzados con dos bandas de engrosamientos helicoidales entrecruzadas. C.- Detalle de A. D.- *Asterella*, elater aguzados con una sola banda de engrosamiento helicoidal.

DEFINICIÓN DE CARACTERES

En este apartado se describen los caracteres morfológicos empleados en la filogenia subsiguiente (*capítulo II*), obtenidos a partir de las descripciones y comparaciones realizadas anteriormente. Los caracteres definidos y utilizados por autores previos (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000) fueron incluidos y, de ser necesario, modificados. Los caracteres aditivos - aquellos en los cuales se consideró que sus estados guardan similitud diferencial - son referidos con "*". Los caracteres continuos - medidas y relaciones entre dimensiones de distintos órganos- son denotados con "**"

0. Largo de las ramas (cm) **: las hepáticas normalmente exhiben un amplio rango de tamaños. Algunas veces, discriminar entre individuos no clonales y rametes no es sencillo. Por ello, el largo de las ramas (y no el largo del gametofito) fue considerado como un proxy más confiable del tamaño de las plantas. La longitud de las ramas fue medida (en cm) desde el ápice de cada rama hasta el punto de bifurcación basal.
1. Ancho del talo, relación ápice/base (CT) **: el ancho del talo fue medido como la razón entre el ancho entre el ápice y la base de cada rama, observado en sección transversal. Se entiende a la "base" como al punto de ramificación.
2. Amplitud del talo, relación ápice/base (vista en plano) **: la amplitud del talo, en vista superficial, fue medida como la distancia entre los márgenes. Esta distancia fue medida a la altura del ápice y la base; posteriormente la

razón entre ambas medidas fue empleada como caracteres. Un valor de 1 corresponde a una forma de talo aproximadamente cordado (como en *Riccia* u *Oxymitra*) mientras que un valor mayor designa una forma obcordada. Formas lineares se aproximan a un valor de 1.

3. Rizoides verrugosos/lisos, tasa **: la proporción de rizoides verrugosos fue calculada contando el número de rizoides verrugosos y lisos en un área de 150 x 150 µm (en 40x).
4. Rizoides verrugosos, densidad de verrugosidades **: la densidad de verrugas fue contabilizada contando el número de tubérculos cada 25 µm de área de rizoide.
5. Rizoides verrugosos, largo de verrugas (µm) **: el largo de las verrugosidades fue medido en 100x, tomando la extensión desde su ápice hasta la pared del rizoide.
6. Rizoides lisos, patrón de desarrollo espacio-temporal (mm) **: de acuerdo a Duckett et al. (2014) los rizoides verrugosos se desarrollan antes que los lisos. Como consecuencia, los rizoides lisos se ubican distantes al ápice. La distancia entre el ápice del talo y los rizoides lisos pueden reflejar patrones heterocrónicos asociados con estrategias adaptativas. Así, la distancia entre el ápice del talo y los primeros rizoides lisos fue tomada como una medida linear (mm). La aparición de rizoides lisos fue considerada como tal cuando la cantidad de rizoides lisos observada fue aproximadamente un 5% del total observado en las partes maduras del talo.

7. Rizoides verrugosos, diámetro de rizoides verrugosos/lisos **: la relación entre el diámetro de los rizoides verrugosos y los lisos fue calculada en plano (40x).
8. Talo (tallo), largo de la rama masculina (cm) **: el largo de la rama masculina fue medido desde sui base hasta el ápice. En especies autoicas o sinoicas, las plantas son consideradas femeninas y una entrada faltante se asigna para este caracter. Los gametangióforos son homólogos a las ramas normales. Los anteridióforos son medidos como ramas masculinas en el caso de estar presentes. En el caso que la especie desarrolle arquegonióforo y anteridios sésiles asociados al mismo (i.e. plantas estrictamente autoicas como *Asterella*), ambas ramas son tomadas como independientes. Las ramas adventicias son también contempladas si desarrollan anteridios.
9. Talo (tallo), largo de la rama femenina (cm) **: semejante al caracter 8. Arquegonióforos e innovaciones son también contempladas.
10. Talo (tallo), forma de crecimiento del gametofito: (0) folioso, mayormente uni-estratificado; (1) talo con costa y alas; (2) talo multi-estratificado; (3) folioso, mayormente pluri-estratificado. Los gametofitos pueden ser agrupados en dos tipos básicos, foliosos y talosos. Los gametofitos que desarrollan expansiones a modo de hojas, fueron scoreados como uni-estratificados (0) o multi-estratificados (3) cuando las hojas son casi completamente uni-estratificadas (excepto en su base) o casi completamente multi-estratificadas (excepto en su ápice). Los talos que no producen costa fueron considerados como multi-estratificado (2).

11. Talo (Tallo), geometría de la célula apical: (0) tetraédrica, dorsal; (1) tetraédrica, ventral; (2) lenticular; (3) cuneada; (4) hemidiscoidal.
12. Talo (Tallo), secreción de mucilago en células epidérmicas. (0) ausente; (1) presente. Las células epidérmicas pueden segregar una sustancia semejante al mucilago (en contraposición con las células parenquimatosas). Típico de especies de Haplomitriopsida.
13. Talo (Tallo), plano de división de la célula apical: (0) paralelo a la pared de la célula apical; (1) oblicuo a la pared de la célula apical.
14. Talo (Tallo), primera división derivativa de la célula apical: (0) periclinal; (1) anticlinal.
15. Talo (Tallo), filotaxis en el ápice: (0) 1/3; (1) 2/5; (2) 1/2; (3) ninguno.
16. Talo (Tallo), inclinación de la célula apical: (0) ausente; (1) dorsal; (2) ventral. La célula apical generalmente exhibe algún tipo de inclinación, la cual puede ser hacia el dorso y hacia el vientre de la planta. Dicha inclinación, además, suele ser evidenciado en la curvatura de la planta.
17. Talo (Tallo), células parenquimatosas con perforaciones: (0) ausente; (1) pared delgada, perforaciones simples; (2) pared gruesa, perforaciones simples; (3) pared gruesa, campos punteado. Las células del parénquima generalmente desarrollan perforaciones simples (1, 2) independientemente del grosor de la célula. Sin embargo, a veces las células pueden desarrollar campos punteados (“pit fields”) en paredes marcadamente engrosadas.
18. Talo (Tallo), origen de la hoja-ala: (0) una central inicial; (1) iniciales anódicas y catódicas; (2) dos iniciales acroscópícas. Una central inicial es simplemente una célula del parénquima con capacidad de división (0). Las células anódicas

y catódicas se dividen a favor y en contra de la espiral de segmentación de la célula apical (1). “Células acroscópicas” hace referencia a células ubicadas próximas a la región apical; dividiéndose en el sentido del mismo.

19. Talo (Tallo), morfología de la hoja: (0) no dividida; (1) dos lobos, simples; (2) dos lobos, complejo y dorsal; (3) más de dos lobos; (4) dos lobos, complejo y ventral; (5) ninguno. Las láminas foliares pueden diferenciarse en distintos tipos de acuerdo a su morfología. Muchas son completamente enteras (0), o variadamente divididas. Además, los lobos dorsales (2) o ventrales (4) pueden desarrollar morfologías complejas.
20. Talo (Tallo), ramificación lateral: (0) ausente; (1) dicotómico; (2) axilar, tipo musgo; (3) terminal, hoja modificada; (4) terminal, hoja no modificada; (5) con collar, tipo Lejeunea; (6) endógeno; (7) exógeno, intercalar. Las ramas pueden ser producidas a partir de una única inicial central y ser dicotómicas (1), de una célula axial (2), de una inicial próxima al ápice modificando una hoja (3) o no (4), de una inicial interna y rompiendo tejido (5) o entre hojas sin generar un collar (6,7).
21. Talo (Tallo), ramificación ventral: (0) ausente; (1) terminal, hoja modificada; (2) exógeno, retrasado; (3) endógeno.
22. Talo (Tallo), apéndices ventrales maduros: (0) ausente; (1) una fila; (2) dos filas; (3) más de dos filas. “Apéndices ventrales” se refiere a escamas y anfigastros. Cualquiera de estos apéndices puede estar organizados en distintas filas.
23. Talo (Tallo), constitución de los apéndices ventrales: (0) papilas cortas; (1) cilios largos; (2) folioso, con células clorofilianas; (3) folioso, sin clorofila. Los

apéndices ventrales pueden estar reducidos a papilas o cilias (0,1). Pueden diferenciarse en estructuras foliosas, clorofilianas o no (2, 3).

24. Talo (Tallo), forma de los apéndices ventrales: (0) agudo; (1) ápice bífido, cordado; (2) ápice bífido, redondeado; (3) entero o casi no bífido; (4) lanceolado (base amplia, ápice angosto). Un apéndice agudo difiere de uno lanceolado en que su parte más ancha usualmente implica pocas células de ancho. Los apéndices bífidos pueden ser redondeados o cordados (2, 3).
25. Rizoides, tipo de desarrollo: (0) ausente; (1) unicelular, lisos; (2) unicelular, dimórficos. Dos tipos de rizoides existen en las hepáticas, lisos y verrugosos. Ambos tipos pueden estar presentes en la misma especie (2) o sólo una (1).
26. Rizoides, tipos de rizoides verrugosos a lo largo del talo: (0) rizoides verrugosos simples; (1) rizoides verrugosos altamente desarrollados (rizoides sinuosos, sin unión papilar); (2) tubérculos altamente desarrollados (con "unión papilar"); (3) ninguno. En general, las Marchantiales llevan un tipo de rizoides tuberculado simple (e.g. Aytoniaceae o Cleveaceae; 1). Sin embargo, papilas (tubérculos) de mayor tamaño se pueden desarrollar en rizoides de morfología distinta (de recorrido tortuoso). En este caso, las papilas pueden estar unidas por medio de engrosamientos internos (unión papilar; e.g. en Marchantiaceae, 2).
27. Rizoides verrugosos, forma de las verrugas: (0) romo a agudo; (1) romo a ramificado; (2) en forma de gancho; (3) aguzado; (4) romo; (5) ninguna.
28. Rizoides verrugosos, orientación: (0) ninguno; (1) paralelo a la superficie del talo; (2) en ángulo recto. Los rizoides comúnmente asociados al movimiento

de agua están orientados paralelamente al talo. Si tales rizoides eran verrugosos, la especie es considerada como 1.

29. Rizoides verrugosos, distribución a lo largo de la planta adulta: (0) ninguna; (1) ventral o aleatoriamente; (2) en zonas. Los rizoides verrugosos pueden estar presentes estrictamente sobre la línea media ventral del talo (1) o ubicarse en órganos y excrecencias específicas (e.g. receptáculos, carpocéfalos, 2).
30. Rizoides verrugosos, desarrollo vinculado a la segregación organográfica: (0) iguales; (1) segregados, los rizoides verrugosos de los carpocéfalos más desarrollados; (2) ninguno. Si están segregados, entonces los rizoides pueden estar desarrollados diferencialmente en distintos órganos.
31. Rizoides, pared de los rizoides paralelos/perpendiculares: (0) iguales; (1) rizoides paralelos más gruesos. Independientemente de la presencia de tubérculos, los rizoides paralelos pueden desarrollar paredes más gruesas (1). Esto, esta potencialmente ligado al movimiento de agua.
32. Cuerpos oleíferos: (0) ausente; (1) muchas, en todas las células; (2) uno, en todas las células; (3) en células idioblásticas.
33. Células conductoras de fotosintatos: (0) ausente; (1) parénquima especializado.
34. Embrión, tipo de desarrollo: (0) filamentoso; (1) octante; (2) nuclear libre. En la embriogénesis temprana, las células pueden disponerse en filamentos (0) o en cuadrantes (1). En pocas ocasiones, el núcleo (y el contenido citoplasmático) se divide sin una división de la célula (citocinesis). Entonces, el embrión se observa como un conjunto de núcleos en la misma célula (2).

35. Embrión, célula apical: (0) ausente; (1) presente.
36. Embrión, forma del pie: (0) pequeño, bulboso; (1) cónico; (2) con collar, en forma de copa; (3) irregular, con empalizada; (4) irregular, sin capa empalizada; (5) ausente.
37. Célula de transferencia, gametofito: (0) ausente; (1) presente. Las células de transferencia se observan como células con paredes digitadas en dirección al gametofito.
38. Célula de transferencia, esporofito: (0) ausente; (1) presente. Semejante al carácter anterior pero las proyecciones se extienden en el sentido opuesto.
39. Embrión, desarrollo de la seta: (0) ausente; (1) meristemático; (2) sincrónica, con elongación; (3) sincrónica, sin elongación. Las regiones meristemáticas, que se dividen activamente en nuevas células, son comunes en musgos y antocerotes. En hepáticas, la elongación de la seta se produce por crecimiento de las células de la misma (sin producción de nuevas células). En este caso, la elongación puede ser significativa (2) o apenas perceptible (3).
40. Embrión, organización celular de la seta: (0) no articulada; (1) articulada. Las células de la seta comúnmente organizadas en filas bien definidas son consideradas como articuladas.
41. Esporofito, hidroides en el esporofito: (0) presente; (1) ausente.
42. Esporofito, leptoides en el esporofito: (0) presente; (1) ausente.
43. Esporofito, patrón crucial de la seta: (0) ausente; (1) presente. Referido al ordenamiento interno de las células en forma de cruz.
44. Esporofito, desarrollo esporangial: (0) determinado; (1) no determinado.

45. Esporofito, pared capsular: (0) uni-estratificada; (1) bi-estratificada; (2) multi-estratificada. La estratificación neta de la capsula fue observada a la altura media de la misma.
46. Esporofito, dehiscencia capsular: (0) irregular; (1) a lo largo de una sutura; (2) en dos valvas; (3) en cuatro valvas; (4) apicalmente con un opérculo; (5) cleistocárpica. Ya que los esporofitos reducidos no tienen un mecanismo de dehiscencia propiamente dicho, las capsulas usualmente se desintegran antes de la liberación de esporas. Las mismas fueron consideradas cleistocárpicas, a diferencia de Crandall-Stotler & Stotler (2000).
47. Esporofito, estomas: (0) ausentes; (1) presentes.
48. Esporofito, columela: (0) ausente; (1) presente.
49. Esporofito, eláteres: (0) ausente; (1) presente, unicelular.
50. Esporofito, bandas de engrosamientos en eláteres: (0) ausente; (1) presente.
51. Esporofito, elaterióforo: (0) ausente; (1) presente, basal; (2) presente, apical. La disposición de los elaterióforos puede variar sobre la valva.
52. Esporofito, capa de perina en esporas: (0) ausente; (1) presente.
53. Esporofito, relación espora:elater: (0) 4:1 (sin división); (1) > 4:1 (división del esporocisto); (2) < 4:1 (división del elaterocisto).
54. Esporofito, célula madre lobada de la espora: (0) ausente; (1) presente.
55. Esporofito, tubo de germinación de la espora: (0) ausente; (1) presente.
56. Esporofito, esporas polarizadas: (0) no; (1) si. Las esporas de las hepáticas talosas complejas usualmente presentan esporas polarizadas; i.e. se diferencian caras proximales y distales. La cara proximal suele llevar una

cicatriz trilete producto de su ontogenia. Por el contrario, la cara distal no suele desarrollar marcas distintivas.

57. Esporofito, geminación de las esporas: (0) exospórica; (1) endospórica. Las esporas pueden germinar sin provocar ruptura de la pared (1): condición poco frecuente en condiciones favorables
58. Esporofito, morfología de la cara distal de la espora: (0) verruculado; (1) baculado; (2) areoaldo, muros mal definidos (retículo abierto); (3) areolado, muros bien definidos (retículo cerrado); (4) semejante a domos.
59. Esporofito, morfología de la cara proximal: (0) como en la cara distal; (1) difiere de la cara proximal.
60. Esporofito, cíngulo ecuatorial de la espora: (0) ausente; (1) suavemente desarrollado; (2) altamente desarrollado. Un cíngulo es una proyección que se prolonga todo a lo largo de la región ecuatorial de la espora y separa la cara distal de la proximal. Un cíngulo puede observarse como una proyección pequeña prácticamente desprovista de ornamentación (1) o conspicua y llevando paredes ornamentadas (2).
61. Esporofito, zona ecuatorial en la espora: (0) no desarrollado; (1) distalmente presente. De manera opuesta al cíngulo, una “zona” es una depresión (ornamentación negativa) en la región ecuatorial.
62. Esporofito, ornamentación de base de la cara distal de la espora: (0) ninguna (lisa); (1) proyecciones redondeadas (verrugas, etc.); (2) proyecciones agudas (espinas, báculos, etc.); (3) retículo. La ornamentación de base implica menos capas de pared que aquellas relacionadas a la morfología de la espora propiamente dicha. Normalmente, se observa como patrones de

ornamentación en las paredes de las estructuras de ornamentación de mayor orden (e.g. espinas en los muros de los retículos).

63. Esporofito, ornamentación de base de la cara proximal de la espora: (0) ninguno (liso); (1) proyecciones redondeadas; (2) retículo.
64. Gemas: (0) ninguno; (1) blástico; (2) conceptáculo cupuliforme; (3) conceptáculo creciente.
65. Protonema: (0) filamentoso, homogéneo; (1) globoso; (2) aplanado, dorsiventral; (3) largo, cilíndrico. Un protonema "filamentoso, homogéneo" se refiere a un filamento sin diferenciación entre "ramas" con distintas funciones.
66. Paráfisis en el perigonio: (0) ausente; (1) presente. Las paráfisis generalmente son delicadas y de menor extensión que los órganos sexuales.
67. Paráfisis en el periquecio: (0) ausente; (1) presente.
68. Simbiosis con Nostoc: (0) ausente; (1) exógenos, en domacios. Los domacios son prolongaciones modificadas del talo que envuelven las colonias de Nostoc
69. Arquegonióforos, número de surcos rizoidíferos: (0) sin arquegonióforos; (1) cero; (2) uno; (3) dos. Los pedicelos de los arquegonióforos pueden llevar surcos dónde se ubican los rizoides (canales rizoidales).
70. Talo, cámaras fotosintéticas: (0) ausente; (1) vestigial; (2) tipo Marchantia; (3) tipo Riccia; (4) tipo Reboulia; (5) pseudo-Reboulia. Hassel de Menéndez (1963) reconoció que muchas especies de Riccia poseen cámaras organizadas de manera semejante a Reboulia pero que son ontogénicamente distintas de ellas. Este tipo pseudo-Reboulia, primariamente se originan como un solo

estrato. Posteriormente en la ontogenia, las cámaras se inclinan hacia atrás resultando en cámaras superpuestas.

71. Talo, poros en el talo: (0) ausente; (1) simple, no elevado; (2) simple, elevado; (3) compuesto. El primer tipo de poro implica sólo una apertura en la entre las células epidérmicas (e.g. *Plagiochasma rupestre*; 1). Sin embargo, algunas especies muestran poros simples marcadamente elevados (e.g. Lunularia; 2).
72. Talo, cavidades mucilaginíferas esquizógenas: (0) ausente; (1) presente. Referido específicamente a las cavidades del tejido parenquimático.
73. Talo, condición sexual: (0) dioico, dimórfico; (1) dioico, monomórfico; (2) monoico.
74. Posición perigonial: (0) dispersos aleatoriamente, dorsales; (1) en brácteas sobre el eje principal; (2) en clústeres acróginos; (3) embebidos en receptáculos sésiles; (4) en ramas especializadas; (5) en clústeres anacróginos; (6) en anteridióforos.
75. Embrión, estructuras de protección (periquecio externo): (0) ausente; (1) escamas semejantes a hojas; (2) brácteas y bractéolas; (3) involucro marchantiode.
76. Embrión, estructuras de protección (periquecio interno): (0) ausente; (1) pseudoperianto; (2) perianto; (3) periginio hueco; (4) involucro marchantiode.
77. Embrión, estructura de protección (caliptra): (0) ausente; (1) caliptra verdadera; (2) caliptra vastigal; (3) vestigial, periginio solido; (4) epigonio.
78. Embrión, estructura de protección (periquecio externo clorofiliano): (0) no clorofiliano; (1) clorofiliano, multi-estratificado; (2) clorofiliano, uni-

estratificado. Este caracter se refiere a la capacidad fotosintética de la cubierta externa protectora. Las cubiertas multi-estratificadas son típicas de los taxa marchantiodes. Envolturas uni-estratificadas son generalmente producidas en hepáticas foliosas.

79. Arquegonióforo, anatomía del pedicelo: (0) ninguna; (1) homogéneo (completamente parenquimático); (2) heterogéneo (con cámaras de aire). Este caracter se observa en sección transversal del pedicelo.
80. Talo, anatomía del receptáculo femenino: (0) no pedicelado; (1) homogéneo (parenquimático); (2) heterogéneo (con cámaras de aire). Este caracter es semejante al 79 pero se refiere estrictamente al receptáculo (la estructura que lleva los arquegonios).
81. Talo, relación poro del receptáculo femenino/poro del pedicelo femenino: (0) ninguna; (1) simple/simple; (2) simple/compuesto; (3) compuesto/compuesto. Tanto el pedicelo como los receptáculos pueden desarrollar poros cuyas estructuras pueden variar. Ambos tipos de poros pueden observarse en sección transversal.
82. Talo, anatomía del pedicelo masculino: (0) no pedicelado; (1) homogéneo (parenquimático); (2) heterogéneo (con cámaras de aire).
83. Esporofito, engrosamientos internos de la cápsula: (0) ninguno; (1) semi-anular; (2) anular. Los engrosamientos internos de las células de la capsula fueron observadas en la mitad de la extensión de la misma.
84. Talo, forma de los apéndices de las escamas: (0) ninguna; (1) filiforme (menos de tres células de ancho); (2) algo triangular; (3) algo ovado u obtuso; (4)

reniforme; (5) orbicular. Las escamas generalmente llevan apéndices, los cuales pueden diferir entre géneros o especies.

85. Talo, número de apéndices en escamas: (0) sin escamas; (1) cero; (2) una; (3) más de una. El número de apéndices por escama también es variable entre taxa.
86. Talo, márgenes de las escamas medias: (0) sin escamas; (1) entero; (2) crenado; (3) serrulado. Las células de las escamas medias pueden variar en forma. Así, resultando en distintos tipos de márgenes.
87. Talo, márgenes de los apéndices de las escamas: (0) sin apéndices; (1) entero; (2) crenado; (3) serrulado. Semejante al caracter 87 pero referido al apéndice.
88. Talo, constricción basal del apéndice: (0) sin escamas; (1) sin apéndice; (2) sin constricción; (3) constreñido. El punto de unión entre escamas y apéndices puede mostrar una constricción o no.
89. Talo, forma de las células del apéndice: (0) sin escamas; (1) sin apéndices; (2) algo globoso; (3) elongado rectangular; (4) hexagonal/pentagonal. Las células de los apéndices fueron observadas en el medio del apéndice.
90. Esporofito, forma de la capsula: (0) cilíndrica; (1) elipsoidal; (2) globosa.
91. Esporofito, engrosamientos externos de la capsula: (0) ausente; (1) presente. En el ápice de las capsulas, capas adicionales se suelen desarrollar y mostrar engrosamientos distintos de aquellos de las restantes células (Hassel de Menéndez, 1963).
92. Talo, posición del involucro marchantiode: (0) dorsal, respecto al talo; (1) ventral, respecto al talo; (2) sin involucro marchantiode. Los involucros

pueden estar localizados dorsalmente (e.g. Oxymitra; 0) o ventralmente (e.g. Targionia; 1) respecto al talo. Monoclea lleva involucros en el ápice; este género fue scoreado como polimorfismo.

93. Talo, tolerancia a la desecación: (0) no; (1) si.
94. Talo, límite de los receptáculos masculinos: (0) sin límite; (1) limitado por escamas; (2) limitado por membranas. Los anteridios pueden estar rodeados por escamas o membranas.
95. Talo, elongación del pedicelo del arquegonióforo: (0) pedicelo ausente o reducido; (1) luego de la fertilización, antes de la maduración de la espora; (2) luego de la fertilización, con la maduración de la espora; (3) antes de la fertilización.
96. Talo, número cromosómico: (0) múltiplo de 9; (1) múltiplo de 8; (2) múltiplo de 5.
97. Embrión, ontogenia: (0) pie y seta de la célula hipobasal; (1) pie de la célula hipobasal y esporangio de la epibasal; (2) la totalidad del esporangio. En general, el pie y la seta del esporofito deriva de la célula hipobasal (0). Sin embargo, la seta y la capsula (esporangio) puede diferenciarse de la epibasal. El esporofito en su totalidad puede derivarse de la única célula fertilizada (2).
98. Talo, presencia de tubérculos asexuales: (0) ausente; (1) presente, apicalmente; (2) presente, no apicalmente.
99. Espermátida, apertura del spline: (0) tres túbulos o más; (1) un túbulo, excepcionalmente dos. El spline de las espermátidas exhibe una apertura como consecuencia del acortamiento de los túbulos.

100. Espermátida, orientación del ahusamiento del LS: (0) izquierda; (1) derecha. El spline usualmente se aguza hacia la derecha o izquierda (en vista dorsal, sentido antero-posterior) como consecuencia del acortamiento de los túbulos.

101. Espermátida, dimorfismo de los cuerpos basales: (0) no; (1) si. Los cuerpos basales son estructuralmente diferentes entre la mayoría de las Marchantiidae y las restantes hepáticas.

102. Espermátida, amplitud del spline: (0) 30 o menos; (1) más de 50. La amplitud del spline varía entre las hepáticas. Generalmente, Haplomitriopsida muestra un spline de mayor amplitud.

103. Espermátida, enrollamiento del spline: (0) casi no enrollado; (1) enrollado suavemente (un giro); (2) enrollado pronunciadamente (3 giros o más). El spline se enrolla proximalmente, siguiendo la curvatura de la espermátida.

104. Espermátida, grado de solapamiento de los cuerpos basales: (0) altamente superpuestos, casi totalmente superpuestos; (1) considerablemente superpuestos, casi la mitad; (2) casi no superpuestos, menos de la mitad. La superposición de los cuerpos basales hace referencia al escalonamiento a lo largo del eje antero-posterior. El solapamiento se observa en vista superficial.

105. Espermátida, spline asociado con LS: (0) si; (1) no. El spline puede estar desacoplado del "Layered Strip" (LS) o no.

106. Espermátida, presencia de perforación: (0) no; (1) si. Una perforación o depresión esta típicamente asociado a la apertura del spline en los taxa marchantiodes.

107. Espermátida, extensión del AM a la madurez: (0) extendido; (1) no extendido. La mitocondria tiende a extender su extremo anterior durante la maduración de la espermátida.

108. Espermátida, geometría del spline: (0) más ancho en la parte anterior; (1) más ancho en la parte posterior. Se pueden adicionar anteriormente túbulos a la región derecha del spline. Esto es típico de Haplomitriopsida.

109. Espermátida, posición de los ABBs: (0) hacia la izquierda; (1) hacia la derecha. El cuerpo basal anterior (ABB) puede estar localizado hacia la izquierda o hacia la derecha con respecto al eje sagital del spline.

110. Espermátida, largo LS/ABB: (0) menos de 1.5; (1) 1.5> x <3.0; (2) más de 3.5. La relación entre el largo del LS y el ABB medido en superficie.

111. Desarrollo del anteridio, divisiones oblicuas de la célula distal: (0) dos, oblicuamente; (1) una, oblicuamente. Durante el desarrollo del anteridio, en la etapa filamentosa, la célula distal genera la inicial androgonial y la de las células de la pared (jacket cells). Antes de producir la inicial androgonial, la célula distal sufre divisiones mitóticas. Éstas pueden ser dos (0) o una (1) división diagonal.

112. Desarrollo del anteridio, número de células del estadio filamentoso: (0) 4; (1) 5> x <7; (2) menos de 4. En la etapa filamentosa, cada hilera del filamento puede estar compuesta por numerosas células. Típicamente, Haplomitriopsida tienen menos de 4 células en cada hilera (2) mientras que los otros grupos son más variables.

113. Desarrollo del anteridio, origen temporal del pedicelo bi-seriado: (0) nunca; (1) temprano, luego de la diferenciación de la célula basal; (2) tardío,

luego o simultáneamente a la diferenciación de células androgoniales. En la etapa filamentosa, el pedicelo puede sufrir divisiones verticales de manera que deviene en un pedicelo bi-seriado. Estas divisiones pueden ocurrir en distintos momentos de la ontogenia.

114. Anteridio, anatomía del pedicelo: (0) uni-seriado; (1) bi-seriado; (2) 4 o más. A la madurez (luego del establecimiento de las células androgoniales y las de la envoltura), el pedicelo puede sufrir divisiones adicionales. Estas divisiones pueden producir un pedicelo multi-seriado (hasta 8 en las hepáticas foliosas).

115. Origen anteridial: (0) epidérmico; (1) no epidérmico. Los anteridios son originados de células superficiales en hepáticas mientras que en Anthocerotophyta se originan de una célula subepidérmica. Sin embargo, en Takakia el origen anteridial no es conocido. Por ello, ambos estados fueron considerados en este dataset. Takakia fue scoreado como ambiguo.

116. Célula apical en el anteridio: (0) ausente; (1) presente.

117. Desarrollo del anteridio, anteridios jóvenes (células androgoniales): (0) cuatro células; (1) dos células (?) una célula. Luego que la célula distal sufra divisiones transversales [aproximadamente en el estadio IV según Schuster (1984)], múltiples iniciales androgoniales pueden ser producidas. En Marchantiidae, 4 células androgoniales son típicamente producidas.

118. Anteridios, células de la envoltura: (0) irregular, isodiamétrico; (1) en fila, elongadas. Las células de la pared anteridial pueden estar organizadas de manera regular en filas o irregular y ser isodiamétricas.

119. Arquegonios, desarrollo temprano de la célula distal: (0) axial expuesta; (1) axial no expuesta. Aproximadamente en el estadio III de la ontogenia arquegonial, la célula distal sufre divisiones transversales. Las nuevas células pueden cubrir la célula madre de la ovocélula (0) o no (1).

120. Arquegonios, divisiones tempranas de las células de la pared: (0) divisiones en dos de las tres células; (1) divisiones en las tres células. Las tres células iniciales de la pared pueden sufrir divisiones sucesivas (dando lugar a un cuello de seis células), o sólo dos de ellas.

121. Posición periquecial: (0) aleatoriamente dispuestos, dorsales; (1) anacróginos, en clústeres; (2) acróginos en el eje principal; (3) acróginos en ramas cortas; (4) en arquegonióforos. El desarrollo del arquegonio puede implicar la pérdida de las funciones de la célula apical (acróginos) o no (anacróginos). En el primer caso, los arquegonios se pueden producir en el eje principal (2) o en pequeñas ramas (3). Si son anacróginos, los arquegonios se pueden disponer en receptáculos sésiles (1) o ramas especializadas (4).

122. Número de arquegonios por inflorescencia: (0) uno; (1) más de uno.

123. Arquegonios, células del cuello (CT): (0) filas de cuatro células; (1) filas de cinco células; (2) filas de seis células.

124. Talo-Tallo, desarrollo de la cara ventral de la célula apical: (0) cara ventral amplia; (1) cara ventral delgada.

125. Rizoides, pigmentación: (0) ausente; (1) presente.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Las hepáticas talosas complejas han sido foco de numerosos estudios morfo-anatómicos a lo largo del último siglo (Schuster 1984b; Schuster 1984a; Bischler & Jovet-Ast 1981; Bischler 1998). El estudio detallado de la anatomía de hepáticas generalmente se basó en pocos ejemplares (Bischler, 1981). Posteriormente a los trabajos de Schuster (1984b; Schuster 1984a) y Crandall-Stotler (Crandall-Stotler 1981; Crandall-Stotler 1986), Bischler (1998) llevó a cabo el estudio morfo-anatómico más exhaustivo del grupo en términos de taxones y caracteres observados. Esto condujo al primer estudio filogenético de las hepáticas talosas mediante la inclusión de caracteres morfológicos (Bischler, 1998). Bischler (1998) documentó que gran parte de los taxa estudiados eran poco variables con respecto a los caracteres esporofíticos. Del total de 12 caracteres esporofíticos observados por Bischler (1998), sólo uno (*ornamentación de la cara distal de la espora*) fue variable incluso entre ejemplares de la misma especie. Contrariamente, los caracteres gametofíticos mostraron mayor variación entre los géneros. Cuatro caracteres mostraron polimorfismos entre poblaciones de la misma especie; ninguno de los 21 rasgos gametofíticos empleados para la filogenia devolvieron índices de consistencia (CI) y retención (RI) mayores a 0,5. Este patrón fue apoyado por los datos de Crandall-Stotler & Stotler (2000), quienes observaron, además, un número importante de entradas faltantes en los caracteres esporofíticos en su filogenia a nivel de phylum.

En comparación con los datos compilados por Bischler (1998) y Crandall-Stotler & Stotler (2000), el presente estudio llevó a la confección de una matriz de datos morfológicos

con un gran volumen de datos. Los caracteres asociados al gametofito mostraron menor variabilidad que la reportada por los trabajos anteriores. Adicionalmente, la proporción de datos faltantes fue significativamente menor (*ver capítulo II*). Aunque los caracteres esporofíticos fueron ampliamente considerados como rasgos estables entre las hepáticas talosas, fueron escasamente empleados para la delimitación taxonómica. Más aún, dada la reducción de la fase esporofítica en comparación con otros grupos de briófitos, los caracteres del mismo fueron considerados informativos sólo a nivel de clase.

En conjunto con los datos obtenidos de estudios morfológicos previos (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000), los caracteres morfológicos descritos proveen información potencialmente útil para la delimitación de grupos taxonómicos en distintos niveles. A fin de poner a prueba el valor diagnóstico de los caracteres observados, se lleva a cabo un análisis filogenético combinando la totalidad de la evidencia molecular y morfológica obtenida hasta el momento para este grupo de plantas (*capítulo II*).

REFERENCIAS –

Anderson, L., 1954. Hoyer's Solution as a Rapid Permanent Mounting Medium for Bryophytes. *The Bryologist*, 57(3), pp.242–244.

Bischler, H. et al., 2005. Marchantiidae. *Flora Neotropica*, 97, pp.1–262.

Bischler, H., 1998. Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca*, 51, pp.1–201.

Bischler, H., Boisselier-Dubayle, M. & Pant, G., 1994. On Aitchisoniella Kash.(Marchantiales). *Cryptogamie. Bryologie*, 15(2), pp.103–110.

Bischler, H. & Jovet-Ast, S., 1981. The biological significance of morphological characters in Marchantiales (Hepaticae). *The Bryologist*, 84(2), pp.208–215.

Borovichev, E., Konstantinova, N. & Andrejeva, E., 2012. The genus Sauteria nees (Cleveaceae, Marchantiophyta) in Russia. *Arctoa*, 21, pp.181–188.

Ceschin, S. et al., 2012. Aquatic bryophytes as ecological indicators of the water quality status in the Tiber River basin (Italy). *Ecological indicators*, 14(1), pp.74–81.

Cox, C. et al., 2014. Conflicting phylogenies for early land plants are caused by composition biases among synonymous substitutions. *Systematic Biology*, 63(2), pp.272–279.

Crandall-Stotler, B., 1986. Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contraindications of monophyly. *Journal of Bryology*, 14(1), pp.1–23.

Crandall-Stotler, B., 1980. Morphogenetic Designs and a Theory of Bryophyte Origins and Divergence. *BioScience*, 30(9), pp.580–585.

Crandall-Stotler, B., 1981. Morphology/anatomy of Hepaticae and Anthocerotae. In W. Schultze-Motel, ed. *Advance in Bryology I*. Vaduz: J. Cramer, pp. 315–398.

Crandall-Stotler, B., Forrest, L. & Stotler, R., 2005. Evolutionary trends in the simple thalloid liverworts (Marchantiophyta, Jungermanniopsida subclass Metzgeriidae). *Taxon*, 54(2), pp.299–316.

Crandall-Stotler, B. & Stotler, R., 2000. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In A. Shaw & B. Goffinet, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–70.

Crandall-Stotler, B., Stotler, R. & Long, D., 2009. Phylogeny and Classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany*, 66(1), p.155.

Duckett, J., Ligrone, R. & Renzaglia, K., 2014. Pegged and smooth rhizoids in complex thalloid liverworts (Marchantiopsida): structure, function and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 174, pp.68–92.

Duckett, J. & Renzaglia, K., 1993. The reproductive biology of the liverwort Blasia pusilla L . , 17, pp.541–552.

Elumeeva, T. et al., 2011. The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), pp.152–164.

Evans, A., 1920. *The North American species of Asterella*,

Forrest, L. et al., 2015. On Monocarpus (Monocarpaceae, Marchantiopsida), an isolated salt-pan complex thalloid liverwort. *Australian Systematic*, 28(3), pp.137–144.

Forrest, L. et al., 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analyses. *The Bryologist*, 109(3), pp.303–334.

Frego, K., 1996. Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany*, 74(12), pp.1937–1942.

Frey, W., Stech, M. & Fischer, E., 2009. *Bryophytes and seedless vascular plants* 13th ed. W. Frey, ed., Stuttgart: Borntraeger.

Giovani, C. et al., 1994. Bryophytes as indicators of radiocesium deposition in northeastern Italy. *Science of the total*, 157, pp.35–43.

Gradstein, S., Churchill, S. & Salazar-Allen, N., 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden Volume*, 86, pp.1–557.

Grassi, H.., 1976. Notas de clase Bryophyta. II. Parte especial. *Tucuman Miscelanea*, 55, p.1–320.

Grolle, R., 1983. Nomina generica Hepaticarum; references, types and synonymies. *Acta Botanica Fennica*, 121, pp.1–62.

Grubb, P., 1970. Observations on the structure and Biology of Haplomitrium and Takakia, hepatics with roots. *New Phytologist*, 69, pp.303–326.

Hässel de Menéndez, G., 1963. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana*, 7, pp.1–297.

Haupt, A., 1920. Life History of Fossombronia cristula. *Botanical Gazette*, 69(4), pp.318–331.

Haynes, C., 1910. Sphaerocarpos hians sp. nov., with a revision of the genus a illustrations of the species. *Torrey Botanical Society*, 37(5), pp.215–230.

He-Nygrén, X. et al., 2006. Illuminating the evolutionary history of liverworts (Marchantiophyta)—towards a natural classification. *Cladistics*, 22(1), pp.1–31.

Jovet-Ast, S., 1986. Les Riccia de la région Méditerranéenne. Cryptogamie, BryologieLichénologie. *Cryptogamie, Bryologie*, 7, pp.287–431.

Karol, K., McCourt, R. & Cimino, M., 2001. The closest living relatives of land plants. *Science*, 294(5550), pp.2351–2353.

Kashyap, S., 1914a. Morphological and Biological Notes on New and Little-Known West-Himalayan Liverworts. II. *New Phytologist*, 13(9), pp.308–323.

Kashyap, S., 1914b. Morphological and biological notes on new and little known west-himalatyan liverworts. I. *New Phytologist*, 13(6–7), pp.206–226.

Kashyap, S., 1915. Morphological and biological notes on new and little kwon west-himalayan liverworts. III. *New Phytologist*, 14(1), pp.1–18.

Kenrick, P. & Crane, P., 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389(6646), pp.33–39.

Kuwahara, Y., 1986. The Metzgeriaceae of the Neotropics. *Bryophytorum Bibliotheca*, 28, pp.1–254.

Lewis, L., Mishler, B. & Vilgalys, R., 1997. Phylogenetic relationships of the liverworts (Hepaticae), a basal embryophyte lineage, inferred from nucleotide sequence data of the chloroplast GenerbcL. *Molecular phylogenetics and evolution*, 7(3), pp.377–393.

Little, E., 1936. The liverworts of Oklahoma. *The Bryologist*, 39(2), pp.25–34.

Liu, Y. et al., 2014. Mitochondrial Phylogenomics of Early Land Plants : Mitigating the Effects of Saturation , Compositional Heterogeneity , and Codon-Usage Bias. *Systematic Biology*, 63(6), pp.862–878.

Long, D., 2006. New higher taxa of complex thalloid liverworts (Marchantiophyta–Marchantiopsida). *Edinburgh Journal of Botany*, 63(2–3), pp.257–262.

Long, D. & Crandall-Stotler, B., 2016. Taxonomic changes in Cleveaceae (Marchantiidae, Marchantiophyta)—a correction. *Phytotaxa*, 273(4), pp.299–300.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016a. Taxonomic changes in Marchantiaceae, Corsiniaceae and Cleveaceae (Marchantiidae, Marchantiophyta). *Phytotaxa*, 252(1), pp.77–80.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016b. The genus Aitchisoniella Kashyap (Marchantiopsida, Cleveaceae) new to China, and its taxonomic placement. *Journal of Bryology*, 38(4), pp.308–311.

Magill, R. et al., 1990. *Glossarium Polyglottum Bryologiae* R. Magill, ed., St. Louis:

Missouri Botanical Garden.

Matzek, V. & Vitousek, P., 2003. Nitrogen fixation in bryophytes, lichens, and decaying wood along a soil-age gradient in Hawaiian montane rain forest. *Biotropica*, 35(1), pp.12–19.

Mishler, B. et al., 1994. Phylogenetic relationships of the "'green algae'" and '"bryophytes." *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 81(3), pp.451–483.

Mishler, B., 1988. Reproductive ecology of bryophytes. In J. Lovett-Doust & L. Lovett-Doust, eds. *Plant reproductive ecology*. University of Windsor: Oxford University Press, pp. 285–306.

Mishler, B. & Churchill, S., 1984. A cladistic approach to the phylogeny of the "bryophytes." *Brittonia*, 36(4), pp.406–424.

Montagne, J., 1852. Note sur le genre Riella et description d'une espèce nouvelle R. reuteri. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 3(18), pp.11–13.

Nickrent, D. et al., 2000. Multigene Phylogeny of Land Plants with Special Reference to Bryophytes and the Earliest Land Plants. *Molecular Biology and Evolution*, 17(12), pp.1885–1895.

Qiu, Y. et al., 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(42), pp.15511–15516.

Qiu, Y. et al., 1998. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants. *Nature*, 394(1996), pp.671–674.

Qiu, Y. & Lee, J., 2000. Transition to a land flora: a molecular phylogenetic perspective. *Journal of Phycology*, 36(5), pp.799–802.

Qiu, Y. & Palmer, J., 1999. Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes. *Trends in plant Science*, 4(1), pp.26–30.

Renzaglia, K., 1982. *A comparative developmental investigation of the gametophyte generation in the Metzgeriales (Hepatophyta)*, J. Cramer.

Renzaglia, K. et al., 2007. Bryophyte phylogeny : Advancing the molecular and morphological frontiers. *The Bryologist*, 110(2), pp.179–213.

Renzaglia, K. & Duckett, J., 1991. Towards an understanding of the differences between the blepharoplasts of mosses and liverworts, and comparisons with hornworts, biflagellate lycopods and. *New Phytologist*, 117, pp.187–208.

Rixen, C. & Mulder, C., 2005. Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia*, 146(2), pp.287–299.

Rubasinghe, S., 2011. *Phylogeny and taxonomy of the complex thalloid liverwort family Cleveaceae Cavers*. University of Edinburgh.

Rydgren, K., Økland, R. & Hestmark, G., 2004. Disturbance severity and community resilience in a boreal forest. *Ecology*, 85(7), pp.1906–1915.

Schuster, R., 1984a. Comparative anatomy and morphology of the Hepaticae. In R. Schuster, ed. *New manual of bryology 2*. Nichinan, Japan: Hattori Botanical Laboratory, pp. 760–891.

Schuster, R., 1984b. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. In R. Schuster, ed. *New Manual of Bryology 2*. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp. 892–1070.

Schuster, R., 1969. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America, East of the Hundredth Meridian. Vol 2.*, New York: Columbia University Press.

Schuster, R., 1984c. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, East of the Hundredth Meridian. Vol 5. *Chicago: Field Museum of Natural History*, 5.

Schuster, R., 1992. The oil-bodies of the Hepaticae. I. Introduction. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 72, pp.151–162.

Schuster, R. & Scott, G., 1969. Study of the family Treubiaceae (Hepaticae; Metzgeriales). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory Hattori*.

Sharp, A., 1939. Taxonomic and ecological studies of eastern Tennessee bryophytes. *American Midland Naturalist*, 21(2), pp.267–354.

Singh, S., 2014. An appraisal of genus Riccia in India with a note on diversity and distribution of species. *The International Journal of Sustainable Water and Environmental Systems*, 6, pp.35–43.

Söderström, L. et al., 2016. World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*, 59, pp.1–828.

Underwood, L., 1894. Notes on our Hepaticae. II. The genus Riccia. *Botanical Gazette*, 19(7), pp.273–278.

Villarreal, J. et al., 2016. Divergence times and the evolution of morphological complexity in an early land plant lineage (Marchantiopsida) with a slow molecular rate. *New Phytologist*, 209(4), pp.1734–1746.

Wellman, C., Osterloff, P. & Mohiuddin, U., 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature*, 425(6955), pp.282–285.

Wickett, N. et al., 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(45), pp.E4859–E4868.

Wittlake, E., 1954. The hepaticae of Arkansas. I. *The Bryologist*, 57(1), pp.7–18.

CAPÍTULO II -

CAPÍTULO II - ANÁLISIS FILOGENÉTICO COMBINADO DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (MARCHANTIOPHYTA): HACIA UNA CLASIFICACIÓN CON DIAGNOSIS ROBUSTA

Resumen –

El análisis filogenético más exhaustivo hasta el momento es llevado a cabo en base a la evaluación conjunta de un dataset morfológico detallado y evidencia molecular. El set de datos morfológicos comprende 126 caracteres y 56 especies. El muestreo taxonómico incluye 35 especies de ingroup, la totalidad de los géneros de la subclase, y 21 especies en el outgroup. Éstas últimas incluyen dos especies de la subclase Blasiidae (Marchantiopsida), 15 especies de Jungermanniopsida (la totalidad de las subclases), y los tres géneros de Haplomitriopsida. *Takakia ceratophylla* (Bryophyta) es empleado para enraizar los árboles obtenidos. El muestreo de caracteres consiste en 92 rasgos derivados de la fase gametofítica y 34 de la fase esporofítica. Además, se incluyen diez caracteres continuos por primera vez en un a filogenia del grupo. El dataset molecular consiste en 11 marcadores moleculares, obtenidos mayoritariamente de GenBank, pertenecientes a tres regiones distintas: tres genes mitocondriales (*nad1, nad5, rps3*), siete regiones cloroplastídicas (*atpB, psbT-psbH, rbcL, ITS, rpoC1, rps4, psbA*), y un gen nuclear (*26S*). Las búsquedas se llevaron a cabo bajo pesos implicados extendidos, pesando en base a la homoplasia promedio de cada bloque. Adicionalmente, la estabilidad de los clados fue evaluada mediante la exploración de tres esquemas de pesado (pesos implicados corregido por entradas faltantes, pesos implicados estándar y pesos iguales) en tres datasets distintos (moléculas, morfología y combinado). La

contribución a la información morfológica proveniente de distintas fases ontogenéticas fue evaluada en base al número de nodos recuperados y diagnosis de cada grupo. Los resultados obtenidos concuerdan con gran parte de las hipótesis obtenidas previamente, aunque ponen en duda grupos propuestos recientemente, especialmente a nivel de familia e inter-familia. Del mismo modo, el análisis combinado muestra que, mediante la combinación de distintos tipos de datos, se pueden alcanzar mejoras taxonómicas referidas a la delimitación de grupos y la calidad de diagnosis. La mayor parte de los nodos escasamente apoyados en estudios anteriores fueron mejorados por la adición de información morfológica. La presunción que los datos morfológicos pueden concluir en agrupaciones espurias o de baja calidad es rechazada. Las tendencias de evolución morfológica previas son reevaluadas a la luz de los nuevos resultados obtenidos.

INTRODUCCIÓN: ESTATUS FILOGENÉTICO DE MARCHANTIIDAE Y LAS CLASIFICACIONES BASADAS EN EL PRINCIPIO DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Según el concepto actual de Marchantiidae (Crandall-Stotler et al. 2009), las hepáticas talosas son caracterizadas por una combinación de caracteres plesiomórficos e innovaciones. Muchas de estas características morfológicas, tal como el ciclo de vida haplo-diplóntico y ausencia de tejido vascular, están ampliamente distribuidos entre las briófitas. Por otro lado, ramas fértiles modificadas (gametangióforos), cámaras aéreas

internas y rizoides tuberculados son rasgos exclusivos de este grupo de organismos (Schuster 1984b; Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000).

Las primeras clasificaciones de Marchantiidae, basadas en el principio de la sistemática filogenética, se sustentaron en evidencia morfológica. Sin embargo, las clasificaciones subsiguientes se fundaron exclusivamente en datos moleculares. La filogenia morfológica más exhaustiva del grupo (Bischler 1998) permitió discriminar un grupo basal compuesto por Ricciaceae + Oxymitraceae (Ricciineae) y otro derivado compuesto por Corsiineae +Targioniineae + Marchantiineae. Uno de los pocos análisis combinados fue publicado por Boisselier-Dubayle et al. (2002) e incluyó 27 sobre 35 géneros de la subclase. Los árboles combinados obtenidos en dicho estudio difirieron marcadamente de los árboles morfológicos de Bischler (1998). Análisis moleculares posteriores concordaron ampliamente con los resultados obtenidos por Boisselier-Dubayle et al. (2002); excepto en las relaciones entre las familias morfológicamente simples (Wheeler 2000; Crandall-Stotler et al. 2005; Forrest et al. 2006).

Boisselier-Dubayle et al. (2002) analizaron el conflicto entre los datos morfológicos y moleculares, mostrando que ambas fuentes de evidencias resultaban en árboles completamente dispares pero que los valores de apoyo eran mejorados al concatenar los datos. Crandall-Stotler et al. (2005) reportaron un alto grado de homoplasia en los caracteres morfológicos. No obstante, fueron capaces de hallar sinapomorfías para una gran cantidad de nodos. Consecuentemente, muchas diagnosis fueron modificadas y varios caracteres apomórficos fueron hallados como diagnósticos de rangos taxonómicos más elevados a los propuestos previamente (e.g. célula apical lenticular en Meztgeriidae; Crandall-Stotler et al., 2005). En contraste con Boisselier-

Dubayle et al. (2002) y Crandall-Stotler et al. (2005), He-Nygrén et al. (2006) no realizaron un análisis exhaustivo del conflicto entre distintos tipos de caracteres. Aun así, ellos llevaron a cabo el análisis combinado más extenso en lo referido a inclusión de caracteres morfológicos. Además, los resultados obtenidos por He-Nygrén et al. (2006) no mostraron variabilidad significativa al uso de distintos criterios de optimalidad. Aunque el estudio de He-Nygrén et al. (2006) fue el primer intento en alcanzar una clasificación con una diagnosis confiable, el muestreo taxonómico de la subclase Marchantiidae no fue representativo del grupo (13 géneros incluidos; 37% de los géneros aceptados hasta ese momento).

La clasificación aceptada actualmente (Crandall-Stotler et al. 2009) fue propuesta en base a sucesivos estudios moleculares multi-locus realizados en la última década. En comparación con las clasificaciones basadas en filogenias morfológicas previas, varias categorías taxonómicas fueron omitidas. Adicionalmente, muchos géneros de Marchantiidae fueron transferidos a grupos taxonómicos completamente distintos [e.g. *Monocarpus* (Forrest et al. 2015) o *Neohodgsonia* (Crandall-Stotler et al. 2009)]. Como fue señalado por Crandall-Stotler et al. (2009), hallar rasgos diagnósticos para tales grupos inesperados –desde una perspectiva morfológica- ha representado un verdadero desafío.

A pesar de los avances en el campo de la morfología y anatomía comparada de las Marchantiidae alcanzados durante los últimos años (e.g. Duckett et al. 2014), no hubo intentos por incluir esta información novedosa en análisis filogenéticos. Aunque las recientes filogenias moleculares realizaron un muestreo considerable de marcadores moleculares (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2006), los valores de apoyo persistieron

siendo bajos para varios clados. En este sentido, algunos cambios nomenclaturales han sido propuestos recientemente en base a nodos débilmente apoyados (Long et al. 2016a, b). A raíz del clado constituido por *Exormotheca*, *Stephensoniella* y *Cronisia*, Exormothecaceae fue sinonimizado bajo Corsiniaceae (Long et al. 2016a). Sin embargo, dicho nodo careció de apoyo significativo (*Fig. 2* en Villarreal et al. 2016). Por otro lado, aquellos cambios fundados en grupos con alto apoyo fueron controversiales desde un punto de vista morfológico (Forrest et al., 2015; Long et al., 2016a, b). Incluso si el apoyo promedio a nivel de familia fue relativamente alto en los estudios moleculares recientes, los nodos "profundos" recibieron poco apoyo (Wheeler 2000; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016). Especialmente, un amplio espectro de los nodos inclusivos dentro de Marchantiales, el "crown-group" (Crandall-Stotler et al. 2009), retuvieron valores bajos de Bootstrap y Probabilidad Posterior (Villarreal et al. 2016). En particular, los nodos derivados (Ricciaceae, Oxymitraceae, Monocleaceae, etc.) fueron difíciles de resolver incluso en aproximaciones combinadas (Boisselier-Dubayle et al. 2002). Por lo tanto, con pocas excepciones, resolver las relaciones entre familias persistió como un desafío taxonómico hasta la actualidad (Crandall-Stotler et al. 2009).

ESTRATEGIAS DE VIDA Y FILOGENIA

Las estrategias para superar el estrés ambiental, así como su significado en para la evolución de las briófitas, fue un tema recurrente de interés en estudios previos (Bischler & Jovet-Ast 1981; Hedderson & Longton 1996; Bischler 1998; Longton 1988a). Bischler (1998) definió cuatro grupos diferentes en base a distintitas características morfológicas y ecológicas., postulando una fuerte correspondencia de dichos grupos

con la morfología o la pertenencia taxonómica. Morfologías similares fueron explicadas por ancestralidad común en vez de por presiones ambientales semejantes (Bischler 1998). Con respecto a los musgos (Bryophyta), Longton (1988,b) argumentó que las estrategias de vida básicas involucraban especies perennes mientras que estrategias de vida de tipo efímero eran rasgos derivados. Inversamente, Bischler (1998) consideró a las formas de vida efímeras como ancestrales en las hepáticas. Aunque el mapeo de caracteres ha sido empleado para elucidar el patrón evolutivo de algunos caracteres "tradicionales", la hipótesis de Bischler (1998) acerca de la evolución concertada de caracteres adaptativos no ha sido evaluada. Dado su posición filogenética dentro de las embriófitos y sus peculiaridades morfológicas, Marchantiidae es un taxa crucial para desentrañar la historia evolutiva de las plantas terrestres.

Las modificaciones recientes en las hipótesis filogenéticas de Marchantiidae (Villarreal et al. 2016) implican nuevos escenarios evolutivos así como cambios en las diagnosis de distintos clados dentro del grupo. En el actual trabajo se presentan los resultados del análisis filogenético combinado más extenso realizado hasta el momento – en términos de muestro taxonómico y morfológico. Este estudio permite clarificar problemas previamente irresueltos en nodos específicos, actualizar la diagnosis de los grupos y testear conceptos previos acerca de la evolución morfológica del grupo. Adicionalmente, la contribución y el conflicto relativo entre distintos sets de caracteres morfológicos son evaluados en profundidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTREO TAXONÓMICO Y MORFOLÓGICO

A pesar de los cambios nomenclaturales recientes realizados para algunos taxa, el esquema taxonómico principal seguido a lo largo de este estudio es el propuesto por Crandall-Stotler et al. (2009). Según lo sugerido por Long et al. (2016a, b), el género *Exormotheca* y *Aitchisoniella* son considerados bajo la familia Corsiniaceae y Cleveaceae, respectivamente. Sin embargo, con el propósito de evaluar las sinonimias a nivel de género, los siguientes taxones fueron tratados como unidades independientes: *Stephensoniella* Kayshap y *Exormotheca* y, *Preissia* Corda, *Bucegia* Radian y *Marchantia* L. En la matriz combinada, el ingroup consistió en 37 géneros de Marchantiopsida (35 géneros de Marchantiidae y dos géneros de Blasiidae), lo cual representó la totalidad de los órdenes, familias y géneros de la clase. El outgroup incluyó 15 especies de Jungermanniopsida, con las tres subclases del grupo siendo representadas (Jungermanniidae, Pelliidae y Meztgeriidae). Además, los árboles obtenidos fueron enraizados en *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle (Bryophyta). Cinco especies estuvieron ausentes en la partición morfológica: *Cavicularia* Steph., *Riella* Mont., Apotreubia S. Hatt. & Mizut. (Haplomitriopsida), *Pleurozia* Dumort. y *Pallavicinia* Gray (Jungermanniopsida). Todos los taxones fueron codificados a partir de ejemplares de herbario o colectados, con la excepción de cinco especies: *Athalamia pinguis* Falc., *Austroriella salta* Milne & Cargill, *Geothallus tuberosus* Campb. (Marchantiidae), *Pellia epiphylla* L. Corda y *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. (Jungermanniopsida). En total, la matriz combinada comprendió 56 especies; 20 taxa adicionales respecto al último análisis combinado llevado a cabo para este grupo. Los datos de cada ejemplar se encuentran listados en la Tabla C2 - 1.

Tabla C2 - 1. Taxa incluidos en el análisis filogenético. Vouchers y literatura de apoyo referidos a los taxa de la matriz combinada. Las secuencias nuevas están indicadas en negrita.

Especie	**Localidad: *Voucher***	**Literatura de apoyo**	**Genbank Accession Number: 26S/rbcL/rps4/psbA/ psbT/atpB/rpoC1/cpITS/ nad1/nad5/rps3**
***Aitchisoniellla himalayensis* Kashyap**	India: *Ahmad 346 (PC)*	(Bischler et al., 1994; Long et al., 2016b)	/-/-/-/-/KT793364/-/-/-/-/-
***Aneura pinguis* (L.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 43*		AY608195/AY688744/DQ983852/ AY607921/JF513424/AY507346/-/ AF033631/JF513358/AY688744/-
***Apotreubia nana* (S.Hatt. & Inoue) S.Hatt. & Mizut.**		(Hattori et al. 1966)	DQ460030/AB476552/DQ268983/AY877397/ KJ590878/KJ590840/KT793586/-/ KJ590799/DQ268907/KJ590920
***Asterella tenella* (L.) P.Beauv.**	Mexico: *Ortcutt 1562*	(Wittlake 1954; Sharp 1939; Little	KT793344/KT793556/KT793706/KT793458/ KT793496/KT793374/KT793594/KT793739/ -/KT793799/KT793650

		1936; Evans 1920; Bischler 1998)	
***Athalamia pinguis* Falc.**		(Rubasinghe 2011; Sokhi & Mehra 1973; Bischler 1998; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Crandall-Stotler et al. 2009)	DQ265774/DQ286003/DQ220677/DQ265747/ KJ590880/KJ590842/KT793596/KT793741/ KJ590801/DQ268912/KJ590922
***Austroriella salta* Milne & Cargill**		(Cargill & Milne 2013)	KT356898/KT356969/KT356979/KT356959/ KT793498/KT356898 /KT356990/KT356911/ KT356946/-/-
***Blasia pusilla* L.**	Francia: *Fesolowicz 123; Pierrot 24057; Cuynet*	(Duckett & Renzaglia 1993)	AY688683/AF536232/AY507436/AY507477/ KJ590881/AY507349/-/KT793742/ KJ590802/AY688746/KJ590923

	18486; Poirion s/n; Gardet s/n; Coppey s/n.		
***Bucegia romanica* Radian**	Hungría: *Boros s/n* Poland: *Szweykowski & Chudzinska 1002*		KJ590831/KJ590910/KJ590953/KJ590867/ KJ590882/KJ590843/KT793598/KT793744/ KJ590803/KT793801/KJ590924
***Cavicularia densa* Steph.**			- /DQ268968/DQ268984/AY507479/KJ590883/KJ590 KT356991/ KT356914/KJ590804/DQ268913/KJ590925
Clevea nana (= Athalamia hyalina)	Francia: *Bischler et Leclerc 93614*; *Bonot & Pierrot 604*; *Pierrot,* 3410; *Skrzypczak & Skrzypczak 1226*		DQ265773.1/DQ286002/DQ220676/DQ265746/ KJ590884/KJ590845/KT356992/KT356915/ KJ590805/DQ268911/KJ590926

***Conocephalum conicum* (L.) Dumort.**	Francia: *Bischler et Baudoin 75137, 75175; Jovet-Ast et Bischler 71734, 71738, 71264, 71747, 71882; Castelli s/n; Vicq s/n; Dismier s/n*		KT356888/KT356971/KT356981/KT356961/ KT793502/KT356899/KT356993/KT356916/ KT356948/KT793804/KT793654
***Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb.**	Francia: *Jovet-Ast et Bischler, 71136-7, 71155, 71377, 71343, 71354, 71387, 71422-3, 71454, 71492, 71499, 71545, 74328; Bischler 74058, 74067, 74089, 74106,*	(Bischler et al. 2005; Bischler 1998; Hässel de Menéndez 1963)	KT793348/KT793560/KT793710/KT793462/ KT793506/KT793381/KT793604/KT793750/ KT793423/KT793806/KT793658

	74108, 74113, 74124, 74170, 74142, 74148, 74162, 74178		
***Cronisia fimbriata* (Nees) Whittem. & Bischl.**	Bolivia: *Fuentes 2841*	(Bischler et al. 2005)	-/KT793562/-/KT793464/ -/KT793383/-/KT793752/ -/-/-
***Cryptomitrium tenerum* (Hook.) Underw.**	Argentina: *Hassel de Menéndez*	(Hässel de Menéndez 1963)	KT356889/KT356972/KT356982/KT356962/ KT793507/KT356900/FJ173789/KT356918/ KT356949/KT793807/KT793659
***Cyathodium cavernarum* Kunze**	Cabo Verde: *Bolle s/n*	(Bischler et al. 2005)	KT793349/KT793565/KT793712/KT793467/ KT793509/-/KT793607/ KT793756/ KT793425/KT793809/KT793661
***Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees**	Argentina: *JR Flores*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005)	DQ265780/DQ286009/DQ220683/DQ265753/ KJ590888/KJ590849/KT356996/KT356920/ KJ590809/DQ268920/KJ590931
***Exormotheca pustulosa* Mitt.**	Francia: *Bischler 74077; Jovet-*	(Bischler et al. 2005)	DQ265781/DQ286010/DQ220684/DQ265754/ KJ590889/KJ590850/KT356997/KT356921/ KJ590810/DQ268921/KJ590932

	Ast & Bischler 74609		
***Fossombronia foveolata* Lindb.**	Argentina: *JR Flores s/n*	(Haupt 1920; Renzaglia 1982; Crandall-Stotler et al. 2005)	AF226029/HQ446985/HQ447037/AY507482/ -/AY507354/-/-/ -/-/-
***Frullania asagrayana* Mont.**	Bolivia: Curchill et al. 23373 (mixed with *F. beauverdii*)	(Schuster 1992; Schuster 1984c)	KX493338/FJ380822/-/FJ380657/ -/-/-/-/ -/-/-
***Geothallus tuberosus* Campb.**		(Campbell 1896)	KJ590833/KJ59091/KJ590955/KJ590869/ KJ590890/KJ590851/KT356998/KT356922/ KJ590811/KT793817/KJ590933
***Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees**	Alemania: *Lehman s/n*	(Grubb 1970; Crandall-Stotler et al. 2005)	DQ268882/U87072/AY608068/AY877398/ KT793517/HQ412996/KT793615/-/ KT793431/KT793669
***Jungermannia sp.* L.**	Argentina: *JR Flore 58*	(Crandall-Stotler et al. 2005)	AY316351/AY507409/AY507493/AY149816/ -/-/-/X00667/ KF852564/ AY688756/KF851659

***Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb.**		(Schuster 1980; Crandall-Stotler & Stotler 2000)	DQ026545/-/DQ787470/AM396279/ AY312077/DQ646043/-/-/ -/AJ000701/-
***Lepidozia reptans* (L.) Dumort.**	Indonesia: *Richards, P. s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Schuster 1969)	AY608229/U87075/AY608083/AY607962/ -/DQ646025/-/-/ JF513380/AY608293/JF316404
***Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort.**	España: *Muñoz et al s/n*		DQ268889/DQ268932/DQ268987/DQ268999/ -/DQ646034/-/AF033625/ AY354959/DQ268932/KF942740
***Lunularia cruciata* (L.) Lindb.**	Argentina: *JR Flores*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265782/DQ286011/DQ220685/DQ265755/ KT793519/KT356902/KT357000/KT356923/ KT356951/DQ268933/KT793671
***Makinoa crispate* (Steph.) Miyake**	Japón: *U. Faurie s/n*		AY877374/AY877390/AY877393/AY877399/ KF852178/AY877395/-/-/ JF513370/AY877386/KF851588
Mannia californica	México: *McGregor & Rosario s/n*		GQ910726/KJ590913/KJ590956/KJ590870/KJ59089 590852/ KT357001/KT356924/KJ590814/KT793818/KJ59093

(Gottsche) L.C. Wheeler			
***Marchantia polymorpha* L.**	Argentina: *JR Flores 18, 28*		KT356891/KT356974/KT356984/KT356964/ KT793528/KT356903/KT357002/KT356925/ KT356952/KT793822/KT793677
***Metzgeria furcata* (L.) Corda**	Bolivia: *Marko Lewis s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982; Kuwahara 1986)	DQ268876/DQ268975.1/AM396271/JF513436/ -/-/-/-/ JF513371/DQ268940/-
***Monocarpus sphaerocarpus* Carr.**	Australia: *Fawcett s/n*		KT356886/KT356975/KT356985/KT356965/ -/KT356904/KT357003/KT356926/ KT356953/-/-
***Monoclea gottschei* Lindb.**	Argentina: *JR Flores 8, 23*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265787/DQ286016/DQ220690/DQ265760/ KJ590895/KJ590854/HQ026346/KT793777/ KJ590816/DQ268943/KJ590938
***Monosolenium tenerum* Griff.**	Japón: *Inoue 915; Deguchi 962*	(Bischler 1998; Crandall-Stotler 1980)	DQ265788/DQ286017/DQ220691/KJ590871/ KJ590896/KJ590855/KT357004/KT356928/ KJ590817/DQ268944/KJ590939

***Neohodgsonia mirabilis* (Perss.) Perss.**	Nueva Zelanda: *Streimann, H 51072*	(Bischler 1998)	AY688692/AY507415/AY507456/AY507499/ -/AY877396/-/KT793778/ -/AY688759/-
***Oxymitra incrassata* (Brot.) Sérgio & Sim-Sim**	Francia: *Sotiaux et Sotiaux 1234*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005; Bischler 1998)	KJ590834/KJ590914/KJ590957/KJ590872/ KJ590898/KJ590856/KT357005/KT356930/ KJ590819/KT793826/KJ590941
***Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray**			AY734742/AY507416.1/AY688798/AY507501/ KF852181/DQ646049/-/-/ JF513374/AY688761/KF851591
***Pellia epiphylla* L. Corda**		(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982; Crandall-Stotler et al. 2005)	AY688693/AY688787/DQ463120/AY507502/ -/DQ646048/-/-/ JF513375/AY688764/-

***Peltolepis quadrata* (Saut.) Müll. Frib.**	Francia: *Castelli 65001a, 66001, 67001*		AY688693/AY688787/AY507457/AY507502/ KT793534/AY688823/-/JF513375/ -/-/-
***Plagiochasma rupestre* (J.R. Forst. & G. Forst.) Steph.**	Argentina: *JR Flores 27; Schiavone, 633*		KJ590835/KJ590915/KJ590958/KJ590873/ KJ590900/KJ590858/FJ173796/KT793779/ KJ590821/KT793828/KJ590943
***Plagiochila sp.* (Dumort.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 54*		-/**KY985367**/-/**MF036173**/ -/-/-/-/ -/-/-
***Pleurozia purpurea* Lindb.**			DQ268899/AY877391/AY608100/AY877401/- /HQ412997/-/-/AY607889/ DQ268951/-
***Preissia quadrata* (Scop.) Nees**	Francia: *Allorge s/n; Jeanpert s/n; Durand s/n*		DQ265793/KJ590916/KJ590959/KJ590874/ KJ590901/KJ590859/KT357008/KT356933/ KJ590822/DQ268953/KJ590944
***Radula volute* Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees**	Argentina: *JR Flores 51*		-/-/HQ447037/**MF036172**/ -/-/-/-/ -/-/-

***Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi**	Francia: *Bischler74132, 74128, 74110, 74626; Jovet-Ast et Bischler 74562*		KJ590836/KJ590917/KJ590960/KJ590875/ KJ590902/KJ590860/KT357010/KT356935/ KJ590823/-/KJ590945
***Riccia sp. (cf. paraguayensis)* L.**	Argentina: *JR Flores 49*	(Hässel de Menéndez 1963)	-/**KY985366**/-/**MF036171**/ -/-/-/-/ -/-/-
***Riccia fluitans* L.**	Francia: *D Gabriel s/n*	(Underwood 1894; Jovet-Ast 1986; Sharp 1939; Singh 2014)	DQ265795/DQ286023/DQ220696/DQ265766/ KJ590903/KJ590861/KT793634/KT356936/ KJ590824/DQ268956/KJ590946
***Ricciocarpos natans* (L.) Corda**	Uruguay: *Suarez et al. 1317*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265796/DQ286024/DQ220698/DQ265767/ KJ590904/KJ590862/KT793637/KT356937/ KJ590825/DQ268958/KJ590947
***Riella helicophylla* (Bory & Mont.) Mont.**	Argelia: *Trabut s/n; Durieu de Maisonneuve s/n*	(Montagne 1852)	KJ590837/KJ590918/KJ590961/KJ590876/ KJ590905/KJ590863/KT357011/KT356938/ KJ590826/KT793832/KJ590948

***Sauteria alpina* (Nees) Nees**	Austria: *P Geissler 17087* Italia: *Bischler 866* Polonia: *Szweykowski & Chudizinska 1001*	(Borovichev et al. 2012; Rubasinghe 2011)	DQ265797/DQ286025/DQ220699/DQ265768/ KJ590906/KJ590864/KT357012/KT356939/ KJ590827/DQ268960/KJ590949
***Sphaerocarpos texanus* Aust.**	Marruecos: *Jovet-Ast a,b s/n*	(Haynes 1910)	AY688697/AY507425/AY507466/AY507511/ KT793545/AY507382/KT357015/KT356942/ KT356956/AY688771/KT793696
***Stephensoniella brevipedunculata* Kashyap**	Himalaya: *Chopra 500*	(Kashyap 1914b; Kashyap 1914a; Kashyap 1915)	-/KT793584/-/KT793486/ -/KT793410/-/KT793789/ -/-/-
***Symphyogyna undulata* Colenso**	Chile: *JR Flores 26, 50*	(Crandall-Stotler et al. 2005)	AY877380/AY688790/AY688804/AY688835/ -/AY688825/-/-/ -/AY688773/-
***Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle**		(Renzaglia et al. 1997; Grubb 1970)	HM751509/GU295867/AY908023/JF513404/ AB254135/DQ646093/-/AF426188/ AY354937.1/DQ268963/-

***Targionia hypophylla* L.**	Argentina: *JR Flores* 56, 48; *Schiavone 2417*	(Bischler et al. 2005; Hässel de Menéndez 1963)	KJ590839/AY507427/AY688805/AY507514/ KJ590908/AY507384/FJ173802/KT793790/ KJ590829/DQ268965/KJ590951
***Treubia sp.* K.I. Goebel**	Samoa: *F.Reinecke 17*	(Schuster & Scott 1969; Schuster 1984a)	AY688699/AY507428/AY507468/AY507515/ KT793547/HQ412995/KT793639/-/ JF973315/AY688774/JF973315
***Wiesnerella denudata* (Mitt.) Stephani**	Japón: *Akiyama & Hiraoka 1; Akiyama 13013, Inoue 875, Suire & Toyota 3* Indonesia, Java: *Verdoorn s/n* Nepal: *Long 17247* La Reunión: *Bischler*		DQ265799/DQ286027/DQ220701/-/ KJ590909/KJ590866/KT793640/KT356944/ KJ590830/DQ268966/KJ590952

	89021; *Gimalac 1703,* *1706, 12569*		

El dataset morfológico incluyó 126 caracteres derivados de distintas fuentes. Inicialmente, la matriz fue elaborada extendiendo el set de datos elaborado por Bischler (1998). Además, varios caracteres observados por Crandall-Stotler & Stotler (2000) también fueron incluidos. La codificación de nueve de estos caracteres "tradicionales" fue modificada (*ver Definición de caracteres* en el capítulo I). Además de estas observaciones, 66 caracteres completamente novedosos fueron incorporados al análisis. Los rizoides tuberculados, por ejemplo, fueron recientemente estudiados en detalle por Duckett et al. (2014). Muchas de los atributos evidenciados por Duckett et al., así como re-interpretaciones de los mismos, fueron incluidos en una matriz morfológica por primera vez. De manera similar, caracteres polínicos fueron ampliamente estudiados en muchas hepáticas talosas complejas (Gupta & Udar 1986) pero escasamente usados para inferir relaciones filogenéticas. Información nueva extraída de las esporas de diversas especies de hepáticas también fueron incluidas en la presente matriz. Caracteres representando variables continuas no son empleados comúnmente en estudios briológicos. En aquellos casos en que este tipo de información fue incluida, los caracteres continuos normalmente fueron discretizados; perdiendo por ello información filogenética valiosa (Farris 1990; Goloboff et al. 2006). En este análisis, 10 variables diferentes fueron analizadas como caracteres continuos (Goloboff et al.

2006). Con el propósito de tener en cuenta la variabilidad intra-específica, un mínimo de 10 ejemplares por especie fue examinado. El rango final de variación de cada carácter fue posteriormente establecido como aquel establecido por la media ± el desvío estándar. Noventa y dos caracteres fueron scoreados de la fase gametofítica mientras que 34 rasgos fueron obtenidos de la esporofítica. En conjunto, éstos incluyeron 12 caracteres citológicos, nueve caracteres de desarrollo, 18 caracteres de sexualidad y 87 rasgos macroscópicos. El dataset morfológico, finalmente, consistió en más 4540 celdas con respecto a la matriz más exhaustiva a nivel de subclase (1886 celdas; Bischler 1998). Una descripción detallada de cada carácter, así como la definición de sus estados e imágenes de soporte se hayan en el capítulo I. La matriz combinada final se haya libremente disponible en Morphobank (proyecto: 2674).

DATOS MOLECULARES

El estudio más extenso en lo referido a datos moleculares fue llevado a cabo por Villarreal et al. (2016). El presente estudio se enfocó en extender el muestreo taxonómico del outgroup realizado por Villarreal et al. (2016) y en llenar gaps (vacíos). Por ello, las regiones *psbA* y *rbcL* fueron secuenciadas para tres especies: *Plagiochila sp.* (Dumort.) Dumort., *Radula voluta* Taylor ex. Gottsche, Lindbenb. & Nees y *Riccia sp.* L. Las amplificaciones se llevaron a cabo en el Real Jardín Botánico de Madrid (España) siguiendo las condiciones descriptas por Forrest y Crandall-Stotler (2004; primers descriptos en el Apéndice I). La secuenciación fue realizada por Macrogen Inc. (Seoul). Las secuencias analizadas por Villarreal et al. (2016) fueron descargadas de GenBank. Los nucleótidos fueron alineados en MAFFT (Katoh & Toh 2008) usando los seteos por default. Las posiciones ambiguas fueron excluidas del análisis. Los datos fueron

compilados utilizando GB2TNT (Goloboff & Catalano 2012), un software para elaborar matrices moleculares en tiempos razonables.

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS, BÚSQUEDAS FORZADAS Y COMPARACIONES TOPOLÓGICAS

Las principales conclusiones sistemáticas y taxonómicas fueron derivadas del análisis combinado de los datos bajo pesos implicados extendidos (Goloboff 2014), pesando a los bloques en relación a su homoplasia promedio (Goloboff 2014). Cada bloque, a su vez, representa genes individuales (11 bloques), caracteres morfológicos discretos (1 bloque) y caracteres continuos (1 bloque).

Estabilidad de grupos y búsquedas. Para estimar la estabilidad de los grupos, las búsquedas se realizaron najo distintos esquemas de pesado tanto para los datos combinados como para las particiones individuales. Además de las búsquedas pesando bloques (BW), un tipo de búsqueda alternativa consistió en pesar los caracteres individuales en base a su homoplasia teniendo en cuenta la proporción de entradas faltantes en cada uno (IW_M). En este caso (IW_M), se asumió que cada entrada faltante contiene la mitad de la homoplasia de las entradas observadas (P = 0.5). En ambos tipos de búsqueda bajo pesos implicados extendidos (BW y IW_M), se empleó la concavidad de default como referencia (K=3). Adicionalmente, tres concavidades distintas de pesos implicados “estándar” fueron exploradas (K3, 5 y 7; Goloboff 1993). Finalmente, los datos también fueron analizados bajo pesos iguales (EqW). Todos los parámetros de pesado fueron aplicados a las particiones individuales y al dataset combinado (excepto BW en el caso de la partición morfológica). Así, un total de 17 análisis diferentes fueron realizados: seis para los datos combinados, seis para la partición molecular y cinco para

los datos morfológicos. En todos los casos, las búsquedas se realizaron en TNT (Goloboff et al. 2008) corriendo los algoritmos de búsqueda apropiados para matrices de gran tamaño: 10 RAS + 10 iteraciones de Ratchet (Nixon 1999) + Tree Drifting (Goloboff 1999); alcanzando el mejor score un total de 7 veces. Las valores de apoyo fueron estimados con Symmetric Resampling (Goloboff et al. 2003), empleando la diferencia entre el grupo apoyado con más frecuencia y el contradictorio más frecuente (GC). Estimaciones adicionales de apoyo (Bremer y Bootstrapping) se encuentran disponibles en el Apéndice I.

***Comparaciones topológicas*.** A fin de evaluar la contribución de cada fuente de información al resultado final, las topologías recuperadas de distintos tipos de datos fueron comparadas en términos de (i) distancia SPR (Goloboff 2008) y (ii) número de nodos compartidos. Como un único movimiento de SPR puede involucrar pocos y muchos nodos, cada movimiento de SPR fue pesado con un valor constante de 5 (Goloboff 2008). Los árboles morfológicos obtenidos a lo largo de los distintos esquemas de pesado fueron comparados con la totalidad árboles moleculares recuperados en cada tipo de pesado. A su vez, los árboles moleculares fueron comparados con el árbol combinado. El número de movimientos de SPR y el número de nodos compartidos fueron calculados para los árboles morfológicos de Bischler (1998) y Boisselier-Dubayle et al. (2002). Además, las mismas comparaciones fueron llevadas a cabo entre los árboles obtenidos por los caracteres gametofíticos y esporofíticos para discernir su contribución a los resultados finales. A fin de comparar los árboles morfológicos obtenidos en este estudio con los obtenidos por Bischler (1998) y Boisselier-Dubayle et al. (2002), se utilizaron dos árboles distintos como referencia: (a) el árbol molecular

obtenido bajo BW y (b) el árbol de Villarreal et al. (2016). Con respecto a los dos tipos de árboles morfológicos, las comparaciones sólo emplearon al árbol molecular recuperado con BW como referencia.

Búsquedas forzadas. Con el objeto de cuantificar la suboptimalidad de los grupos no recuperados en los mejores árboles, se realizaron búsquedas forzando la monofilia de dichos grupos bajo pesos implicados extendidos (BW). Sin embargo, explicar la suboptimalidad en términos de *fit* (ajuste) es escasamente intuitivo. Por lo tanto, la diferencia de *fit* entre los árboles forzados y los no forzados fue traducida en el *número de caracteres homoplásicos promedio que ganaron un paso extra* requeridos para explicar el árbol subóptimo ($\bar{x}_{+1}$; Carrizo and Catalano 2015). La estimación de un carácter homoplásico promedio ($\bar{x}$) es calculado como la relación entre la longitud del árbol y el número de caracteres. La relación entre la diferencia de *fit* de los árboles ($F_{unconstrained}$, $F_{constrained}$) y la diferencia de *fit* entre los caracteres promedio ($\bar{x}$, $\bar{x}_{+1}$) permite que la suboptimalidad sea explicada en términos del número de $\bar{x}_{+1}$ [($F_{unconstrained} - F_{constrained}$) / ($F_{\bar{x}} - F_{\bar{x}+1}$)].

RECONSTRUCCIÓN DE CARACTERES, SINAPOMORFÍAS Y DIAGNOSIS

La diagnosis de los grupos fue determinada mediante el mapeo de los caracteres morfológicos sobre el árbol combinado obtenido con BW. Adicionalmente, el rol de distintos grupos de caracteres morfológicos para diagnosticar clados específicos fue evaluada. Ya que los caracteres esporofíticos fueron considerados como poco informativos a niveles taxonómicos bajos dentro del grupo, se prestó mayor atención a los mismos. Específicamente, la proporción de sinapomorfías derivadas de la fase esporofítica fue evaluada para cada nodo. Para determinar si los caracteres esporofíticos

efectivamente diagnostican grupos debajo del nivel de clase, la proporción de sinapomorfías por grupo taxonómico también fue cuantificada.

PATRONES EVOLUTIVOS DE ESTRATEGIAS DE VIDA Y PERTENENCIA TAXONÓMICA

Bischler (1998) postuló que las estrategias de vida estaban correlacionadas con la filogenia de Marchantiales y que, consecuentemente, la similitud morfológica era causada por ancestralidad común. Con el propósito de testear estas hipótesis a la luz de los nuevos datos, los cuatro grupos definidos por Bischler (Grupos I-IV) y los rasgos morfológicos potencialmente asociados fueron mapeados sobre el árbol combinado obtenido con BW. Dado su relevancia en la biología de las hepáticas (Bischler et al. 2005), cuatro caracteres fueron mapeados: largo de rama (proxy de tamaño), número de esporas por capsula, tamaño de esporas y dehiscencia capsular. El largo de ramas y el tamaño de esporas fueron scoreados como caracteres continuos; la dehiscencia capsular fue codificada como carácter binario (*cleistocárpica*/*no cleistocárpica*). El número de esporas por capsula fue codificado como un carácter multi-estado: menos de 500 esporas (0), 10000 > X ≥ 1000 (1) y ≥ 10000.

RESULTADOS

ÁRBOL COMBINADO BAJO PESADO DE BLOQUES (BW) Y BÚSQUEDAS FORZADAS

El dataset combinado analizado bajo pesos implicados extendidos (por pesado de bloques, BW) produjo un único árbol completamente resuelto (Fig. C2 - 1). La

topología obtenida estuvo ampliamente en concordancia con los resultados obtenidos en análisis filogenéticos recientes (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016).

Los grupos principales (Haplomitriopsida, Jungermanniopsida y Marchantiopsida) fueron recuperados como monofiléticos con apoyos altos (≈ 100; Fig. C2 - 1). Las relaciones filogenéticas entre los órdenes fueron generalmente mostraron apoyos elevados. Algunos de estos nodos fueron previamente hallados por estudios previos pero no fueron reconocidos formalmente (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2006; Wheeler 2000; Crandall-Stotler et al. 2009; Forrest et al. 2015). Con el fin de facilitar las descripciones, algunos de estos nodos son referidos como clados A-F. El clado A fue recuperado como la asociación entre *Monocarpus* D. J. Carr y el orden Sphaerocarpales (*Sphaerocarpus* P. Micheli ex Boehm., *Geothallus* Campb., *Austroriella* Cargill & J. Milne, y *Riella* Mont.) con apoyo significativo (SR 98; Fig. C2 - 1). La monofilia de Sphaerocarpales *sensu stricto* recibió un apoyo moderado (SR 72). Por lo tanto, en concordancia con filogenias publicadas recientemente (Forrest et al. 2015; Villarreal et al. 2016), la definición previa de Marchantiales no fue alcanzada (Crandall-Stotler et al. 2009). El clado B fue establecido en base a la asociación entre *Lunularia* Adans. (Lunulariales) y los restantes géneros de Marchantiales exceptuando *Monocarpus*. Este nodo, recuperado con apoyo moderado (SR 88), fue el grupo hermano del clado A.

Nodos a niveles intermedios dentro del grupo B fueron hallados frecuentemente con apoyos bajos. El clado F (*Riccia* + *Ricciocarpos* Corda + *Oxymitra* Bisch. ex Lindenb.) + E (*Monoclea* Hook. + *Conocephalum* Hill) fue el grupo hermano de la familia Aytoniaceae. El nodo *Monosolenium* Griff. + *Cyathodium* Kunze ex Lehm. conformó un clado con el fuertemente apoyado nodo D (*Exormotheca* + *Aitchisoniella* +

Stephensoniella + *Corsinia* Raddi + *Cronisia*). El grupo C (*Wiesnerella* Schiffn. + *Targionia* L.) fue el grupo hermano de los taxa morfológicamente simple y de la familia Aytoniaceae (Fig. C2 - 1). Por el contrario, los nodos menos inclusivos entre familias (i.e. aquellos que involucraron dos familias), fueron recuperados con apoyo considerable. Los nodos C, D, F y E recibieron apoyos de 82 a 100 (Fig. C2 - 1).

A nivel de familia, Cleveaceae y Corsiniaceae (Long et al., 2016a, b) no fueron monofiléticos ya que el género *Aitchisoniella* estuvo anidado en el segundo. Los géneros *Corsinia* y *Cronisia* formaron un clado moderadamente apoyado (SR 76; Fig. C2 - 1) con *Exormotheca* como su taxon hermano (SR 64; Fig. C2 - 1). *Stephensoniella* constituyó un clado fuertemente apoyado junto a *Aitchisoniella* (SR 100; Fig. C2 - 1). El grupo conformado por *Sauteria* Nees, *Clevea* Lindb., *Peltolepis* Lindb. y *Athalamia* Falc. También recibió apoyo elevado (SR 100; Fig. C2 - 1). Las restantes familias no-monotípicas fueron recuperadas como monofiléticas con apoyo generalmente elevado.

Con la excepción de Lophocoleineae y Porellales, los grupos pertenecientes al outgroup fueron monofiléticos. Porellales fue parafilético y separó a el género *Radula* Dumort. de los restantes géneros del orden. *Jungermannia* L. estuvo anidado en Lophocoleineae con bajo apoyo (SR < 50).

Las búsquedas realizadas forzando la monofilia de los grupos no resueltos como tal en la topología final resultaron en valores de suboptimalidad muy dispares según el taxon considerado (Tabla C2 - 2). Las familias del ingroup fueron considerablemente subóptimas con respecto al árbol combinado obtenido bajo BW. La monofilia de la familia Corsiniaceae implicó 167.1 caracteres homoplásicos promedio con un paso extra. En cuanto a Cleveaceae, su monofilia conllevó 172.2 caracteres homoplásicos promedio

con un paso extra. Por el contrario, la monofilia de los clados del outgroup implicaron menos de un paso en un carácter homoplásico promedio (0.2-0.6; Tabla C2 - 2). Por ende, la monofilia de las familias del ingroup fue claramente cuestionada, no así los taxa del outgroup.

Tabla C2 - 2. Suboptimalidad implicada por los grupos no recuperados como monofiléticos en el árbol combinado bajo pesado de bloques. La diferencia de fit se tradujo en el *número de caracteres homoplásicos promedio que ganaron un paso extra* (N $\bar{x}_{+1}$). Las diferencias entre el árbol final (BW) y los forzados se realizaron usando una concavidad de 3

Grupos Forzados	**Diferencia de Fit (N $\bar{x}_{+1}$)**
Corsiniaceae	167.1
Cleveaceae	172.2
Lophocoleineae (outgroup)	0.2
Porellales (outgroup)	0.2

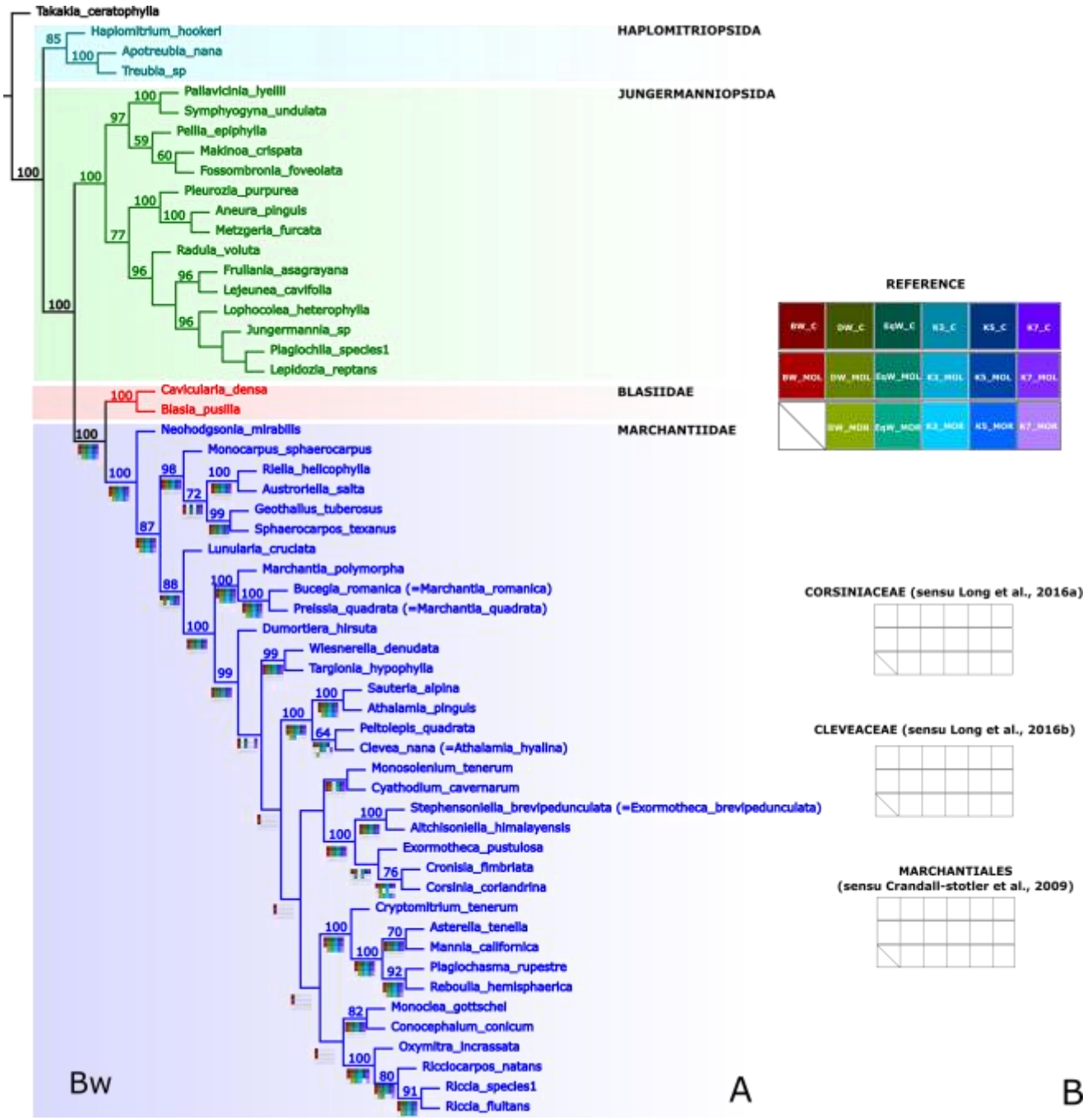


Figura C2 - 1. A. Árbol combinado bajo pesos implicados extendidos (pesado por bloques; BW). Los valores de Symmetric Resampling están indicados arriba de las ramas (sólo valores > 50; medidas de apoyo adicionales en Apéndice I). Cuadros de estabilidad de clados son mostrados abajo de cada nodo del ingroup. B. Cuadros de estabilidad para Corsiniaceae, Cleveaceae y Marchantiales; grupos no hallados como monofiléticos bajo pesado de bloques. Referencia de los cuadros de estabilidad: celdas coloreadas

representan monofilia. C = datos combinados, MOL = datos moleculares, MOR = datos morfológicos. Seteos de pesos implicados extendidos: pesado por bloques (BW) y pesado de caracteres individuales considerando su homoplasia y entradas faltantes (IWM). K3, K5 y K7 son valores de concavidad explorados bajo pesos implicados estándar. EqW se refiere a pesos iguales.

ANÁLISIS PARTICIONADOS

Dataset molecular. El consenso estricto de los árboles moleculares hallados a lo largo del espectro completo de pesado presentó 34 nodos (de un total posible de 54; Fig. C2 - 2). Los árboles moleculares recuperaron Jungermanniopsida y Marchantiopsida como monofiléticos. Dentro de la clase Marchantiopsida, las relaciones fueron marcadamente conflictivas. La asociación entre Lunulariales y Neohodgsoniales, y los restantes órdenes resultaron irresueltas. La familia Marchantiaceae fue el taxon hermano de las restantes familias de Marchantiales (Fig. C2 - 2). El resto de las familias adentro del orden se organizaron en una politomía de grado 9. Los clados fuertemente apoyados por los datos combinados también fueron recuperados por la partición molecular. Los géneros *Aitchisoniella* y *Stephensoniella* fueron taxones hermanos en un clado constituido por el resto de los géneros de Corsiniaceae. Cleveaceae no fue recuperado como monofilético. Las búsquedas realizadas bajo pesado de bloques (BW) resultaron en un único árbol completamente resulto que maximizó la similitud con el árbol combinado bajo BW (*ver Contribución relativa de datos*).

Dataset morfológico. El consenso estricto de los árboles morfológicos obtenidos en todo el espectro de pesado presentó 29 nodos (de un total posible de 49; Fig. C2 - 2). El orden Marchantiales (Crandall-Stotler et al. 2009) no fue recuperado como monofilético. *Monoclea* estuvo estrechamente asociado con Sphaerocarpales y *Lunularia* estuvo anidado en Marchantiales. *Monocarpus* fue el taxon hermano de los restantes géneros de Marchantiales. *Neohodgsonia* no fue recuperado adentro de Marchantiaceae. El resto de los taxa se ubicaron en una politomía de grado 16. El género *Aitchisoniella* no estuvo agrupado con el resto de los miembros de la familia Cleveaceae, aunque su asociación con otros taxa no fue clara. Los restantes miembros de Cleveaceae

no constituyeron un clado. Corsiniaceae, similarmente, no fue monofilético. Los géneros *Exormotheca* y *Stephensoniella* fueron taxones hermanos mientras que *Corsinia* y *Cronisia* estuvieron relacionados a Ricciaceae y Oxymitraceae. Las búsquedas bajo pesos implicados (K7) resultaron en un único árbol completamente resuelto que maximizó la congruencia con el árbol combinado y el molecular bajo BW (*ver Contribución relativa de datos*).

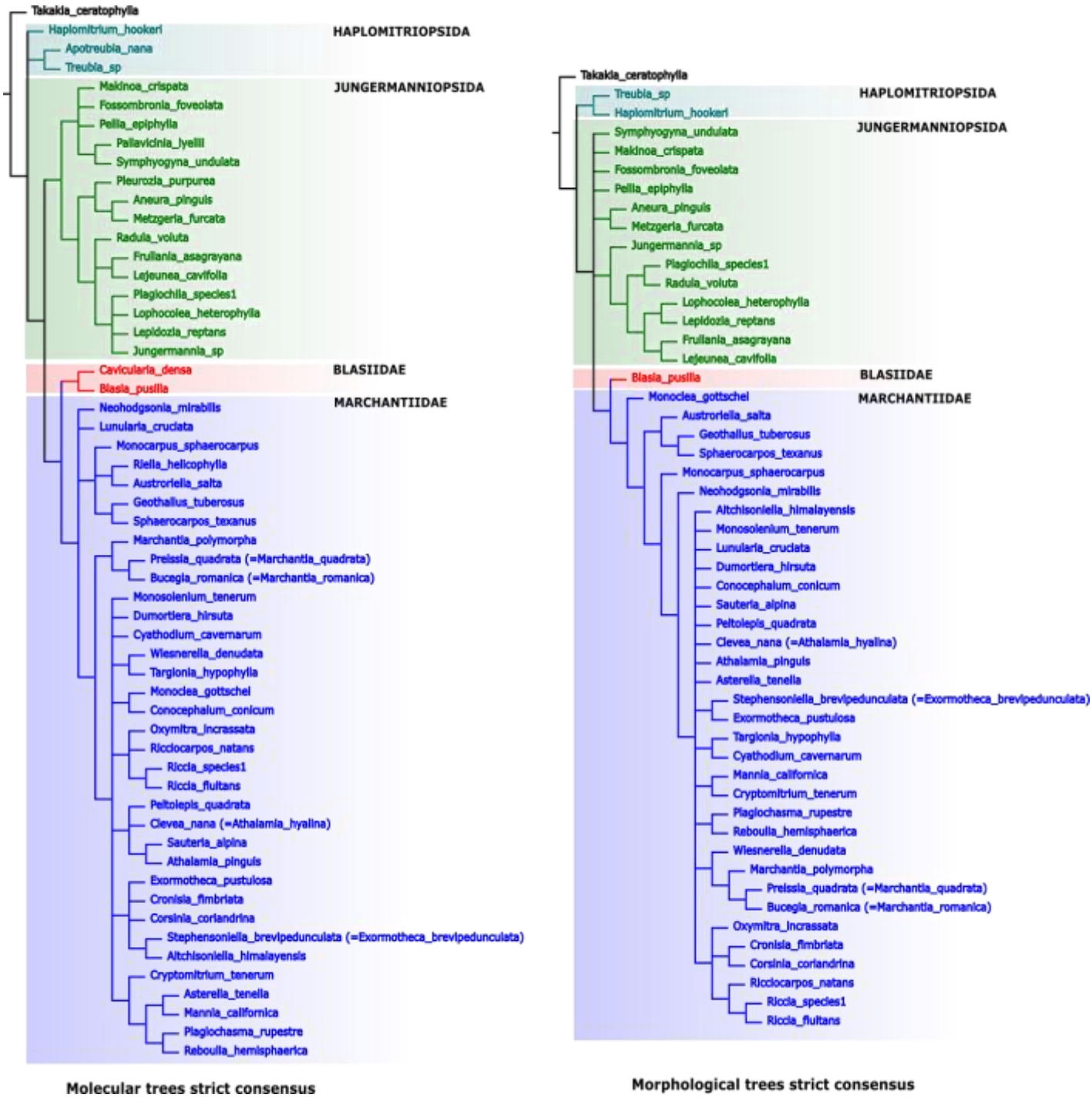


Figura C2 - 2. Consenso estricto de los árboles moleculares (izquierda) y de los árboles morfológicos (derecha) obtenidos bajo todo el espectro de pesado

ANÁLISIS DE SENSITIVIDAD (ESTABILIDAD DE GRUPOS)

Aproximadamente dos tercios de los clados del ingroup (22 de 36) no fueron afectados por el uso de distintos seteos de pesado (Fig. C2 - 1). Aunque no se estableció un patrón estricto, los clados con alto apoyo tendieron a ser menos inestables a la variación de parámetros. Los nodos sin apoyo (SR < 50) no resultaron monofiléticos en 11-15 condiciones de pesado. Los clados débilmente o moderadamente apoyados (SR 50-90) no fueron recuperados en cinco a siete esquemas de pesado. Los nodos considerablemente apoyados (SR > 90) no resultaron monofiléticos en cinco condiciones, o menos, de pesado. Dos excepciones a este patrón fue el caso del orden Sphaerocarpales (SR 72) y el nodo Oxymitraceae + Ricciaceae (SR 100), que no fueron monofiléticos en nueve condiciones analíticas. El género *Exormotheca* fue marcadamente variable en cuanto a su posición adentro de las Corsiniaceae. Los nodos más inclusivos dentro de Marchantiales fueron especialmente inestables. Más aun, tales nodos fueron sólo recuperados en dos condiciones analíticas (análisis combinado y molecular bajo BW; Fig. C2 - 1). Sin embargo, clados de niveles más bajos fueron recuperados bajo distintos esquemas de pesado. Los clados Monocleaceae + Conocephalaceae, Exormothecaceae + Corsiniaceae y Monosoleniaceae + Cyathodiaceae fueron considerablemente estables (hallados en 10-12 condiciones). El género *Aitchisoniella* constituyó un clado estable con *Stephensoniella* a lo largo de 12 condiciones.

Los nodos de los árboles morfológicos fueron más inestables a la variación analítica con respecto a los clados de los árboles moleculares (Fig. C2 - 1). Cinco familias, y las relaciones internas de cada una, fueron resueltas por los datos morfológicos. Las

relaciones internas de Sphaerocarpales resultaron marcadamente estables en los datos moleculares.

CONTRIBUCIÓN RELATIVA DE DATOS

Los árboles obtenidos por los datos moleculares fueron similares al árbol combinado bajo BW. En particular, el árbol molecular que resultó del análisis mediante el pesado de bloques maximizó la similitud con el árbol combinado final (SPR: 1.2 y 48 nodos en común; Fig. C2 - 3). Entre los árboles morfológicos, la topología obtenida al considerar una concavidad de 7 (K7) fue el más similar al árbol molecular bajo BW (SPR:8.1 y 17 nodos en común).

Más allá del árbol de referencia [árbol molecular bajo BW o el obtenido por Villarreal et al. (2016)], las comparaciones entre el árbol morfológico K7 y los árboles morfológicos de Bischler (1998) y Boisselier-Dubayle et al. (2002) arrojó valores SPR más bajos para el árbol morfológico K7 (Tabla C2 - 3). El árbol obtenido por Bischler (1998) mostró una distancia SPR de 9.1 y 9.2 contra el árbol molecular BW y el de Villarreal et al. (2016), respectivamente.

En términos de nodos compartidos, los valores variaron dependiendo del árbol de referencia (Tabla C2 - 3). El número de nodos compartidos fue ligeramente mayor para el árbol de Bischler (1998) cuando el árbol molecular BW fue usado como referencia. Dieciocho nodos en común para el árbol de Bischler y 17 nodos en común contabilizados para el árbol morfológico K7 y el de Boisselier-Dubayle et al. (2002). Por el contrario, el número de nodos compartidos fue mayor para el árbol morfológico K7 cuando se empleó el árbol de Villarreal et al. (2016) como referencia. Dieciocho nodos

contabilizados para el árbol K7 y 17 nodos para los árboles de Bischler (1998) y Boisselier-Dubayle et al. (2002).

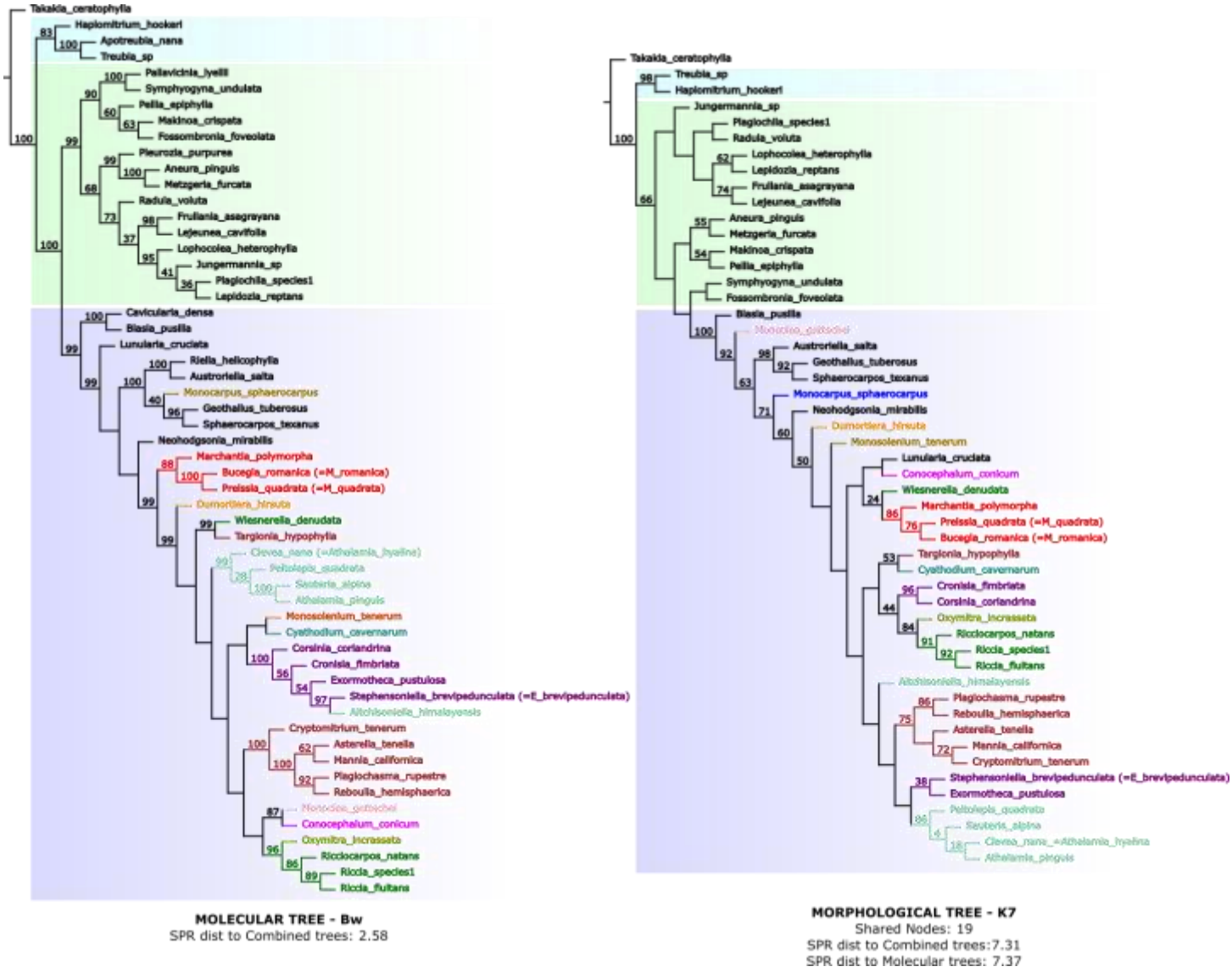


Figura C2 - 3. Árbol molecular bajo pesos implicados extendidos (BW) y árbol morfológico bajo K7 que maximizaron la similitud entre los tipos de datos. Movimientos ponderados de SPR con respecto al árbol de referencia y número de nodos compartidos indicados abajo de cada árbol.

Tabla C2 - 3. Comparación entre diferentes árboles morfológicos (el árbol bajo K7, el árbol de Bischler y Boisselier-Dubayle et al.). EL árbol obtenido en el presente estudio bajo K7 maximizó la similitud con los árboles de referencia en 3 de 4 oportunidades (negrita). El árbol de Bischler (1998) maximizó el número de nodos con el árbol molecular obtenido bajo BW (negrita).

	Movimientos SPR al árbol molecular BW	**Movimientos SPR al árbol de Villarreal et al.**	**Nodos compartidos con el árbol molecular BW**	**Nodos compartidos con el árbol de Villarreal et al.**
Árbol morfológico K7	**8.1**	**7.8**	17	**18**
Árbol morfológico de Bischler	9.1	9.2	**18**	17
Árbol morfológico de Boisselier-Dubayle et al.	9.5	10.7	17	17

El árbol gametofítico fue más similar al árbol molecular BW que el árbol derivado de caracteres esporofíticos. En términos de nodos compartidos, el único árbol

gametofítico tuvo 15 nodos en común con el árbol molecular y una distancia SPR de 8.38 (Fig. C2 - 4). El análisis de caracteres esporofíticos resulto en 100 árboles óptimos que compartieron 8 nodos con el árbol molecular BW y tuvieron una distancia SPR promedio de 12.8 (Fig. C2 - 4).

El conflicto entre las fuentes de evidencia, así como la contribución de cada una al resultado final, se vieron además reflejados en los valores de apoyo (SR). A pesar de las marcadas topológicas diferencias entre los árboles morfológicos y los moleculares, el apoyo promedio se incrementó al combinar los datos en comparación al apoyo arrojado por los datos moleculares únicamente. Específicamente, cinco clados incrementaron su apoyo con la adición de caracteres moleculares (Figs. 2 y 4). El apoyo medio fue 70 para el árbol combinado BW y 65.7 para el árbol molecular BW.

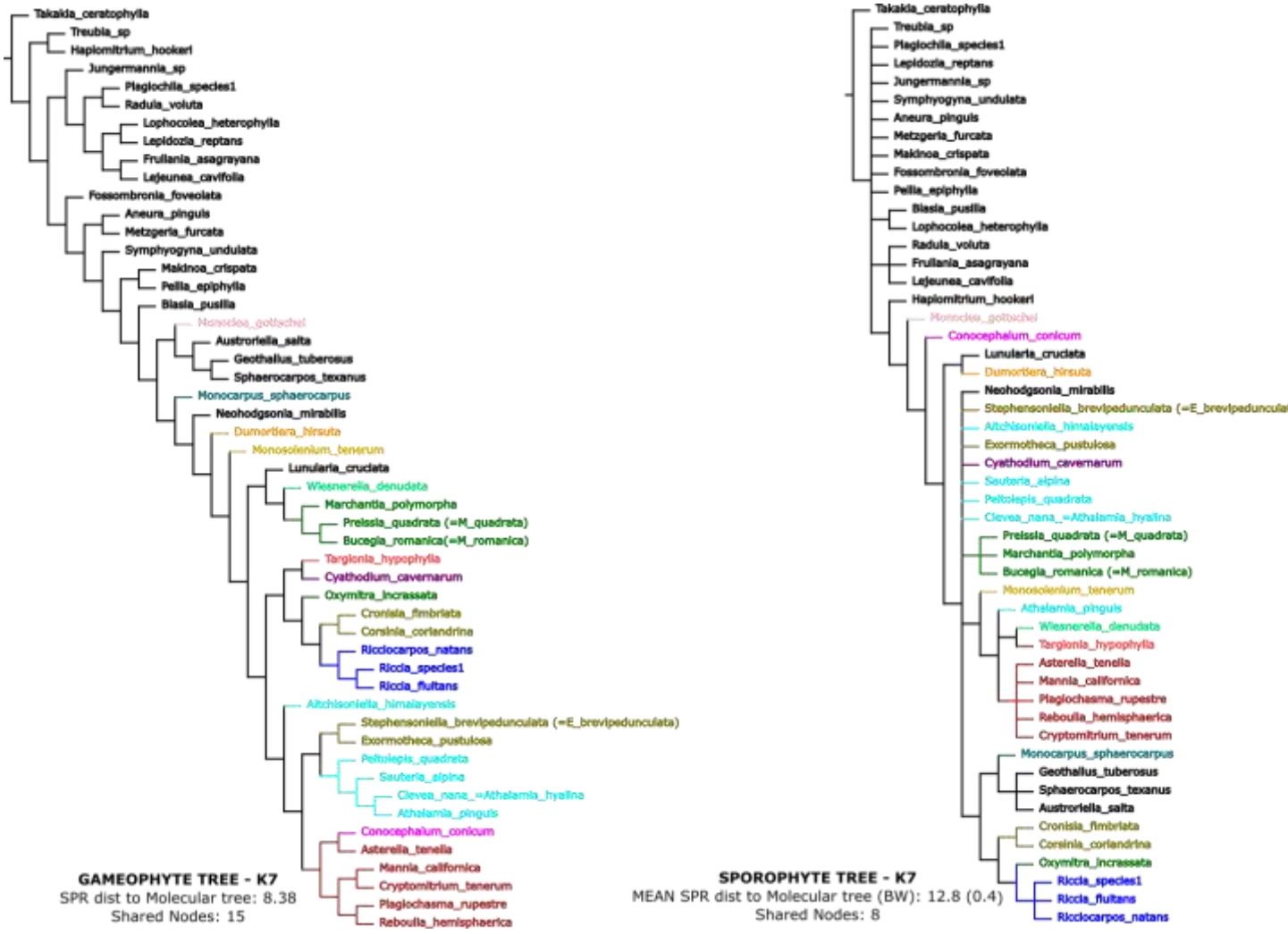


Figura C2 - 4. Árboles morfológicos derivados de caracteres gametofíticos y esporofíticos bajo pesos implicados (K7). Las familias de Marchantiales están resaltados en colores. Los valores SPR y número de nodos compartidos con el árbol molecular están indicados abajo de cada árbol. Para el árbol esporofítico, el número promedio de SPR es denotado (SD en paréntesis).

MAPEO DE SINAPOMORFÍAS Y EVALUACIÓN DE DIAGNOSIS

El mapeo de caracteres morfológicos en el árbol combinado permitió determinar sinapomorfías para 26 de 35 nodos del ingroup. La clase Marchantiopsida y siete nodos inclusivos de la misma fueron soportados por una numerosa cantidad de observaciones (valores de apoyo), muchas de ellas resultando en sinapomorfías (Fig. C2 - 5; Tabla C2 - 4). Marchantiopsida y Marchantiidae fueron ambas apoyadas por nueve sinapomorfías y el nodo B fue definido por 10 apomorfías (siendo diagnosticado por primera vez). El clado F fue delimitado por siete sinapomorfías; incluyendo dos caracteres continuos. El grupo E, contrariamente, fue sustentado por un único carácter derivado (ausencia de tubo de germinación). Dos caracteres fueron diagnósticos de los clados C y A. Las descripciones de estos grupos se hayan en la Tabla C2 - 4, una lista detallada de las sinapomorfías para cada nodo de la filogenia se encuentra en el Apéndice I.

A lo largo de toda la filogenia, los caracteres continuos diagnosticaron 18 clados (16 de Marchantiopsida). Adicionalmente, 18 nodos fueron diagnosticados por, al menos, un carácter esporofítico. En 10 de ellos, un 50% o más de las características apomórficas fueron derivadas del esporofito (Fig. C2 - 6; Apéndice I). La distribución de esta proporción fue mayor en órdenes que en clases o subclases. La inclusión de caracteres esporofíticos en las diagnosis en los clados intermedios (entre dos familias) también fue considerable. De hecho, los órdenes y los nodos intermedios recibieron la mayor contribución de caracteres esporofíticos en lo referido a diagnosis (Fig. C2 - 6; Apéndice I).

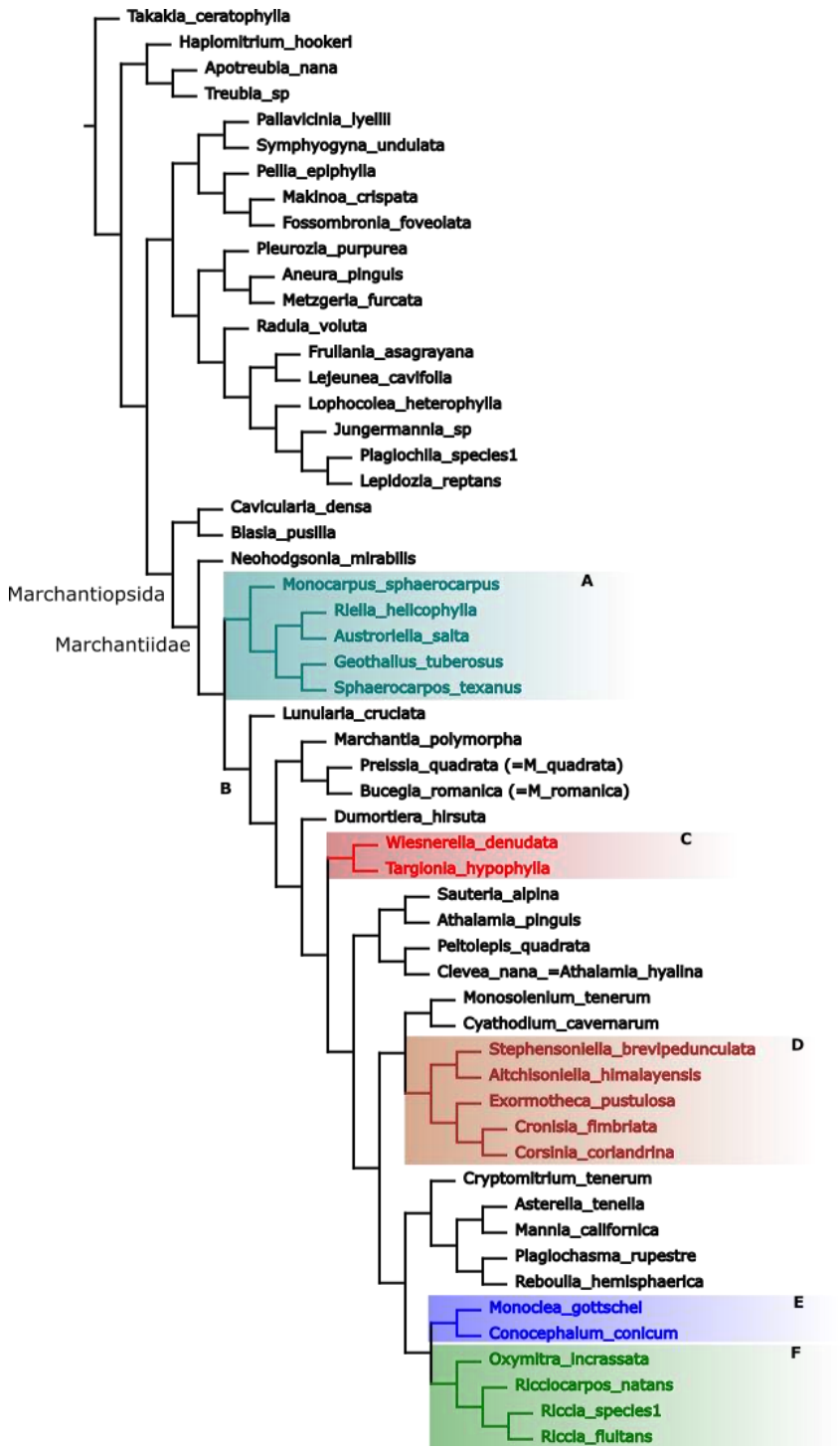


Figura C2 - 5. Grupos con diagnosis mejorada. Una diagnosis detallada para cada grupo está en la Tabla C2 - 4. Los nodos a nivel "inter-familia" seleccionados fueron aquellos simultáneamente bien apoyados y diagnosticados.

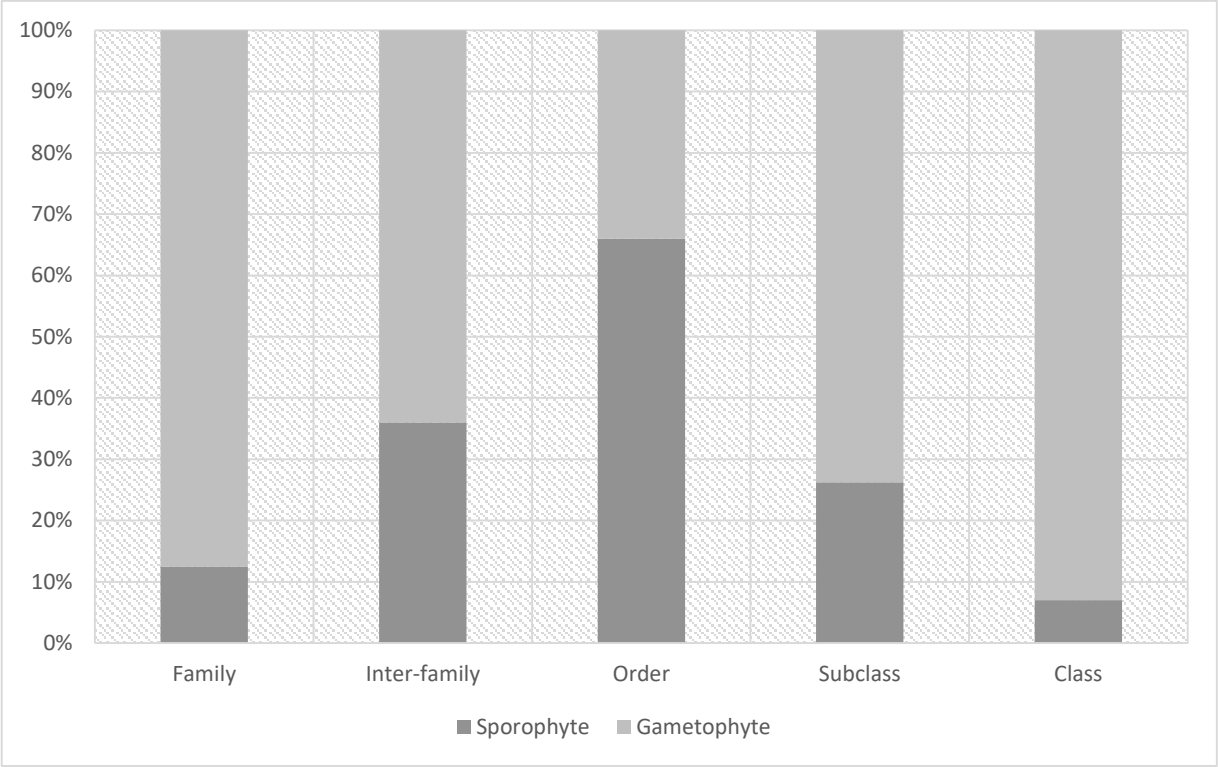


Figura C2 - 6. Porcentaje de sinapomorfías por fase ontogenética por categoría taxonómica. Proporción de sinapomorfías esporofíticas mapeadas a lo largo del árbol combinado se incluye en la figura S2 del Apéndice I.

Tabla C2 - 4. Sinapomorfías para grupos de nivel taxonómico medio y alto.

Nombre del grupo	Taxa incluidos	Número del Carácter: sinapomorfía
F	Ricciaceae [*Riccia* + *Ricciocarpos*]+ Oxymitraceae [*Oxymitra*]	2: Relación ancho del ápice /ancho de la base: 1.1-1.5 -> 1.8-2.2 3: Relación rizoides tuberculados/rizoides lisos: 0.6-1.0 -> 0.35-0.45 46: Dehiscencia capsular: irregular -> cleistocárpica 49: Presencia de eláteres: presentes -> ausentes 74: Posición perigonial: embebido en receptáculos -> en clústeres anacróginos 97: Ontogenia del embrión: pie y seta de la célula hipobasal -> esporangio completo

		114: Anatomía del pedicelo anteridial: e serie de 4 o más -> uni-seriado
E	Monocleaceae [*Monoclea*] + Conocephalaceae [*Conocephalum*]	55: Tubo germinal: presente -> ausente
C	Wiesnerellaceae [*Wiesnerella*] + Targioniaceae [*Targionia*]	2: Relación ancho del ápice /ancho de base: 1.0-1.1 -> 0.7-0.9 7: Diámetro de los rizoides tuberculados /rizoides lisos: 0.7 -> 0.76-0.77 83: Engrosamientos internos de la cápsula: anular -> semi-anular
D	Corsiniaceae [*Cronisia* + *Corsinia*] + Exormothecaceae [*Exormotheca* + *Aitchisoniella* + *Stephensoniella*]	74: Posición perigonial: embebidos en receptáculos -> en clústeres anacróginos 93: Tolerancia a la desecación: no -> yes

A	Monocarpaceae [*Monocarpus*] + Sphaerocarpales [*Sphaerocarpus* + *Austroriella* + *Riella* + *Geothallus*]	46: Dehiscencia capsular: en 4 valvas -> cleistocárpica 49: Eláteres: presente -> ausente 59: Espora, morfología de la cara proximal: semejante a la cara distal -> diferente de la cara distal
Marchantiopsida	Blasiidae [*Blasia* + *Cavicularia*] + Marchantiidae [Neohodgsoniales + Sphaerocarpales + Lunulariales + Marchantiales]	15: Filotaxis: un tercio/mitad -> ninguna 22: Apéndices ventrales: ausentes -> dos filas 56: Esporas polarizadas: no -> si 75: Periquecio externo: escamas semejantes a hojas -> involucro marchantiode 77: Caliptra: caliptra carnosa -> caliptra verdadera

		92: Posición del involucro: ninguno -> dorsal 99: Espermátida, apertura del spline: apertura de 1 túbulo -> apertura de 3 túbulos o más 101: Espermátida, dimorfismo del cuerpo basal: no -> si 106: Espermátida, presencia de depresión: no -> si
Marchantiidae	Neohodgsoniales + Sphaerocarpales(incluyendo *Monocarpus*) + Lunulariales + Marchantiales	45: Pared de la capsula: multi-estratificado -> uni-estratificado 54: Célula madre dela espora lobada: presente -> ausente 55: Tubo germinal: ausente -> presente 65: Protonema: globoso -> plano

		70: Cámaras de aire: ausente -> tipo Marchantia 79: Arquegonióforo, anatomía del pedicelo: ninguno -> homogéneo 80: Anatomía del receptáculo femenino: ninguno -> homogéneo 91: Engrosamientos de la pared de la cápsula: ausente -> presente 123: Células del cuello del arquegonio (CT): fila de cinco células -> fila de seis células
B	Lunulariales [*Lunularia*] + Marchantiales	9: Largo de la rama femenina: 0.4-0.5 -> 1.2 24: Forma del apéndice ventral: agudo -> lanceolado

		25: Tipo de rizoide: unicelular, solo lisos -> unicelular, dimórfico 26: Tipo de rizoide tuberculado: ninguno -> sólo rizoides ligeramente tuberculado 27: Tubérculos (papilas): no tuberculados -> redondeadas a agudas 29: Rizoides tuberculados, distribución a lo largo de la planta: no tuberculados -> ventralmente distribuido 34: Tipo de embrión: filamentoso -> octámero 85: Número de apéndices por escamas: sin escamas -> una 86: Márgenes de la escama: sin escamas -> entero

		89: Forma de las células del apéndice: sin escamas -> hexagonal o pentagonal

MAPEO DE CARACTERES ADAPTATIVOS

Ninguno de los grupos ecológicos definidos por Bischler (1998) tuvo un único origen (Fig. C2 - 7). El grupo II fue basal dentro las Marchantiopsida mientras que los grupos III y IV caracterizaron a los grupos más distantes respecto a Sphaerocarpales. El grupo I fue polifilético y se originó en tres oportunidades independientes (Fig. C2 - 7). La dehiscencia capsular fue reconstruida con 13 pasos; la condición cleistocárpica fue observada en Sphaerocarpales + *Monocarpus*, Oxymitraceae + Ricciaceae y *Corsinia* + *Cronisia*. La optimización del número de esporas por capsula mostró 9 pasos. Los caracteres continuos (tamaño de espora y largo de ramas) tuvieron 1.5 y 2.15 pasos cada uno. El tamaño de la espora fue mayor entre los taxa morfológicamente simples (Ricciaceae, Oxymitraceae, Monocleaceae, etc.) mientras que tendió a ser menor en los clados posicionados basalmente en Marchantiidae. Conversamente, el largo de ramas mostró valores menores en los grupos posicionados distantemente con respecto a Sphaerocarpales y mayores valores en los grupos posicionados cerca de la base. El número de esporas fue menor en los grupos distales y en el grupo A (Fig. C2 - 7).

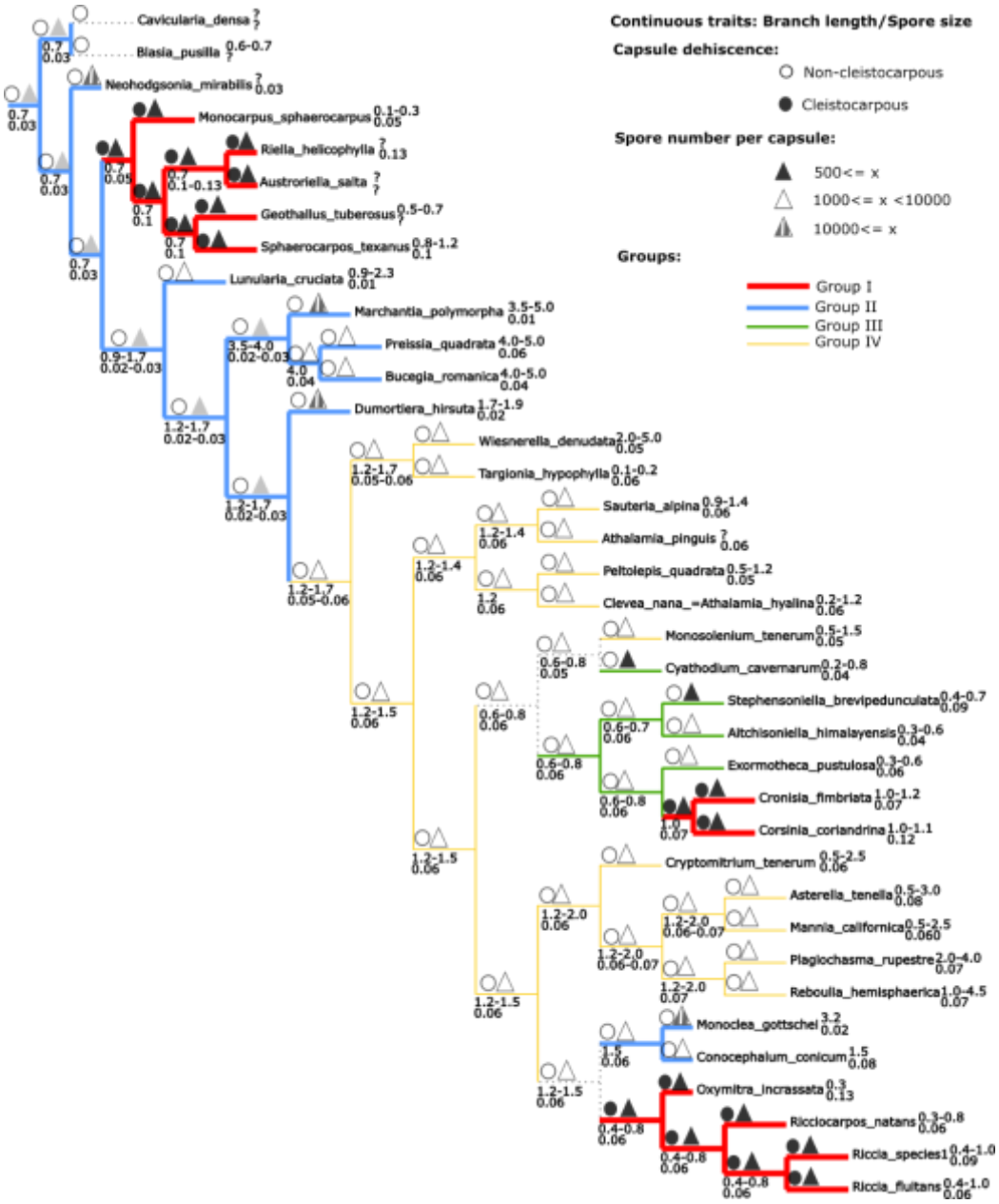


Figura C2 - 7. Mapeo de caracteres de las características potencialmente adaptativas a lo largo del ingroup. Las ramas están coloreadas de acuerdo a los grupos de Bischler. Los caracteres seleccionados son mostrados como valores continuos abajo de las ramas (largo de ramas (cm)/tamaño de esporas (mm)) y discretos como símbolos coloreados. Símbolos grises y punteados representan optimizaciones ambiguas.

DISCUSIÓN

En este trabajo, se presentan los resultados del análisis filogenético combinado más exhaustivo para las hepáticas talosas complejas. Nuevas fuentes de información fueron evaluadas incluyendo caracteres continuos y estructurales. Rasgos comúnmente considerados como tradicionales fueron re-interpretados e incluidos en el análisis. Los resultados obtenidos de los datos combinados corroboraron muchas de las propuestas recientemente hechas por otros autores, aunque también ponen en duda la monofilia de algunas familias. La contribución relativa de diferentes tipos de caracteres morfológicos indica que el esporofito aporta información valiosa a bajos niveles taxonómicos. El amplio muestro de caracteres permite mejorar los análisis en términos de congruencia de datos, arroja luz sobre las relaciones entre familias, y mejora las diagnosis de los grupos de nivel taxonómico alto. Las principales conclusiones taxonómicas y sistemáticas se basan en los resultados de los datos combinados analizados bajo pesado de bloques (BW). La estabilidad de los clados y la contribución relativa de los datos deriva de los resultados de los análisis de las particiones individuales.

MONOFILIA DE GRUPOS Y ESTABILIDAD

Gran parte de las relaciones establecidas a niveles profundos dentro de la subclase Marchantiidae estuvieron en concordancia con los resultados de autores previos (Wheeler 2000; Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2006; Boisselier-Dubayle et al. 2002). El orden Marchantiales, tal cual concebido por Crandall-Stotler et al. (2009) o Bischler (1998), no es hallado como monofilético en ninguna instancia del análisis (Fig. C2 - 1). Luego de encontrar una asociación estrecha entre *Monocarpus* y

Sphaerocarpales Forrest et al. (2015) y Villarreal et al. (2016) rechazaron la definición de Marchantiales de Crandall-Stotler et al. (2009). Los resultados hallados en este análisis, específicamente, concuerdan con los resultados hallados por Forrest et al. (2015) al establecer el grupo A (*Monocarpus* + Sphaerocarpales; Figs. 1 y 5).

Adicionalmente, se hallaron varios grupos interesantes por arriba del nivel de familia (Figs. 1 y 5). La pasada desagregación del género *Lunularia* del orden Marchantiales llevó a la propuesta del orden Lunulariales (Long 2006; Crandall-Stotler et al. 2009). La relación entre los grupos de rango alto permaneció poco clara a través de distintos estudios (Wheeler 2000; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; Crandall-Stotler et al. 2009). Así, la propuesta de tres órdenes (Lunulariales, Marchantiales y Neohodgsoniales) parecía apropiada. Sin embargo, Villarreal et al. (2016) encontró un clado constituido por Lunulariales y Marchantiales (exceptuando *Monocarpus*). Los resultados de este análisis, recuperaron el mismo nodo, grupo B (Figs. 1 y 5); éste difiere de las restantes definiciones de Marchantiales en excluir a *Monocarpus* y *Neohodgsonia* e incluir a *Lunularia*. Aunque la distinción de dos órdenes diferentes (Lunulariales y Marchantiales) no es necesariamente refutado, su diferenciación no parece adecuada dado los resultados obtenidos en el presente trabajo y los recientes (Villarreal et al. 2016). Esto es reforzado por el hecho que el nodo correspondiente a Marchantiales (menos *Monocarpus*) carece de una diagnosis clara y que *Lunularia* muestra una escasa cantidad de autapomorfías (Fig. C2 - 1 y Tabla S2, Apéndice I).

Muchos de los clados obtenidos a niveles taxonómicos “intermedios” por Villarreal et al. (2016; i.e. aquellos agrupando dos familias) también son encontrados por los resultados presentes. El grupo F (*Riccia* + *Ricciocarpos* + *Oxymitra*; Fig. C2 - 5) fue

previamente reconocido como orden (Crandall-Stotler & Stotler 2000) o suborden (Bischler 1998). Este grupo fue previamente recuperado con apoyo elevado (Villarreal et al. 2016); con lo cual, los resultados presentes concuerdan en todos los tipos de datos (combinados, morfológicos, y molecular; Fig. C2 - 1). El resto de los grupos inter-familiares nunca fueron considerados como grupos formales en las clasificaciones modernas. Los grupos E (*Conocephalum* + *Monoclea*) y C (*Wiesnerella* + *Targionia*; Fig. C2 - 5) son ampliamente apoyados por los datos combinados y moleculares. El clado D (*Stephensoniella* + *Aitchisoniella* + *Exormotheca* + *Corsinia* + *Cronisia*) es también recuperado por los datos combinados y moleculares (Figs. 1 y 5), contradiciendo propuestas taxonómicas recientes (Long et al. 2016a, b; *ver abajo*).

Las topologías concluidas del análisis de distintos datos muestran discrepancias con cambios taxonómicos recientemente propuesto para el nivel de familia y menor (Long et al. 2016a, b). El género *Aitchisoniella* fue transferido a la familia Cleveaceae (Long et al. 2016b) al ser hallado como taxon hermano a los miembros de dicha familia (Villarreal et al. 2016). En contraposición con Villarreal et al. (2016), la posición de *Aitchisoniella* dentro de Cleveaceae no fue apoyado por los datos actuales (Fig. C2 - 1; *ver cuadros de estabilidad*). En los resultados aquí obtenidos, *Aitchisoniella* se resolvió como grupo hermano de *Stephensoniella* con elevado apoyo (SR 100; Fig. C2 - 1), claramente anidado en Corsiniaceae (Fig. C2 - 1; clado D en Fig. C2 - 5). *Exormotheca*, por otro lado, fue taxon hermano de *Corsinia* y *Cronisia* en los resultados combinados y moleculares (Fig. C2 - 1). La morfología, sin embargo, arroja resultados desconcertantes con respecto a Corsiniaceae (Fig. C2 - 3; Fig. S3 Apéndice I). Al igual que en Villarreal et al. (2016), los árboles morfológicos recuperaron a *Exormotheca* y *Stephensoniella* como

taxa hermanos pero en absoluto vinculados a los restantes miembros de Corsiniaceae (Fig. C2 - 3; Fig. S3 Apéndice I). Por lo tanto, los cambios nomenclaturales propuestos sobre Cleveaceae y el género *Stephensoniella* (Long et al., 2016a, b) no son completamente soportados por estos resultados. En su lugar, las hipótesis obtenidas sugieren una revisión de la familia Corsiniaceae a fin de acomodar a *Aitchisoniella* y que los géneros *Stephensoniella* y *Exormotheca* son unidades efectivamente independientes.

Los géneros *Corsinia* y *Cronisia* fueron hallados como taxones hermanos por primera vez en un análisis combinado (Fig. C2 - 1). Aunque este clado fue resuelto aquí con un apoyo moderado, fue hallado en gran parte de las condiciones analíticas (13 de 17); mostrando una gran estabilidad (Fig. C2 - 1). El hecho que Villarreal et al. (2016) haya recuperado un clado constituido por un ensamble parafilético de familias "tradicionales" [Exormothecaceae y Corsiniaceae; *figura 2 en Villarreal et al. (2016)*], llevó a un arreglo coherente de estos grupos (Long et al. 2016a, b). En comparación con estudios previos (Forrest et al. 2006; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Villarreal et al. 2016), la inclusión de una cantidad masiva de datos morfológicos modificó muchas de las relacionadas previamente planteadas a nivel de género. A diferencia de *Stephensoniella* y *Exormotheca* (Villarreal et al. 2016), el vínculo entre *Corsinia* y *Cronisia* es apoyado por un gran número de caracteres morfológicos. Adicionalmente, ambos géneros tienen escasas autapomorfías (Tabla S2 Apéndice I). En conjunto, esto hace que *Cronisia* y *Corsinia* sean géneros apropiados para sean tratados bajo un único nombre genérico.

Aparte de Lophocoleineae y Porellales (Fig. C2 - 1), los clados del outgroup fueron resueltos coherentemente con Crandall-Stotler et al. (2009). Hay un amplio acuerdo acerca de las relaciones filogenéticas entre Jungermanniineae y Lophocoleineae, así como en la monofilia de Porellales (Davis 2004; Forrest & Crandall-Stotler 2004; Heinrichs et al. 2005, 2007; He-Nygrén et al. 2006; Crandall-Stotler et al. 2009). El muestro taxonómico y morfológico llevado a cabo en este estudio fue especialmente concebido para resolver las relaciones internas de Marchantiidae. Por ende, la no monofilia de estos clados no debería ser tomado como resultados contundentes.

Como fue notado por Crandall-Stotler et al. (2009), tratar de resolver las relaciones profundas dentro de la clase Marchantiopsida persiste como un desafío sistemático. Los resultados presentes muestran al clado B (Marchantiales y Lunulariales; Fig. C2 - 5) como un grupo inestable en el dataset molecular y completamente ausente en los árboles morfológicos (cuadros de estabilidad de la Fig. C2 - 1). Por el contrario, el grupo B se mostró notablemente estable en los datos combinados. Esto sugiere que la adición de datos morfológicos mejora la estabilidad de los grupos independientemente de la incongruencia de los datos. Adicionalmente, el clado B recibió un mayor apoyo cuando la morfología se combinó a las moléculas. Similarmente, otros clados menos inclusivos (Sphaerocarpales, Ricciaceae y Corsiniaceae) mejoraron significativamente sus valores de apoyo con la adición de morfología (Tabla S3 Apéndice I). De forma semejante al nodo B, tal mejora pude ser causada por la adición de datos morfológicos. Estos resultados subrayan el hecho que el muestreo exhaustivo de datos morfológicos puede capturar patrones filogenéticos semejantes a los de los datos moleculares. Aún

más, grupos pobremente apoyados o inestables derivados de datos moleculares pueden ser significativamente mejorados luego de la adición de morfología.

Las diferencias entre los resultados alcanzados aquí y aquellos obtenidos por otros autores pueden deberse a la adición de datos nuevos y la diferencia en los métodos de análisis empleados. Se sugirió que los clados débilmente apoyados pueden ser particularmente susceptibles a la variación de las condiciones analíticas (Giribet 2003; Miller & Hormiga 2004). Bajo este razonamiento, un clado fundado en escasa evidencia puede ser susceptible a la adición de datos conflictivos nuevos. Las discrepancias con resultados anteriores se concentraron en Corsiniaceae y Cleveaceae. En la filogenia de Villarreal et al. (2016), los grupos Corsiniaceae + *Exormotheca* y *Exormotheca* + *Stephensoniella* fueron débilmente a moderadamente apoyados (BS < 50 y 79, respectivamente). En este estudio, estos taxa fueron marcadamente inestables, especialmente *Exormotheca* (cuadros de estabilidad de la Fig. C2 - 1). Además, las filogenias recientes fueron realizadas bajo Máxima Verosimilitud y análisis Bayesianos (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2006). Pesos implicados, por el contrario, nunca fue aplicado para analizar este grupo. Así, las diferencias también pueden deberse al uso de métodos de inferencia distintos.

CONTRIBUCIÓN DE DATOS, CONFLICTO Y CONGRUENCIA

Boisselier-Dubayle et al. (2002) y Crandall-Stotler et al. (2005) analizaron la incongruencia entre distintos tipos de datos. Pese a ser exhaustivas, esas comparaciones no cuantificaron el grado de conflicto y congruencia entre distintos tipos específicos de caracteres morfológicos para recuperar clados. Las comparaciones topológicas (distancias SPR y nodos compartidos) realizados en este estudio mostraron una elevada

similitud entre los árboles moleculares y el árbol combinado. Boissleier-Dubayle et al. (2002) argumentó que, dado la cantidad de datos moleculares, tal resultado es esperable. Sin embargo, la extensión a la cual los árboles morfológicos se diferencian de los moleculares nunca fue considerada. Las medidas de distancia SPR calculadas en este análisis indicaron que los árboles morfológicos guardan cierta similitud con los resultados moleculares (SPR: 8.1; Fig. C2 - 3; Tabla C2 - 3). La comparación entre los árboles moleculares y los morfológicos de Bischler (1998) y Boisselier-Dubayle et al. (2002) arrojaron valores de SPR mayores a 9 (Tabla C2 - 3). Respecto a los nodos compartidos, la topología de Bischler (1998) demostró ser más semejante a las hipótesis moleculares halladas aquí. Esta similitud es explicada por el hecho que en ambos árboles, el de Bischler y el molecular bajo BW, la familia tradicional Exormothecaceae fue monofilética. La comparación alternativa, usando el árbol de Villarreal et al. (2016) como referencia, mostró una mayor similitud para el árbol morfológico K7 (Tabla C2 - 3). Consecuentemente, los datos morfológicos del presente dataset maximizaron la congruencia con los datos moleculares en 3 de 4 evaluaciones.

Se considera, generalmente, que los datos morfológicos generan topologías marcadamente discordantes (Boisselier-Dubayle et al. 2002). Aunque este tipo de incongruencia también se vio reflejado en los árboles obtenidos aquí (Fig. C2 - 3), el árbol morfológico K7 tiene diferencias con las hipótesis morfológicas de otros autores y semejanzas con árboles moleculares recientemente publicados (Bischler 1998; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Forrest et al. 2006). Como ha sido previamente notado (Boisselier-Dubayle et al. 2002), los datos morfológicos tienden a posicionar a los grupos morfológicamente complejos en nodos más distantes

a Sphaerocarpales (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Crandall-Stotler et al. 2009). Contrariamente, los árboles morfológicos presentes se asemejan a la topología de los árboles moleculares (Fig. C2 - 3). En el árbol morfológico K7, el morfológicamente simple grupo F fue recuperado en una posición distante con respecto a Sphaerocarpales (Fig. C2 - 3); diferenciándose, así, de las hipótesis morfológicas previas (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Boisselier-Dubayle et al. 2002). Los géneros *Corsinia* y *Cronisia* estuvieron vinculados al clado F, como en Forrest et al. (2006). La familia "tradicional" Exormothecaceae fue rechazada (*Aitchisoniella* + *Stephensoniella* + *Exormotheca*; como en Villarreal et al. 2016) y *Neohodgsonia* fue excluido de Marchantiaceae (como en Forrest et al. 2006). Sin embargo, los árboles morfológicos hallados tuvieron coincidencias con los árboles morfológicos de otros autores. Esto es, los árboles aquí resueltos excluyeron a *Monoclea* de Marchantiales y rechazaron Lunulariales (al igual que Crandall-Stotler et al. 2000). En este sentido, los resultados alcanzados de la actual información morfológica pueden ser interpretados como un intermedio entre las hipótesis morfológicas analizadas bajo pesos iguales por otros autores (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Boisselier-Dubayle et al. 2002) y los árboles derivados de evidencia molecular (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; y los aquí obtenidos).

Los estudios más detallados acerca del conflicto entre distintos tipos de caracteres morfológicos fueron realizado por Crandall-Stotler et al. (2005). Ellos concluyeron que los caracteres esporofíticos no eran más informativos que los caracteres gametofíticos. En este estudio, la similitud topológica es maximizada por los datos gametofíticos (Fig. C2 - 4). No obstante, esto no implica que los caracteres

esporofíticos no sean informativos. Aunque algunos grupos son espuriamente recuperados por los datos esporofíticos (e.g. Sphaerocarpales anidado en Marchantiales), diversos grupos taxonómicos son correctamente recuperados por los caracteres esporofíticos y no así por los del gametofito (Fig. C2 - 4). El clado F fue encontrado en el análisis combinado y en el árbol esporofítico, en línea con filogenias anteriores (Bischler 1998; Wheeler 2000; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; Fig. C2 - 4). De manera análoga, la familia Aytoniaceae fue recuperada por los datos esporofíticos pero rechazada por los caracteres gametofíticos (Fig. C2 - 4). Los caracteres del esporofito recuperaron correctamente otros dos grupos, como en filogenias moleculares previas: grupo C (*Wiesnerella* + *Targionia*) y A (*Monocarpus* + Sphaerocarpales; Wheeler 2000; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016).

Los datos muestran que los árboles morfológicos tienen cierto nivel de congruencia con las topologías moleculares en términos de movimientos SPR, nodos compartidos y ubicación de grupos particulares en distintas posiciones de la filogenia (próximos o distantes al outgroup). La similitud incrementada, en comparación con datasets morfológicos previos, fue probablemente consecuencia de la adición de nueva información y de caracteres re-interpretados. Hasta ahora, las matrices morfológicas incluían un número relativamente pequeño de caracteres (43 caracteres). Las matrices más voluminosas, además, no se concentraban en Marchantiidae (He-Nygrén et al. 2006; Crandall-Stotler & Stotler 2000). El set de datos analizado aquí no sólo considera información novedosa, sino que también relevante para resolver relaciones filogenéticas al nivel planteado. En adición, es importante notar que Boisselier-Dubayle

et al. (1997) había previamente sugerido usar enfoques basados en la ponderación de los datos con el fin de disminuir la incongruencia entre datos. La homoplasia reportada en trabajos anteriores (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Crandall-Stotler et al. 2005) fue ahora ponderada negativamente por el uso de pesos implicados (Goloboff 1993). Todo esto, puede ser considerado como una mejora en las condiciones de análisis de los datos morfológicos.

SINAPOMORFÍAS Y DIAGNOSIS

Crandall-Stotler et al. (2009) remarcó el hecho que diferentes caracteres morfológicos no pudieron ser asignados confiablemente a grupos particulares del actual sistema de clasificación. Muchos de los grupos diagnosticados por primera vez en este análisis fueron recuperados por filogenias anteriores (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016); aun así, no han sido evaluados satisfactoriamente desde una perspectiva morfológica. En consecuencia, su definición morfológica persiste desconocida o poco clara. En este trabajo, la diagnosis de muchos de tales grupos fue clarificada.

En la clasificación actual (Crandall-Stotler et al. 2009), Marchantiopsida y Marchantiidae son definidas de manera ambigua. Esto es, algunos caracteres son efectivamente diagnósticos (e.g. *célula apical cuneiforme* o *capsula uni-estratificada*) mientras que otros rasgos son completamente plesiomórficos (e.g. *plantas talosas, raramente foliosas* o *dehiscencia por valvas, opercular o irregular*). En el árbol combinado final, estos grupos son soportados por nueve sinapomorfías cada uno, principalmente gametofíticos (Fig. C2 - 6; Tabla C2 - 4; Fig. S2 Apéndice I). EL nodo B (Marchantiales [menos *Monocarpus*] + Lunulariales; Fig. C2 - 5) nunca fue diagnostica desde su propuesta original (Forrest et al. 2006; Boisselier-Dubayle et al. 2002). En el

presente análisis combinado, este grupo es diagnosticado por 15 sinapomorfías; mayoritariamente provenientes del gametofito. Células de las escamas hexagonales/pentagonales, escamas lanceoladas y rizoides tuberculados delgados son algunas de las sinapomorfías del grupo.

La mayoría de los análisis previos (Wheeler 1998; Wheeler 2000; He-Nygrén et al. 2006; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016) recuperaron el clado F (*Oxymitra, Riccia* + *Ricciocarpos*; Fig. C2 - 5). No obstante, no fue considerado formalmente en la clasificación (Crandall-Stotler et al. 2009). En clasificaciones morfológicas, este grupos estuvo casi exclusivamente definido en base a caracteres esporofíticos (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000). Aquí, este nodo fue diagnosticado por siete sinapomorfías, cuatro de ellas siendo caracteres gametofíticos. Así, el número de sinapomorfías no sólo incrementó, sino que además se incorporaron nuevos caracteres gametofíticos. Un rasgo distintivo de este grupo es la relación *ancho de ápice/ancho de la base* del talo de 1.8-2.2. La proporción de 0.3-0.4 entre la cantidad de rizoides tuberculados y lisos es también diagnóstico de este grupo. Anteridios (órganos sexuales masculinos) posicionados en agrupaciones anacróginas (no derivadas de la célula apical) es otro rasgo diagnóstico del grupo.

La evidencia molecular ha recuperado consistentemente el clado E (*Monoclea* y *Conocephalum*; Forrest et al. 2015; Villarreal et al. 2016) y C (*Wiesnerella* y *Targionia*; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016); ninguno de ellos encontró caracteres diagnósticos a diferencia de lo sucedido aquí. El grupo E es diagnosticado por la ausencia de tubo germinal, mientras que el grupo C es definido por tres rasgos: *relación ancho de ápice/ancho de base* 0.7-0.9, proporción de 0.76-0.77

entre rizoides tuberculados/lisos y engrosamientos semi-anulares de la capsula (en contraposición con los engrosamientos anulares de los restantes clados).

Los resultados obtenidos en el presente análisis comparten muchos clados con las filogenias previas (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016) aunque la diagnosis de algunos de ellos difieren de las propuestas previas. Muchos caracteres estaban potencialmente ligados a Corsiniaceae (*Exormotheca* + *Corsinia* + *Cronisia*; Long et al. 2016a). Sin embargo, sólo dos características definieron este clado: rizoides tuberculados originados cerca del ápice y número cromosómico múltiple de 8. Ningún carácter relacionado a esporas estuvo asociado al vínculo entre *Exormotheca* +*Corsinia* +*Cronisia*; como fue sugerido recientemente (Long et al. 2016a). El nuevo grupo D, que incluye *Aitchisoniella* y Corsiniaceae (*Corsinia* + *Cronisia* + *Exormotheca* + *Stephensoniella*; Long et al., 2016,a), fue diagnosticado por dos caracteres: anteridios en clústeres anacróginos y tolerancia a la desecación. No obstante, debe ser notado que la diagnosis del grupo D no es comparable con Corsiniaceae (Long et al., 2016a) ya que está compuesto por diferentes taxones (i.e. incluye *Aitchisoniella*). El clado A (*Monocarpus* + Sphaerocarpales; Fig. C2 - 5) fue recientemente hallado por Forrest et al. (2015), quienes sugirieron que este grupo podría definirse sobre la base de reducciones esporofíticas. El mapeo de sinapomorfías confirman la propuesta de Forrest et al. al reconstruir reversiones como sinapomorfías (capsula cleistocárpica, ausencia de eláteres y ornamentación distintiva de la cara proximal).

Las restantes familias no monotípicas también modificaron su diagnosis respecto a la clasificación actual. Aytoniaceae y Cleveaceae (excluyendo *Aitchisoniella*) contrajeron su diagnosis original (Crandall-Stotler et al. 2009). Sin embargo, diez y ocho

sinapomorfías fueron establecidas para cada grupo, respectivamente. Muchas de tales apomorfías ya habían sido designadas por Crandall-Stotler et al. (2009) mientras que otros son totalmente nuevas. Por ejemplo, una proporción 1.09-1.11 entre rizoides tuberculados y lisos y, rizoides tuberculados delgados en los gametangióforos son sinapomorfías nuevas para Aytoniaceae. Cleveaceae (excluyendo *Aitchisoniella*) es además diagnosticado por una alta densidad de tubérculos en los rizoides (9.4-11.0), tubérculos medio a largos (4.5-4.6 micras) y presencia de tubérculos de reproducción vegetativa, entre otros. Marchantiaceae recuperó como sinapomorfías muchas de las características propuestas por Crandall-Stotler et al. (2009). Como sea, caracteres nuevos relacionados a los rizoides tuberculados también son incluidos en incluidos en las diagnosis. Ricciaceae, como fue el caso en distintas clasificaciones (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000), es principalmente recuperado por reversiones (ausencias).

Dos rasgos adicionales caracterizan a las diagnosis del presente estudio: proporción elevada de caracteres esporofíticos e incorporación de caracteres continuos. Bischler (1998) documentó un número importante de sinapomorfías relacionadas al esporofito. Específicamente, 52% de sus caracteres esporofíticos incluidos mostraron estados apomórficos (Bischler 1998). No obstante, esa cantidad no fue informativa acerca de la distribución de sinapomorfías en el árbol ni de su proporción por nodo. Luego de un escrutinio de las sinapomorfías reportadas por Bischler (1998), resultó que la fase esporofítica contribuyó a 46 sobre 126 cambios apomórficos (36%, principalmente en nodos profundos). En este trabajo, las diagnosis son dominadas por características gametofíticas a nivel de familia (Fig. C2 - 6; Fig. S2 Apéndice I). Estas

cantidades podrían coincidir con la noción de que los rasgos esporofíticos pueden ser poco informativos a niveles taxonómicos bajos (Schuster 1984a; Crandall-Stotler & Stotler 2000). Sin embargo, esta idea no es apoyada cuando las sinapomorfías a nivel de orden y entre familias son consideradas. Estos nodos fueron diagnosticados por un número elevado de caracteres esporofíticos (Fig. C2 - 6; Fig. S2 Apéndice I). Contrariamente, los caracteres esporofíticos son pobremente representados en la diagnosis de clases y subclases. El número relativamente elevado de sinapomorfías esporofíticas a niveles taxonómicos bajos en comparación con Bischler (1998) puede deberse al número considerable de caracteres esporofíticos incluidos en la matriz. De hecho, la matriz de Bischler (1998) incluye 12 rasgos esporofíticos mientras que el presente dataset considera 34 caracteres de la fase esporofítica. Estos nuevos hallazgos provén la base sobre la cual nuevos grupos pueden ser establecidos en base a valores de apoyo elevados y diagnosis claramente definidas.

Muchas sinapomorfías halladas en este estudio involucran caracteres continuos, un resultado novedoso ya que filogenias previas de este grupo jamás han empleado este tipo de información. La falta de caracteres continuos en estudios previos (Bischler 1998; Boisselier-Dubayle et al. 2002) puede ser explicado a la ausencia de un método apropiado para su tratamiento en el marco de análisis filogenéticos dado que tales métodos fueron publicados posteriormente (Goloboff et al. 2006). Aun así, estudios recientes sugieren la exclusión de caracteres continuos en este tipo de inferencias. Oyston et al. (2015) argumentaron que a niveles taxonómicos altos (≈ nodos profundos), los taxa tienden a diferir más marcadamente que a niveles taxonómicos bajos (≈ nodos superficiales). Consecuentemente, Oyston et al. postularon que la morfometría clásica

(caracteres continuos) no son apropiados para niveles taxonómicos altos. Los caracteres discretizados son proficientes ya que manifiestan el vacío en la variación natural del caracter siendo evaluado (Oyston et al. 2015). Los análisis de caracteres continuos (Goloboff et al. 2006) llevó a diagnosticar 16 de 35 nodos del ingroup. De hecho, incluso si el consenso esta pobremente resuelto, algunos nodos a niveles taxonómicos intermedios y de familia son recuperados cuando sólo este tipo de caracteres son analizados (Fig. S4 Apéndice I). Así, estos resultados contradicen la noción de que los atributos continuos son apropiados sólo para niveles taxonómicos bajos. Investigaciones adicionales deberían ser llevadas a cabo para determinar el valor de este tipo de información en la filogenia de las hepáticas talosas complejas.

ESTRATEGIAS DE VIDA, SIMILITUD MORFOLÓGICA Y ESCENARIOS EVOLUTIVOS

Aunque algunos rasgos morfológicos estuvieron ligeramente desacoplados con respecto a los grupos ecológicos, un patrón general correlacionado es claramente recuperado (Fig. C2 - 7). Bischler (1998) estableció estos grupos mediante un análisis estadístico entre factores ambientales y rasgos morfológicos. Al mapear los grupos mencionados sobre su filogenia, se sugirió que la morfología y las estrategias de vida estaban filogenéticamente estructuradas. Por ende, se argumentó que la similitud morfológica estaba explicada por ancestralidad común y no por presión ambiental. La reconstrucción de caracteres en el presente árbol combinado coincide parcialmente con el postulado de Bischler. Explicar la similitud en base a ancestralidad común requiere que cada grupo sea monofilético o parafilético. Ya que los grupos II-IV tuvieron un único

origen, la similitud morfológica adentro de cada clado puede ser explicada por ancestralidad. Similarmente, adentro de cada clado del grupo I los taxa tendieron a ser semejantes en su morfología (Fig. C2 - 7). La presión ambiental podría ser considerada para explicar la diversidad morfológica entre los taxa no relacionados. A diferencia de los miembros del mismo clado, la similitud entre taxones no relacionados no puede ser razonablemente causada por retención de rasgos ancestrales. La similitud, por ejemplo, entre los géneros *Riccia* y *Monocarpus* es más fácilmente explicada en términos de presiones ambientales similares (Fig. C2 - 7). Estos hallazgos, por lo tanto, permiten que la hipótesis de Bischler sea reformulada. Esto es, basado en los patrones filogenéticos actuales, la similitud morfológica es parcialmente explicada por ancestralidad común (internamente a cada clado) y parcialmente por convergencia (entre los miembros no relacionados del grupo I).

Múltiples reducciones independientes ocurrieron en los taxa del grupo I, comúnmente limitados a ambientes abiertos expuestos a desecación (cápsulas cleistocárpicas, gametofitos pequeños, pocas esporas de gran tamaño). Estos rasgos son favorecidos bajo estrés ambiental (Bischler 1998; Bischler et al. 2005). Contrariamente, los miembros del grupo II-IV tendieron a desarrollar características morfológicas complejas (gametofitos grandes, cápsulas no cleistocárpicas, numerosas esporas pequeñas), apropiadas para ambientes mesofíticos (Bischler 1998). Así, la correlación entre los rasgos morfológicos y las estrategias de vida encontrada por Bischler (1998) puede ser confirmada en este sentido.

Las desviaciones de los patrones evolutivos esperados (Bischler 1998) fueron una consecuencia de las topologías diferentes y los métodos aplicados. La inferencia

estadística de Bischler (1998) se llevó a cabo sin considerar la filogenia como una fuente limitante de variación. En su lugar, las especies fueron tratadas como entidades estadísticas independientes. A fin de evaluar la evolución concertada entre distintos caracteres, el efecto de la filogenia debe ser eliminado. Al hacer esto, las especies pueden ser tratados como unidades estadísticas independientes (Felsenstein, 1985). Una evaluación cuantitativa detallada de los caracteres potencialmente adaptativos es aún necesitada. Hasta el momento, el valor adaptativo de los rasgos morfológicos persiste como un área poco explorada.

CONCLUSIONES

El primer análisis filogenético combinado exhaustivo para las hepáticas talosas fue llevado a cabo. Un muestreo morfológico ampliado llevó a la construcción del dataset morfológico más grande para la subclase. Hallazgos claves fueron alcanzados con respecto a la contribución morfológica y la mejora de las diagnosis. En síntesis, la presunción establecida que los caracteres morfológicos pueden producir patrones completamente incongruentes o resultados espurios fue desechada. De hecho, muchos nodos anteriormente recuperados con apoyos bajos fueron ahora hallados con apoyo elevado. Esto sugiere que la combinación de datos conflictivos puede revelar "apoyo oculto" (*hidden support*) para muchos grupos.

Muchas sinapomorfías entre familias fueron halladas por primera vez y algunos cambios taxonómicos recientes fueron cuestionados. Aunque las relaciones profundas entre las familias derivadas siguen siendo poco clara, muchos nodos entre familias incrementaron su apoyo y fueron diagnosticados. Subsecuentemente, estos nodos podrían ser trasladados en nuevos grupos taxonómicos vinculado a las familias

derivadas. La taxonomía de las familias Cleveaceae y Corsiniaceae, así como de los géneros Aitchisoniella y Stephensoniella, deberían ser revisadas. Hasta el momento, establecer un set de sinapomorfías para el orden Marchantiales sigue siendo un problema. Un enfoque razonable sería redefinir a Marchantiales de manera que incluya a sus taxon hermano Lunulariales. Al hacer esto, una categoría bien apoyada y diagnosticada podría ser propuesta.

REFERENCIAS -

Bischler, H. et al., 2005. Marchantiidae. *Flora Neotropica*, 97, pp.1–262.

Bischler, H., 1998. Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca*, 51, pp.1–201.

Bischler, H., Boisselier-Dubayle, M. & Pant, G., 1994. On Aitchisoniella Kash.(Marchantiales). *Cryptogamie. Bryologie*, 15(2), pp.103–110.

Bischler, H. & Jovet-Ast, S., 1981. The biological significance of morphological characters in Marchantiales (Hepaticae). *The Bryologist*, 84(2), pp.208–215.

Boisselier-Dubayle, M. et al., 1997. Relations phylogénétiques chez les Marchantiales (Hepaticae). Incongruence apparente entre données morphologiques et moléculaires. *Comptes Rendus de l'*, 320(12), pp.1013–1020.

Boisselier-Dubayle, M., Lambourdière, J. & Bischler, H., 2002. Molecular phylogenies support multiple morphological reductions in the liverwort subclass Marchantiidae (Bryophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(1), pp.66–77.

Borovichev, E., Konstantinova, N. & Andrejeva, E., 2012. The genus Sauteria nees (Cleveaceae, Marchantiophyta) in Russia. *Arctoa*, 21, pp.181–188.

Campbell, D., 1896. A new Californian liverwort. *Botanical Gazette*, 21(1), pp.9–13.

Cargill, D. & Milne, J., 2013. A new terrestrial genus and species within the aquatic liverwort family Riellaceae (Sphaerocarpales) from Australia. *Polish Botanical Journal*, 58(1), pp.71–80.

Carrizo, L. & Catalano, S., 2015. First phylogenetic analysis of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae) combining morphological and molecular data. *Cladistics*, 31, pp.593–620.

Crandall-Stotler, B., 1980. Morphogenetic Designs and a Theory of Bryophyte Origins and Divergence. *BioScience*, 30(9), pp.580–585.

Crandall-Stotler, B., Forrest, L. & Stotler, R., 2005. Evolutionary trends in the simple thalloid liverworts (Marchantiophyta, Jungermanniopsida subclass Metzgeriidae). *Taxon*, 54(2), pp.299–316.

Crandall-Stotler, B. & Stotler, R., 2000. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In A. Shaw & B. Goffinet, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–70.

Crandall-Stotler, B., Stotler, R. & Long, D., 2009. Phylogeny and Classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany*, 66(1), p.155.

Duckett, J., Ligrone, R. & Renzaglia, K., 2014. Pegged and smooth rhizoids in complex thalloid liverworts (Marchantiopsida): structure, function and evolution. *Botanical*

Journal of the Linnean Society, 174, pp.68–92.

Duckett, J. & Renzaglia, K., 1993. The reproductive biology of the liverwort Blasia pusilla L . , 17, pp.541–552.

Evans, A., 1920. *The North American species of Asterella*,

Farris, J., 1990. Phenetics in camouflage. *Cladistics*, 6(1), pp.91–100.

Forrest, L. et al., 2015. On Monocarpus (Monocarpaceae, Marchantiopsida), an isolated salt-pan complex thalloid liverwort. *Australian Systematic*, 28(3), pp.137–144.

Forrest, L. et al., 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analyses. *The Bryologist*, 109(3), pp.303–334.

Forrest, L. & Crandall-Stotler, B., 2004. A Phylogeny of the Simple Thalloid Liverworts (Jungermanniopsida, Metzgeriidae) as inferred from five chloroplast genes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 98, pp.390–411.

Giribet, G., 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. *Systematic Biology*, 52(4), pp.554–564.

Goloboff, P., 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15(4), pp.415–428.

Goloboff, P., 2008. Calculating SPR distances between trees. *Cladistics*, 22(6), pp.589–601.

Goloboff, P., 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9(1),

pp.83–91.

Goloboff, P., 2014. Extended implied weighting. *Cladistics*, 30(3), pp.260–272.

Goloboff, P. et al., 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), pp.324–332.

Goloboff, P. & Catalano, S., 2012. GB-to-TNT: facilitating creation of matrices from GenBank and diagnosis of results in TNT. *Cladistics*, 28(5), pp.503–513.

Goloboff, P., Farris, J. & Nixon, K., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), pp.774–786.

Goloboff, P., Mattoni, C. & Quinteros, A., 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics*, 22(6), pp.589–601.

Grubb, P., 1970. Observations on the structure and Biology of Haplomitrium and Takakia, hepatics with roots. *New Phytologist*, 69, pp.303–326.

Gupta, A. & Udar, R., 1986. *Palyno-taxonomy of selected Indian liverworts* J. Cramer, ed., Berlin, Stuttgart: Lubrecht & Cramer Ltd.

Hässel de Menéndez, G., 1963. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana*, 7, pp.1–297.

Hattori, S. et al., 1966. The Systematic Position and Distribution of Treubia nana. *The Bryologist*, 69(4), pp.488–492.

Haupt, A., 1920. Life History of Fossombronia cristula. *Botanical Gazette*, 69(4), pp.318–331.

Haynes, C., 1910. Sphaerocarpos hians sp. nov., with a revision of the genus a illustrations of the species. *Torrey Botanical Society*, 37(5), pp.215–230.

He-Nygrén, X. et al., 2006. Illuminating the evolutionary history of liverworts (Marchantiophyta)—towards a natural classification. *Cladistics*, 22(1), pp.1–31.

Hedderson, T. & Longton, R., 1996. Life history variation in mosses: water relations, size and phylogeny. *Oikos*, 77(1), pp.31–43.

Jovet-Ast, S., 1986. Les Riccia de la région Méditerranéenne. Cryptogamie, BryologieLichénologie. *Cryptogamie, Bryologie*, 7, pp.287–431.

Kashyap, S., 1914a. Morphological and Biological Notes on New and Little-Known West-Himalayan Liverworts. II. *New Phytologist*, 13(9), pp.308–323.

Kashyap, S., 1914b. Morphological and biological notes on new and little known west-himalatyan liverworts. I. *New Phytologist*, 13(6–7), pp.206–226.

Kashyap, S., 1915. Morphological and biological notes on new and little kwon west-himalayan liverworts. III. *New Phytologist*, 14(1), pp.1–18.

Katoh, K. & Toh, H., 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. *Briefings in bioinformatics*, 9(4), pp.286–298.

Kuwahara, Y., 1986. The Metzgeriaceae of the Neotropics. *Bryophytorum Bibliotheca*, 28, pp.1–254.

Little, E., 1936. The liverworts of Oklahoma. *The Bryologist*, 39(2), pp.25–34.

Long, D., 2006. New higher taxa of complex thalloid liverworts (Marchantiophyta–

Marchantiopsida). *Edinburgh Journal of Botany*, 63(2–3), pp.257–262.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016a. Taxonomic changes in Marchantiaceae, Corsiniaceae and Cleveaceae (Marchantiidae, Marchantiophyta). *Phytotaxa*, 252(1), pp.77–80.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016b. The genus Aitchisoniella Kashyap (Marchantiopsida, Cleveaceae) new to China, and its taxonomic placement. *Journal of Bryology*, 38(4), pp.308–311.

Longton, R., 1988a. Adaptations and strategies of polar bryophytes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 98(3), pp.253–268.

Longton, R., 1988b. Life-history strategies among bryophytes of arid regions. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 64, pp.15–28.

Miller, J. & Hormiga, G., 2004. Clade stability and the addition of data : A case study from erigonine spiders (Araneae : Linyphiidae , Erigoninae). *Cladistics*, 20, pp.385–442.

Montagne, J., 1852. Note sur le genre Riella et description d'une espèce nouvelle R. reuteri. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 3(18), pp.11–13.

Nixon, K., 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15(4), pp.407–414.

Renzaglia, K., 1982. *A comparative developmental investigation of the gametophyte generation in the Metzgeriales (Hepatophyta)*, J. Cramer.

Renzaglia, K., Mcfarland, K. & Smith, D., 1997. Anatomy and ultrastructure of the

sporophyte of Takakia ceratophylla (Bryophyta). *American Journal of Botany*, 84(10), pp.1337–1350.

Rubasinghe, S., 2011. *Phylogeny and taxonomy of the complex thalloid liverwort family Cleveaceae Cavers*. University of Edinburgh.

Schuster, R., 1984a. Comparative anatomy and morphology of the Hepaticae. In R. Schuster, ed. *New manual of bryology 2*. Nichinan, Japan: Hattori Botanical Laboratory, pp. 760–891.

Schuster, R., 1984b. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. In R. Schuster, ed. *New Manual of Bryology 2*. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp. 892–1070.

Schuster, R., 1969. *The Hepaticae and Anthocerotae of North America, East of the Hundredth Meridian. Vol 2.*, New York: Columbia University Press.

Schuster, R., 1980. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, East of the Hundredth Meridian. Vol 4. *New York: Columbia University Press*.

Schuster, R., 1984c. The Hepaticae and Anthocerotae of North America, East of the Hundredth Meridian. Vol 5. *Chicago: Field Museum of Natural History*, 5.

Schuster, R., 1992. The oil-bodies of the Hepaticae. I. Introduction. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 72, pp.151–162.

Schuster, R. & Scott, G., 1969. Study of the family Treubiaceae (Hepaticae; Metzgeriales). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory Hattori*.

Sharp, A., 1939. Taxonomic and ecological studies of eastern Tennessee bryophytes. *American Midland Naturalist*, 21(2), pp.267–354.

Singh, S., 2014. An appraisal of genus Riccia in India with a note on diversity and distribution of species. *The International Journal of Sustainable Water and Environmental Systems*, 6, pp.35–43.

Sokhi, J. & Mehra, P., 1973. Comparative embryology of Athalamia pinguis Falc. and A. pusilla (St.) Kash. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 37, pp.1–54.

Underwood, L., 1894. Notes on our Hepaticae. II. The genus Riccia. *Botanical Gazette*, 19(7), pp.273–278.

Villarreal, J. et al., 2016. Divergence times and the evolution of morphological complexity in an early land plant lineage (Marchantiopsida) with a slow molecular rate. *New Phytologist*, 209(4), pp.1734–1746.

Wheeler, J., 1998. *Molecular phylogenetic analyses of Riccia and Marchantiales*. Oregon State University.

Wheeler, J., 2000. Molecular phylogenetic reconstructions of the marchantioid liverwort radiation. *The Bryologist*, 103(2), pp.314–333.

Wittlake, E., 1954. The hepaticae of Arkansas. I. *The Bryologist*, 57(1), pp.7–18.

CAPÍTULO III -

Capítulo III - EVALUACIÓN DEL ROL DE LA SEXUALIDAD Y LAS CÁMARAS AÉREAS EN LA PROPAGACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE LAS ESPECIES

RESUMEN –

En este capítulo, se lleva a cabo una evaluación cuantitativa acerca del rol adaptativo de caracteres potencialmente asociados a la propagación y establecimiento de las hepáticas talosas complejas en distintos ambientes. En briófitos, las esporas son ampliamente reconocidas como las diásporas relacionadas con la dispersión a gran escala. Así, se evaluó la hipótesis que, en este grupo de hepáticas, la cantidad de esporas influye sobre el rango de distribución observado. La capacidad de establecimiento exitoso de una población está dada por la tolerancia al estrés hídrico. De esta manera, se puso a prueba el supuesto que las especies sin cámaras aéreas muestran una preferencia por los ambientes mesofíticos. Adicionalmente, se testearon hipótesis recientes acerca del rol de la sexualidad sobre la producción de propágulos asexuales y el rango de distribución. No se encontró evidencia que apoye la influencia del número de esporas sobre el rango de distribución de las especies. Del mismo modo, se descartó que la sexualidad tenga influencia en la distribución de las hepáticas talosas. Sin embargo, se halló una correlación significativa entre la sexualidad y la producción de propágulos; contradiciendo las hipótesis propuestas recientemente. La asociación significativa entre la ausencia de cámaras aéreas y preferencia por ambientes mesofíticos es corroborada por primera vez en estudios comparativos de briófitos.

INTRODUCCIÓN

La singularidad morfológica de las hepáticas talosas complejas despertó un gran interés en el estudio del valor adaptativo de distintos rasgos morfológicos (Crandall-Stotler, 1980; Bischler and Jovet-Ast, 1981; Crandall-Stotler and Stotler, 2000). El reconocimiento de las hepáticas como grupo hermano de las restantes embriofitas (Qiu et al. 2006), así como los restos fósiles del Ordovícico tardío (Wellman et al. 2003), otorgaron a este grupo de organismos un valor intrínseco para el estudio de la evolución de las plantas terrestres. Pese a ello, pocos estudios se concentraron en el estudio de las relaciones cuantitativas existente entre dichos caracteres como así también con factores externos. Dichos estudios abordaron la relevancia de distintos caracteres morfológicos desde perspectivas distintas: su rol fisiológico y su estructura filogenética.

En términos generales, se suele aceptar que la adquisición de novedades morfo-anatómicas en las hepáticas talosas se vincula a (a) capacidad de establecimiento y (b) potencial de propagación (Raven, 1977; Green y Snelgar, 1982; Bischler et al., 2005). En especial, el desarrollo de *cámaras aéreas fotosintéticas* ("*capa asimiladora*"), *tipo de poro epidérmico*, *número de esporas producida por capsula* y el *tamaño de las esporas* fueron cuatro rasgos comúnmente considerados claves para la adaptabilidad observada en las Marchantiidae (Bischler and Jovet-Ast, 1981; Green y Snelgar, 1982; Jenkins y Proctor, 1985; Bischler et al., 2005). Estudios clásicos (Raven, 1977; Green y Snelgar, 1982) hallaron evidencia que sugiere que especies carentes de cámaras aéreas son favorecidas en ambientes húmedos expuestos baja radiación lumínica. Según Green y Snelgar (1982), el desarrollo de cámaras con filamentos clorofilianos internos incrementa la tasa fotosintética al tiempo que la cutícula externa reduce la pérdida de agua. Por el contrario, taxa desprovistos de cámaras tienden incrementar la tasa de

pérdida de agua a expensas de una tasa fotosintética semejante (Green y Snelgar, 1982). En este sentido, las características desarrolladas por los poros epidérmicos – cuando presentes – pueden pronunciar aún más dichas diferencias (Schönherr y Ziegler, 1975).

El potencial de propagación de las hepáticas esta naturalmente vinculado a la producción de diásporas de origen sexual o vegetativo. Mientras que las últimas están asociadas al mantenimiento *in situ* de las poblaciones y dispersión a pequeña escala, las esporas influyen en la capacidad de propagación a larga escala (Laenen et al. 2016; Longton & Schuster 1983). Las especies dioicas, con propágulos asexuales, están ampliamente representadas a lo largo del Neotrópico; promoviendo el supuesto que los propágulos son esenciales en su distribución (Bischler et al. 2005). En lo referido a las esporas, se argumentó que las hepáticas talosas complejas pueden seguir estrategias de vida disimiles en base al tamaño de las mismas (Bischler 1998; Bischler et al. 2005). Especies con esporas grandes son favorecidas en ambientes mesofíticos con periodos de estrés hídrico. Por otro lado, especies con esporas pequeñas son favorecidas en ambientes expuestos (Bischler 1998). El tamaño de las esporas, sin embargo, también limita la capacidad de propagación de las especies (Bischler et al. 2005; Laenen et al. 2016). Esporas pequeñas son fácilmente dispersadas por distintos medios, incrementando la capacidad de dispersión a larga distancia. Por el contrario, esporas de gran tamaño resisten condiciones externas adversas (e.g. estrés hídrico o lumínico) pero son difícilmente dispersadas a largas distancias (Laenen et al. 2016). Pese a que el tamaño de las esporas fue recientemente desestimado como factor preponderante en la dispersión de las hepáticas, no existe evidencia concluyente que rechace tal característica como determinante de la propagación (Laenen et al. 2016).

Adicionalmente, el rol de muchos caracteres asociados a la dispersión de esporas nunca fue evaluado. El número de esporas por capsula, comúnmente correlacionado al tamaño de las esporas (Bischler, 1998; *ver capítulo II*), también está vinculado al potencial de propagación de una especie. Esto es, para un tamaño de esporas dado, el taxon aumenta su probabilidad de establecimiento proporcionalmente a la cantidad de esporas producidas.

El rol de distintos rasgos morfológicos en la ecología, biogeografía y evolución de las hepáticas fue abordado desde distintas perspectivas en los estudios briológicos. Los estudios que sentaron las bases fisiológicas de la anatomía de hepáticas generalmente se sustentaron en la comparación de pocas especies (Schönherr & Ziegler 1975; Green & Snelgar 1982; Delucia 2003). Por el contrario, las evaluaciones que contemplaron un amplio rango de especies a comparar dejaron de lado aspectos valiosos para dichas evaluaciones (Bischler 1998; Bischler et al. 2005; Bischler & Jovet-Ast 1981). Además de la eventual omisión de información, una falla común de dichos estudios fue la exclusión de la filogenia como factor de variabilidad estadística. Como consecuencia de ello, uno de los supuestos básicos de la inferencia estadística fue violado. Esto es, la independencia de datos. Dicho de otro modo, dado que las especies se hayan vinculadas por la historia filogenética, la exclusión de la filogenia como factor de corrección implica asumir que las especies derivan de un árbol completamente politómico (Felsenstein 1985).

A lo largo de la última década se han realizado avances significativos en la filogenia de las hepáticas talosas complejas. Pese a que aún persisten discrepancias entre las hipótesis propuestas [principalmente a niveles taxonómicos bajos (Wheeler,

2000; Forrest et al., 2006; Villarreal et al., 2016; *capítulo I*)], existe un consenso general en lo referido la relación entre los grupos morfológicos dentro la subclase (i.e. especies con talo anatómicamente complejo vs. especies con talo anatómicamente simplificado). No obstante, el valor adaptativo de distintos caracteres fue escasamente evaluado en el contexto de las nuevas hipótesis filogenéticas obtenidas.

La presente sección tiene por objeto evaluar las asociaciones entre distintos caracteres morfológicos y su rol en la propagación de las especies de hepáticas talosas complejas; teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas previamente obtenidas. Partiendo de patrones evolutivos recientemente encontrados en hepáticas foliosas (Laenen et al. 2016), se contempla especialmente la asociación de distintos rasgos morfo-anatómicos con *el rango distribucional* y la *variedad de ambientes ocupados*:

- Asumiendo que el éxito reproductivo se basa en la probabilidad de establecimiento de poblaciones nuevas, las especies de esporas pequeñas compensan el tamaño reducido con el número de esporas. Así, las especies con mayor número de esporas tienden a mostrar rangos de distribución más amplios (Hipótesis 1; H1).
- De acuerdo a Laenen et al. (2016), las hepáticas dioicas suplen la tasa de fertilidad baja con la producción de propágulos asexuales. Se espera, entonces, que las especies dioicas se correlacionen con la presencia de propágulos vegetativos (Hipótesis 2; H2).
- Se considera que los propágulos asexuales, típicos de especies dioicas (H2), tienen un rol menor en la propagación de las especies en comparación con las esporas de origen sexual (Laenen et al. 2016). Por lo tanto, las especies

monoicas – cuya tasa de fertilidad se considera mayor en promedio – deberían estar asociadas con rangos de distribución más amplios en comparación con las dioicas (Hipótesis 3; H3).

- Finalmente, la presencia de múltiples cámaras aéreas (clorofilianas) sumado a la presencia de cutícula y poros hace más eficientes a las especies respecto de la relación *fijación de CO_2/pérdida de agua*. De este modo, se prevé que las especies con varios estratos de cámaras habitarán una mayor variedad de ambientes. Equivalentemente, las especies que carecen de cámaras aéreas mostrarán preferencia por ambientes mesofíticos (Hipótesis 4; H4).

MATERIALES Y MÉTODOS

Filogenia.

A fin de descartar el efecto de la filogenia, la topología final obtenida del análisis combinado bajo pesos implicados extendidos (*capítulo II*) es incluida como parte del modelo. Con el propósito de evaluar el efecto de distintos largos de ramas, se consideraron tres aproximaciones: *(a)* largo de ramas iguales a uno, *(b)* largo de ramas igual a la cantidad de cambios y *(c)* largo de ramas igual a la cantidad de descendientes menos uno (método de Grafen; Grafen 1989). En *(b)*, largo de ramas fue calculado proporcionalmente a la cantidad de cambios a lo largo de la filogenia dado la totalidad de caracteres (morfológicos y moleculares) normalizados por el largo total del árbol (Fig. C3 – 1).

Correlación de caracteres discretos.

Con el objeto de evaluar las hipótesis previamente delineadas (H1-4), se muestrearon tres caracteres binarios como variables independientes: (0) *condición*

dioica/monoica; (1) *cámaras aéreas presentes/ausentes* y (2) *cantidad de esporas mayor/menor a 2000*. Como variables dependientes se codificaron otros tres caracteres binarios: (3) *presencia/ausencia de propágulos vegetativos*; (4) *exclusividad/ no exclusividad a ambientes mesofíticos* y (5) *distribución en menos/más de 7 regiones geográficas*. Cuando la sexualidad (*condición dioica/monoica*) fue variable para la especie en cuestión, se consideró aquella condición observada con mayor frecuencia en los especímenes observados (capítulo I) o en la bibliografía (Hässel de Menéndez 1963; Bischler 1998; Bischler et al. 2005). La presencia de cámaras aéreas incluyó tanto a aquellos géneros con cámaras en varios estratos (e.g. *Plagiochasma*) o uni-estratificados (e.g. *Marchantia*). A raíz de la escasa información acerca de la frecuencia de los mecanismos de reproducción asexual (fragmentación, tubérculos, etc.; Bischler et al. 2005), la presencia de propágulos asexuales sólo consideró a los conceptáculos. Con respecto a el rango de distribución, se emplearon los rangos geográficos definidos por Bischler (1998, p.24). Los pares de caracteres cuya correlación fue testeada en cada caso fueron: *cantidad de esporas mayor/menor a 2000 ~ distribución en menos/más de 7 regiones geográficas* (H1); *condición dioica/monoica ~ presencia/ausencia de propágulos vegetativos* (H2); *condición dioica/monoica ~ distribución en menos/más de 7 regiones geográficas* (H3); *cámaras aéreas ausentes/presentes ~ exclusividad/ no exclusividad a ambientes mesofíticos* (H4).

La asociación entre estos caracteres fue evaluada mediante el método de Pagel para caracteres binarios (Pagel 1994), implementado en Mesquite Versión 3.10 (Maddison & Maddison 2008) usando 150 iteraciones para estimar el score de los modelos y 1000 simulaciones para obtener el estimado de *p*. Este método consiste en la

estimación de la verosimilitud (“likelihood”) de dos modelos evolutivos distintos. En el modelo independiente, se asume que los cambios de estados entre los caracteres no tienen relación. Así, estima sólo cuatro parámetros; las dos tasas de transición entre los estados 0 y 1 de cada carácter. Por otro lado, el modelo dependiente asume que los cambios de estado de un caracter dependen de los cambios producidos en el otro caracter. Este último modelo, calcula ocho parámetros; correspondientes a las tasas de transición entre cada una de las cuatro posibles combinaciones de estado. En Mesquite, se calcula la diferencia de score (“likelihood”) entre los modelos independientes (cuatro parámetros) y dependientes (ocho parámetros); a mayor diferencia, mayor evidencia a favor del modelo de evolución correlacionada. Adicionalmente, esta diferencia observada es contrastada con la obtenida de modelos aleatorios y a fin de estimar el valor de *p*.

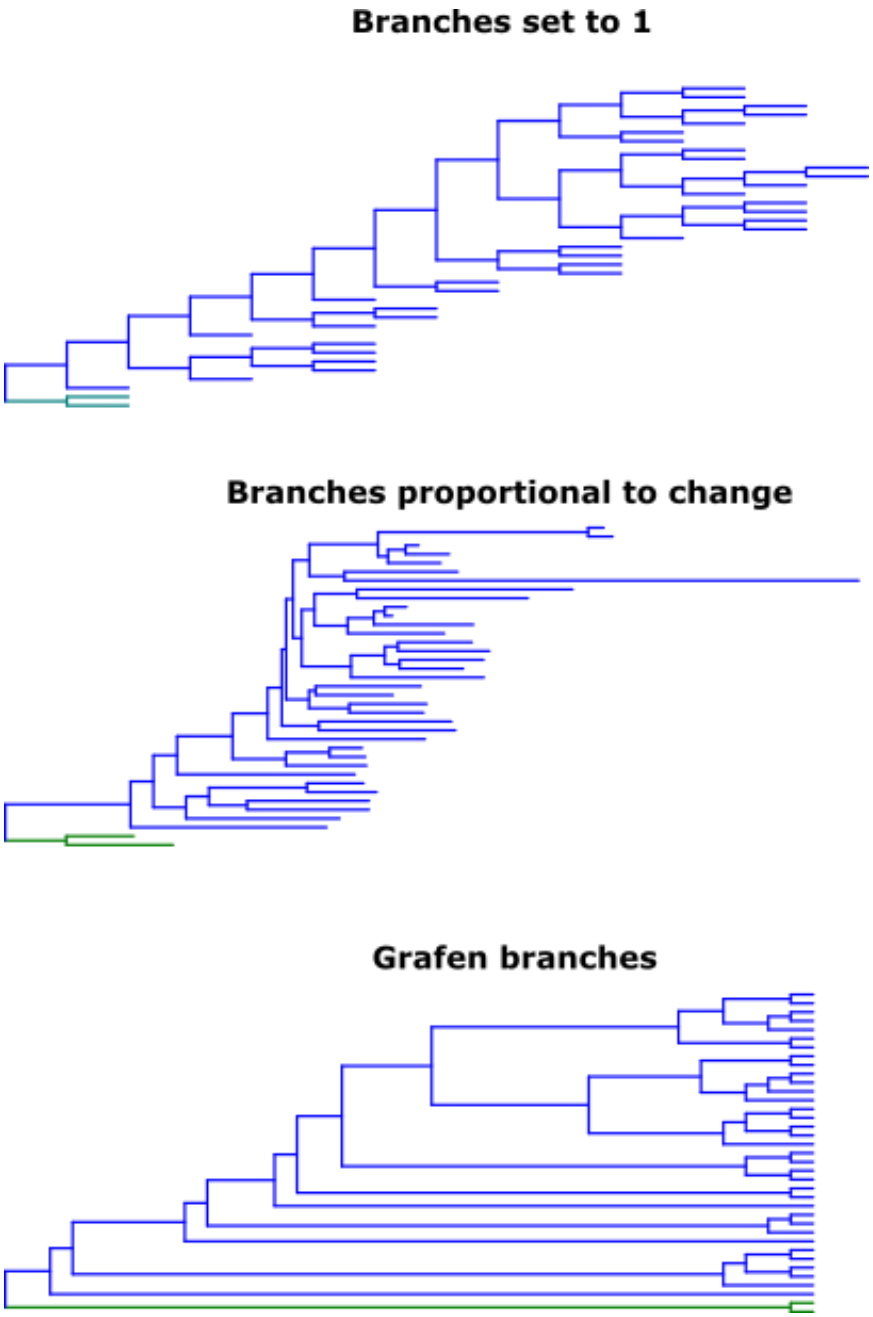


Figura C3 – 1. Árbol obtenido del análisis simultáneo de caracteres morfológicos y moleculares bajo pesos implicados extendidos (capítulo II). Topologías empleadas en el estudio. Clado verde: Blasiidae. Clado azul: Marchantiidae. Ver explicación en el texto.

RESULTADOS

VARIABILIDAD DE CARACTERES ADAPTATIVOS

Los géneros observados mostraron poca disparidad con respecto al número de esporas. Considerando tanto a las familias monotípicas como a las que incluyen a varios taxa, la proporción de especies con más de 2000 esporas por cápsula fue aproximadamente del 50% (Fig. C3 – 2.A). Si bien la sexualidad es un carácter variable entre las especies de algunos géneros (Bischler et al. 2005), las especies estudiadas aquí fueron mayoritariamente monoicas (≈ 55-65%; Fig. C3 – 2.C). Más del 75% de los géneros analizados poseen tejido fotosintético diferenciado en, al menos, un estrato de cámaras aéreas (Fig. C3 – 2). Por el contrario, en menos de un cuarto de los géneros de Marchantiidae se presentan propágulos asexuales especializados (Fig. C3 – 2.D). De la totalidad de taxa de la subclase, más la mitad de los géneros tienen distribución restringida (en menos de siete regiones geográficas; Fig. C3 – 2.B). No obstante, sólo una pequeña proporción muestra requisitos ambientales estrictos (Fig. C3 – 2.F).

CORRELACIÓN FILOGENÉTICA

Los resultados de la correlación entre caracteres binarios rechazaron las hipótesis de correlación entre: número de esporas y el rango de distribución de las especies (H1) y, la condición monoica y rangos de distribución amplios (H3). Sin embargo, la diferencia hallada entre los modelos de dependencia-independencia fue significativa en el caso de la H2 (correlación entre sexualidad y presencia de propágulos) y H4 (ausencia de cámaras fotosintéticas y preferencia por ambientes mesofíticos; Tabla C3 – 1).

En general, la topología de los árboles tuvo poca influencia en las estimaciones. Sin embargo, la correlación entre sexualidad y presencia de propágulos dependió del largo de ramas empleado; siendo significativo sólo con ramas constantes a 1. En los restantes casos, el uso del largo de ramas proporcionales al número de cambios de estado derivó en diferencias ligeramente mayores entre los modelos (Tabla C3 – 1).

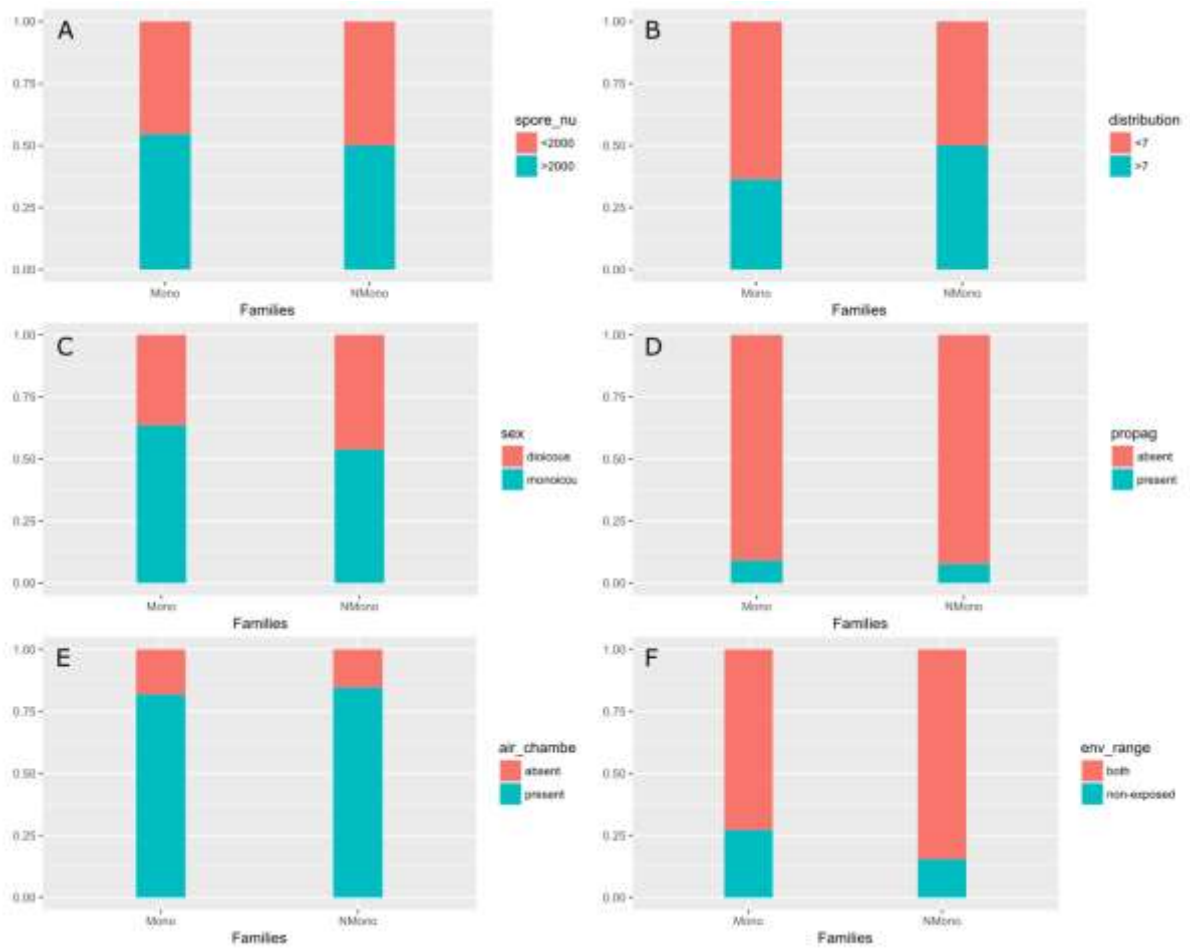


Figura C3 – 2. Rasgos morfológicos (número de esporas, sexualidad, propágulos, cámaras de aéreas) y rango de distribución entre los géneros pertenecientes a familias monotípicas (Mono) y no monotípicas (NM). A.- Número de espora. B.- Rango de

distribución. C.- Sexualidad. D.- Presencia de propágulos. E.- Presencia de cámaras aéreas. F.- Preferencia ambiental.

Tabla C3 – 1. Diferencia entre el score de los modelos dependientes *vs.* independientes (Δ*likelihood* = *likelihood* $_{modelo\ dependiente}$ - *likelihood* $_{modelo\ independiente}$), para cada hipótesis (H1-4), usando tres tipos de largo de ramas (igual a 1, proporcional al número de cambio y según el método de Grafen). "*" y "**" = significativos al 0.05 y 0.005, respectivamente. NS = no significativo.

Hipótesis	**Ramas constantes**	**Ramas proporcionales al número de cambio**	**Largo de ramas de Grafen**
H1: número de esporas ~ distribución	0.8^{NS}	0.9^{NS}	0.8^{NS}
H2: sexualidad ~ presencia de propágulos	3.1*	2.9^{NS}	2.8^{NS}
H3: sexualidad ~ distribución	1.3^{NS}	2.5^{NS}	1.8^{NS}
H4: cámaras aéreas ~ exclusividad a ambientes mesofíticos	7.8**	8.0**	7.5**

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Contrariamente a lo esperado, la cantidad de esporas no tuvo influencia sobre el rango de distribución de las especies (H1). Este resultado complementa los hallazgos de Laenen et al. (2016), quienes rechazan al tamaño de la espora como factor vinculado al rango de distribución. Más allá del tamaño (Laenen et al. 2016; Bischler 1998), pocos atributos asociados a las esporas fueron estudiados con respecto al rango de distribución. Como se mencionó anteriormente, se esperaba que la producción de un mayor número de esporas pequeñas compense la baja capacidad de dispersión de las esporas de mayor tamaño -originadas, además, en pocas cantidades. Laenen et al. (2016) sugirieron que la 'viabilidad de la espora', y no el tamaño, pueden influir en los rangos de distribución de las hepáticas. Las esporas de menor tamaño suelen expresar menor viabilidad (Bischler 1998). Es tentador considerar, entonces, que el número de esporas producidas por una especie tienden a suplir la tasa de viabilidad de las esporas y no su capacidad de propagación.

Los resultados hallados aquí apoyan la hipótesis que las especies dioicas se ven favorecidas por la producción de propágulos asexuales (H2; Fig. C3 – 3). Es ampliamente reconocido que la sexualidad y la capacidad de dispersión, en las plantas terrestres, están relacionadas por la producción de diásporas de origen sexual (Laenen et al. 2016; Cheptou 2012). En briófitos, la segregación de plantas dioicas puede disminuir la tasa de producción de esporofitos y, consecuentemente, de esporas (Longton 1997; Laaka-Lindberg et al. 2000). Es así que la tasa potencialmente baja de dispersión de las especies dioicas podría balancearse por la producción de propágulos asexuales especializados; siendo favorecidas selectivamente las especies dioicas propagulíferas (Laenen et al 2016). En contraposición con Baker ("Ley de Baker"; 1955), la correlación entre la

sexualidad y el rango de distribución (H3) no fue significativa. Por tanto, no es posible afirmar que las especies monoicas (con mayor tasa de fertilidad) o las especies dioicas (con propágulos asexuales) tienen rangos de distribución más amplios que sus contrapartes. Sin embargo, este resultado no contradice el supuesto que los propágulos (frecuentes en las talosas dioicas) ayudan al mantenimiento *in situ* de las poblaciones mediante dispersión a cortas distancias (Longton & Schuster 1983; Longton 1997; Kimmerer 1991, 1994; Algar-hedderson et al. 2013). Más aún, a diferencia de las esporas, los propágulos asexuales no poseen un mecanismo de dispersión elaborado. Un escrutinio de estudios florísticos y catálogos (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Hässel de Menéndez 1963; Hässel de Menéndez & Rubies 2009), deja en evidencia que especies dioicas son frecuentes en el Neotrópico (e.g. *Marchantia, Lunularia*). Esto refuerza la idea que los propágulos asexuales son relevantes para el mantenimiento *in situ* de las poblaciones.

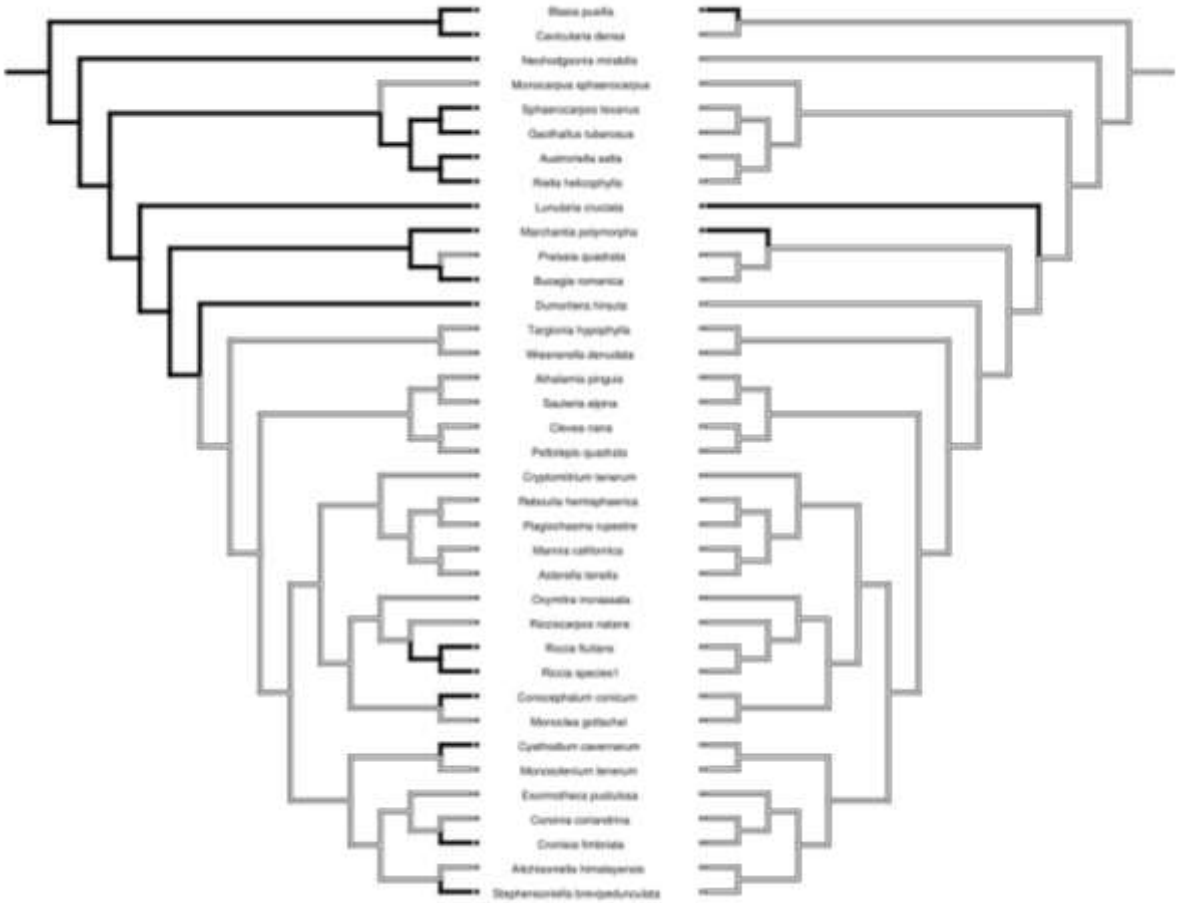


Figura C3 – 3. Mapeo de *sexualidad* (izquierda) y *presencia de propágulos asexuales* (derecha). Sexualidad: monoica (blanco)/dioica (negro). Propágulos: ausente (blanco)/presente (negro).

Laenen et al. (2016) no encontraron una asociación significativa entre la sexualidad y la presencia de propágulos. En contraposición con los resultados actuales, Laenen et al hallaron una fuerte correlación entre la producción de propágulos asexuales y el rango de distribución de las hepáticas (Laenen et al. 2016). La asociación significativa entre la condición dioica y la presencia de propágulos hallada aquí es inesperada dados los resultados de Laenen et al. (2016). Dicho incluyó ca. 84% de la diversidad de hepáticas (Laenen et al. 2016, 2014). Sin embargo, las diferencias topológicas entre la filogenia de Laenen et al. y la actual (capítulo II) pueden explicar la correlación significativa hallada aquí. Otra posible causa es la definición de los caracteres a evaluar. Al estudiar principalmente hepáticas foliosas, Laenen et al. incluyeron distintos tipos de propágulos asexuales en su estudio (fragmentación de talos, gemas, etc.). Dado la poca información disponible acerca de la frecuencia de otros tipos dispersión asexual, este análisis consideró sólo a los conceptáculos como órganos de propagación asexual.

La relación estadísticamente significativa entre la ausencia de cámaras aéreas y la preferencia a ambientes mesofíticos (H4; Fig. C3 – 4) es novedosa en la literatura briológica. Hasta el momento, los estudios que se enfocaron en la relación entre cámaras aéreas y ambiente analizaron pocos ejemplares (Raven 1977; Green & Snelgar 1982). Bischler & Jovet-Ast (1981) argumentaron que la presencia cámaras fotosintéticas y poros epidérmicos podría favorecer la retención de agua. Green & Snelgar (1982) concluyeron que, a tasas fotosintéticas iguales, las especies que carecen de cámaras aéreas tienden a perder el contenido de agua con mayor facilidad. Así, la ausencia de estos caracteres en algunos géneros (e.g. *Dumortiera*) podrían restringir la capacidad de adaptación de estos organismos a ambientes con bajo estrés

hídrico/lumínico. Por el contrario, dado su baja tasa de pérdida de agua (Green & Snelgar 1982), las especies con cámaras aéreas podrían exhibir mayor plasticidad en sus requerimientos ambientales. *Plagiochasma*, género comúnmente asociado a ambientes de estrés hídrico, es encontrado en sitios expuestos y protegidos del Neotrópico (Hässel de Menéndez 1963; Flores & Suárez 2015).

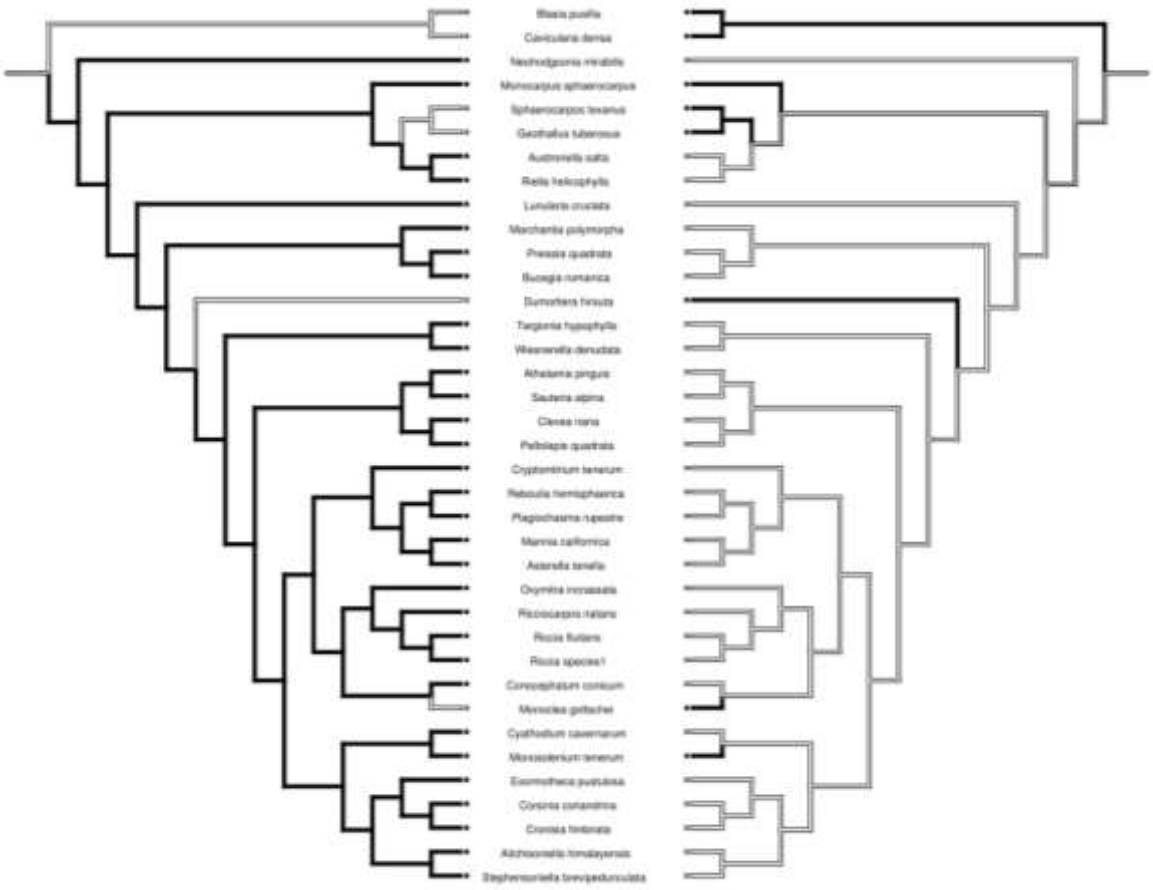


Figura C3 – 4. Mapeo de *presencia de cámaras aéreas* (izquierda) y *preferencia a ambientes mesofíticos* (derecha). Cámaras aéreas: presencia (negro)/ausencia (blanco). Ambiente: no exclusivo de ambientes mesofíticos (blanco)/exclusivo mesofítico (negro).

En la actualidad, la evaluación del rol adaptativo y funcional de muchos caracteres en hepáticas sigue siendo escasa (Laenen et al. 2016; Laenen et al. 2014; Hanson et al. 2014). La información acerca de aspectos fisiológicos, relevantes para comprender la ecología de este grupo de plantas, también continúa siendo pobremente explorada (Hanson et al. 2014). Finalmente, a pesar de los esfuerzos de muestreo llevado a cabo en los últimos años, existe poca certeza acerca de la distribución de las especies de Marchantiidae en el Neotrópico y Cono sur (Hässel de Menéndez & Rubies 2009; Flores et al. 2017). Una evaluación futura deberá contemplar datos exhaustivos acerca distribución, fisiología y morfología a fin de corroborar hipótesis acerca de la evolución de este grupo basal de plantas terrestres.

REFERENCIAS -

Algar-hedderson, N., Söderström, L. & Hedderson, T., 2013. Gemma output in the liverwort Lophozia ventricosa (Dicks .) Dumort : spatial variation , density dependence , and relationships among production components. *Journal of Bryology*, 35(3), pp.173–179.

Baker, H., 1955. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution*, 9(3), pp.347–349.

Bischler, H. et al., 2005. Marchantiidae. *Flora Neotropica*, 97, pp.1–262.

Bischler, H., 1998. Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca*, 51, pp.1–201.

Bischler, H. & Jovet-Ast, S., 1981. The biological significance of morphological characters in Marchantiales (Hepaticae). *The Bryologist*, 84(2), pp.208–215.

Boisselier-Dubayle, M., Lambourdière, J. & Bischler, H., 2002. Molecular phylogenies support multiple morphological reductions in the liverwort subclass Marchantiidae (Bryophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(1), pp.66–77.

Cheptou, P., 2012. Clarifying Baker's Law. *Annals of Botany*, 109, pp.633–641.

Crandall-Stotler, B., 1980. Morphogenetic Designs and a Theory of Bryophyte Origins and Divergence. *BioScience*, 30(9), pp.580–585.

Crandall-Stotler, B. & Stotler, R., 2000. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In A. Shaw & B. Goffinet, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–70.

Delucia, E., 2003. The contribution of bryophytes to the carbon exchange for a temperate rainforest. *Global Change Biology*, 9, pp.1158–1170.

Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, 125(1), pp.1–15.

Flores, J. et al., 2017. Disjunct or Continuous? On the Distributional Pattern of Cephaloziella hampeana (Nees) Schiffn. ex Loeske (Cephaloziellaceae, Marchantiophyta) in South America. *Cryptogamie, Bryologie*, 38(1), pp.53–59.

Flores, J. & Suárez, G., 2015. Plagiochasma intermedium Lindenb. & Gotische (Aytoniaceae, Marchantiophyta), the Third Species of Plagiochasma for southern South America. *Cryptogamie, Bryologie*, 36(1), pp.75–80.

Forrest, L. et al., 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analyses. *The Bryologist*, 109(3), pp.303–334.

Grafen, A., 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 326(1233), pp.119–157.

Green, T.G.A. & Snelgar, W.P., 1982. A comparison of photosynthesis in two thalloid liverworts. *Oecologia*, 54(2), pp.275–280.

Hanson, D., Renzaglia, K. & Villarreal, J., 2014. Diffusion limitation and CO2 concentrating mechanisms in bryophytes. In *Phosynthesis in Bryophytes and Early Land*. Netherlands: Springer, pp. 95–111.

Hässel de Menéndez, G., 1963. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana*, 7, pp.1–297.

Hässel de Menéndez, G. & Rubies, M., 2009. Catalogue of Marchantiophyta and Anthocerotophyta of southern South America. Chile, Argentina and Uruguay, including Easter Is. (Pascua I.), Malvinas Is. (Falkland Is.), South Georgia Is., and the subantarctic South Shetland Is., South Sandwich Is., and S. *Nova Hedwigia*, 134, pp.1–672.

Jenkins, J. & Proctor, M., 1985. Water velocity, growth???form and diffusion resistances to photosynthetic CO2 uptake in aquatic bryophytes. *Plant, Cell & Environment*, 8(5), pp.317–323.

Kimmerer, R., 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in

Dicranum flagellare and Tetraphis pellucida. *The Bryologist*, 97(1), pp.20–25.

Kimmerer, R., 1991. Reproductive ecology of tetraphis pellucida II . Differential success of sexual and asexual propagules. *The Bryologist*, 94(3), pp.284–288.

Laaka-Lindberg, S., Hedderson, T. & Longton, R., 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia*, 25, pp.78–84.

Laenen, B. et al., 2014. Extant diversity of bryophytes emerged from successive post-Mesozoic diversification bursts. *Nature communications*, 5, pp.1–6.

Laenen, B. et al., 2016. Geographical range in liverworts: does sex really matter? *Journal of Biogeography*, 46, pp.627–635.

Longton, R., 1997. Reproductive biology and life-history strategies. *Advance in Bryology*, 6, pp.65–101.

Longton, R. & Schuster, R., 1983. Reproductive biology. In R. Schuster, ed. *New manual of bryology, Vol. 1*. Nichinan, Japan: Hattori Botanical Laboratory, p. pp 386–462.

Maddison, W. & Maddison, D., 2008. Mesquite : a modular system for evolutionary analysis. *Evolution*, 62, pp.1103–1118.

Pagel, M., 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 255, pp.37–45.

Qiu, Y. et al., 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(42), pp.15511–

15516.

Raven, J., 1977. The Evolution of Vascular Land Plants in Relation to Supracellular Transport Processes. *Advances in Botanical Research*, 5(C), pp.153–219.

Schönherr, J. & Ziegler, H., 1975. Hydrophobic cuticular ledges prevent water entering the air pores of liverwort thalli. *Planta*, 124(1), pp.51–60.

Villarreal, J. et al., 2016. Divergence times and the evolution of morphological complexity in an early land plant lineage (Marchantiopsida) with a slow molecular rate. *New Phytologist*, 209(4), pp.1734–1746.

Wellman, C., Osterloff, P. & Mohiuddin, U., 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature*, 425(6955), pp.282–285.

Wheeler, J., 2000. Molecular phylogenetic reconstructions of the marchantioid liverwort radiation. *The Bryologist*, 103(2), pp.314–333.

CAPÍTULO IV -

CAPÍTULO IV - CLASIFICACIÓN Y DIAGNOSIS DE LA SUBCLASE MARCHANTIIDAE (MARCHANTIOPHYTA)

Resumen –

En el presente capítulo se desarrolla la clasificación de la subclase Marchantiidae en base a los resultados alcanzados en la sección previa mediante el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares. Según esta nueva clasificación, la subclase Marchantiidae contiene: 3 órdenes, 16 familias y 30 géneros. Se proporciona una breve discusión de la sistemática, distribución y ecología de cada grupo en el marco de los cambios taxonómicos realizados. Una comparación con las clasificaciones recientes de Marchantiidae, así como una discusión de las prácticas clasificatorias actuales son provistas. Se establecen diagnosis y descripciones para cada grupo propuesto.

INTRODUCCIÓN

PROPUESTAS CLASIFICATORIAS EN EL MARCO DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Es ampliamente reconocido que el campo de la sistemática y la taxonomía es dinámico (Lipscomb 1998; Franz et al. 2016). Es decir, la acumulación constante de datos nuevos lleva a la modificación o "ajuste" de los esquemas clasificatorios de forma permanente. En la última década, el número de marcadores moleculares incluidos en estudios de inferencia filogenética se incrementó de manera significativa (Assis 2009; Cox et al. 2010). En el campo de la briología, esto se vio traducido en la modificación abrupta de gran parte de los esquemas clasificatorios en distintos niveles taxonómicos (Crandall-Stotler et al. 2009; Stech & Quandt 2010; Cox et al. 2010). Simultáneamente,

las hipótesis de evolución relacionadas a las propuestas clasificatorias se vieron drásticamente re-evaluadas (Crandall-Stotler et al. 2009). La incorporación de nuevas fuentes de evidencia permitió la resolución de numerosos problemas taxonómicos (Cox et al. 2010; Stech & Quandt 2010), así como el planteo de otros nuevos (Liu et al. 2012; Yu et al. 2013; Boisselier-Dubayle et al. 2002). De esta manera, la implementación de nuevas tecnologías y fuentes de evidencia han sido fundamentales para el desarrollo de la taxonomía y sistemática briológica actual.

El creciente uso de marcadores moleculares, sin embargo, también implicó un marcado desuso de caracteres morfológicos como fuente de evidencia para la inferencia filogenética (Assis 2009; Assis 2017; *ver abajo*). Dada la aceptación del uso de caracteres moleculares para la reconstrucción filogenética, la ausencia de morfología parece acarrear pocos inconvenientes. No obstante, tal omisión implica limitaciones fundamentales para el establecimiento de grupos taxonómicos (Assis 2009; McNeill et al. 2012; Renner 2016). En la medida que las clasificaciones actuales buscan reflejar patrones filogenéticos, las diagnosis son equiparaciones lógicas de las sinapomorfías (Nixon & Carpenter 2000; Wheeler 2004). Desde este punto de vista, entonces, la ausencia de caracteres morfológicos en la inferencia filogenética se traduce en ausencia de diagnosis confiables. En base a lo establecido por el código de nomenclatura botánico, cada taxón debe ser definido por una serie de propiedades únicas al mismo (diagnosis; McNeill et al. 2012). Así, los enfoques puramente moleculares, pese a analizar un gran número de datos, fallan en proveer diagnosis efectivas para los grupos propuestos.

A fin de aproximar diagnosis taxonómicas, algunos autores emplean distintas técnicas cuantitativas. El enfoque más empleado quizás es la reconstrucción de estados ancestrales (Assis 2017). Es decir, la asignación de estados de carácter a los nodos internos de una filogenia; siendo estos posteriormente considerados caracteres diagnósticos. De acuerdo con Assis (2017), tal abordaje posee un pormenor significativo. Dado que los caracteres nunca son sometidos a análisis, su congruencia con las restantes observaciones no es evaluada (Assis 2009; Assis 2017; de Pinna 1991; Kluge 1989). De hecho, tales enfoques basados en el mapeo de caracteres necesariamente asumen que los caracteres mapeados son completamente congruentes con la filogenia molecular de referencia. Así, el número de caracteres sinapomórficos puede ser sobreestimado; resultando en diagnosis poco informativas (e.g. *ver discusión en capítulo II*).

Recientemente, Renner (2016) sostuvo la posibilidad de obtener diagnosis basadas en caracteres moleculares. Pese a documentar un número creciente de propuestas basadas en este tipo de diagnosis, sólo tres estudios botánicos emplearon caracteres moleculares (sustituciones) como diagnosis (González-Gutiérrez et al. 2013; Filipowicz et al. 2012; Irimia & Gottschling 2016). Hasta el momento, el uso de caracteres moleculares en las diagnosis de los grupos es sumamente controversial (Renner 2016) y, en el caso de los briófitos, nunca han sido empleados. En la actual propuesta, las diagnosis se basan exclusivamente en los caracteres sinapomórficos obtenidos del análisis combinado del capítulo II.

CLASIFICACIONES PREVIAS Y ACTUAL DE MARCHANTIIDAE

El arribo de clasificaciones basadas en el principio de la sistemática filogenética fue relativamente tardío en el caso de Marchantiales (Bischler 1998). Durante gran parte de los 90's, las clasificaciones propuestas por Grolle (1983) y Schuster (1984) eran las de mayor uso (Bischler 1998). Ambas clasificaciones, que agrupaban a hepáticas y musgos bajo la misma división, mostraban mínimas diferencias en la delimitación de familias y la asociación entre ellas (Schuster 1984b). Específicamente, el estatus de Wiesnerellaceae como familia, así como la asociación entre Targioniaceae y Cyathodiaceae eran los puntos de conflicto entre los esquemas mencionados (Grolle 1983; Schuster 1984b). Sin embargo, había amplio consenso con respecto al establecimiento de tres órdenes distintos (Monocleales, Marchantiales y Sphaerocarpales) y al número de géneros aceptados (30 nombres genéricos). Las primeras clasificaciones sustentadas en análisis filogenéticos fueron las de Bischler (1998) y Crandall-Stotler & Stotler (2000), los únicos estudios basados exclusivamente en morfología (Tabla C4 – 1). Estos trabajos clarificaron en gran medida la posición de *Targionia*, *Cyathodium* y el estatus Wiesnerellaceae. Asimismo, apoyaron la distinción de tres órdenes y la posición de Marchantiaceae como grupo derivado; al tiempo que coincidieron con Schuster (1984) en el valor taxonómico de los caracteres gametofíticos para definir familias. En contraste con Schuster (1984) y Grolle (1983), Bischler y Crandall-Stotler & Stotler proponían la distinción de 17 familias en la clase Marchantiopsida y la inclusión de *Peltolepis* en la familia Monosoleniaceae (Tabla C4 – 1).

Las clasificaciones contemporáneas fueron producto de filogenias basadas principalmente en el uso de marcadores moleculares (Wheeler 2000; Boisselier-Dubayle

et al. 2002; Forrest et al. 2006; He-Nygrén et al. 2006; Forrest et al. 2015; Villarreal et al. 2016). A diferencia del volumen de datos analizados por Bischler (1998) y Crandall-Stotler & Stotler (2000), estos últimos emplearon una cantidad abrumadora de caracteres moleculares (de 1406 a 10540). Crandall-Stotler et al. (2009) y Long (2006) condensaron los resultados de las filogenias moleculares realizadas hasta ese momento en una clasificación que mostró varias diferencias con las morfológicas tradicionales (Tabla C4 – 1). Long (2006) elevó a orden las familias Lunulariaceae y Neohodgsoniaceae. Además, *Dumortiera* fue separado de las Marchantiaceae y ubicado en su familia homónima (Tabla C4 – 1). El rango ordinal de *Monoclea* fue descartado y el género fue incluido en Marchantiales en la familia Monocleaceae (Crandall-Stotler et al. 2009; Tabla C4 – 1). *Peltolepis* fue definitivamente considerado miembro de Cleveaceae (Crandall-Stotler et al. 2009; Tabla C4 – 1). Recientemente, se transfirió *Monocarpus* al orden Sphaerocarpales (Forrest et al. 2015) y se adicionó un nuevo género a la familia Riellaceae (Cargill & Milne 2013; Tabla C4 – 1). La familia Exormothecaceae fue desestimada por Long et al. (2016a) bajo la sinonimia con Corsiniaceae y la transferencia de *Aitchisoniella* a Cleveaceae (Villarreal et al. 2016; Tabla C4 – 1). Finalmente, *Stephensoniella* fue pasado a la sinonimia bajo *Exormotheca* y, *Preissia* y *Bucegia* se redujeron a subgéneros dentro de *Marchantia* (*ver las discusión respectivas*; Long et al. 2016a; Tabla C4 – 1). Aunque los resultados hallados en el capítulo II son consistentes con las últimas filogenias realizadas para el grupo, existen puntos de conflicto con las mismas. Se sugieren cambios a nivel de orden, familia y género (Tabla C4 – 1). Lunulariales es reducido a sinonimia con Marchantiales, alcanzando así un concepto más simple de la subclase (Tabla C4 – 1). Se establecen cambios novedosos en la circunscripción de las familias Targioniaceae, Ricciaceae, Corsiniaceae y Monocleaceae

(Tabla C4 – 1). La sinonimia de *Stephensoniella* y *Exormotheca* establecida por Long (2016a), así como la ubicación de *Aitchisoniella* en Cleveaceae no son apoyadas por los resultados obtenidos. El género *Cronisia* es pasado a la sinonimia con *Corsinia* (*ver discusión de cada grupo y capítulo II*; Tabla C4 – 1).

Una característica del esquema aquí presentado, que merece especial atención, es el volumen de datos analizados y la obtención de diagnosis evaluadas cuantitativamente. Esta clasificación se desarrolla en base a un análisis combinado de 11 marcadores moleculares y 126 caracteres morfológicos (*capítulo II*). Esto se traduce en un total de 11104 caracteres; 564 veces más caracteres moleculares que la última filogenia (Villarreal et al. 2016) y 84 caracteres morfológicos más que los empleados por Bischler (1998). A lo largo de distintos estudios para el grupo en cuestión, el número de caracteres morfológicos a analizar se mantuvo constante (Bischler 1998; Boisselier-Dubayle et al. 2002), o bien fueron descartados totalmente (Wheeler 2000; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016). De hecho, luego del estudio pionero de Bischler (1998), la cantidad de caracteres sólo incrementó levemente (Crandall-Stotler & Stotler 2000): 45 a 60 caracteres. Así, pese a los avances significativos en diferentes áreas del campo morfo-anatómico, la evidencia morfológica tuvo poco lugar en la construcción de los esquemas de clasificación actuales. En el esquema de Bischler (1998), del total de 126 cambios apomórficos reportados 80 corresponden a caracteres gametofíticos. Esto coincide con la práctica habitual de clasificar a las especies de Marchantiidae en base a la fase gametofítica (Hässel de Menéndez 1963; Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Crandall-Stotler et al. 2009). Dicha noción se sustentó, al menos parcialmente, por el desarrollo inconspicuo del esporofito y por la tendencia de las talosas complejas a

retener las mismas características (Crandall-Stotler & Stotler 2000; Schuster 1984b). En la presente clasificación, sin embargo, el número de caracteres diagnósticos derivados de la fase esporofítica es significativamente superior al de las clasificaciones anteriores (*capítulo II*). A diferencia de lo que podría esperarse al asumir que la fase esporofítica es informativa a nivel de clase, la mayor parte de las sinapomorfías de las familias y órdenes aquí descritos son dominadas por caracteres esporofíticos (*Fig. C2 – 6*; *capítulo II*). La clase Marchantiopsida, por el contrario, es circunscripta mayoritariamente por caracteres gametofíticos. En total, la clasificación propuesta se fundamenta en 153 cambios apomórficos a lo largo de 35 nodos (*capítulo II*).

Tabla C4 - 1. Concepto de Marchantiidae según distintos autores, empleando sistemática filogenética como base.

Bischler (1998), Crandall-Stotler et al. (2000)	**Long (2006), Crandall-Stotler et al. (2009)**	**Cargill & Milne (2013), Long et al. (2016a, b, c), Forrest et al (2016)**	**Propuesta actual**
Sphaerocarpales	**Sphaerocarpales**	**Sphaerocarpales**	**Sphaerocarpales**
Sphaerocarpaceae	Sphaerocarpaceae	Sphaerocarpaceae	Sphaerocarpaceae
Sphaerocarpos Geothallus	*Sphaerocarpos Geothallus*	*Sphaerocarpos Geothallus*	*Sphaerocarpos Geothallus*
Riellaceae	Riellaceae	Riellaceae	Riellaceae
Riella	*Riella*	*Austroriella Riella*	*Austroriella Riella*
		Monocarpaceae	Monocarpaceae
		Monocarpus	*Monocarpus*
Monocleales			
Monocleaceae			
Monoclea			
	Neohodgsoniales	**Neohodgsoniales**	**Neohodgsoniales**
	Neohodgsoniaceae	Neohodgsoniaceae	Neohodgsoniaceae
	Neohodgsonia	*Neohodgsonia*	*Neohodgsonia*

	Lunulariales	**Lunulariales**	
	Lunulariaceae	Lunulariaceae	
	Lunularia	*Lunularia*	
Marchantiales	**Marchantiales**	**Marchantiales**	**Marchantiales**
Lunulariaceae			Lunulariaceae
Lunularia			*Lunularia*
Marchantiaceae	Marchantiaceae	Marchantiaceae	Marchantiaceae
Marchantia *Bucegia* *Preissia* *Dumortiera*	*Marchantia* *Bucegia* *Preissia*	*Marchantia*	*Marchantia*
	Dumortieraceae	Dumortieraceae	Dumortieraceae
	Dumortiera	*Dumortiera*	*Dumortiera*
	Monocleaceae	Monocleaceae	Monocleaceae
	Monoclea	*Monoclea*	*Monoclea* *Conocephalum*
Conocephalaceae	Conocephalaceae	Conocephalaceae	
Conocephalum	*Conocephalum*	*Conocephalum*	
Monosoleniaceae	Monosoleniaceae	Monosoleniaceae	Monosoleniaceae
Monosolenium *Peltolepis*[2]	*Monosolenium*	*Monosolenium*	*Monosolenium*
Cleveaceae	Cleveaceae	Cleveaceae	Cleveaceae
Athalamia *Sauteria*	*Athalamia* *Peltolepis* *Sauteria*	*Aitchisoniella* *Athalamia* *Clevea* *Peltolepis* *Sauteria*	*Athalamia* *Clevea* *Peltolepis* *Sauteria*
Exormothecaceae	Exormothecaceae		
Aitchisoniella *Exormotheca* *Stephensoniella*	*Aitchisoniella* *Exormotheca* *Stephensoniella*		
Corsiniaceae	Corsiniaceae	Corsiniaceae	Corsiniaceae
Corsinia *Cronisia*	*Corsinia* *Cronisia*	*Corsinia* *Cronisia* *Exormotheca (= Stephensoniella)*	*Aitchisoniella* *Corsinia (= Cronisia)* *Exormotheca* *Stephensoniella*

[2] *Peltolepis* también era asignado a la familia Cleveaceae por Bischler (1998).

Wiesnerellaceae	Wiesnerellaceae	Wiesnerellaceae	
Wiesnerella	*Wiesnerella*	*Wiesnerella*	
Targioniaceae	Targioniaceae	Targioniaceae	Targioniaceae
Targionia	*Targionia*	*Targionia*	*Targionia* *Wiesnerella*
Cyathodiaceae	Cyathodiaceae	Cyathodiaceae	Cyathodiaceae
Cyathodium	*Cyathodium*	*Cyathodium*	*Cyathodium*
Aytoniaceae	Aytoniaceae	Aytoniaceae	Aytoniaceae
Asterella *Cryptomitrium* *Mannia* *Plagiochasma*	*Asterella* *Cryptomitrium* *Mannia* *Plagiochasma*	*Asterella* *Cryptomitrium* *Mannia* *Plagiochasma*	*Asterella* *Cryptomitrium* *Mannia* *Plagiochasma*
Monocarpaceae	Monocarpaceae		
Monocarpus	*Monocarpus*		
Oxymitraceae	Oxymitraceae	Oxymitraceae	
Oxymitra	*Oxymitra*	*Oxymitra*	
Ricciaceae	Ricciaceae	Ricciaceae	Ricciaceae
Riccia *Ricciocarpos*	*Riccia* *Ricciocarpos*	*Riccia* *Ricciocarpos*	*Oxymitra* *Riccia* *Ricciocarpos*

CLASIFICACIÓN

La designación de un grupo taxonómico a partir de una filogenia de referencia es una práctica sujeta al criterio del taxónomo. Esto es, un nodo en particular puede referirse eventualmente a cualquier nivel taxonómico (Lipscomb 1998; Renner 2016; Wheeler 2004). No obstante, esta arbitrariedad no es una limitación para elegir un criterio razonable con el cual definir unidades taxonómicas de manera apropiada. Más allá de procurar conservar la máxima simplicidad posible (disminuyendo el número de géneros y excluyendo niveles taxonómicos intermedios), las propuestas previas no siguieron un criterio explícito para la delimitación de unidades taxonómicas (Crandall-Stotler and

Stotler, 2000; Crandall-Stotler et al., 2009; Long et al., 2016a, b). En esta ocasión, en línea con los resultados en el capítulo II, los grupos son propuestos en base a clados que hayan sido recuperados simultáneamente con apoyo significativo (>70) y diagnosis concretas. En los resultados obtenidos anteriormente (*capítulo II*), se hallaron nodos novedosos constituidos por pares de familias ("inter-familia"). Con el fin de mantener esquemas simplificados, estos nodos "inter-familia" (*Fig. C2 – 5, capítulo II*) son aquí tratados como nuevas familias (Fig. C4 – 1).

Po último, una diagnosis es proporcionada por cada grupo, así como una descripción general. Se entiende por diagnosis a aquellos caracteres reconstruidos como sinapomorfías de los clados correspondientes y que unívocamente son informativos de los mismos (Renner 2016; *capítulo II*). La descripción general, en tanto, involucra aquellos rasgos morfológicos que no necesariamente circunscriben al grupo en cuestión (Renner 2016). Con la excepción de los taxa monotípicos, los caracteres autapomórficos son incluidos bajo la descripción general y no así en la diagnosis.

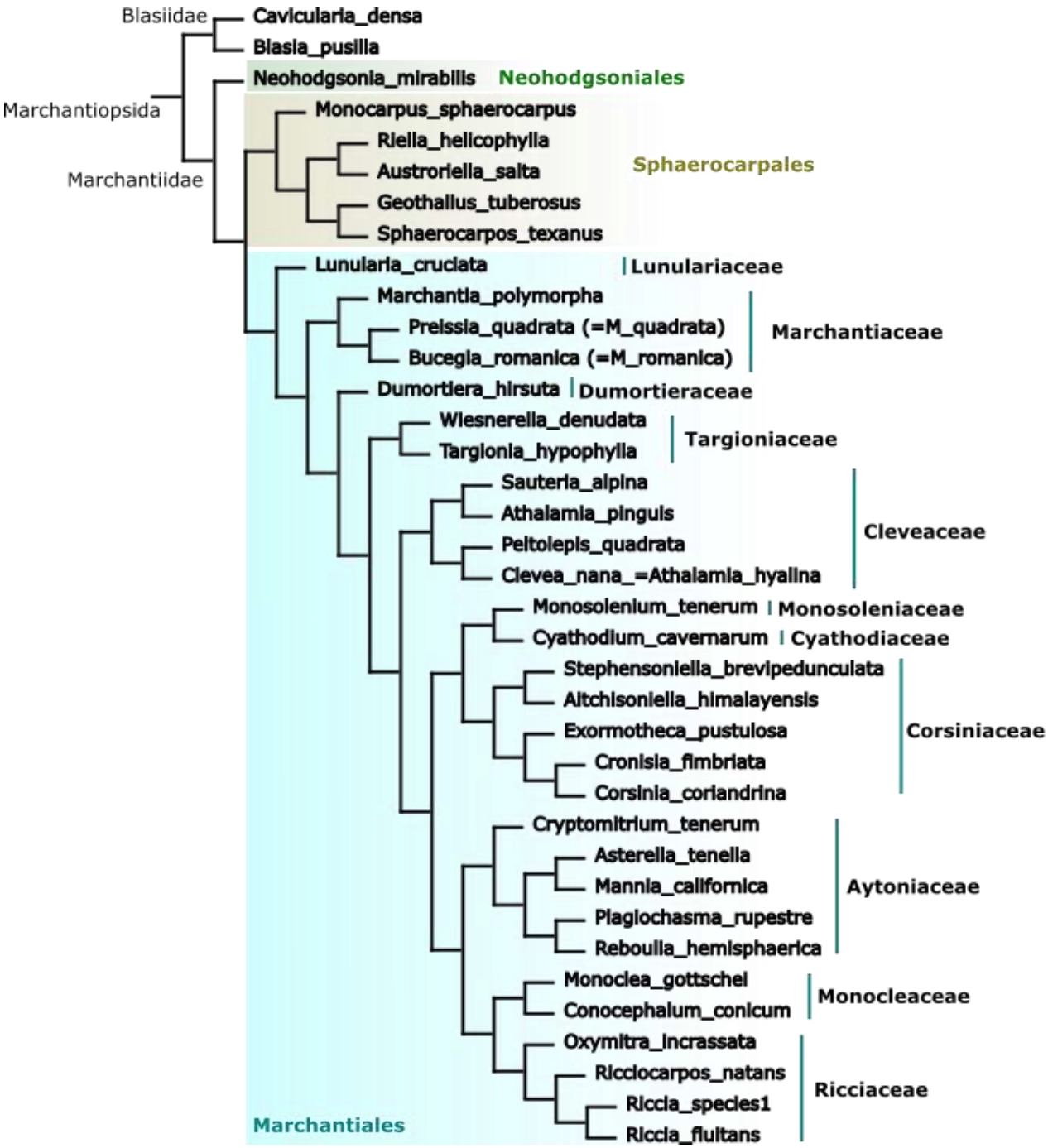


Figura C4 – 1. Esquema de la clasificación de Marchantiidae propuesta en base a los resultados del análisis combinado de morfología y moléculas.

CLASE: MARCHANTIOPSIDA Cronquist, Takht. & W. Zimm., Taxon 15: 132 (1966)

Diagnosis: escamas dispuestas en dos filas; involucro de tipo marchantioide; *esporas polarizadas (no homoplásica, común a todas)*; Espermátida cuyo spline tiene una apertura de 3 túbulos o más de ancho, aguzado hacia la izquierda y con depresión anterior ("notch"), largo LS/ABB entre 1.5 y 3.0 nanómetros

Descripción:

Plantas talosas, en sección transversal generalmente con marcada diferenciación tisular. Poros epidérmicos y tejido fotosintético generalmente presentes. Rizoides usualmente dimórficos, lisos y trabeculados. Cuerpos oleíferos restrictos a células oleíferas carentes de cloroplastos. Propágulos presentes o ausentes.

Generalmente monoicas. Anteridios solitarios o agrupados, hundidos en el talo o en receptáculos sésiles o pedicelados (anteridióforos). Arquegonios generalmente en grupos rodeados por involucro, menos frecuentemente solitarios, hundidos en el talo o en receptáculos sésiles o pedicelados (arquegonióforos). Seta no o fuertemente elongada; dehiscencia de la cápsula por (-3)4- 8 valvas irregulares o fragmentos o por opérculo o por línea longitudinal o cápsula cleistocárpica; pared capsular uni-estratificada. Esporas de 8-200 µm de diámetro. Eláteres lisos o con bandas helicoidales.

La clase es actualmente reconocida como uno de los grupos más basales de las plantas terrestres, y es el segundo linaje de Marchantiophyta (Forrest et al. 2006). Exceptuando la inclusión de Blasiaceae (previamente en Jungermanniopsida; Crandall-Stotler & Stotler 2000), gran parte de los cambios en la sistemática de las hepáticas talosas se realizó en relación al orden Marchantiales y la subclase Marchantiidae

(Crandall-Stotler et al. 2009). En base a los cambios surgidos recientemente, los conceptos de homologías de muchas estructuras y órganos desarrollados por las hepáticas ha sido modificado, especialmente en los taxa foliosos (Crandall-Stotler et al. 2009). La terminología usada aquí es la sugerida por Crandall-Stotler et al. (2009).

SUBCLASE: BLASIIDAE He-Nygrén, Juslén, Ahonen, Glenny & Piippo, Cladistics 22: 27 (2006)

Diagnosis: -.

Descripción:

Talo con cordón central bien definido y alas uni-estratificadas. Tejido fotosintético ausente. Escamas ventrales presentes, aplanadas, pluricelular, ordenadas en dos filas. Aurículas ventrales presentes, hemisféricas, con colonias de Nostoc. Propágulos estrellados presentes cerca del ápice en la superficie dorsal.

Dioicas. Anteridios solitarios en cavidades dorsales o en involucros tubulares. Arquegonios dorsales, desnudos, detrás del ápice. Cápsula dehiscente por 4 (-6) valvas. Esporas de 35-55 µm de diámetro. Eláteres con 2 bandas helicoidales; elaterióforo basal rudimentario.

ORDEN BLASIALES Stotler & Crand.-Stotl. in A.J.Shaw & B.Goffinet, Bryoph. Biol.: 63 (2000)

Blasiaceae H.Klinggr., Höh. Crypt. Preuss.: 14 (1858). *Blasia* L., *Cavicularia* Steph.

El género *Blasia* fue originalmente considerado por Linneo como un taxon próximo a las hepáticas talosas (Crandall-Stotler et al. 2009), aunque clasificaciones posteriores lo relegaron a la tradicional subclase Metzgeriidae Barthol.-Began (Crandall-Stotler & Stotler 2000). Estudios moleculares coinciden en ubicar Blasiaceae como grupo hermano de las hepáticas talosas complejas (He-Nygrén et al. 2006; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; Crandall-Stotler et al. 2005), apoyando así clasificaciones basadas en caracteres sexuales (Duckett et al. 1982; Garbary et al. 1993). Esta familia también comparte con Marchantiidae caracteres como célula apical cuneada y presencia de escamas ventrales.

Blasia y *Cavicularia* son géneros monotípicos de ambientes húmedos poco expuestos. *B. pusilla* L. se halla presente en toda la región Holártica. *C. densa*, por otro lado, es citada actualmente para Japón.

SUBCLASE: MARCHANTIIDAE Engl. en Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. I (3): 1 (1893)

Diagnosis: Protonema aplanado; Talo con cámaras de aire tipo Marchantia; Pedicelo del arquegonióforo y receptáculo femenino completamente parenquimáticos; filas de seis células en el cuello del arquegonio (CT); *Cápsula uni-estratificada (no homoplásica); Esporocistos no lobados (no homoplásica)*.

Descripción:

Plantas talosas, en sección transversal diferenciadas en tejido fotosintético y fundamental. Poros epidérmicos generalmente presentes. Superficie ventral del talo

con rizoides lisos y trabeculados en el área central. Usualmente con 2 o más filas de escamas.

Anteridios y arquegonios en receptáculos modificados o ramas modificadas (anteridióforos y arquegonióforos) con estructura interna similar a la del talo o inmersos directamente en el talo. Capsula con o sin eláteres.

La subclase Marchantiidae se vio sometida a cambios significativos respecto de la delimitación de sus grupos internos. La posición relativa de los órdenes basales del grupos era particularmente conflictiva en estudios previos (Crandall-Stotler et al. 2009; Forrest et al. 2006; He-Nygrén et al. 2006). Dicha problemática fue clarificada en los resultados filogenéticos obtenidos (*capítulo II*); por ello, la sistemática del grupo es aquí simplificada mediante la sinonimia de órdenes y familias.

ORDEN: NEOHODGSONIALES D.G. Long, Edinburg J. Bot. 63: 258 (2006)

Diagnosis: Talos y receptáculos femeninos con poros compuestos, sin apéndices en la escama, pedicelo del arquegonióforo y receptáculo femenino y masculino heterogéneos internamente; ausencia de leptoides e hidroides en el esporofito; cíngulo de la espora suavemente desarrollado.

Descripción:

Talo de 8-10 mm de ancho, márgenes planos, verde oscuro, nunca purpuras; ramificación dicotómica, innovaciones frecuentes. Epidermis con células de pared generalmente engrosada; poros epidérmicos compuestos, elevados, con 4 anillos de

células, anillo interno hialino presente, paredes radiales del poro delgadas. Tejido fotosintético uni-estrtificado, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental con células oleíferas, sin células esclerosadas, caviadades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, células oleíferas presentes, papilas marginales ausentes; apéndices ausentes. Propágulos asexuales presentes; conceptáculo en forma de copa, margen del conceptáculo variadamente dentado.

Monoicas. Anteridios terminales en anteridióforos, receptáculos discoidales con poros compuestos, pedicelo con tejido clorofiliano y 1 canal rizoidífero; paráfisis ausentes, escamas presentes debajo de los receptáculos. Arquegonios terminales, 1-14 por cavidad, paráfisis ausentes; involucros 2 (-2), bivalvares, con células oleíferas; pseudoperianto presente, caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes, receptáculos lobulados, con poros compuestos, pedicelo ramificado con tejido clorofiliano, 1 canal rizoidífero presente. Esporofito 1 por involucro, pie bulboso y seta algo prolongada; cápsula globosa, dehiscencia por 4-5 valvas irregulares; pared con engrosamientos anulares. Esporas 22-24 µm de diámetro, cara distal y proximal baculadas; triletes. Eláteres con 2 engrosamientos helicoidales.

Neohodgsoniaceae D. G. Long, Edinburg J. Bot. 63: 258 (2006). *Neohodgsonia mirabilis* (Perss.) Perss.

Neohodgsonia fue un taxon considerado como miembro de Marchantiaceae en clasificaciones tradicionales (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000). Sin embargo, ya en las primeras aproximaciones moleculares, se observó una posición basal de *Neohodgsonia* dentro de Marchantiidae (Boisselier-Dubayle et al. 1997). Tal

ubicación taxonómica fue apoyada por filogenias posteriores basadas en moléculas (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; He-Nygrén et al. 2006) y morfología (*capítulo II*).

Neohodgsonia mirabilis (Perss.) Perss., la única especie del género, crece en bosques montanos de Nueva Zelanda, Tristan da Cunha y Goughisland (Bischler 1998).

ORDEN: SPHAEROCARPALES Cavers, New Phytol. 9: 81 (1910)

Diagnosis: Cápsula cleistocárpica; eláteres ausentes; ornamentación de la cara proximal de la espora diferencial.

Descripción:

Plantas talosas o más o menos foliosas, postradas o erectas. Talo simple, en sección transversal sin diferenciación, poros epidérmicos ausentes, cámaras fotosintéticas ausentes, tejido fundamental diferenciado en un cordón central o costa pluri-estratificado, de células de paredes engrosadas y alas uni-estratificadas; células oleíferas ausentes. Reproducción asexual cuando presente, por yemas.

Anteridios y arquegonios protegidos por involucros, un gametangio por involucro, sobre la superficie axial del talo o excepcionalmente sobre las alas en *Riella*. Esporofitos dentro del involucro femenino. Seta reducida. Capsulas esféricas, cleistocárpicas, pared capsular uni-estratificada, permaneciendo completamente encerrada en el involucro, dehiscencia a través de la ruptura de la pared capsular y del involucro. Esporas grandes a menudo permaneciendo en tétradas. Eláteres ausentes.

A la actualidad, existen relativamente pocos estudios enfocados en el estatus filogenético del orden. Si bien las filogenias llevadas a cabo en hepáticas talosas complejas muestrearon pocos taxa del orden, existe un amplio consenso acerca de la monofilia del grupo (Forrest et al. 2006; He-Nygrén et al. 2006; Forrest et al. 2015; Villarreal et al. 2016). No obstante, numerosas especies se basan en registros acotados de ejemplares colectados en sitios marcadamente disimiles. Un estudio exhaustivo de dicho material podrá eventualmente concluir en la reducción de las especies reconocidas dentro de este orden.

El orden está actualmente delimitado por tres familias: Sphaerocarpaceae, Riellaceae y Monocarpaceae. La inclusión de esta última se sustenta en el análisis de datos morfológicos y moleculares (*capítulo II*), coincidiendo con estudios moleculares recientes (Forrest et al. 2015). Con respecto a Riellaceae, la escasez de material en buenas condiciones hizo dificultoso realizar estudios detallados de la anatomía del género *Riella*. Por ello, fue imposible proponer una diagnosis confiable para dicha familia (denotado con el símbolo "-"). Trabajos posteriores deberán centrarse en ampliar el muestreo de estas especies a fin de corroborar la diagnosis de Riellaceae.

Monocarpaceae D.J. Carr ex Schelpe, J. S. AfricanBot. 35: 110 (1969)

Diagnosis: Talo con ramas de 0,15-0,30 cm, tolerante a la desecación; anteridio con pedicelo uni-seriado.

Descripción:

Talo 1-1,5 mm de ancho, márgenes crenulados, plegados, verde claro, nunca purpura; ramificación dicotómica y ventral. Epidermis ausente. poros epidérmicos ausentes. Tejido fotosintético uni-estratificado, cámaras ampliamente abiertas, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental sin células oleíferas, sin células esclerosadas, caviadades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos presentes, verrugosos ausentes. Escamas ausentes.

Monoicas. Anteridios 1-2 sobre en el interior de las cámaras aéreas, próximos al ápice del talo, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios terminales, en el interior de las cámaras aéreas, paráfisis ausentes; involucro ausente. arquegonióforos presentes, poros del receptáculo simples, pedicelo sin surco rizoidífero, tejido clorofiliano ausente. Esporofito 1 por cavidad, pie y seta reducidos; cápsula globosa, cleistocárpica; pared sin engrosamientos anulares. Esporas 39-60 µm de diámetro, cara distal espinulosa, cara proximal tuberculada a alveolada; marca trilete indistinta. Eláteres ausentes, células estériles presentes. *Monocarpus* D.J Carr.

La posición de *Monocarpus* dentro de Marchantiopsida ha sido particularmente controversial por largo tiempo (Forrest et al. 2015). Filogenias moleculares recientes (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2015), acordaron en la posición cercana de *Monocarpus* con *Sphaerocarpos*; avalando así la propuesta de autores previos en base a características palinológicas (e.g. Carr 1956).

Monocarpus sphaerocarpus D.J. Carr es la única especie aceptada del género, citada para Australia y Sudáfrica (Forrest et al. 2015), adaptada a sitios con marcado estrés hídrico (con alta concentración salina). La diferencia morfológica en las esporas de los ejemplares australianos y sudafricanos deja abierta la posibilidad de la existencia

de dos especies distintas, siendo esto afianzado por la distribución disyunta entre los especímenes (Forrest et al. 2015).

Sphaerocarpaceae Heeg, Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 41: 573 (1891)

Diagnosis: *pseudoperianto marchantiode*; *sin involucro marchantiode*.

Descripción:

Talo 4-15 cm de largo, terrestre, en rosetas, márgenes ondulados, 2 filas de hojas insertadas lateralmente, a veces rojizo; ramificación dicotómica. Epidermis de paredes delgadas, poros epidérmicos ausentes. Tejido fotosintético ausente. Tejido fundamental sin células oleíferas, sin células esclerosadas, caviadades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos presentes, verrugosos ausentes. Escamas ausentes, papilas apicales presentes. Propágulos asexuales presentes, gemas

Dioicas, heterotálicas. Anteridios dorsales en depresiones del talo, en varias filas, rodeados de involucros tubulares, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios dorsales en depresiones del talo, en varias filas, rodeados de involucros piriformes, paráfisis ausentes; arquegonióforos ausentes. Esporofito 1 por involucro, pie bulboso y seta corta, ncecrótica a la madurez de las esporas; cápsula globosa, cleistocárpica; pared sin engrosamientos anulares. Esporas en tétradas, 80-120 µm de diámetro, cara distal y cara proximal alveolada; triletes. Eláteres ausentes, células estériles presentes. *Sphaerocarpos* Boehm., *Geothallus* Campb.

Sphaerocarpaceae, y los taxones afines, han sido considerados como grupo hermano de Marchantiales por diversos autores (Bischler 1998; Schuster 1984b; Crandall-Stotler & Stotler 2000). En filogenias modernas, la posición de *Sphaerocarpos* ha variado con respecto a los restantes órdenes propuestos por Long (2006). En la actualidad, Sphaerocarpaceae es reconocida como una familia monofilética en base a evidencia molecular y morfológica; asimismo, su posición como taxon hermano de Marchantiales es apoyada por los últimos estudios filogenéticos (Villarreal et al. 2016; *capítulo II*). *Sphaerocarpos* es el género más representativo del orden. Se reconocen al menos 8 nombres específicos para este género, aunque 6 de ellos se encuentran pobremente estudiados y su validez taxonómica resta por ser evaluada (Söderström et al. 2016).

Sphaerocarpos se encuentra presente en sitios con climas estacionales del hemisferio norte (Estados Unidos y Europa occidental). En el hemisferio sur, el género ha sido registrado en el extremo sur de Australia y África. En el Conosur, *S. michelii* Bellardi, *S. stipitatus* Bisch. Ex Lindenb. y *S. texanus* Austin fueron colectadas en ambientes pampeanos (Hässel de Menéndez & Rubies 2009). *Geothallus tuberosus* Campb., la única especie del género, es endémica de ambientes húmedos América del Norte. Por sus escasos registros, fue catalogada como una especie amenazada (G1) por la organización *TNC*.

Riellaceae Engl., Syllabus, Grosse Ausgabe: 45 (1892)

Diagnosis: -.

Descripción:

Talo 1-10 cm de largo, acuático, erecto a postrado, márgenes ondulados, lateralmente comprimido, verde, nunca purpura; ramificación dicotómica. Epidermis de paredes delgadas, poros epidérmicos ausentes. Tejido fotosintético ausente. Tejido fundamental sin células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos presentes, verrugosos ausentes. Escamas en 2 filas, células oleíferas presentes, sin apéndices. Propágulos asexuales presentes, gemas marginales del talo.

Dioicas, raramente monoicas. Anteridios dorsales en las alas, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios dorsales en el ala, en varias filas, rodeados de involucros piriformes, paráfisis ausentes; arquegonióforos ausentes. Esporofito 1 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, cleistocárpica; pared sin engrosamientos anulares. Esporas no persistentes en tétradas, 50-130 µm de diámetro, cara distal y cara proximal espinulosa; triletes. Eláteres ausentes. *Riella* Mont., *Austroriella* Cargil & Milne.

Los miembros de Riellaceae guardan una extrema similitud con *Sphaerocarpos*. La delimitación de la familia, así como su posición dentro de Sphaerocarpales, permaneció estable a lo largo de distintos estudios llevados a cabo mediante el estudio de datos morfológicos o moleculares (Crandall-Stotler & Stotler 2000; Villarreal et al. 2016). Recientemente, un segundo género fue adicionado a la familia en base a un ejemplar

colectado en Australia (Cargill & Milne 2013). Pese a que la monofilia de la familia es ampliamente reconocida, el estatus de muchas especies de *Riella* no fue evaluada. Se han propuesto, al menos, 28 nombres específicos a nivel mundial; 9 de ellos de validez dudosa (Söderström et al. 2016; Bischler et al. 2005).

Las especies de la familia crecen asociadas a cuerpos de agua, generalmente alcalinos, en ambientes dominados por pastizales. *Austroriella salta* Milne & Cargill es endémica de Australia, y sólo es conocida por las colecciones realizadas por Cargill y Milne (2013). Riella se encuentra presente en el hemisferio norte (Estados Unidos y Europa) así como en Sudáfrica y Australia. En el Conosur, se registran 5 especies propias de ambientes pampeanos: *R. undulata* Hassel, *R. pampae* Hassel, *R. americana* M. A. Howe & Underw., *R. choconensis* Hassel, y *R. gamundiae* Hassel (Hässel de Menéndez & Rubies 2009).

ORDEN: MARCHANTIALES Limpr. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 1: 239, 336 (1877)

=Lunulariales D.G. Long, Edinburg J. Bot. 63: 258 (2006). ***Syn. Nov.***

Diagnosis: Talo con ramas femeninas de 1,25 cm; rizoides unicelulares dimórficos, suavemente verrugosos, ventralmente dispuestos, verrugosidades romas a agudas; escamas lanceoladas, margen de las escamas medias entero; dos apéndices por escama; células del apéndice hexagonal/pentagonales; organización embrionaria en cuadrantes.

Descripción:

Gametofito taloso, postrado, superficie superior a menudo areolada. Ramificación dicotómica, ramas adventicias ventrales o apicales luego de la formación del gametangióforo. En sección transversal estructuralmente complejo, poros epidérmicos generalmente presente, tejido clorofiliano diferenciado en cámaras generalmente presente, tejido fundamental compacto presente, decolorado, rojo o marrón en la parte ventral. Talo con escasas células oleíferas. Escamas ventrales generalmente presentes. Rizoides lisos y trabeculados presentes. Reproducción asexual por medio de propágulos dentro de conceptáculos a veces presente.

Dioicas o monoicas. Anteridios y arquegonios en cavidades dorsales, en almohadillas o receptáculos pedunculados, arquegonios generalmente rodeados por u involucro. Esporofito sobre receptáculo pedunculado o inmerso en el talo, a veces rodeados por pseudoperianto. Seta corta o ausente; cápsula esférica o elipsoidal, a menudo dehiscente en forma irregular, algunas veces operculada; pared capsular en uni-estratificada. Esporas generalmente grandes con la superficie muy ornamentada. Eláteres presentes, algunas veces ausentes, con 2 o más engrosamientos espiralados.

El orden Marchantiales (sensu Crandall-Stotler & Stotler 2000) fue sometido a cambios significativos en lo referido a su delimitación taxonómica. Long (2006), en base a estudios moleculares (Forrest et al. 2006; He-Nygrén et al. 2006), transfirió la familia Lunulariaceae a su propio orden Lunulariales D. G. Long. Al momento de realizar dicha propuesta, la relación entre *Lunularia* Adans., *Neohodgsonia* Perss., Sphaerocarpales y las restantes Marchantiales era poco clara y conflictiva (Crandall-Stotler et al. 2009). Consecuentemente, la distinción de estos órdenes era apropiada. Estudios recientes (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2015), coinciden indefectiblemente en la posición de

Lunulariales como hermano de Marchantiales. Los resultados hallados en la presente tesis confirman tal relación, clarificando así los conflictos de filogenias previas (Forrest et al. 2006; Wheeler 2000; He-Nygrén et al. 2006) con respecto a la relación entre Lunulariales, Neohodgsoniales, Sphaerocarpales y Marchantiales. De esta manera, y en consonancia con el propósito de llegar a esquemas clasificatorios simples, la diferenciación del orden Lunulariales ya no es necesaria. Así, se incluye nuevamente al género *Lunularia* en el orden Marchantiales y Lunulariales es considerado sinónimo. Esta modificación, en conjunto con la exclusión de los géneros *Monocarpus* y *Neohodgsonia*, permite obtener una diagnosis más precisa de Marchantiales con respecto al último esquema clasificatorio (Crandall-Stotler et al. 2009).

Lunulariaceae H. Klinggr., Höh. Crypt. Preuss.: 9 (1858)

Diagnosis: Célula apical del talo con la cara ventral más desarrollada, relación ancho apical/basal del talo de 1,20-1.5; conceptáculos en forma creciente; pie del esporofito cónico.

Descripción:

Talo de 4-13 mm de ancho, margenes planos, a veces algo plegados, verde claro, a veces purpura; ramificación dicotómica y apical. Epidermis con células engrosadas; poros epidérmicos simples, elevados, con 3-5 anillos de 3-17 células, anillo inerno hialino presente, paredes radiales del poro engrosados. Tejido fotosintético uni-estratificado, filamentos clorofilianos presentes. Tejido fundamental a veces con células oleíferas, sin células esclrerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes paredes celulares sin

perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, violáceas, con células oleíferas y papilas marginales; apéndice reniforme con constricción basal. Propágulos asexuales presentes; conceptáculo en forma de medialuna, margen del conceptáculo entero.

Dioicas. Anteridios terminales en receptáculos elípticos, paráfisis ausentes, rodeados por una membrana, escamas ausentes. Arquegonios terminales, 2-8 por cavidad, en receptáculos con 4 lóbulos, rodeados por escamas hialinas, paráfisis ausentes; involucros tubulares; pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes, poros del receptáculo ausentes, pedicelo sin canáles rizoidíferos, tejido clorofiliano ausente. Esporofito 1-3 por involucro, pie bulboso y seta masiva; cápsula globosa, dehiscencia por 4 valvas irregulares y un capuchón apical; pared sin engrosamientos anulares. Esporas 14-22 µm de diámetro, numerosas, cara distal y proximal suavemente tuberculadas; marca trilete indistinta. Eláteres con 2-3 engrosamientos helicoidales. *Lunularia* Adans.

En conformidad con filogenias previas (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2015) y la presente, Lunulariaceae representa el taxon hermano de las restantes Marchantiales. En clasificaciones tradicionales anteriores, Lunulariaceae era considerada como una familia próxima a Marchantiaceae. Más aún, de acuerdo a Bischler (1998), algunos autores consideraron a *Lunularia* como miembro de Marchantiaceae. Pese a ser hallados como taxones hermanos (Bischler 1998) y tener rasgos en común (presencia de gemas, esporas con ornamentación similar), Lunulariaceae y Marchantiaceae fueron sostenidos como taxones distintos dado la

singularidad morfológica de *Lunularia* (seta masiva y gemas en forma de medialuna; Bischler 1998) y la presencia de poros compuestos en Marchantiaceae.

Lunulariaceae, familia monotípica, incluye a *Lunularia cruciata* (L.) Dumort ex. Lindb. Esta especie es cosmopolita y particularmente frecuente en áreas alteradas y parcialmente expuestas. En el sur del Neotrópico y el Conosur sólo se han encontrado plantas masculinas (Hässel de Menéndez 1963), conociéndose las plantas femeninas mayoritariamente en el viejo mundo y en lugares exclusivamente cálidos de América (Bischler et al. 2005).

Marchantiaceae Lindl., Nat. Syst. Bot., ed. 2: 412 (1836)

Diagnosis: Talo con ramas de 3,5-4,0 cm de largo, ramas masculinas de 1,2-1,3 cm, ramas femeninas de 3 (o más) cm, con poros compuestos, apéndice de la escama orbicular; rizoides verrugosos fuertemente desarrollados, proporción de rizoides verrugosos/lisos 2.8-2.9, densidad de verrugas por rizoide 26.3-29.5, largo de verrugas 6,2 µm; rizoides verrugosos de las ramas fértiles fuertemente desarrollados; receptáculo femenino internamente heterogéneo; pseudoperianto marchantioide.

Descripción:

Talo de 2,7-20 mm de ancho, márgenes crispados-plicados, generalmente crenulados, a veces púrpura; ramificación dicotómica. Epidermis con células de pared generalmente engrosada; poros epidérmicos compuestos, elevados, con 4-7 anillos de células, a veces con apertura crucial, anillo interno hialino presente, paredes radiales del poro delgadas. Tejido fotosintético uni-estrtificado, filamentos clorofilianos presentes o ausentes.

Tejido fundamental con células oleíferas, células esclerosadas presentes o ausentes, cavidades mucilaginíferas a veces presentes, paredes celulares usualmente perforadas. Rizoides lisos y verrugosos presentes, verrugas fuertemente desarrolladas. Escamas en 2-4(-10) filas, generalmente violáceas, con células oleíferas y papilas marginales presentes; 1-4 apéndices filiformes a orbiculados, con constricción basal. Propágulos asexuales presentes o ausentes; conceptáculo en forma de copa, margen del conceptáculo variadamente dentado.

Dioicas o Monoicas. Anteridios terminales en anteridióforos, receptáculos discoidales a lobados con poros compuestos, pedicelo con o sin tejido clorofiliano y 2-4 canales rizoidíferos; paráfisis ausentes, escamas presentes debajo de los receptáculos. Arquegonios terminales, 1-14 por cavidad, paráfisis presentes (pluricelulares) o ausentes; involucros cupuliformes a bivalvares, dispuestos debajo de los receptáculos, alternando o no con los radios; pseudoperianto presente, caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes, receptáculos variadamente lobulados, con poros compuestos, pedicelo con o sin tejido clorofiliano, canales rizoidíferos presentes o ausentes. Esporofito 1-6 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscencia irregular; pared con engrosamientos semianulares. Esporas 8-80 µm de diámetro, cara distal y proximal variadamente reticuladas; triletes, ocasionalmente sin distinción de marca trilate. Eláteres con 2-3 engrosamientos helicoidales. *Marchantia* L. (= *Bucegia* Radian, *Preissia* Corda). (Fig. C4 – 2,3).

Marchantiaceae, la familia tipo del orden, fue ampliamente reconocida como un taxon natural desde su propuesta original por Lindley. Recientemente, ha sido sometida a cambios taxonómicos significativos (Long 2006; Long et al. 2016a). El género

Dumortiera Nees fue excluido de la familia y ubicado en la nueva familia Dumortieraceae por Long (2006). *Marchantia*, el género tipo de la familia, fue hallado parafilético en base a estudios moleculares (Villarreal et al. 2016; Forrest et al. 2006) con los géneros *Bucegia y Preissia* anidados en el mismo. Consecuentemente, Long et al. (2016a) propuso a estos géneros como sinónimos bajo el nombre de *Marchantia.* De esta manera, el género ahora incluye especies con o sin gemas cupuliformes.

Marchantia es un género cosmopolita que incluye alrededor de 36 especies distribuidas en una amplia variedad de ambientes. Aunque son abundantes en sitios húmedos, también son típicas de lugares expuestos con periodos de luminosidad intensa (sobre rocas al margen de ríos y en taludes). En el nuevo mundo se hallan alrededor de 8 (-9) especies, presentes en bosques tropicales del Neotrópico hasta las Islas sub-antárticas (Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005).

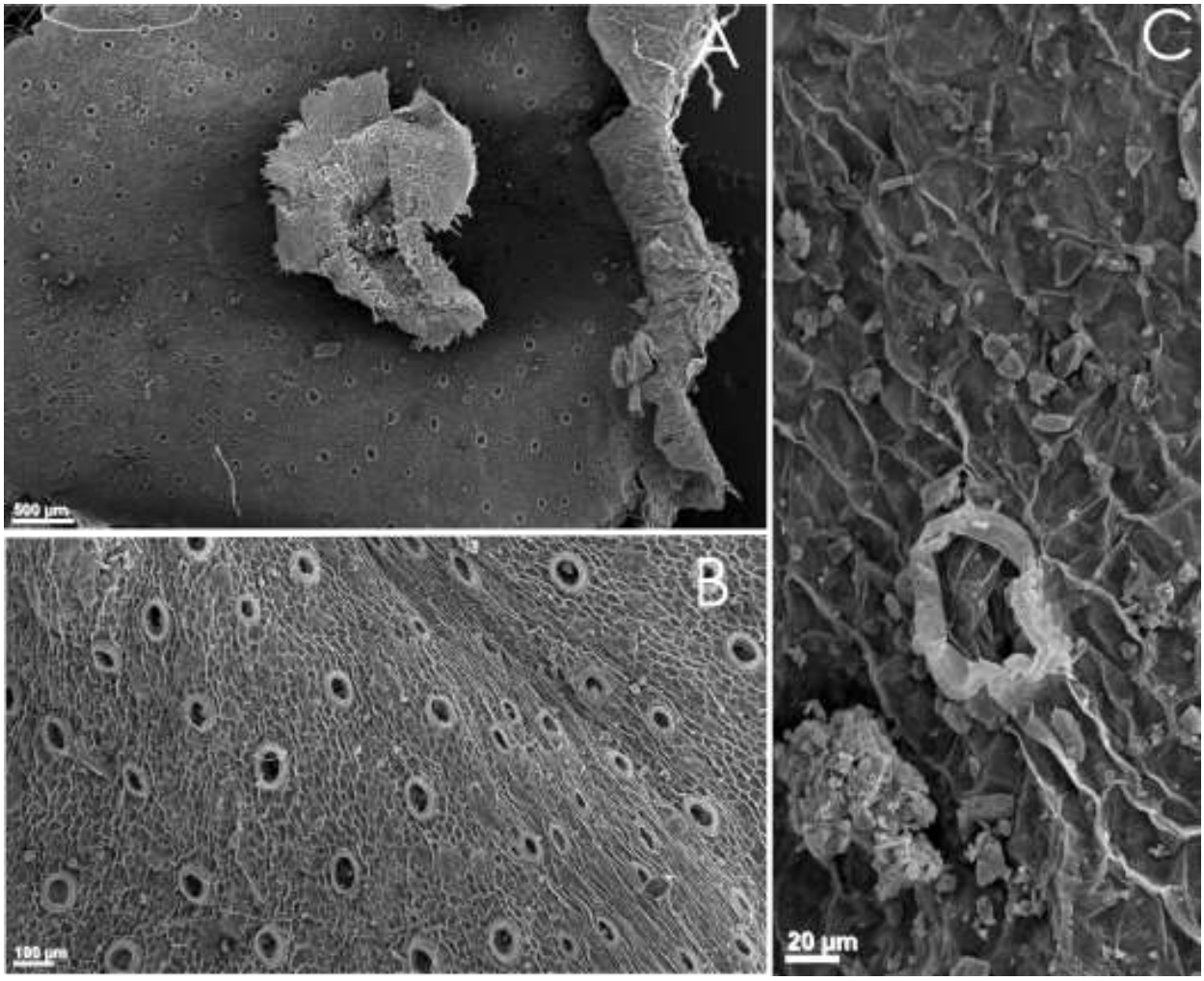


Figura C4 – 2. *Marchantia* (Marchantiaceae). A.- Talo en vista dorsal con conceptáculo cupuliforme. B.- Poros epidérmicos compuestos en plano. C.- Detalle de B, células del poro elevadas por encima del nivel de las epidérmicas.

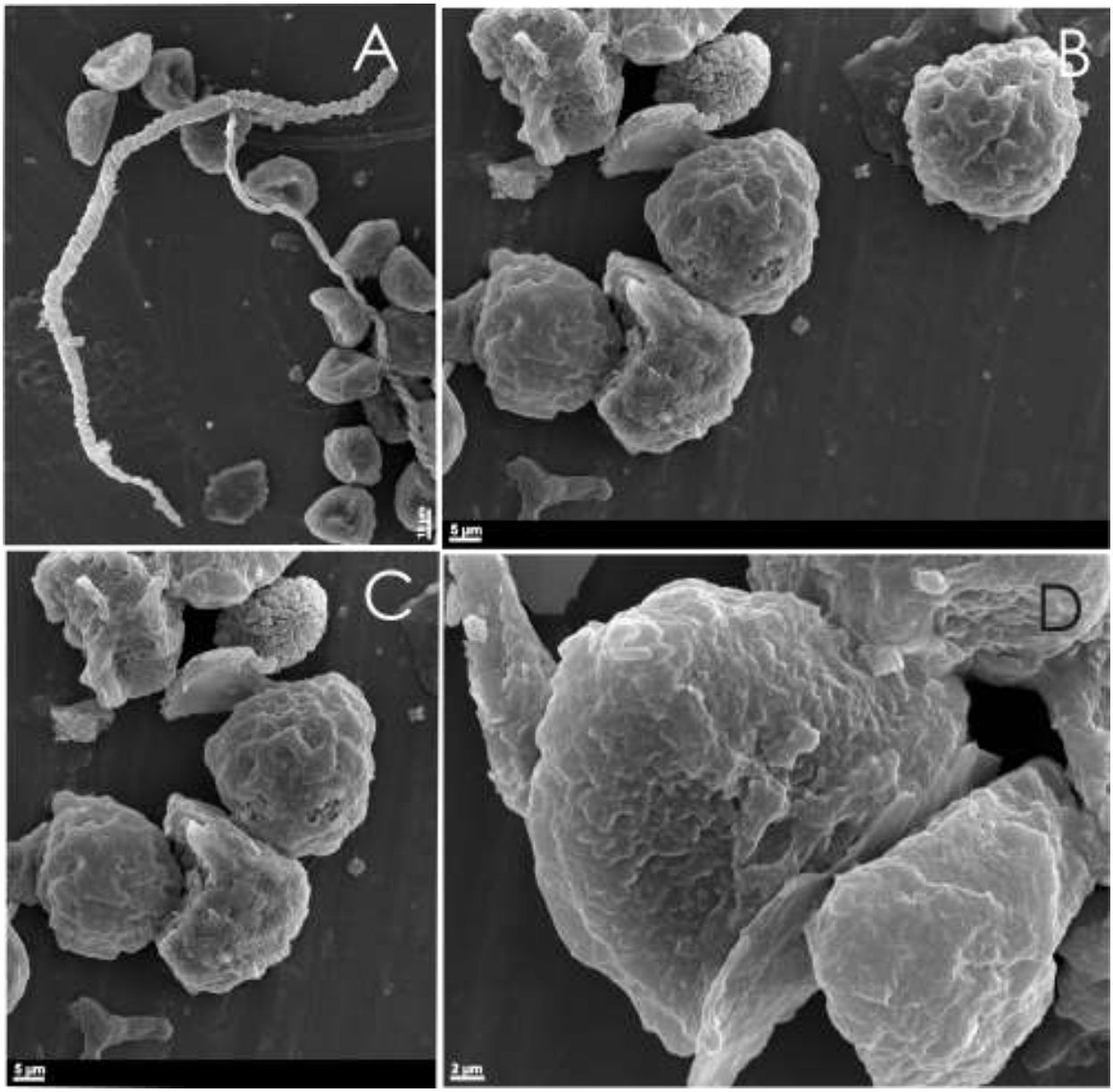


Figura C4 – 3. *Marchantia* (Marchantiaceae). A.- Eláteres agudos con engrosamientos helicoidales compactos y esporas en vista ecuatorial y proximal. B.- Esporas en vista distal con ornamentación reticulada abierta con muros mal definidos y areolas abiertas. C.- Espora en vista ecuatorial mostrando la concavidad de la cara proximal. D.- Cara proximal mostrando la cicatriz trilete.

Dumortieraceae D.G.Long, Edinburgh J. Bot. 63: 260 (2006).

Diagnosis: Talo con cámaras aéreas vestigiales; tubérculos vegetativos presentes en cualquier zona del talo; densidad de verrugas 3,3-5,8 por cada 50 micras de extensión rizoidal; largo de verrugas de 1.2-2.3 µm; escamas reducidas a papilas pequeñas, sin apéndices. Esporofito con pie cónica.

Descripción:

Talo de 8-30 mm de ancho, márgenes planos, verde oscuro, nunca purpuras; ramificación dicotómica. Epidermis con células de pared delgada; poros epidérmicos ausentes. Tejido fotosintético vestigial, reducido a filamentos en el ápice del talo. Tejido fundamental sin células oleíferas, sin células esclerosadas, caviadades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, pequeñas, células oleíferas y papilas marginales ausentes; apéndices ausentes. Propágulos asexuales ausentes.

Dioicas o Monoicas. Anteridios terminales en anteridióforos, receptáculos ciliados sin poros, pedicelo corto sin tejido clorofiliano, con 2 surcos rizoidíderos; paráfisis ausentes, escamas presentes debajo de los receptáculos. Arquegonios terminales, 1-7 por cavidad, paráfisis ausentes; involucro tubular, ciliado. arquegonióforos presentes, receptáculos ciliados sin poros, pedicelo largo sin tejido clorfiliano, con 2 surcos rizoidíferos. Esporofito 1 (-2) por involucro, pie bulboso y seta algo prolongada; cápsula globosa, dehiscencia por 4-8 valvas irregulares; pared con engrosamientos anulares. Esporas 20-

35 µm de diámetro, cara distal y proximal tuberculadas; triletes. Eláteres con 2-4 engrosamientos helicoidales. *Dumortiera* Nees.

La familia Dumortieraceae fue recientemente establecida en base a resultados moleculares (Long 2006). Si bien su relación con otras familias fue variable a lo largo de distintos estudios (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016), su posición basal dentro de Marchantiales parece consolidada (Villarreal et al. 2016; capítulo II). En estudios filogenéticos recientes del género (Forrest et al. 2011), se encontró evidencia que apoya la existencia de al menos dos especies. De acuerdo a Forrest et al. (2011), dichas especies se podrían diferenciar por caracteres micro-estructurales (extensión de cámaras aéreas vestigiales y frecuencia de papilas apicales). No obstante, el valor taxonómico de los caracteres delineados por Forrest et al. (2011) resta por ser evaluado y la designación de especies nuevas para el género nunca fue llevada a cabo.

Dumortiera hirsuta (Sw.) Nees es una especie perenne, cosmopolita, frecuente en ambientes húmedos y con baja exposición lumínica sobre suelo, en grietas de rocas o caídas de agua. Aunque este taxon no posee reproducción asexual con propágulos especializados, se han observado tubérculos en el vientre del talo en algunos ejemplares colectados en el Noroeste argentino.

Targioniaceae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 68, 70 (1829)

= Wiesnerellaceae Inoue, Ill. Jap. Hepat. 2: 192 (1976), ***Syn nov.***

Diagnosis: relación ancho apical/basal del talo (plano) 0,8-1,0.

Descripción:

Talo de 1,5-9 (-13) mm de ancho, márgenes planos, generalmente plegados, verde oscuro, generalmente purpuero; ramificación dicotómica y ventral. Epidermis con células de pared gruesa; poros epidérmicos simples, no elevados, con 1-5 anillos de 6-9 células, anillo interno hialino presente o ausente, paredes radiales del poro engrosadas o no Tejido fotosintético uni-estratificado, filamentos clorofilianos presentes. Tejido fundamental con numerosas células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes paredes celulares sin perforaciones Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, violáceas, con células oleíferas y papilas marginales; apéndice lanceolado a reniforme con constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Monoicos. Anteridios en cojines o en grupos irregulares sobre el talo principal o en ramas ventrales cortas, paráfisis ausentes, rodeados por pocas escamas o ausentes. Arquegonios terminales, 1-10 por cavidad, paráfisis ausentes; involucros ventrales en la rama principal con hendidura sagital o en las ramas modificadas; pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes o ausentes, con poros compuestos en el receptáculo, pedicelo con 2 canales rizoidíferos y sin tejido clorofiliano. Esporofito 1-3 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscencia por 4-8 valvas irregulares y (ocasionalmente) por un capuchón apical; pared con engrosamientos anulares. Esporas 36-100 µm de diámetro, cara distal y proximal

areolada-reticulada, con o sin protuberancias; cicatriz triletes poco notable (*Targionia*) a distintiva (*Wiesnerella*). Eláteres con 2-3 engrosamientos helicoidales. *Targionia* L., *Wiesnerella* Schiffn. (Fig. C4 – 4,5).

Wiesnerella, originalmente asociado a Marchantiaceae, es un género cuya ubicación taxonómica vario significativamente (Bischler 1998). Bischler (1998) reporto que gran parte de esos cambios se debían a caracteres químicos compartidos con distintas familias. Sólo a partir de filogenias moleculares y combinadas (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016; capítulo II), *Wiesnerella* parece sólidamente vinculado a *Targionia*. A lo largo de dichos estudios, el clado *Wiesnerella + Targionia* fue constantemente recuperado con apoyo elevado. Adicionalmente, este grupo es considerablemente estable (capítulo II). Consecuentemente, la familia Wiesnerellaceae es aquí considerada bajo Targioniaceae.

Targionia es un género que comprende 3 (-4) especies de ambientes secos alrededor del globo (Bischler 1998). En el Neotrópico y Conosur, *T. hypophylla* L. es comúnmente encontrada en ambientes de montaña (pastizales y laderas expuestas). *T. stellaris* (Müll. Frib.) Hässel fue colectada solamente en Tucumán y Jujuy, siendo así una especie aparentemente endémica del Noroeste argentino. *Wiesnerella*, a diferencia del anterior, es un género monotípico (*W. denudata* (Mitt.) Steph.) que se distribuye regiones montañosas húmedas del continente asiático.

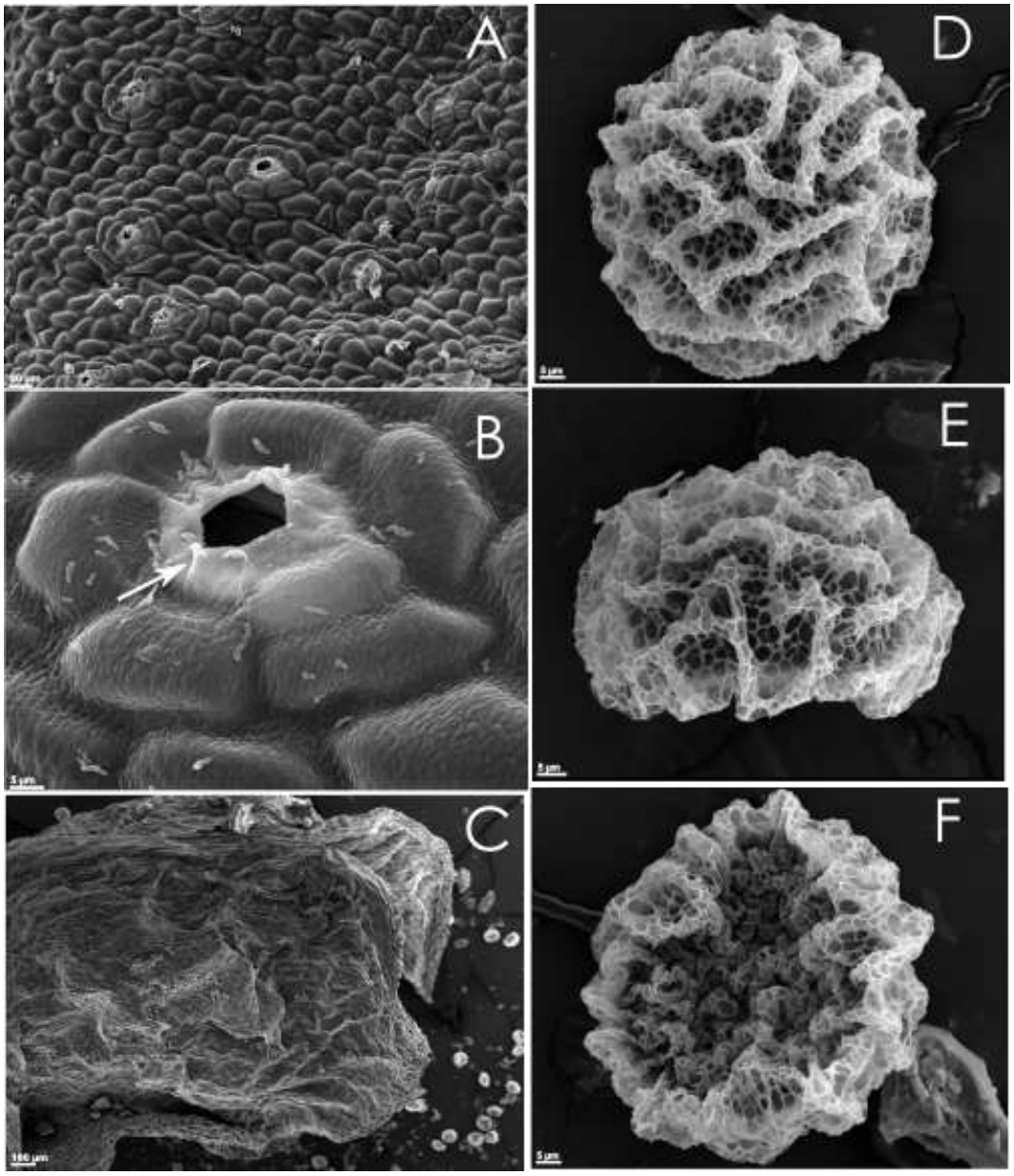


Figura C4 – 4. *Targionia stellaris* (Targioniaceae). A.- Poros epidérmicos simples y células epidérmicas. B.- Detalle de A, poro delimitado por un anillo de 6 células y membrana hialina (flecha blanca). C.- Involucro en vista lateral. D.- Espora en vista ecuatorial con ornamentación reticulada cerrada, con areolas definidas y muros reticulados (ornamentación de base). E.- Espora en vista ecuatorial, sin cíngulo. F.- Espora en vista proximal, cicatriz trilete débilmente notoria, ornamentación semejante a la cara distal.

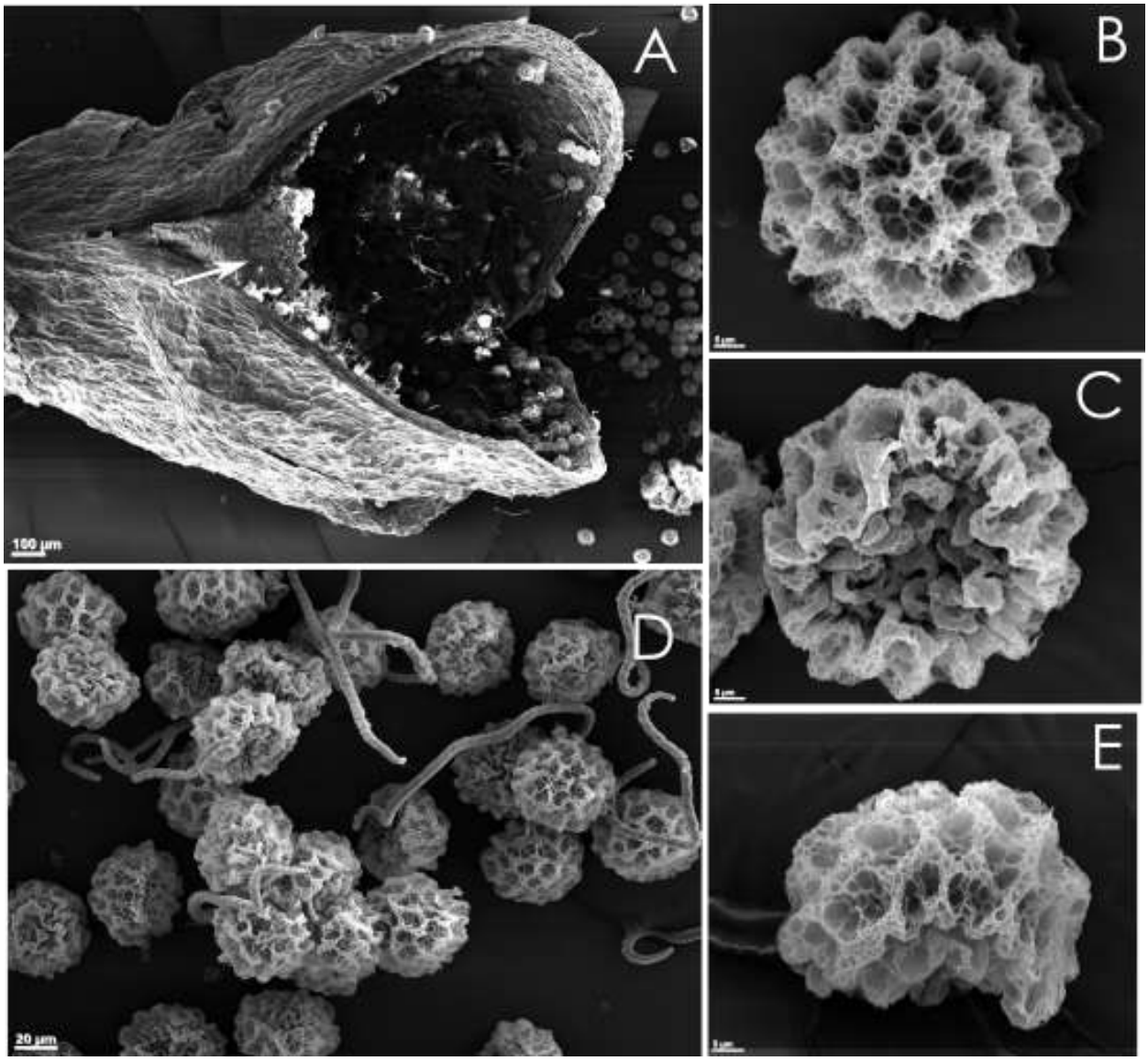


Figura C4 – 5. *Targionia hypophylla* (Targioniaceae). A.- Involucro ventral, cápsula de dehiscente cubierta totalmente por el involucro (flecha blanca). B – E.- Espora en vista distal, proximal y ecuatorial, respectivamente. Ornamentación reticulada con areolas definidas y muros reticulados (ornamentación de base). Cicatriz trilete poco definida. D.- Esporas y eláteres con engrosamientos helicoidales compactos.

Cleveaceae Cavers, New Phytol. 10: 42 (1911).

= [illegitimate] Sauteriaceae A. Evans, N. Amer. Fl. 14: 35 (1923)

Diagnosis: Talo con cámaras aéreas tipo Reboulia, relación ancho ápice/base de talo (CT) 1,0-1,2; escamas en una fila; rizoides con verrugosidades agudas, de 4,6-4.7 µm; receptáculo femenino anatómicamente heterogéneo; tubérculos vegetativos usualmente presentes apicalmente.

Descripción:

Talo de 1,5-6 mm de ancho, márgenes planos a ligeramente crenulados, verde claro, purpuras o no; ramificación dicotómica, a veces ventral y apicalmente; ápice tuberoso. Epidermis a veces colapsada; poros epidérmicos simples, elevados o no, 1-3 anillos de 4-8 células, anillo interno hialino a veces presente, células radiales del poro engrosadas o no. Tejido fotosintético multi-estratificado, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental con células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosso presentes. Escamas en varias filas mal definidas, células oleíferas y papilas marginales presentes o ausentes; 1 (-2) apéndices filiformes, sin constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Dioicas o Monoicas. Anteridios inmersos en el talo, formando grupos atrás de los arquegonióforos, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios terminales o no, 1 (-2) por cavidad, paráfisis ausentes; involucro bivalvar, pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes, poros del receptáculo simple o ausente, pedicelo con o sin surco rizoidífero, tejido fotosintético ausente. Esporofito 1 por

involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscencia por 4-8 vavas irregulares; pared con engrosamientos anulares. Esporas 40-80 µm de diámetro, cara distal y proximal con domos tuberculados; triletes. Eláteres con 2-4 engrosamientos helicoidales. *Athalamia* Falconer, *Peltolepis* Lindb., *Sauteria* Nees, *Clevea* Lindb.

La delimitación genérica de la familia Cleveaceae ha sido variable desde su designación como tal (Cavers 1910-1911; Rubasinghe 2011). Recientemente, el género *Clevea* (antes considerado sinónimo de *Athalamia*; Shimizu & Hattori 1953) fue revalidado por Rubasinghe et al. (2011) en base a estudios moleculares. Sin embargo, Rubasinghe et al. (2011) no encontraron caracteres morfológicos confiables que segreguen a *Clevea* de *Athalamia*. Finalmente, Long et al.(2016b) incluyeron a *Aitchisoniella* en base a la filogenia molecular de Villarreal et al. (2016). Esta última modificación es rechazada en base a los resultados hallados en la presente tesis (*ver Corsiniaceae*).

Clevea es un género de distribución cosmopolita y comprende alrededor de 3 especies comunes de ambientes húmedos sobre suelo. *Athalamia* es un género asiático monotípico (*A. pinguis*). *A. andina* (Spruce) S. Hatt. (= *Clevea andina* Spruce) corresponde a *Clevea spathysii* (Lindenb.) Müll.Frib. según Rubasinghe (2011); especie que se ubica a lo largo de ambientes montañosos de la Cordillera de los Andes en sitios húmedos con baja exposición lumínica. *Peltolepis quadrata*, la única especie del género *Peltolepis*, se distribuye a lo ancho de la región holártica sobre suelos calcáreos. El género *Sauteria* alberga 2-5 especies, de amplia distribución en el hemisferio norte. *S. chilensis* (Lindenb. ex Mont.) Grolle. única especie citada para el Neotrópico (Bischler et

al. 2005; Hassel de Menéndez 1963), es puesta en duda por Rubasinghe (2011) quien sugiere que los caracteres que la describen son propios del género *Mannia*.

Monosoleniaceae Inoue, Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo, n.s. 9: 117 (1966)

Diagnosis: ausencia de tejido fotosintético y poros epidérmicos. Rizoides verrugosos igualmente desarrollados en el carpocéfalo y en el talo. Dos surcos rizoidales. Cíngulo de la espora altamente desarrollado.

Descripción:

Talo de 3,5-4 mm de ancho, márgenes planos, verde oscuro, a veces purpura; ramificación dicotómica y ventral. Epidermis con células de pared delgada, con células oleíferas, poros epidérmicos ausentes. Tejido fotosintético ausente. Tejido fundamental sin células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, células oleíferas y papilas marginales presentes; apéndice filiforme, sin constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Monoicas. Anteridios inmersos en cojines dorsales, atrás del arquegonióforo, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios terminales, 6-9 por cavidad, paráfisis ausentes; involucro bivalvar. arquegonióforos presentes, poros del receptáculo ausentes, pedicelo con 2 surcos rizoidíferos, tejido clorofiliano ausente. Esporofito 1 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscente por valvas irregulares; pared con engrosamientos anulares débiles. Esporas 50-60 µm de diámetro, cara distal

y proximal alveoladas; triletes. Eláteres con 1 engrosamiento helicoidal. *Monosolenium* Griff.

La relación de *Monosolenium* con los restantes taxa de Marchantiales fue variable a lo largo de distintos estudios (Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016). Forrest et al. (2006) hallaron un clado establecido por *Monosolenium* y *Conocephalum*. Sin embargo, Boisselier-Dubayle et al. (2002) y Villarreal et al. (2016) encontraron al género en posiciones distintas aunque próximo a *Cyathodium* y Corsiniaceae.

Monosolenium es un género monotípico, *M tenerum* Griff., de ambientes húmedos de Asia y el Himalaya.

Cyathodiaceae Stotler & Crand.-Stotl. In A.J. Shaw & B.Goffinet, Bryoph. Biol.: 63 (2000)

Diagnosis: presencia de tubérculos en cualquier lugar. Verrugas de los rizoides agudas. Involucro ventral. Dehiscencia por dos valvas.

Descripción:

Talo de 1-4 mm de ancho, márgenes planos, verde claro, nunca purpuras; ramificación dicotómica, ventral y apical. Epidermis con células de pared delgada; poros epidérmicos simples, con 1 anillo de 5-21 células. Tejido fotosintético uni-estratificado, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental reducido, con o sin células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin

perforaciones. Rizoides lisos presentes, verrugosos escasos. Escamas en 2 filas, generalmente restringidas al ápice del talo, células oleíferas presentes o ausentes, papilas marginales presentes o ausentes; 1 apéndice filiforme (a veces ausente), sin constricción basal. Propágulos asexuales ocasionalmente presentes, fragmentación del margen del talo.

Dioicas o Monoicas. Anteridios inmersos en el talo, en ramas ventrales o apicales, paráfisis presentes, escamas ausentes. Arquegonios ventrales debajo del ápice del talo, 1-30 por cavidad, paráfisis ausentes; involucro bivalvar, pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos ausentes. Esporofito 1-4 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscencia por 2 valvas irregulares y un capuchón apical; pared sin engrosamientos anulares en el extremo apical. Esporas 38-68 µm de diámetro, cara distal y proximal alveoladas, con tubérculos o espinas cortas; triletes. Eláteres con 2-4 engrosamientos helicoidales, escasos. *Cyathodium* Kunze ex Lehm.

A partir de los resultados obtenidos por Bischler (1998) y Crandall-Stotler & Stotler (2000), la distinción entre las familias Cyathodiaceae y Targioniaceae fue sostenida. Aunque estudios moleculares posteriores mostraron una relación hermana entre *Cyathodium* y *Corsinia-Exormotheca* (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016), nunca se realizó una propuesta taxonómica a fin de acomodar a *Cyathodium*. Forrest et al. (2006) reportaron que *Cyathodium* y *Monosolenium* fueron recuperados como taxones hermanos en algunos de sus árboles. En la filogenia combinada realizada en esta tesis, se halló un clado compuesto por *Cyathodium* y *Monosolenium* definido por una sola sinapomorfía. Sin embargo, los valores de apoyo para este nodo no son significativos. Al presente, la relación de

Cyathodium con Corsiniaceae o Monosoleniaceae parece equívoca. Si bien la primera hipótesis parece favorecida, no es posible tomar una decisión en cuanto a la sinonimia de *Cyathodium*.

Cyathodium consiste en 12 especies mesofíticas de ambientes húmedos y baja exposición lumínica. El género se encuentra distribuido en las regiones tropicales de Asia, África y América, especialmente en tierras bajas. Para el Conosur se registra la especie *C. steerei* Hässel, endémica de Argentina (Hässel de Menéndez & Rubies 2009; Bischler et al. 2005)

Corsiniaceae Engl., Syllabus, Grosse Ausgabe: 44 (1892)

= Exormothecaceae Müll. Frib. exGrolle, J. Bryol. 7: 208 (1972)

= [invalid] Aitchisoniellaceae R.M. Schust., Syst. Assoc. Special Vol. 14: 78 (1979[1980])

Diagnosis: anteridios en clústeres anacróginos; tolerancia a la desecación.

Descripción:

Talo de 2-6 mm de ancho, márgenes planos, verdosos blancuscos, purpuras o no; ramificación dicotómica, apical y ventral, tubérculos apicales presentes o ausentes. Epidermis a veces colapsada, con células de pared fina a gruesa; poros epidérmicos simples, fuertemente elevados o no, con un anillo simple de 5-10 células, anillo hialino interno ausente. Tejido fotosintético en 1 (-2) estratos, filamentos clorofilianos

presentes (a veces rudimentarios) o ausentes. Tejido fundamental con células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas presentes o ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas bien definidas o varias mal definidas, células oleíferas y papilas ausentes; 1-6 apéndices filiformes (ocasionalmente ausentes) sin constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Dioicas o Monoicas. Anteridios inmersos en ranuras dorsales o en grupos irregulares detrás de los arquegonios, paráfisis ausentes, escamas ausentes. Arquegonios (1-) 4-10 en cojines terminales o en cavidades dorsales, rodeados por escamas o bordes ciliados-dentados, paráfisis ausentes o presentes; involucro tubular o escuamiforme irregular, uni-estratificado o pluri-estratificado, envolvente o posterior a los arquegonios; pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes o ausentes, con poros simples en el receptáculo, pedicelo con 1 surco rizoidífero y sin tejido fotosintético. Esporofitos 1-3 por involucro, pie bulboso pequeño o masivo, seta corta; cápsula globosa, con dehiscencia irregular o cleistocárpica; pared con engrosamientos anulares o sin engrosamientos. Esporas 40-150 µm de diámetro, cara distal con protuberancias planas o redondeadas, cara proximal variables; triletes. Eláteres, cuando presentes, con 1-4 engrosamientos helicoidales. Células estériles, cuando presentes, sin engrosamientos. *Aitchisoniella* Kashyap, *Corsinia* Raddi (= *Cronisia* Berk.), *Exormotheca* Mitt., *Stephensoniella* Kashyap.

En línea con los cambios en la delimitación de la familia Cleveaceae (por la inclusión de *Aitchisoniella*), Long et al. (2016a) proponen la sinonimia de *Stephensoniella* bajo *Exormotheca* y la transferencia de este último a Corsiniaceae. Sin embargo, los

resultados obtenidos en el presente trabajo no apoyan dicha modificación (*ver capítulo II*). A raíz del análisis de datos morfológicos y moleculares, *Stephensoniella* y *Exormotheca* se reconocen como taxa independientes y *Aitchisoniella* se transfiere a Corsiniaceae. Finalmente, los resultados presentes también apoyan la sinonimia de *Cronisia* con *Corsinia*. De esta manera, la nueva concepción de Corsiniaceae circunscribe a 4 géneros caracterizados por la tolerancia a la desecación: *Exormotheca*, *Stephensoniella*, *Aitchisoniella* (anteriormente en Exormothecaceae) y *Corsinia* (tipo de la familia Corsiniaceae):

Corsinia Raddi, Opusc. Sci. 2: 354 (1818)

– Tipo: *Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb., Hepaticol. Utveckl. 30 (1877). *Riccia coriandrina* Spreng., Anleit. Kenntn. Gew. 3: 320 (1804). *Corsinia marchantioides* Raddi, Opusc. Sci. 2: 354 (1818), *nom. illeg*.

= *Cronisia* Berk., Intr. Crypt. Bot. 434 (1857), *syn nov.*

– Tipo: *Cronisia paradoxa* Berk. Intr. Crypt. Bot. 434 (1857).

La familia incluye a especies típicas de ambientes expuestos con periodos de estrés hídrico y exposición lumínica alta, creciendo en suelos rocosos. El género *Corsinia* contiene 3 especies presentes en el Neotrópico: *C. coriandrina* (Spreng.) Lindb., *C. fimbriata* (Nees) Whittem. & Bischl. y *C. weddellii* (Mont.) Grolle. *Exormotheca* abarca alrededor de 7 especies; *E. pustulosa* Mitt. es la única representante del género en el Neotrópico, citada para México (Bischler et al. 2005). Por otro lado, *Aitchisoniella* y *Stephensoniella* son géneros monotípicos endémicos del Himalaya.

Aytoniaceae Cavers, New Phytol. 10: 42 (1911)

= [illeg. nom. superfluous, cf. Grolle, 1972: 223] Rebouliaceae A. Evans, N. Amer. Fl. 14(1): 39 (1923)

Diagnosis: Talo con cámaras aéreas tipo Reboulia, rama masculina de 0,4 cm y rama femenina (pedicelo) de 0,8 cm, más de tres apéndices por escama; proporción de rizoides verrugosos/lisos 1,1-1,2, rizoides verrugosos suaves, un solo surco rizoidal en el arquegonióforo; receptáculo femenino heterogéneo internamente; paráfisis en el perigonio presentes; cápsula dehiscente mediante opérculo.

Descripción:

Talo de 3-5 mm de ancho, márgenes planos a crenulados, verde claro, púrpuras o no; ramificación dicotómica, ventral y apical. Epidermis con células de pared a veces engrosadas; poros epidérmicos simples, elevados o no, con 1-4 anillos de 4-10 células. Tejido fotosintético multi-estratificado, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental con células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas, pardas, células oleíferas presentes, papilas marginales presentes o ausentes; 1-3 apéndices ovado o lanceolado, con o sin constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Monoicas. Anteridios en cojines no terminales o inmersos en el talo atrás de los arquegonióforos, paráfisis presentes, escamas presentes en los cojines. Arquegonios terminales o no, 2-4 por cavidad, paráfisis ausentes; involucro bivalvar, pseudoperianto

presente o ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos presentes o ausentes, con poros compuestos en el receptáculo, pedicelo con o sin surco rizoidífero y tejido fotosintético. Esporofito 1-3 por involucro, pie bulboso y seta corta; cápsula globosa, dehiscencia por opérculo irregular; pared sin engrosamientos anulares. Esporas 50-120 µm de diámetro, cara distal y proximal variadamente reticulada a alveolada; triletes. Eláteres con 2-4 engrosamientos helicoidales, o sin engrosamientos. *Asterella* P.Beauv., *Cryptomitrium* Austin ex Underw., *Mannia* Opiz nom. cons., *Plagiochasma* Lehm. & Lindenb. nom. cons., *Reboulia* Raddi nom. cons. (Fig. C4 – 6,7).

Desde un punto de vista filogenético, Aytoniaceae ha sido ampliamente reconocida como una familia monofilética estable (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Villarreal et al. 2016). Con la excepción de *Asterella* y *Mannia*, no hay evidencia que sugiera la parafilia de los restantes géneros de la familia (Schill et al. 2010; Long et al. 2000). Los resultados actuales coinciden con autores previos en la posición de la familia adentro del orden Marchantiales, encontrando una relación cercana entre Aytoniaceae y las taxa de morfología más simple (e.g. Cleveaceae, Corsiniaceae, etc.; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016).

En la actualidad, la familia consiste en 5 géneros, la totalidad de ellos presentes en el Neotrópico. *Asterella* y *Plagiochasma* son los taxa más representativos de esta familia en la región con 7 y 9 especies citadas, respectivamente (Bischler et al. 2005). Ambos géneros incluyen formas xeromórficas y tolerantes a la desecación, aunque Asterella también abarca especies no xeromórficas. *Reboulia*, *Cryptomitrium* y *Mannia*, por el contrario, son géneros con baja diversidad en el Neotrópico (1 a 2 especies)

característicamente adaptados al estrés hídrico en pastizales de tierras bajas (*Reboulia*) o sobre suelos limosos de bosques de montaña (*Cryptomitrium* y *Mannia*).

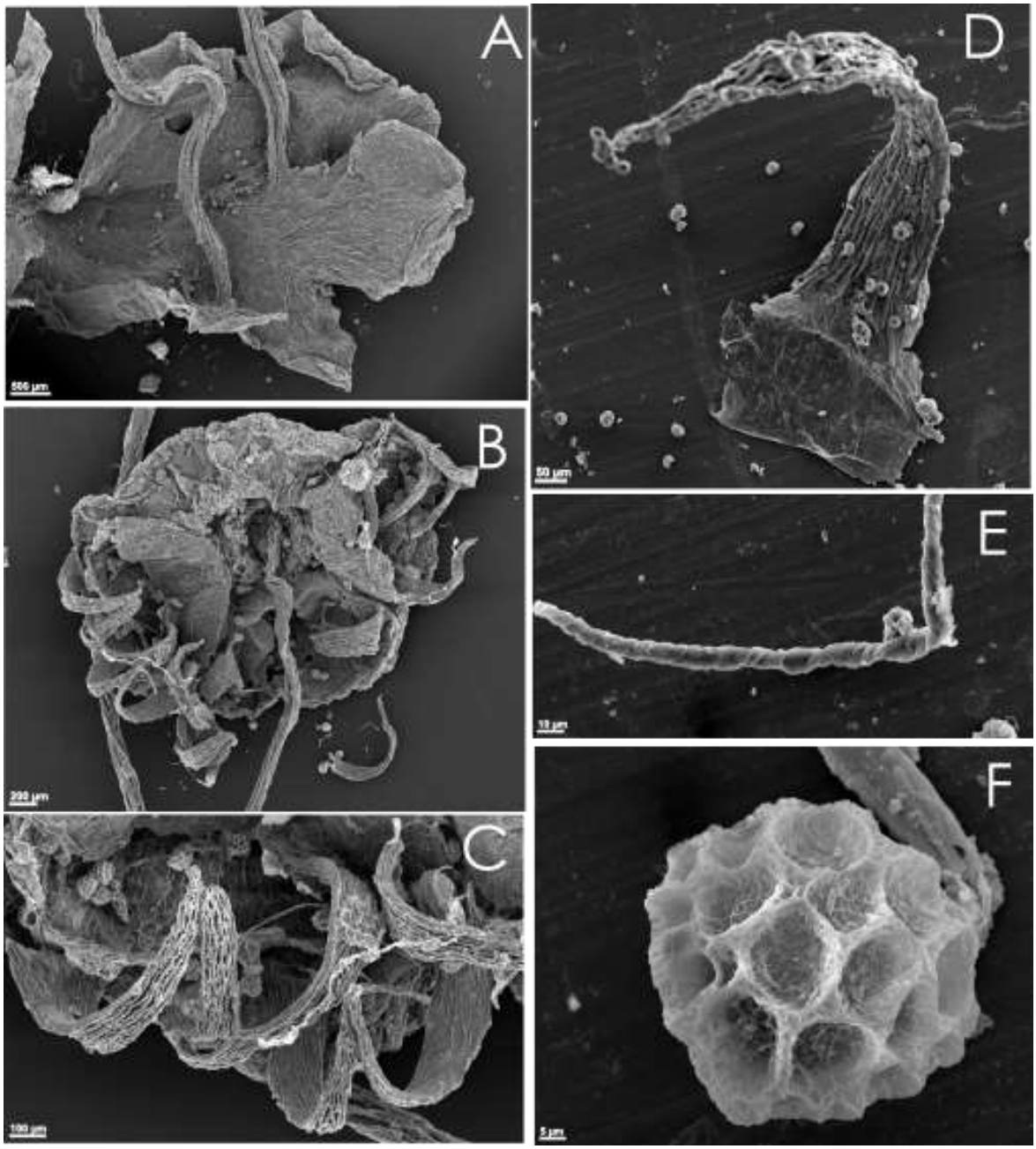


Figura C4 – 6. *Asterella* (Aytoniaceae). A.- Talo en vista dorsal, pedicelo de los arquegonióforos ubicados terminalmente en la escotadura. B. – Receptáculo del arquegonióforo en vista ventral, pseudoperianto dividido en lacinias. C – D.- Detalle de las lacinias. E.- Elater con extremos romos y engrosamientos helicoidales compactos. F.- Espora en vista distal, ornamentación en retículos cerrados con muros reticulados (ornamentación de base).

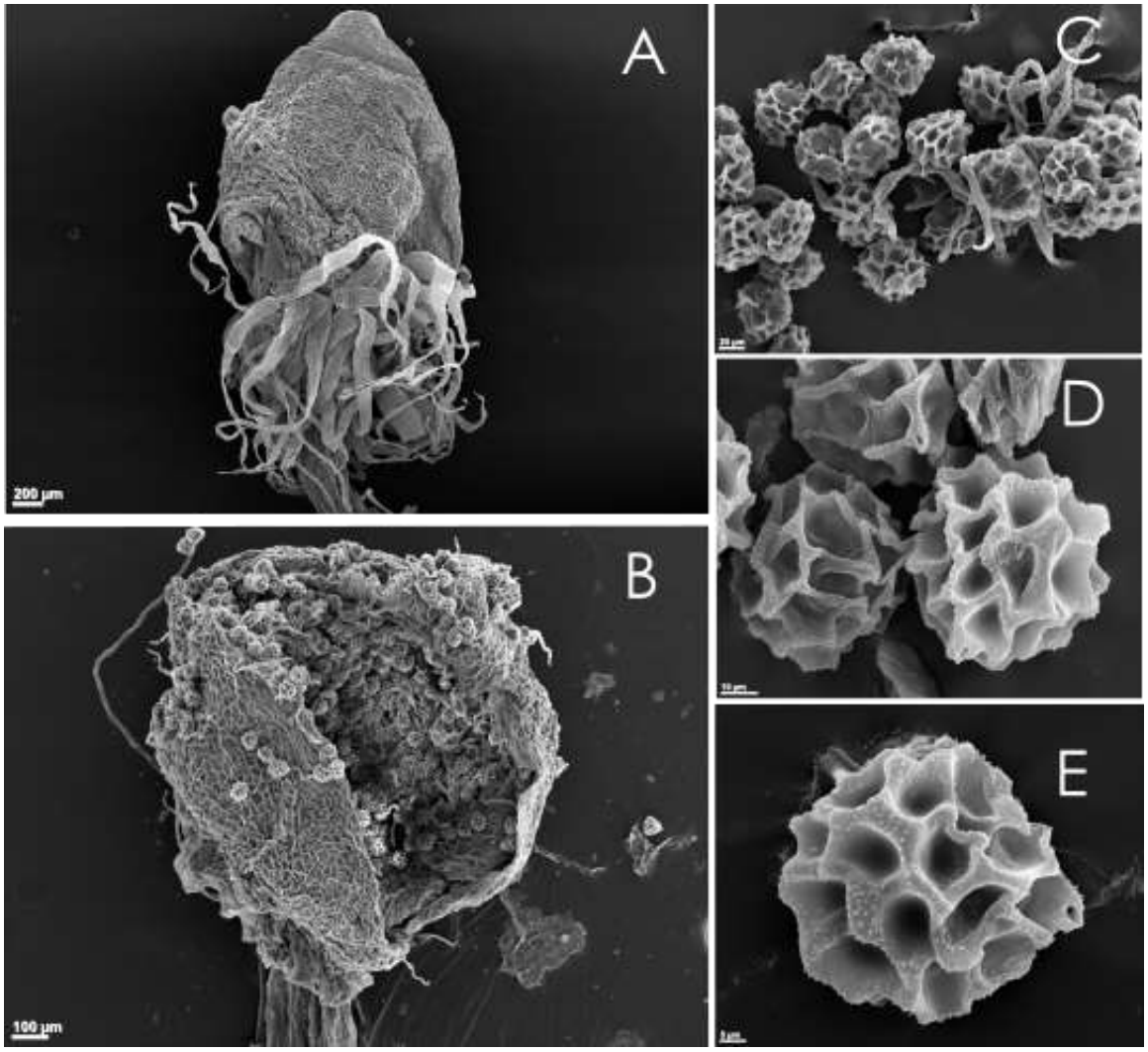


Figura C4 – 7. *Plagiochasma rupestre* (Aytoniaceae). A.- Receptáculo del arquegonióforo con involucro piriforme cerrado dorsalmente y escamas lanceoladas-filiformes ventralmente. B.- Involucro abierto exponiendo esporas y eláteres, cápsula totalmente cubierta por el involucro. C.- Eláteres con bandas helicoidales apretadas y esporas en vista ecuatorial. D y E.- Esporas en vista distal, ornamentación en retículos cerrados y muros papilosos (ornamentación de base).

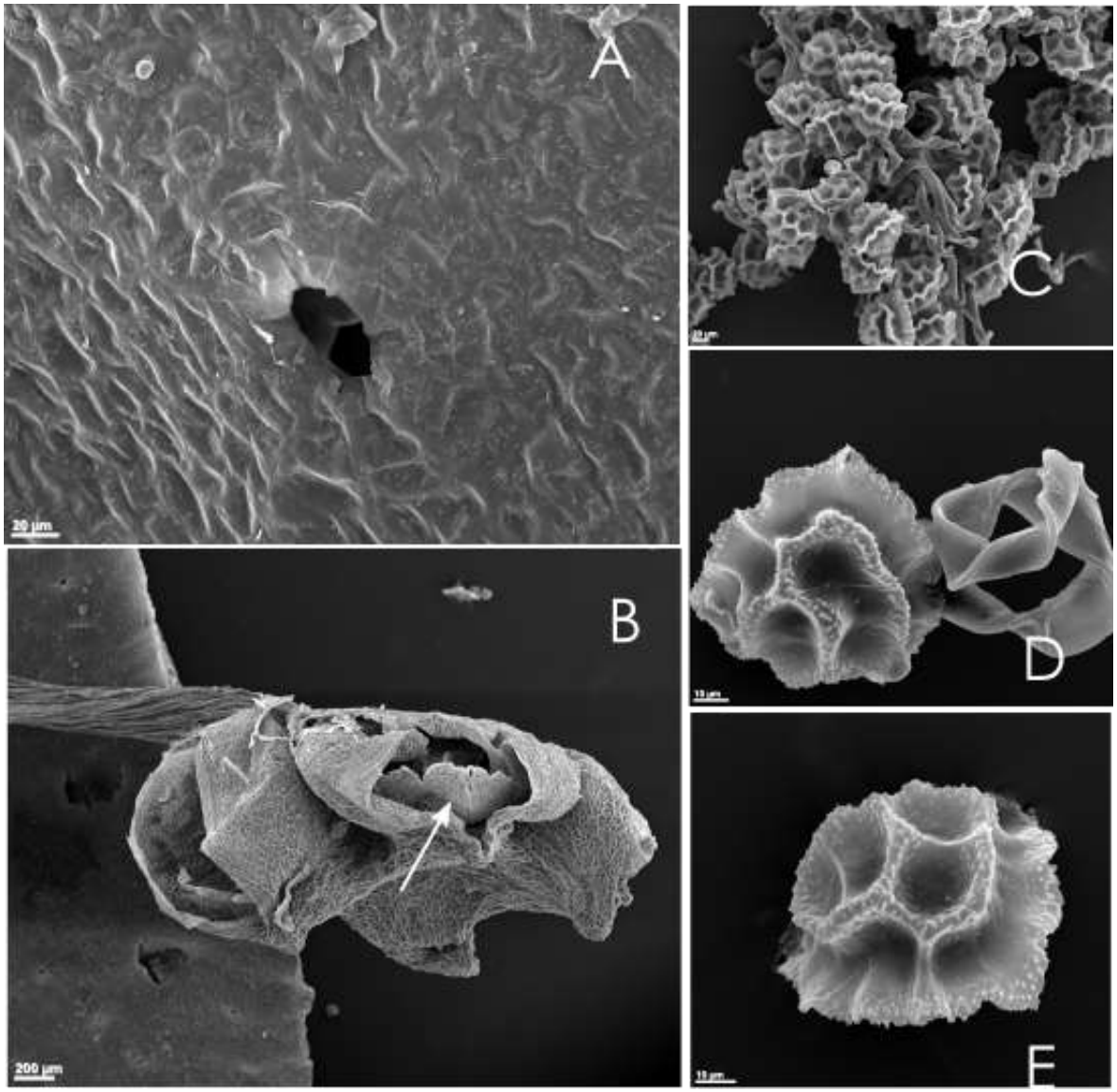


Figura C4 – 8. *Plagiochasma intermedium* (Aytoniaceae). A.- Poro epidérmico delimitado por 3-4 anillos de células. B.- Receptáculo del arquegonióforo con involucro piriforme y prolongado hacia el ápice, cápsula inmersa en el involucro (flecha blanca). C.- Esporas en vista ecuatorial. D y E.- Esporas en vista proximal y distal, respectivamente, con ornamentación reticulada cerrada y muros papilosos (ornamentación de base). Elater sin engrosamientos helicoidales.

Monocleaceae A.B.Frank in Leunis, Syn. Pflanzenk., ed. 2: 1556 (1877).

= Conocephalaceae Müll.Frib. exGrolle, J. Bryol. 7: 207 (1972), *syn. nov.*

Diagnosis: *tubo de germinación ausente*.

Descripción:

Talo de 0,5-30 mm de ancho, márgenes planos, verde oscuro, a veces púrpura; ramificación dicotómica, tubérculos ventrales a veces presentes. Epidermis con células de pared delgada, ocasionalmente engrosadas; poros epidérmicos presentes o ausentes, simples, con 4-8 anillos de 5-9 células. Tejido fotosintético uni-estratificado o vestigial (reducido a filamentos hacia el ápice), filamentos clorofilianos presentes. Tejido fundamental con células oleíferas, con o sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas presentes o ausentes, paredes celulares con perforaciones. Rizoides lisos presentes, rizoides verrugosos escasos a abundantes. Escamas en 2 filas o ausentes, células oleíferas y papilas marginales ausentes; apéndice presente o ausente, reniforme con constricción basal. Propágulos asexuales ausentes.

Dioicas. Anteridios terminales en cojines o en receptáculos dorsales, paráfisis ausentes, pelos mucilaginíferos presentes, escamas ausentes. Arquegonios terminales sobres el talo o en cojines, 1-4 por cavidad, con o sin pelos mucilaginíferos, paráfisis ausentes; involucro tubular, simple, fusionados o no a los márgenes del talo; pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada, a veces dividida. arquegonióforos presentes o ausentes, poros del receptáculo ausentes, pedicelo con un surco rizoidífero, tejido clorofiliano ausente. Esporofitos 1-3 por involucro, pie cónico y seta corta a largamente desarrollada; cápsula elipsoidal, dehiscente por una línea longitudinal o por valvas

irregulares; pared con engrosamientos anulares. Esporas 12-100 µm de diámetro, cara distal y proximal reticuladas; marca trilete indistinta Eláteres con 2-3 engrosamientos helicoidales, a veces ramificados. *Monoclea* Hook., *Conocephalum* Wiggers.

El género *Monoclea* fue hallado como hermano de *Conocephalum* sólo en estudios filogenéticos recientes (Villarreal et al. 2016; *capítulo II*). Los primeros análisis en incluir simultáneamente a *Monoclea* y *Conocephalum*, sin embargo, situaron a estos géneros en posiciones mutuamente distantes (Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006). Villarreal et al. (2016) fueron los primeros en hallar un clado constituido por ambos géneros, pero con escaso apoyo. En este sentido, los resultados del presente análisis de datos combinados son los primeros en hallar una fuerte evidencia de tal agrupación (*ver capítulo II*). Por este motivo, Conocephalaceae es pasada a la sinonimia bajo Monocleaceae.

Conocephalum es un género típico de sitios húmedos de baja y alta montaña del viejo mundo. *C. conicum* (L.) Dumort. ex Pfeiff. y *C. salebrosum* Szweyk., Buczk. & Odrzyk. son especies ampliamente distribuida por la región holártica mientras que *C. japonicum* (Thunb.) Grolle es exclusiva de Asia (Japón, China y este de Rusia). Por su parte, *Monoclea* es un género gondwánico presente en Nueva Zelanda y el Neotrópico en ambientes con baja exposición lumínica. La diferenciación morfológica entre *M. gottschei* Lindb. y *M. forsteri* Hook., las únicas especies del género ha sido un tanto conflictiva (Bischler et al. 2005; Hässel de Menéndez 1963). Así, Bischler et al. (2005) citan para el Neotrópico a *M. gottschei*, argumentando que *M. forsteri* sólo se halla presente en Nueva Zelanda y Australia. Hässel de Menéndez (1963), por el contrario,

registra a *M. forsteri* para el norte de Argentina y sugiere que las diferencias entre las mencionadas especies son casi nulas.

Ricciaceae Rchb., Bot. Damen: 255 (1828).

= Oxymitraceae Müll.Frib. ex Grolle, J. Bryol. 7: 215 (1972), *syn. nov.*

Diagnosis: relación ancho apical/basal del talo (plano) 1,8-2,3; proporción de rizoides verrugosos/lisos 0,30-0,45; cápsula cleistocárpica; eláteres ausentes.

Descripción:

Talo de 0,5-7 mm de ancho, en rosetas o gregarios, márgenes planos, frecuentemente surcados dorsalmente en el ápice, verdes claros, generalmente púrpuras; ramificación dicotómica. Epidermis a veces colapsada, con células delgadas; poros epidérmicos simples o ausentes, con 1 (-2) anillos de 4-9 células. Tejido fotosintético uni- o multi-estratificado, cámaras ocupando 1/3-1/3 del talo, filamentos clorofilianos ausentes. Tejido fundamental con o sin células oleíferas, sin células esclerosadas, cavidades mucilaginíferas ausentes, paredes celulares sin perforaciones. Rizoides lisos y verrugosos presentes. Escamas en 2 filas bien definidas o varias mal definidas o ausentes, agudas-lanceoladas y superando los márgenes del talo, células oleíferas y papilas ausentes; apéndices ausentes. Propágulos rizoidales a veces presentes.

Dioicas o Monoicas. Anteridios en surcos dorsales, en grupos dispersos o solitarios, paráfisis ausentes, a veces rodeados por cilias. Arquegonios en surcos dorsales, en

grupos dispersos o solitarios, paráfisis ausentes; involucros presente o ausente, piriformes (fusionados o no) con poros y tejido fotosintético; pseudoperianto ausente; caliptra multi-estratificada. arquegonióforos ausentes. Esporofito 1-3 por cavidad, incompleto, pie y seta ausente; cápsula globosa, cleistocárpica, pared sin engrosamientos. Esporas 50-200 µm de diámetro, dispuestas tétradas o no, cara distal con alvéolos y muros variadamente tuberculados, cara proximal finamente tuberculada a lisa; triletes. Eláteres ausentes. *Oxymitra* Bisch. ex Lindb., *Riccia* L., *Ricciocarpos* Corda. (Fig. C4 – 8).

Las familias Ricciaceae y Oxymitraceae has sido largamente considerados como familias cercanas (Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005; Bischler 1998). Incluso en clasificaciones previas al advenimiento de la sistemática filogenética, Oxymitraceae y Ricciaceae se ubicaban en el suborden Riccineae Buch. (Bischler 1998; Schuster 1984b). Con pocas excepciones, los análisis filogenéticos de datos morfológicos y moleculares coincidieron en hallar a *Oxymitra* y *Riccia* como géneros hermanos (Bischler 1998; Crandall-Stotler & Stotler 2000; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Forrest et al. 2006; Villarreal et al. 2016). Como resultado del análisis de datos moleculares y morfológicos, en la presente propuesta se establecen sinapomorfías por primera vez luego de haber sido reconocido recientemente como un grupo derivado en el orden (Forrest et al. 2006). Estos caracteres apoyan la unificación de Oxymitraceae y Ricciaceae, bajo la designación de la última.

Oxymitra, con sus dos especies (*O incrassata* (Brot.) Sergio et Sim-Sim y *O. cristata* Garside), es un taxon presente en suelos rocosos y expuestos del viejo y nuevo mundo. El género *Riccia*, el más diverso del orden, es hallado principalmente en zonas expuestas

de todo el mundo. La taxonomía de este género es conflictiva y esta escasamente resuelta. Hasta el momento, más de 250 nombres específicos son citados por Söderström et al. (2016) a nivel mundial. Finalmente, *Ricciocarpos natans* (L.) Corda, es la única especie del género *Ricciocarpos*, característico de cuerpos de agua temporarios. En el Neotrópico, *R. natans* es hallado en tierras bajas dominadas por pastizales (Bischler et al. 2005).

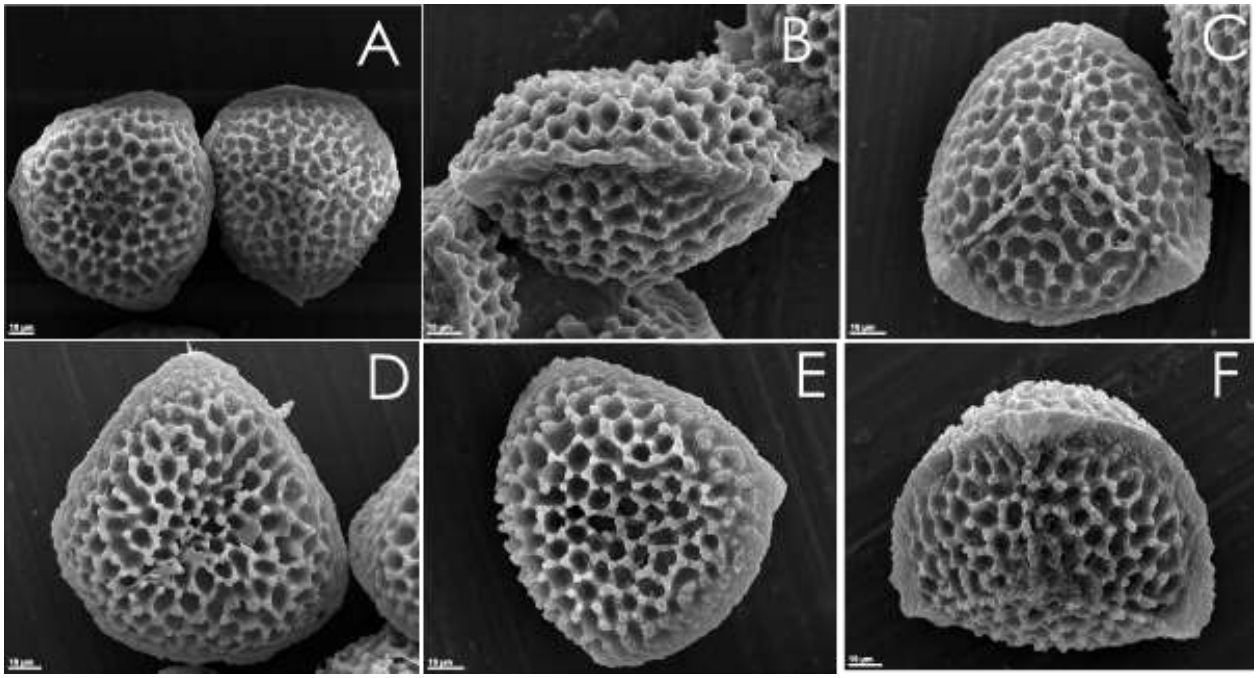


Figura C4 – 9. *Riccia* (Ricciaceae). A.- Esporas en vista distal y proximal, mostrando ornamentación reticulada cerrada con areolas definidas y muros lisos. B.- Espora en vista ecuatorial con cíngulo presente suavemente desarrollado sin ornamentación distintiva. C.- Espora en vista proximal, cicatriz trilete. D, E.- Espora en vista distal mostrando depresión distintiva. F.- Espora en vista proximal mostrando cicatriz trilete y cíngulo sin ornamentación definida.

REFERENCIAS -

Assis, L., 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics*, 25(5), pp.528–544.

Assis, L., 2017. The jazz of cladistics. *Systematics and Biodiversity*, 15(5), pp.385–390.

Bischler, H. et al., 2005. Marchantiidae. *Flora Neotropica*, 97, pp.1–262.

Bischler, H., 1998. Systematics and evolution of the genera of the Marchantiales. *Bryophytorum Bibliotheca*, 51, pp.1–201.

Boisselier-Dubayle, M. et al., 1997. Relations phylogénétiques chez les Marchantiales (Hepaticae). Incongruence apparente entre données morphologiques et moléculaires. *Comptes Rendus de l'*, 320(12), pp.1013–1020.

Boisselier-Dubayle, M., Lambourdière, J. & Bischler, H., 2002. Molecular phylogenies support multiple morphological reductions in the liverwort subclass Marchantiidae (Bryophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(1), pp.66–77.

Cargill, D. & Milne, J., 2013. A new terrestrial genus and species within the aquatic liverwort family Riellaceae (Sphaerocarpales) from Australia. *Polish Botanical Journal*, 58(1), pp.71–80.

Carr, D., 1956. Contributions to Australian Bryology. I. The structure, development and systematic affinities of Monocarpus sphaerocarpus gen. et. sp. nov. (Marchantiales). *Australian Journal of Botany*, 4(2), pp.175–191.

Cox, C. et al., 2010. Moss diversity: a molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa*, 9(1), pp.175–195.

Crandall-Stotler, B., Forrest, L. & Stotler, R., 2005. Evolutionary trends in the simple thalloid liverworts (Marchantiophyta, Jungermanniopsida subclass Metzgeriidae). *Taxon*, 54(2), pp.299–316.

Crandall-Stotler, B. & Stotler, R., 2000. Morphology and classification of the Marchantiophyta. In A. Shaw & B. Goffinet, eds. *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 21–70.

Crandall-Stotler, B., Stotler, R. & Long, D., 2009. Phylogeny and Classification of the Marchantiophyta. *Edinburgh Journal of Botany*, 66(1), p.155.

Duckett, J., Carothers, Z. & Miller, C., 1982. Comparative spermatology and bryophyte phylogeny. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 53, pp.107–125.

Forrest, L. et al., 2011. Molecular and morphological evidence for distinct species in Dumortiera (Dumortieraceae). *The Bryologist*, 114(1), pp.102–115.

Forrest, L. et al., 2015. On Monocarpus (Monocarpaceae, Marchantiopsida), an isolated salt-pan complex thalloid liverwort. *Australian Systematic*, 28(3), pp.137–144.

Forrest, L. et al., 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analyses. *The Bryologist*, 109(3), pp.303–334.

Franz, N. et al., 2016. Two influential primate classifications logically aligned. *Systematic Biology*, 65(4), pp.561–582.

Garbary, D., Renzaglia, K. & Duckett, J., 1993. The phylogeny of land plants: a cladistic analysis based on male gametogenesis. *Plant Systematics and Evolution*, 188,

pp.237–269.

Grolle, R., 1983. Nomina generica Hepaticarum; references, types and synonymies. *Acta Botanica Fennica*, 121, pp.1–62.

Hässel de Menéndez, G., 1963. Estudio de las Anthocerotales y Marchantiales de la Argentina. *Opera Lilloana*, 7, pp.1–297.

Hässel de Menéndez, G. & Rubies, M., 2009. Catalogue of Marchantiophyta and Anthocerotophyta of southern South America. Chile, Argentina and Uruguay, including Easter Is. (Pascua I.), Malvinas Is. (Falkland Is.), South Georgia Is., and the subantarctic South Shetland Is., South Sandwich Is., and S. *Nova Hedwigia*, 134, pp.1–672.

He-Nygrén, X. et al., 2006. Illuminating the evolutionary history of liverworts (Marchantiophyta)—towards a natural classification. *Cladistics*, 22(1), pp.1–31.

Kluge, A., 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships amongst Epicrates (Boidae, Ser- pentes). *Systematic Zoology*, 38(1), pp.7–25.

Lipscomb, D., 1998. Basics of Cladisitcs Analysis. , p.75.

Liu, Y., Budke, J. & Goffinet, B., 2012. Phylogenetic inference rejects sporophyte based classification of the Funariaceae (Bryophyta): rapid radiation suggests rampant homoplasy in sporophyte evolution. *Molecular phylogenetics and evolution*.

Long, D., 2006. New higher taxa of complex thalloid liverworts (Marchantiophyta–Marchantiopsida). *Edinburgh Journal of Botany*, 63(2–3), pp.257–262.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016a. Taxonomic changes in Marchantiaceae, Corsiniaceae and Cleveaceae (Marchantiidae, Marchantiophyta). *Phytotaxa*, 252(1), pp.77–80.

Long, D., Forrest, L. & Villarreal, J., 2016b. The genus Aitchisoniella Kashyap (Marchantiopsida, Cleveaceae) new to China, and its taxonomic placement. *Journal of Bryology*, 38(4), pp.308–311.

Long, D., Möller, M. & Preston, J., 2000. Phylogenetic Relationships of Asterella (Aytoniaceae, Marchantiopsida) Inferred from Chloroplast DNA Sequences. *The Bryologist*, 103(4), pp.625–644.

McNeill, J. et al., 2012. *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants, adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011* J. McNeill et al., eds., Koeltz Scientific Books, Königstein.

Nixon, K. & Carpenter, J., 2000. On the other “phylogenetic systematics.” *Cladistics*, 16(3), pp.298–318.

de Pinna, M., 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, pp.367–394.

Renner, S., 2016. A Return to Linnaeus ’ s Focus on Diagnosis , Not Description : The Use of DNA Characters in the Formal Naming of Species. *Systematic Biology*, 65(6), pp.1085–1095.

Rubasinghe, S., 2011. *Phylogeny and taxonomy of the complex thalloid liverwort family Cleveaceae Cavers*. University of Edinburgh.

Rubasinghe, S. et al., 2011. Realignment of the genera of Cleveaceae (Marchantiopsida, Marchantiidae). *Bryologist*, 114(1), pp.116–127.

Schill, D., Long, D. & Forrest, L., 2010. A molecular phylogenetic study of Mannia (Marchantiophyta, Aytoniaceae) using chloroplast and nuclear markers. *The Bryologist*, 113(1), pp.164–179.

Schuster, R., 1984. Evolution, phylogeny and classification of the Hepaticae. In R. Schuster, ed. *New Manual of Bryology 2*. Nichinan: Hattori Botanical Laboratory, pp. 892–1070.

Shimizu, D. & Hattori, S., 1953. Marchantiales of Japan, I. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 9, pp.32–44.

Söderström, L. et al., 2016. World checklist of hornworts and liverworts. *PhytoKeys*, 59, pp.1–828.

Stech, M. & Quandt, D., 2010. 20,000 Species and Five Key Markers: the Status of Molecular Bryophyte Phylogenetics. *Phytotaxa*, 9, pp.196–228.

Villarreal, J. et al., 2016. Divergence times and the evolution of morphological complexity in an early land plant lineage (Marchantiopsida) with a slow molecular rate. *New Phytologist*, 209(4), pp.1734–1746.

Wheeler, J., 2000. Molecular phylogenetic reconstructions of the marchantioid liverwort radiation. *The Bryologist*, 103(2), pp.314–333.

Wheeler, Q., 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Transactions of the Royal Society of …*, 359(1444), pp.571–583.

Yu, Y. et al., 2013. Evidence for Rampant Homoplasy in the Phylogeny of the Epiphyllous Liverwort Genus Cololejeunea (Lejeuneaceae). *Systematic Botany*, 38(3), pp.553–563.

CAPÍTULO V -

CAPÍTULO IV - CONCLUSIÓN GENERAL

En la presente tesis se llevaron a cabo estudios morfo-anatómicos (*capítulo I*) que permitieron realizar el análisis filogenético combinado más exhaustivo del grupo hasta el momento (*capítulo II*). Los resultados obtenidos en el capítulo II demostraron que muchos de los caracteres morfológicos habitualmente considerados como diagnósticos no poseen valor taxonómico. Asimismo, muchos clados novedosos fueron diagnosticados por primera vez. Consecuentemente, se propusieron cambios en la clasificación de las hepáticas talosas (*capítulo III*). Partiendo de clados con apoyo estadístico elevado y diagnosis claramente definidas, se sinonimizó un género, tres familias y un orden (*capítulo III*).

Una de las contribuciones de la presente tesis es la inclusión de caracteres morfológicos, usualmente desestimados en filogenias briológicas, a fin de proponer una clasificación con grupos con diagnosis definidas. En este sentido, se suele argumentar que una debilidad común de los caracteres morfológicos son su circunscripción dificultosa y, para este grupo en particular, cambios no informativos (Boisselier-Dubayle et al. 2002). Los datos morfológicos son usualmente descritos como altamente homoplásicos en las filogenias de plantas (Buck et al. 2000; Ranker et al. 2004; Liu et al. 2012; Yu et al. 2013; Wu et al. 2015; entre otros). Tal caracterización devino en una noción ampliamente aceptada para muchos organismos. Scotland et al. (2003) incluso sugirieron que, independientemente del grupo en cuestión, los caracteres morfológicos deberían ser completamente descartados del análisis dado su naturaleza problemática. Los resultados de este trabajo, así como los de otros autores (e.g. Wahlberg et al., 2005),

rechazan fuertemente esa aseveración. La inclusión de más caracteres morfológicos, así como la adición de nuevos, produjeron topologías muy diferentes de aquellas filogenias morfológicas anteriores basadas en datasets pequeños. Del mismo modo, no sólo el número de clados diagnosticados aumentó, sino que se mostrado que muchas de las diagnosis previas eran imprecisas. El hecho que los árboles derivados de la morfología mejoraron su congruencia con la evidencia molecular (en términos de nodos compartidos y movimientos SPR) invitan a continuar con la búsqueda de más y nueva información morfológica.

Los resultados mencionados hacen posible delinear trabajos futuros dirigidos a responder la pregunta acerca de la utilidad de los caracteres morfológicos en filogenia de briófitos. Dichos estudios deberán ser encarados a la obtención de nuevas fuentes de información morfológica a fin de evaluar el supuesto de baja utilidad de la morfología en filogenia de plantas. A la actualidad, una debilidad de la totalidad de los análisis filogenéticos llevados a cabo para este estudio es el escaso apoyo para los nodos que comprenden a las familias derivadas. Con fortuna, nuevos caracteres morfológicos podrán arrogar luz sobre tales grupos.

Referencia -

Boisselier-Dubayle, M., Lambourdière, J. & Bischler, H., 2002. Molecular phylogenies support multiple morphological reductions in the liverwort subclass Marchantiidae (Bryophyta). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24(1), pp.66–77.

Buck, W., Goffinet, B. & Shaw, A., 2000. Testing morphological concepts of orders of pleurocarpous mosses (Bryophyta) using phylogenetic reconstructions based on TRNL-TRNF and RPS4 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16(2),

pp.180–198.

Liu, Y., Budke, J. & Goffinet, B., 2012. Phylogenetic inference rejects sporophyte based classification of the Funariaceae (Bryophyta): rapid radiation suggests rampant homoplasy in sporophyte evolution. *Molecular phylogenetics and evolution*, 62(1), pp.130–145.

Ranker, T. et al., 2004. Phylogeny and evolution of grammitid ferns (Grammitidaceae): a case of rampant morphological homoplasy. *Taxon*, 53(2), pp.415–428.

Scotland, R., Olmstead, R. & Bennett, J., 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology*, 52(4), pp.539–548.

Wahlberg, N. et al., 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1572), pp.1577–1586.

Wu, Z. et al., 2015. Ancestral state reconstruction reveals rampant homoplasy of diagnostic morphological characters in Urticaceae, conflicting with current classification schemes. *PloS one*, 10(11), p.e0141821.

Yu, Y. et al., 2013. Evidence for Rampant Homoplasy in the Phylogeny of the Epiphyllous Liverwort Genus Cololejeunea (Lejeuneaceae). *Systematic Botany*, 38(3), pp.553–563.

APÉNDICES

Apéndice I

Tabla S1.

Taxa incluidos en el análisis filogenético. Vouchers y literatura de apoyo referidos a los taxa de la matriz combinada. Las secuencias nuevas están indicadas en negrita.

Especie	**Localidad: *Voucher***	**Literatura de apoyo**	**Genbank Accession Number: 26S/rbcL/rps4/psbA/ psbT/atpB/rpoC1/cpITS/ nad1/nad5/rps3**
***Aitchisoniellla himalayensis* Kashyap**	India: *Ahmad 346 (PC)*	(Bischler et al., 1994; Long et al., 2016b)	/-/-/-/-/KT793364/-/-/-/-/-
***Aneura pinguis* (L.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 43*		AY608195/AY688744/DQ983852/ AY607921/JF513424/AY507346/-/ AF033631/JF513358/AY688744/-
***Apotreubia nana* (S.Hatt. & Inoue) S.Hatt. & Mizut.**		(Hattori et al. 1966)	DQ460030/AB476552/DQ268983/AY877397/ KJ590878/KJ590840/KT793586/-/ KJ590799/DQ268907/KJ590920
***Asterella tenella* (L.) P.Beauv.**	Mexico: *Ortcutt 1562*	(Wittlake 1954; Sharp 1939; Little 1936; Evans 1920; Bischler 1998)	KT793344/KT793556/KT793706/KT793458/ KT793496/KT793374/KT793594/KT793739/ -/KT793799/KT793650
***Athalamia pinguis* Falc.**		(Rubasinghe 2011; Sokhi & Mehra 1973; Bischler 1998; Boisselier-Dubayle et al. 2002; Crandall-	DQ265774/DQ286003/DQ220677/DQ265747/ KJ590880/KJ590842/KT793596/KT793741/ KJ590801/DQ268912/KJ590922

		Stotler et al. 2009)	
***Austroriella salta* Milne & Cargill**		(Cargill & Milne 2013)	KT356898/KT356969/KT356979/KT356959/ KT793498/KT356898 /KT356990/KT356911/ KT356946/-/-
***Blasia pusilla* L.**	Francia: *Fesolowicz 123; Pierrot 24057; Cuynet 18486; Poirion s/n; Gardet s/n; Coppey s/n.*	(Duckett & Renzaglia 1993)	AY688683/AF536232/AY507436/AY507477/ KJ590881/AY507349/-/KT793742/ KJ590802/AY688746/KJ590923
***Bucegia romanica* Radian**	Hungría: *Boros s/n* Poland: *Szweykowski & Chudzinska 1002*		KJ590831/KJ590910/KJ590953/KJ590867/ KJ590882/KJ590843/KT793598/KT793744/ KJ590803/KT793801/KJ590924
***Cavicularia densa* Steph.**			-/DQ268968/DQ268984/AY507479/KJ590883/KJ590844/ KT356991/ KT356914/KJ590804/DQ268913/KJ590925
Clevea nana (= Athalamia hyalina)	Francia: *Bischler et Leclerc 93614*; *Bonot & Pierrot 604*; *Pierrot,* 3410; *Skrzypczak & Skrzypczak 1226*		DQ265773.1/DQ286002/DQ220676/DQ265746/ KJ590884/KJ590845/KT356992/KT356915/ KJ590805/DQ268911/KJ590926
***Conocephalum conicum* (L.) Dumort.**	Francia: *Bischler et Baudoin 75137, 75175; Jovet-Ast et Bischler 71734, 71738, 71264, 71747, 71882; Castelli*		KT356888/KT356971/KT356981/KT356961/ KT793502/KT356899/KT356993/KT356916/ KT356948/KT793804/KT793654

	s/n; Vicq s/n; Dismier s/n		
***Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb.**	Francia: *Jovet-Ast et Bischler, 71136-7, 71155, 71377, 71343, 71354, 71387, 71422-3, 71454, 71492, 71499, 71545, 74328; Bischler 74058, 74067, 74089, 74106, 74108, 74113, 74124, 74170, 74142, 74148, 74162, 74178*	(Bischler et al. 2005; Bischler 1998; Hässel de Menéndez 1963)	KT793348/KT793560/KT793710/KT793462/ KT793506/KT793381/KT793604/KT793750/ KT793423/KT793806/KT793658
***Cronisia fimbriata* (Nees) Whittem. & Bischl.**	Bolivia: *Fuentes 2841*	(Bischler et al. 2005)	-/KT793562/-/KT793464/ -/KT793383/-/KT793752/ -/-/-
***Cryptomitrium tenerum* (Hook.) Underw.**	Argentina: *Hassel de Menéndez*	(Hässel de Menéndez 1963)	KT356889/KT356972/KT356982/KT356962/ KT793507/KT356900/FJ173789/KT356918/ KT356949/KT793807/KT793659
***Cyathodium cavernarum* Kunze**	Cabo Verde: *Bolle s/n*	(Bischler et al. 2005)	KT793349/KT793565/KT793712/KT793467/ KT793509/-/KT793607/ KT793756/ KT793425/KT793809/KT793661
***Dumortiera hirsuta* (Sw.) Nees**	Argentina: *JR Flores*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005)	DQ265780/DQ286009/DQ220683/DQ265753/ KJ590888/KJ590849/KT356996/KT356920/ KJ590809/DQ268920/KJ590931
***Exormotheca pustulosa* Mitt.**	Francia: *Bischler 74077; Jovet-Ast & Bischler 74609*	(Bischler et al. 2005)	DQ265781/DQ286010/DQ220684/DQ265754/ KJ590889/KJ590850/KT356997/KT356921/ KJ590810/DQ268921/KJ590932
***Fossombronia foveolata* Lindb.**	Argentina: *JR Flores s/n*	(Haupt 1920; Renzaglia 1982;	AF226029/HQ446985/HQ447037/AY507482/ -/AY507354/-/-/ -/-/-

		Crandall-Stotler et al. 2005)	
***Frullania asagrayana* Mont.**	Bolivia: Curchill et al. 23373 (mixed with *F. beauverdii*)	(Schuster 1992; Schuster 1984c)	KX493338/FJ380822/-/FJ380657/ -/-/-/-/ -/-/-
***Geothallus tuberosus* Campb.**		(Campbell 1896)	KJ590833/KJ59091/KJ590955/KJ590869/ KJ590890/KJ590851/KT356998/KT356922/ KJ590811/KT793817/KJ590933
***Haplomitrium hookeri* (Sm.) Nees**	Alemania: *Lehman s/n*	(Grubb 1970; Crandall-Stotler et al. 2005)	DQ268882/U87072/AY608068/AY877398/ KT793517/HQ412996/KT793615/-/ KT793431/KT793669
***Jungermannia sp.* L.**	Argentina: *JR Flore 58*	(Crandall-Stotler et al. 2005)	AY316351/AY507409/AY507493/AY149816/ -/-/-/X00667/ KF852564/ AY688756/KF851659
***Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb.**		(Schuster 1980; Crandall-Stotler & Stotler 2000)	DQ026545/-/DQ787470/AM396279/ AY312077/DQ646043/-/-/ -/AJ000701/-
***Lepidozia reptans* (L.) Dumort.**	Indonesia: *Richards, P. s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Schuster 1969)	AY608229/U87075/AY608083/AY607962/ -/DQ646025/-/-/ JF513380/AY608293/JF316404
***Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dumort.**	España: *Muñoz et al s/n*		DQ268889/DQ268932/DQ268987/DQ268999/ -/DQ646034/-/AF033625/ AY354959/DQ268932/KF942740
***Lunularia cruciata* (L.) Lindb.**	Argentina: *JR Flores*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265782/DQ286011/DQ220685/DQ265755/ KT793519/KT356902/KT357000/KT356923/ KT356951/DQ268933/KT793671
***Makinoa crispate* (Steph.) Miyake**	Japón: *U. Faurie s/n*		AY877374/AY877390/AY877393/AY877399/ KF852178/AY877395/-/-/ JF513370/AY877386/KF851588
Mannia californica	México: *McGregor & Rosario s/n*		GQ910726/KJ590913/KJ590956/KJ590870/KJ590893/KJ590852/ KT357001/KT356924/KJ590814/KT793818/KJ590936

(Gottsche) L.C. Wheeler			
***Marchantia polymorpha* L.**	Argentina: *JR Flores 18, 28*		KT356891/KT356974/KT356984/KT356964/ KT793528/KT356903/KT357002/KT356925/ KT356952/KT793822/KT793677
***Metzgeria furcata* (L.) Corda**	Bolivia: *Marko Lewis s/n*	(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982; Kuwahara 1986)	DQ268876/DQ268975.1/AM396271/JF513436/ -/-/-/-/ JF513371/DQ268940/-
***Monocarpus sphaerocarpus* Carr.**	Australia: *Fawcett s/n*		KT356886/KT356975/KT356985/KT356965/ -/KT356904/KT357003/KT356926/ KT356953/-/-
***Monoclea gottschei* Lindb.**	Argentina: *JR Flores 8, 23*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265787/DQ286016/DQ220690/DQ265760/ KJ590895/KJ590854/HQ026346/KT793777/ KJ590816/DQ268943/KJ590938
***Monosolenium tenerum* Griff.**	Japón: *Inoue 915; Deguchi 962*	(Bischler 1998; Crandall-Stotler 1980)	DQ265788/DQ286017/DQ220691/KJ590871/ KJ590896/KJ590855/KT357004/KT356928/ KJ590817/DQ268944/KJ590939
***Neohodgsonia mirabilis* (Perss.) Perss.**	Nueva Zelanda: *Streimann, H 51072*	(Bischler 1998)	AY688692/AY507415/AY507456/AY507499/ -/AY877396/-/KT793778/ -/AY688759/-
***Oxymitra incrassata* (Brot.) Sérgio & Sim-Sim**	Francia: *Sotiaux et Sotiaux 1234*	(Hässel de Menéndez 1963; Bischler et al. 2005; Bischler 1998)	KJ590834/KJ590914/KJ590957/KJ590872/ KJ590898/KJ590856/KT357005/KT356930/ KJ590819/KT793826/KJ590941
***Pallavicinia lyellii* (Hook.) Gray**			AY734742/AY507416.1/AY688798/AY507501/ KF852181/DQ646049/-/-/ JF513374/AY688761/KF851591
***Pellia epiphylla* L. Corda**		(Crandall-Stotler & Stotler 2000; Renzaglia 1982;	AY688693/AY688787/DQ463120/AY507502/ -/DQ646048/-/-/ JF513375/AY688764/-

		Crandall-Stotler et al. 2005)	
Peltolepis quadrata **(Saut.) Müll. Frib.**	Francia: *Castelli 65001a, 66001, 67001*		AY688693/AY688787/AY507457/AY507502/ KT793534/AY688823/-/JF513375/ -/-/-
Plagiochasma rupestre **(J.R. Forst. & G. Forst.) Steph.**	Argentina: *JR Flores 27; Schiavone, 633*		KJ590835/KJ590915/KJ590958/KJ590873/ KJ590900/KJ590858/FJ173796/KT793779/ KJ590821/KT793828/KJ590943
Plagiochila sp. **(Dumort.) Dumort.**	Argentina: *JR Flores 54*		-/**KY985367**/-/**MF036173**/ -/-/-/-/ -/-/-
Pleurozia purpurea **Lindb.**			DQ268899/AY877391/AY608100/AY877401/- /HQ412997/-/-/AY607889/ DQ268951/-
Preissia quadrata **(Scop.) Nees**	Francia: *Allorge s/n; Jeanpert s/n; Durand s/n*		DQ265793/KJ590916/KJ590959/KJ590874/ KJ590901/KJ590859/KT357008/KT356933/ KJ590822/DQ268953/KJ590944
Radula volute **Taylor ex Gottsche, Lindenb. & Nees**	Argentina: *JR Flores 51*		-/-/HQ447037/**MF036172**/ -/-/-/-/ -/-/-
Reboulia hemisphaerica **(L.) Raddi**	Francia: *Bischler74132, 74128, 74110, 74626; Jovet-Ast et Bischler 74562*		KJ590836/KJ590917/KJ590960/KJ590875/ KJ590902/KJ590860/KT357010/KT356935/ KJ590823/-/KJ590945
Riccia sp. (cf. paraguayensis) **L.**	Argentina: *JR Flores 49*	(Hässel de Menéndez 1963)	-/**KY985366**/-/**MF036171**/ -/-/-/-/ -/-/-
Riccia fluitans **L.**	Francia: *D Gabriel s/n*	(Underwood 1894; Jovet-Ast 1986; Sharp 1939; Singh 2014)	DQ265795/DQ286023/DQ220696/DQ265766/ KJ590903/KJ590861/KT793634/KT356936/ KJ590824/DQ268956/KJ590946
Ricciocarpos natans **(L.) Corda**	Uruguay: *Suarez et al. 1317*	(Hässel de Menéndez 1963)	DQ265796/DQ286024/DQ220698/DQ265767/ KJ590904/KJ590862/KT793637/KT356937/ KJ590825/DQ268958/KJ590947

***Riella helicophylla* (Bory & Mont.) Mont.**	Argelia: *Trabut s/n; Durieu de Maisonneuve s/n*	(Montagne 1852)	KJ590837/KJ590918/KJ590961/KJ590876/ KJ590905/KJ590863/KT357011/KT356938/ KJ590826/KT793832/KJ590948
***Sauteria alpina* (Nees) Nees**	Austria: *P Geissler 17087* Italia: *Bischler 866* Polonia: *Szweykowski & Chudizinska 1001*	(Borovichev et al. 2012; Rubasinghe 2011)	DQ265797/DQ286025/DQ220699/DQ265768/ KJ590906/KJ590864/KT357012/KT356939/ KJ590827/DQ268960/KJ590949
***Sphaerocarpos texanus* Aust.**	Marruecos: *Jovet-Ast a,b s/n*	(Haynes 1910)	AY688697/AY507425/AY507466/AY507511/ KT793545/AY507382/KT357015/KT356942/ KT356956/AY688771/KT793696
***Stephensoniella brevipedunculata* Kashyap**	Himalaya: *Chopra 500*	(Kashyap 1914b; Kashyap 1914a; Kashyap 1915)	-/KT793584/-/KT793486/ -/KT793410/-/KT793789/ -/-/-
***Symphyogyna undulata* Colenso**	Chile: *JR Flores 26, 50*	(Crandall-Stotler et al. 2005)	AY877380/AY688790/AY688804/AY688835/ -/AY688825/-/-/ -/AY688773/-
***Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle**		(Renzaglia et al. 1997; Grubb 1970)	HM751509/GU295867/AY908023/JF513404/ AB254135/DQ646093/-/AF426188/ AY354937.1/DQ268963/-
***Targionia hypophylla* L.**	Argentina: *JR Flores* 56, 48; *Schiavone 2417*	(Bischler et al. 2005; Hässel de Menéndez 1963)	KJ590839/AY507427/AY688805/AY507514/ KJ590908/AY507384/FJ173802/KT793790/ KJ590829/DQ268965/KJ590951
***Treubia sp.* K.I. Goebel**	Samoa: *F.Reinecke 17*	(Schuster & Scott 1969; Schuster 1984a)	AY688699/AY507428/AY507468/AY507515/ KT793547/HQ412995/KT793639/-/ JF973315/AY688774/JF973315
***Wiesnerella denudata* (Mitt.) Stephani**	Japón: *Akiyama & Hiraoka 1; Akiyama*		DQ265799/DQ286027/DQ220701/-/ KJ590909/KJ590866/KT793640/KT356944/ KJ590830/DQ268966/KJ590952

	13013, Inoue 875, Suire & Toyota 3 Indonesia, Java: *Verdoorn s/n* Nepal: *Long 17247* La Reunión: *Bischler 89021; Gimalac 1703, 1706, 12569*		

Tabla S2.

Primers para los genes amplificados en base al protocolo de Forrest and Crandall-Stotler (2004).

Gen	Primer	Dirección	Secuencia
rbcL	M007	Forward	5'-CCACAAACGGAGACTAAAGC
rbcL	NM34	Forward	5'-GTTGTTGGATTTAAAGCTGGTGTT
rbcL	MtmRR	Reverse	5'-GCTCTA TCCACTGAGCTAC
rbcL	M636	Reverse	5'-GCGTTGGAGAGATCGTTTCT
psbA	501F	Forward	5'-TTTCTCAGACGGTATGCC
psba	trnHR	Reverse	5'-GAACGACGGGAATTGAAC

Figura S1.

Medidas de poyo adicionales mostradas arriba de las ramas (Bootstrapping > 50) y abajo (Bremer > 0.0). El número de nodos abajo de los valores de Bremer.

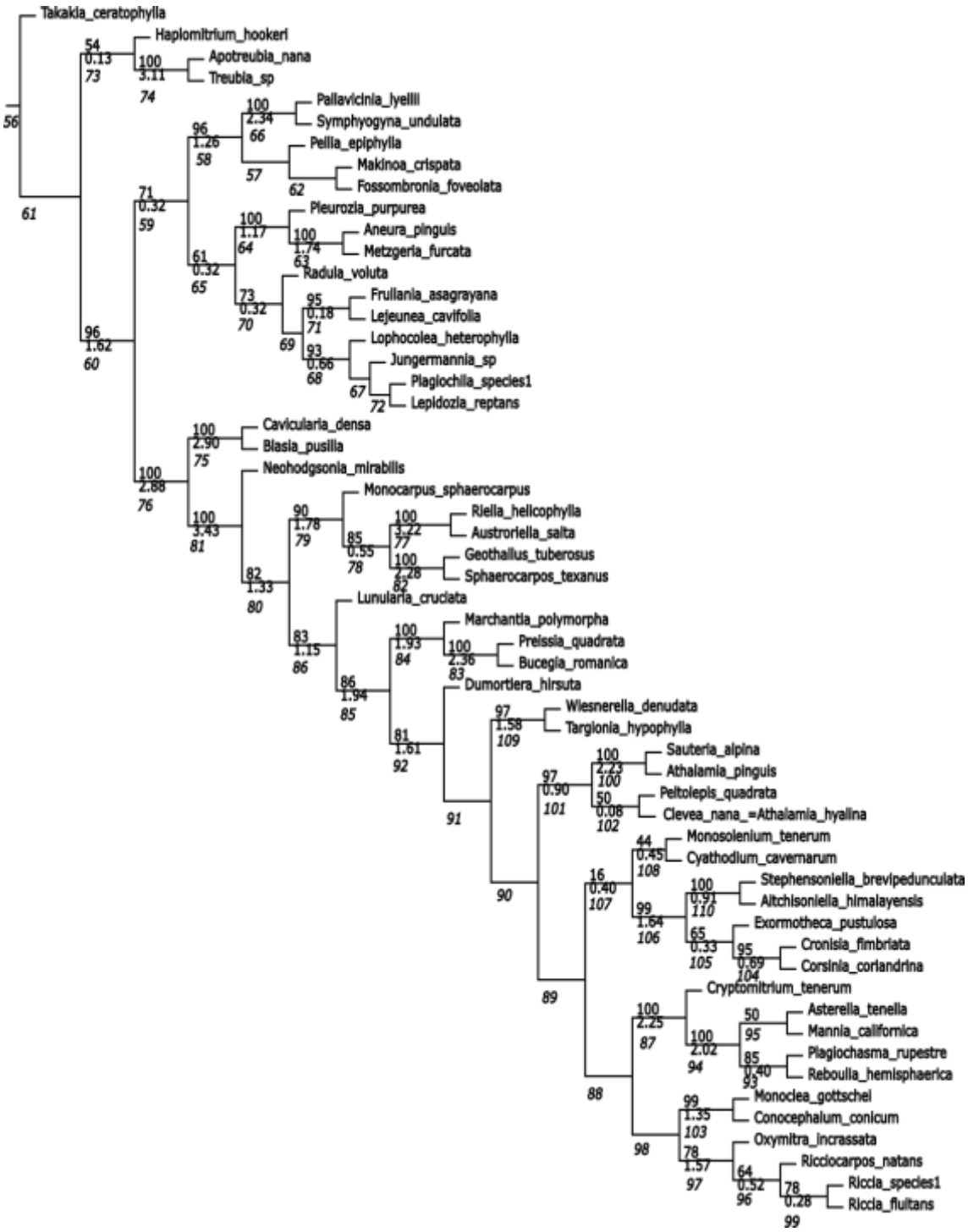


Tabla S3.

Sinapomorfías para cada nodo del árbol combinado bajo pesado por bloques (BW; el número del nodo en la Figura S1).

Cambios sinapomórficos para nodos internos	Cambios autapomórfico
Nodo 57 :	Takakia_ceratophylla
No synapomorphies	No autapomorphies
Nodo 58 :	
Char. 126: 0 --> 1	Pellia_epiphylla
Nodo 59 :	Char. 11: 3 --> 4
Char. 103: 0 --> 2	Char. 36: 01 --> 2
Nodo 60 :	Char. 38: 1 --> 0
Char. 11: 0 --> 3	Char. 43: 0 --> 1
Char. 12: 1 --> 0	Char. 53: 1 --> 2
Char. 108: 1 --> 0	Char. 57: 0 --> 1
Char. 109: 0 --> 1	Char. 66: 0 --> 1
Char. 119: 1 --> 0	Char. 67: 0 --> 1
Nodo 61 :	
No synapomorphies	Fossombronia_foveolata
Nodo 62 :	Char. 10: 2 --> 0
Char. 45: 2 --> 1	Char. 11: 3 --> 2
Nodo 63 :	Char. 16: 0 --> 1
No synapomorphies	Char. 19: 5 --> 0
Nodo 64 :	Char. 118: 0 --> 1
No synapomorphies	Char. 122: 1 --> 0
Nodo 65 :	Char. 125: 1 --> 0
Char. 2: 1.025-1.100 --> 0.930-1.010	
Char. 45: 2 --> 1	Makinoa_crispata
Nodo 66 :	Char. 22: 0 --> 3
No synapomorphies	Char. 77: 2 --> 3
Nodo 67 :	Char. 90: 2 --> 0
Char. 113: 0 --> 1	
Nodo 68 :	Metzgeria_furcata
Char. 36: 0 --> 2	Char. 8: 0.093-0.147 --> 0.020-0.030
Nodo 69 :	Char. 9: 0.400-0.500 --> 0.050-0.130
Char. 20: 4 --> 3	Char. 21: 0 --> 3
Nodo 70 :	Char. 22: 0 --> 3
Char. 2: 0.930-1.010 --> 0.870-0.890	Char. 32: 1 --> 0
Char. 10: 12 --> 0	Char. 65: 1 --> 0
Char. 11: 23 --> 1	Char. 73: 0 --> 1
Char. 18: 0 --> 1	Char. 75: 1 --> 0

Char. 75: 1 --> 2
Char. 76: 0 --> 2
Char. 78: 0 --> 2
Nodo 71 :
Char. 16: 0 --> 2
Nodo 72 :
Char. 36: 2 --> 1
Nodo 73 :
Char. 16: 0 --> 1
Char. 66: 0 --> 1
Char. 67: 0 --> 1
Char. 103: 0 --> 1
Char. 105: 0 --> 1
Char. 114: 0 --> 2
Nodo 74 :
No synapomorphies
Nodo 75 :
No synapomorphies
Nodo 76 :
Char. 15: 0 --> 3
Char. 22: 0 --> 2
Char. 56: 0 --> 1
Char. 75: 1 --> 3
Char. 99: 1 --> 0
Char. 100: 1 --> 0
Char. 106: 0 --> 1
Char. 110: 2 --> 1
Nodo 77 :
No synapomorphies
Nodo 78 :
Char. 10: 2 --> 1
Char. 40: 0 --> 1
Char. 43: 0 --> 1
Char. 65: 2 --> 3
Char. 70: 2 --> 0
Char. 79: 1 --> 0
Char. 80: 1 --> 0
Char. 97: 0 --> 1
Char. 121: 4 --> 0
Char. 122: 1 --> 0
Nodo 79 :
Char. 46: 3 --> 5
Char. 49: 1 --> 0
Char. 59: 0 --> 1

Aneura_pinguis
Char. 1: 0.900-0.950 --> 0.790-0.880
Char. 51: 0 --> 2
Char. 96: 0 --> 2
Char. 114: 0 --> 1

Symphyogyna_undulata
No autapomorphies

Jungermannia_sp
Char. 0: 1.000 --> 0.400-0.800
Char. 1: 0.900-0.950 --> 0.970-1.000
Char. 15: 0 --> 2
Char. 20: 3 --> 6
Char. 64: 0 --> 1

Lejeunea_cavifolia
Char. 0: 1.000 --> 0.500-0.800
Char. 20: 3 --> 5
Char. 40: 0 --> 1
Char. 43: 0 --> 1
Char. 65: 1 --> 2
Char. 118: 0 --> 1
Char. 122: 1 --> 0

Frullania_asagrayana
Char. 8: 0.400 --> 0.500-1.500
Char. 73: 2 --> 1
Char. 125: 1 --> 0

Radula_voluta
Char. 1: 0.900-0.950 --> 0.314-0.361
Char. 2: 0.870-0.890 --> 0.591-0.670
Char. 30: 2 --> 0
Char. 92: 2 --> 0
Char. 101: 1 --> 0
Char. 103: 2 --> 1
Char. 109: 1 --> 0

Nodo 80 :
No synapomorphies
Nodo 81 :
Char. 45: 2 --> 0
Char. 54: 1 --> 0
Char. 55: 0 --> 1
Char. 65: 1 --> 2
Char. 70: 0 --> 2
Char. 79: 0 --> 1
Char. 80: 0 --> 1
Char. 91: 1 --> 0
Char. 123: 1 --> 2
Nodo 82 :
Char. 76: 0 --> 4
Char. 92: 0 --> 2
Nodo 83 :
No synapomorphies
Nodo 84 :
Char. 0: 0.900-1.700 --> 3.500-4.000
Char. 3: 0.730-1.060 --> 2.890-2.900
Char. 4: 8.272-10.052 --> 26.262-29.545
Char. 5: 3.920-4.470 --> 6.230
Char. 8: 0.275-0.300 --> 1.200-1.300
Char. 9: 1.250-1.400 --> 3.000
Char. 26: 0 --> 2
Char. 29: 1 --> 2
Char. 30: 2 --> 1
Char. 71: 02 --> 3
Char. 76: 0 --> 4
Char. 80: 1 --> 2
Char. 84: 04 --> 5
Nodo 85 :
No synapomorphies
Nodo 86 :
Char. 9: 0.400-0.500 --> 1.250
Char. 24: 0 --> 4
Char. 25: 1 --> 2
Char. 26: 3 --> 0
Char. 27: 5 --> 0
Char. 29: 0 --> 1

Lepidozia_reptans
Char. 16: 0 --> 2
Char. 19: 0 --> 3
Char. 21: 0 --> 3
Char. 74: 1 --> 4
Char. 90: 2 --> 1
Char. 121: 2 --> 3

Lophocolea_heterophylla
Char. 16: 0 --> 1
Char. 21: 0 --> 3
Char. 90: 2 --> 1

Plagiochila_species1
Char. 20: 3 --> 4
Char. 32: 1 --> 0
Char. 55: 0 --> 1
Char. 73: 2 --> 1

Haplomitrium_hookeri
Char. 17: 0 --> 1
Char. 21: 0 --> 2
Char. 25: 1 --> 0
Char. 45: 2 --> 0
Char. 46: 3 --> 1
Char. 75: 1 --> 2
Char. 78: 0 --> 2
Char. 91: 1 --> 0
Char. 121: 1 --> 0
Char. 123: 1 --> 0

Treubia_sp
No autapomorphies

Blasia_pusilla
No autapomorphies

Austroriella_salta
No autapomorphies

Sphaerocarpos_texanus
No autapomorphies

Geothallus_tuberosus

Char. 34: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 2
Char. 86: 0 --> 1
Char. 89: 0 --> 4
Nodo 87 :
Char. 3: 0.730-1.030 --> 1.090-1.120
Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.400
Char. 9: 0.300-0.700 --> 0.800
Char. 29: 1 --> 2
Char. 30: 2 --> 0
Char. 46: 0 --> 4
Char. 66: 0 --> 1
Char. 69: 0 --> 2
Char. 70: 2 --> 4
Char. 80: 1 --> 2
Char. 85: 2 --> 3
Nodo 88 :
No synapomorphies
Nodo 89 :
Char. 5: 3.420-4.470 --> 2.950-3.000
Nodo 90 :
Char. 2: 1.025-1.110 --> 1.160-1.420
Nodo 91 :
Char. 9: 1.250-1.400 --> 0.307-1.200
Nodo 92 :
Char. 6: 1.750-2.000 --> 1.000-1.570
Nodo 93 :
Char. 4: 8.272-8.371 --> 9.073-13.091
Char. 27: 02 --> 1
Char. 89: 4 --> 3
Char. 94: 0 --> 1
Nodo 94 :
Char. 93: 0 --> 1
Nodo 95 :
No synapomorphies
Nodo 96 :
Char. 70: 2 --> 5
Char. 75: 3 --> 0

Char. 9: 0.400-0.500 --> 0.250-0.350
Char. 48: 0 --> 1
Char. 73: 0 --> 1
Char. 98: 0 --> 1

Bucegia_romanica
No autapomorphies

Marchantia_polymorpha
Char. 22: 2 --> 3
Char. 27: 0 --> 1
Char. 36: 0 --> 2
Char. 64: 0 --> 2
Char. 79: 1 --> 2
Char. 82: 1 --> 2

Preissia_quadrata
No autapomorphies

Cryptomitrium_tenerum
Char. 61: 0 --> 1
Char. 63: 1 --> 0
Char. 97: 0 --> 1
Char. 98: 0 --> 1
Char. 123: 2 --> 0

Reboulia_hemisphaerica
Char. 8: 0.400 --> 0.000
Char. 81: 0 --> 2

Plagiochasma_rupestre
Char. 4: 9.073-13.091 --> 13.223-16.216
Char. 8: 0.400 --> 0.500-1.000
Char. 16: 0 --> 1
Char. 29: 2 --> 1
Char. 69: 2 --> 1
Char. 125: 1 --> 0

Mannia_californica
Char. 97: 0 --> 1
Char. 123: 2 --> 0

Char. 85: 2 --> 1
Char. 88: 2 --> 1
Char. 92: 0 --> 2
Char. 113: 2 --> 0
Nodo 97 :
Char. 2: 1.190-1.510 --> 1.840-2.280
Char. 3: 0.730-1.030 --> 0.350-0.450
Char. 46: 0 --> 5
Char. 49: 1 --> 0
Char. 74: 3 --> 5
Char. 97: 0 --> 2
Char. 114: 2 --> 0
Nodo 98 :
Char. 1: 1.000-1.010 --> 1.700-1.850
Char. 21: 2 --> 0
Char. 73: 2 --> 1
Nodo 99 :
Char. 74: 5 --> 0
Char. 96: 0 --> 1
Char. 121: 1 --> 0
Nodo 100 :
No synapomorphies
Nodo 101 :
Char. 1: 0.960-1.010 --> 1.020-1.170
Char. 5: 3.420-4.470 --> 4.570-4.600
Char. 22: 2 --> 1
Char. 27: 0 --> 3
Char. 70: 2 --> 4
Char. 80: 1 --> 2
Char. 98: 0 --> 1
Nodo 102 :
Char. 3: 0.730-0.900 --> 0.470-0.650
Nodo 103 :
Char. 55: 1 --> 0
Nodo 104 :
Char. 0: 0.640-0.800 --> 1.060
Char. 1: 0.960 --> 1.210-1.250

Asterella_tenella
Char. 33: 0 --> 1
Char. 61: 0 --> 1
Char. 62: 1 --> 3
Char. 63: 1 --> 2
Char. 81: 0 --> 2

Ricciocarpos_natans
Char. 1: 1.700-1.850 --> 3.220-4.710
Char. 25: 2 --> 0
Char. 26: 0 --> 3
Char. 27: 0 --> 5
Char. 29: 1 --> 0
Char. 58: 3 --> 2
Char. 73: 1 --> 2
Char. 86: 1 --> 3

Riccia_fluitans
Char. 70: 5 --> 4

Riccia_species1
No autapomorphies

Athalamia_pinguis
Char. 8: 0.200-0.300 --> 0.000
Char. 58: 4 --> 2
Char. 59: 0 --> 1
Char. 60: 0 --> 2
Char. 63: 1 --> 0

Clevea_nana_=Athalamia_hyalina
Char. 4: 9.415-11.010 --> 11.896-13.702

Peltolepis_quadrata
Char. 6: 1.000-1.570 --> 2.310-3.560
Char. 26: 0 --> 2
Char. 28: 1 --> 2

Sauteria_alpina
Char. 28: 1 --> 2
Char. 29: 1 --> 2

Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.640-0.650
Char. 9: 0.317 --> 0.640-0.650
Char. 21: 2 --> 0
Char. 27: 0 --> 4
Char. 46: 0 --> 5
Char. 49: 1 --> 0
Char. 50: 1 --> 0
Char. 63: 1 --> 0
Char. 75: 3 --> 1
Char. 79: 1 --> 0
Char. 80: 1 --> 0
Char. 94: 0 --> 1
Char. 95: 1 --> 0
Char. 121: 4 --> 1

Nodo 105 :
Char. 6: 0.500-0.875 --> 0.300-0.325
Char. 96: 0 --> 1

Nodo 106 :
Char. 74: 3 --> 5
Char. 93: 0 --> 1

Nodo 107 :
No synapomorphies

Nodo 108 :
Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.000

Nodo 109 :
Char. 2: 1.025-1.110 --> 0.790-0.970

Nodo 110 :
No synapomorphies

Char. 30: 2 --> 0
Char. 69: 1 --> 2
Char. 84: 1 --> 2

Conocephalum_conicum
Char. 33: 0 --> 1
Char. 57: 0 --> 1
Char. 58: 3 --> 0
Char. 65: 2 --> 1
Char. 69: 0 --> 2
Char. 72: 0 --> 1
Char. 80: 01 --> 2
Char. 81: 0 --> 2
Char. 94: 0 --> 2

Corsinia_coriandrina
Char. 22: 2 --> 3
Char. 71: 2 --> 1
Char. 87: 1 --> 2

Cronisia_fimbriata
No autapomorphies

Cyathodium_cavernarum
Char. 2: 1.190-1.600 --> 1.720-1.800
Char. 9: 0.200-0.317 --> 0.000
Char. 27: 0 --> 3
Char. 46: 0 --> 4
Char. 79: 1 --> 0
Char. 80: 1 --> 0
Char. 92: 0 --> 1
Char. 95: 1 --> 0
Char. 98: 0 --> 2

Dumortiera_hirsuta
Char. 4: 8.272-10.052 --> 3.322-5.863
Char. 5: 3.420-4.470 --> 1.170-2.270
Char. 23: 3 --> 0
Char. 36: 0 --> 1
Char. 70: 2 --> 1
Char. 85: 2 --> 1

	Char. 88: 23 --> 1 Char. 89: 4 --> 1 Char. 98: 0 --> 2 Lunularia_cruciata Char. 2: 1.025-1.110 --> 1.180-1.550 Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.000 Char. 36: 0 --> 1 Char. 64: 0 --> 3 Char. 93: 0 --> 1 Char. 125: 1 --> 0 Monoclea_gottschei Char. 22: 2 --> 0 Char. 24: 4 --> 0 Char. 25: 2 --> 1 Char. 27: 0 --> 5 Char. 28: 1 --> 0 Char. 34: 1 --> 2 Char. 46: 0 --> 1 Char. 61: 0 --> 1 Char. 66: 0 --> 1 Char. 67: 0 --> 1 Char. 70: 2 --> 0 Char. 71: 1 --> 0 Char. 73: 1 --> 0 Char. 78: 0 --> 1 Char. 85: 2 --> 0 Char. 90: 2 --> 1 Char. 119: 0 --> 1 Targionia_hypophylla Char. 0: 0.900-1.700 --> 0.100-0.210 Char. 2: 0.790-0.970 --> 0.500-0.640 Char. 4: 8.272-10.052 --> 11.404-16.742 Char. 9: 0.307-1.200 --> 0.000 Char. 16: 0 --> 1 Char. 72: 0 --> 1 Char. 79: 1 --> 0 Char. 80: 1 --> 0

	Char. 92: 0 --> 1 Char. 93: 0 --> 1 Char. 95: 1 --> 0 Char. 121: 4 --> 2 Char. 125: 1 --> 0 Wiesnerella_denudata Char. 0: 0.900-1.700 --> 2.000-5.000 Char. 1: 0.750-0.940 --> 0.530-0.600 Char. 4: 8.272-10.052 --> 6.637-7.806 Char. 21: 2 --> 0 Char. 26: 0 --> 1 Char. 29: 1 --> 2 Char. 30: 2 --> 0 Char. 32: 3 --> 0 Oxymitra_incrassata Char. 0: 0.400-0.800 --> 0.130-0.150 Char. 4: 8.272-8.371 --> 12.507-14.739 Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.000 Char. 59: 0 --> 1 Char. 78: 0 --> 1 Char. 94: 0 --> 1 Char. 125: 1 --> 0 Exormotheca_pustulosa Char. 1: 0.960 --> 0.768-0.852 Char. 8: 0.275-0.300 --> 0.000 Char. 29: 1 --> 2 Char. 30: 2 --> 1 Char. 39: 3 --> 2 Char. 69: 0 --> 2 Char. 72: 0 --> 1 Char. 80: 1 --> 2 Char. 98: 0 --> 1 Monocarpus_sphaerocarpus Char. 0: 0.700-0.800 --> 0.150-0.300

	Char. 80: 1 --> 2 Char. 93: 0 --> 1 Char. 113: 2 --> 0 Monosolenium_tenerum Char. 2: 1.190-1.600 --> 0.860-1.090 Char. 30: 2 --> 0 Char. 60: 0 --> 2 Char. 69: 0 --> 3 Char. 70: 2 --> 0 Char. 71: 2 --> 0 Aitchisoniella_himalayensis Char. 4: 7.386-7.905 --> 3.302-5.252 Char. 5: 2.950-3.000 --> 2.020-2.570 Char. 60: 0 --> 2 Char. 70: 2 --> 4 Stephensoniella_brevipedunculata Char. 1: 0.960 --> 0.670-0.710 Char. 9: 0.300-0.317 --> 0.120-0.220 Char. 30: 2 --> 0 Char. 69: 0 --> 1 Char. 71: 2 --> 1 Char. 98: 0 --> 1 Neohodgsonia_mirabilis Char. 41: 1 --> 0 Char. 42: 1 --> 0 Char. 60: 0 --> 1 Char. 71: 0 --> 3 Char. 76: 0 --> 4 Char. 79: 1 --> 2 Char. 80: 1 --> 2 Char. 81: 0 --> 3 Char. 82: 0 --> 2 Char. 85: 0 --> 1 Char. 88: 0 --> 1 Char. 89: 0 --> 1

	Apotreubia_nana No autapomorphies Riella_helicophylla No autapomorphies Pallavicinia_lyellii No autapomorphies Pleurozia_purpurea No autapomorphies Cavicularia_densa No autapomorphies

Figura S2.

Proporción de sinapomorfías derivados del esporofito por cada rama diagnosticada. C = clase, SC = subclase, O = orden, X = “inter-familia”, F = familia. Ramas grises indican ambigüedad.

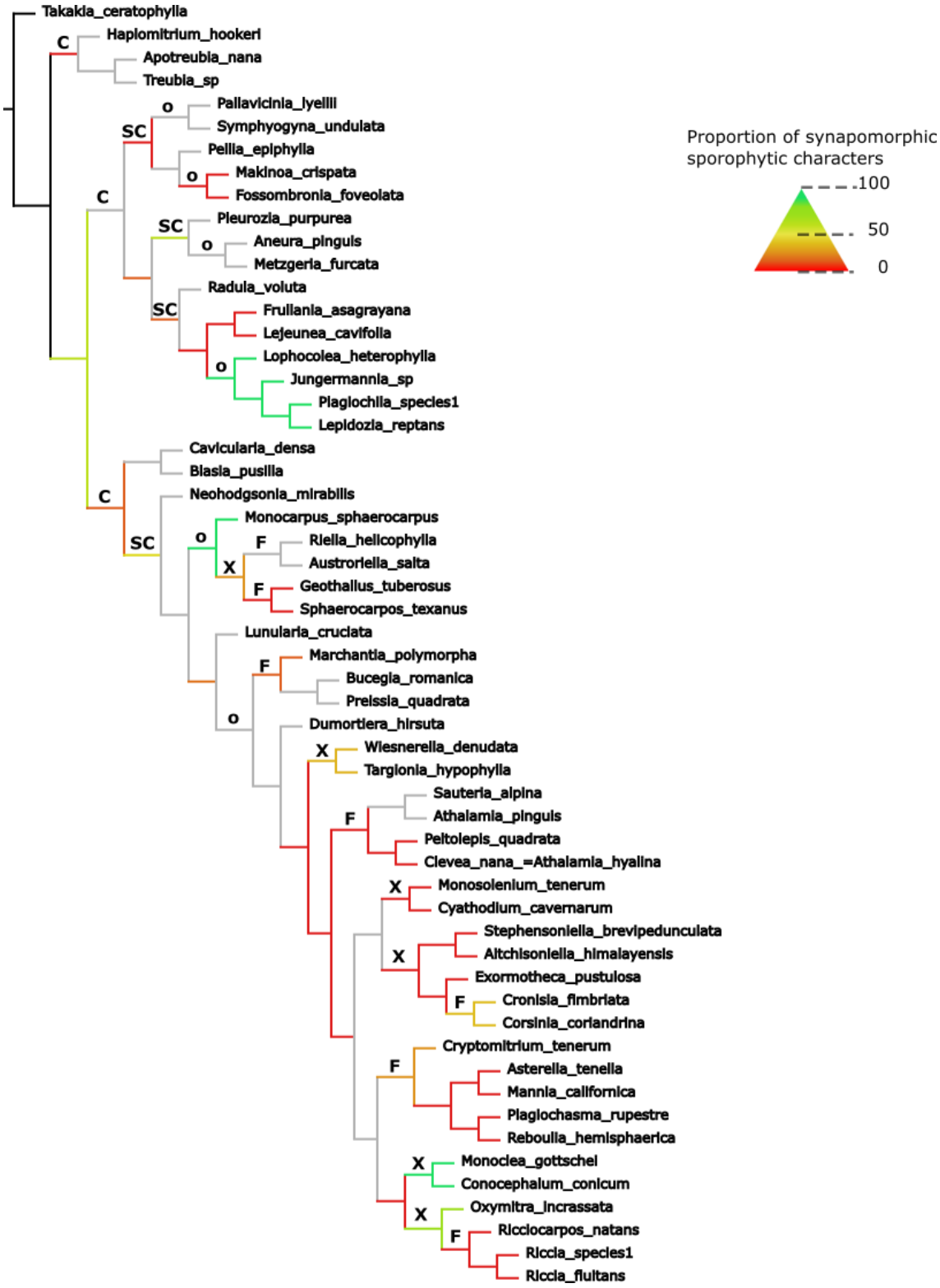


Figura S3.

Consenso de mayoría de los árboles morfológicos obtenidos (> 50%).

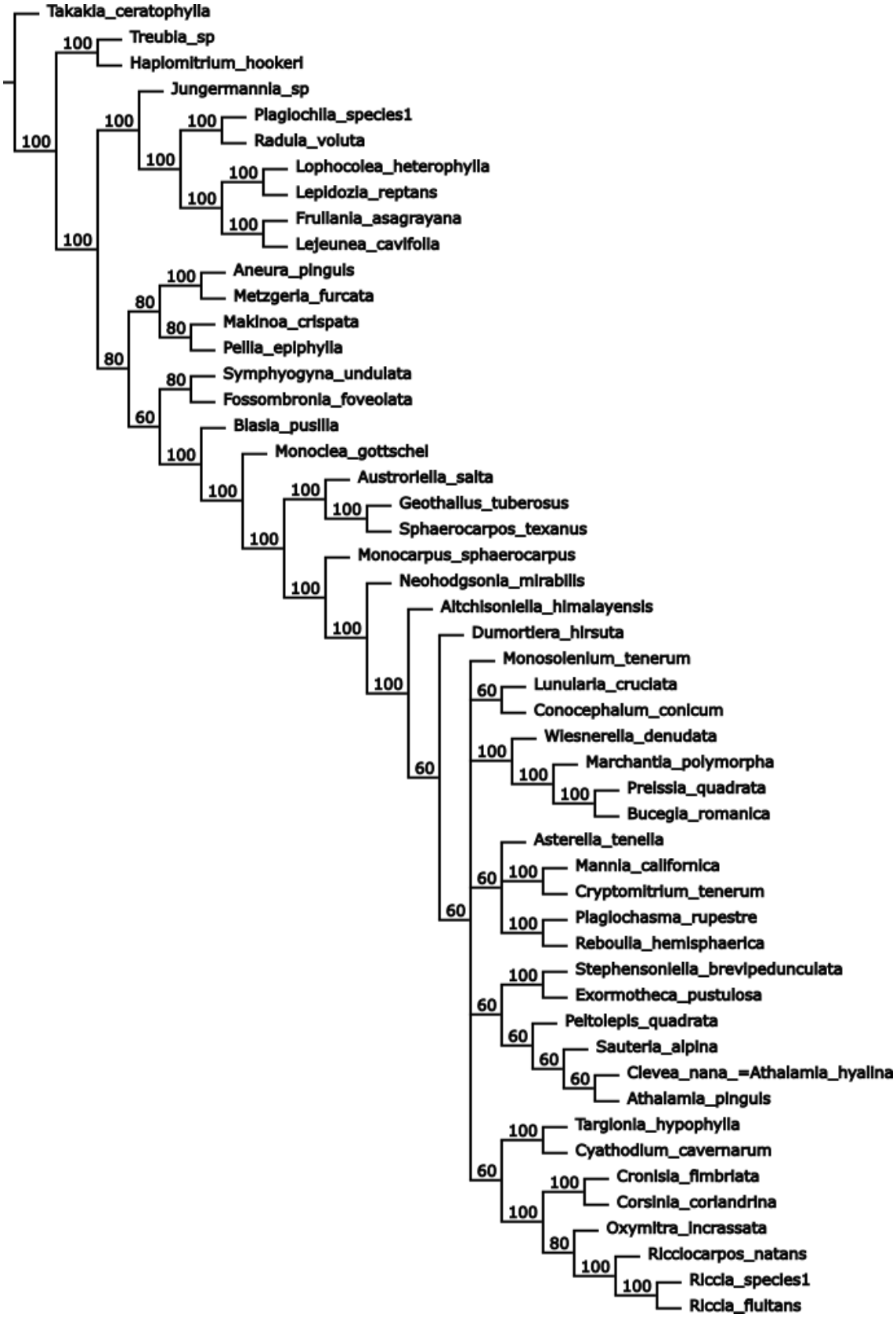


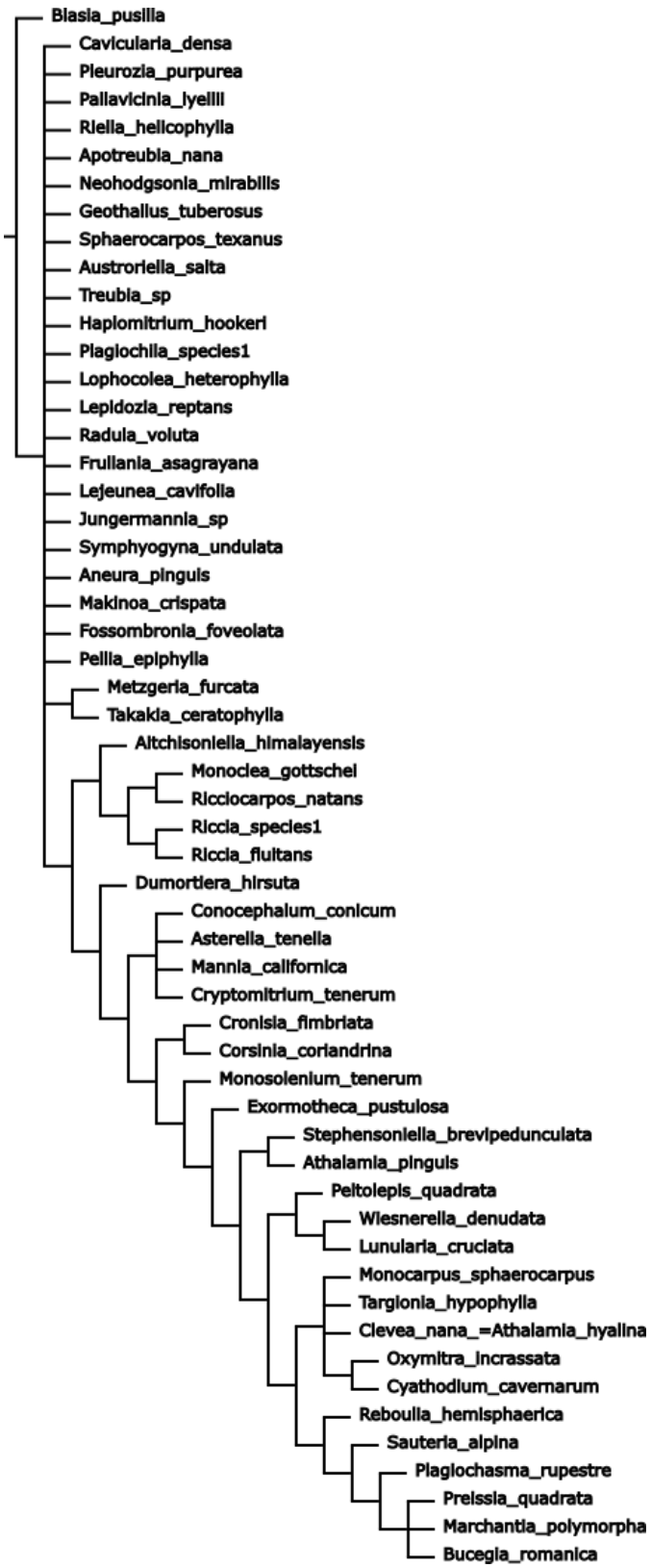
Tabla S4.

Comparación entre los apoyos obtenidos por los datos combinados y sólo moleculares bajo IW_M (250 réplicas, 10 RAS + TBR).

Grupos	Datos morfológicos excluidos	Datos morfológicos incluidos
B	SR: 51	SR: 94
Sphaerocarpales	SR: 60	SR: 85
Ricciaceae	SR: <50	SR: 65
Corsiniaceae	SR: <50	SR: 91

Figura S4.

Consenso estricto derivado de los diez caracteres continuos bajo K3.



Apéndice II

Script. Traducción de la Diferencia de Fit entre árboles forzados y no forzados (*trans.run*).

```
macro= ;

/** This script performs a translation of Fit difference into Length difference as explained in Carrizo & Catalano (2015) and Flores et al. (Cryphaeaceae paper) **/

/** To accomplish comparisons, an initial unconstrained tree ("0tri") will be subsequentlly compared with constrained trees ("1tri","2tri" and so on). The mean homoplastic character is calculated over the initial tree and at the end of each comparison the number of mean homoplastic characters (plus a further step) needed to explain the topology of  "1tri" is showed. Code author: Jorge R. Flores **/


if (ntrees <= 0) quote YOU SHALL HAVE AT LEAST TWO TREES IN MEMORY. ;  proc/ ; end

if (!argnumber) quote A CONCAVITY VALUE MUST BE ENTERED AS ARGUMENT. ; proc/ ; end


var: mean_homo d_mean_homo d_mean_homo_further trans_fit_diff ;


set mean_homo ((length [0])/(nchar+1)) ; /* mean homoplastic character */


/** Calculating the Fit of the mean homoplastic character. Fit calculated as the adjusted homoplasy of a binary character. d= h/(h+k) **/


set d_mean_homo ( ('mean_homo')/('mean_homo'+%1) ) ; set d_mean_homo_further ('mean_homo'+1)/(('mean_homo'+1)+ %1) ;  /* Distortion of mean characters */


lquote [ ; fit ; quote &10 ; quote MEAN CHARACTER: 'mean_homo' ; quote MEAN CHARACTER DISTORTION: 'd_mean_homo' ; quote MEAN CHARACTER (PLUS ONE STEP) DISTORTION: 'd_mean_homo_further' ; quote NOTE: DISTORTION (ADJUSTED HOMOPLASY) IS THE INVERSE OF FIT, SO THE WORST THE CHARACTER THE HIGHER THE VALUE ; quote &10 ;
```

```
loop =tri 1 ntrees
 set trans_fit_diff ( ( (fit [0])-(fit [#tri]) ) / ('d_mean_homo'-'d_mean_homo_further')  ) ;
 quote &10 ;
 quote ------------- ;
 quote TRANSLATION #tri: 'trans_fit_diff' MEAN CHARACTERS (PLUS A FURTHER STEP)
ARE REQUIRED FOR EXPLAINING THE TOPOLOGY OF THE TREE NUMBER '#tri' ;
 quote ------------- ;
stop
quote &10 ;
lquote ] ;
quote THERE ARE NO MORE TREES TO COMPARE!!! ;
macro- ;
```

Script. Macro para chequear (y plotear) la monofilia de distintos grupos cuando los árboles no poseen la misma cantidad de especies (*splot.run*).

```
macro = ; macrep - ; lquote [ ; travtree + ;
/* Script to check the monophyly of a taxonomic group across different trees, when
these don't have the same tax sampling [1: monophyletic, 0: non-monophyletic]. Code
Author: Jorge R Flores */

var = 0   mon[(ntrees+1) , 1 ]
          50  targ
          100 nomb
          200 nnumber
          250 contador
          275 contador2
          300 milico ; /*chequea la monofilia*/

loop 0 (ntrees)
```

```
 set mon [(#1),0] 0 ;
stop

sil = all ; set targ $YY ; /*Target group name, Change this by using the name you need
*/ sil - all ;  quote Target is $targ ;



sil = all ;
loop =tree 0 (ntrees)
        set contador 0 ;
        loop =conteo 0 (ntax)
                if ( isintree [ #tree #conteo ] )
                        set nomb $$taxon #conteo ;
                        if ( isinstring [ $nomb $targ ]  )  set contador ++ ; end /* Cantidad
de taxones con el string target en un arbol dado */
                end
        stop


        quote &10 ; quote &10 ;
        set contador2 0 ; set milico 0 ; sil - all ;
        travtree down #tree root - nnumber
                loop =tx 0 (ntax)
                        if (isintree[#tree #tx])
                        if ( (numdes[#tree 'nnumber']) == 'contador' ) /* EL NODO TIENE
IGUAL CANTIDAD QUE CONTADOR  */
                        if ( gcomp[ #tree 'nnumber' #tree #tx ] == 1 ) /* El taxa #tx esta
Adentro */
                                sil = all ; set nomb $$taxon #tx ;  sil - all ;
                                if ( isinstring [ $nomb $targ ] ) set contador2 ++ ; else if (
'contador2' ) sil - all ; quote -- In the tree #tree, $targ is not monophyletic -- ; quote
&10 ; quote &10 ; sil = all ; set milico 1 ; endloop ; end end
```

```
                                        if ( 'contador2' == 'contador' ) set mon [ (#tree), 0] ++ ;
set milico 1 ; endloop ; end
                                end
                                end
                                end
                        stop
                        if ('milico') set milico 0 ; killtrav ; end
                        set contador2 0 ;
                endtrav
stop
sil - all ; cl ;
quote ------------ $targ ; quote &10 ;
quote &10 ;
loop 0 (ntrees)
quote Arbol#1,'mon[(#1), 0]' ;
stop

proc/ ;
```

Script. Comparación automatizada entre pares de árboles mediante SPR (*compW.run*).

```
macro = ; macrep- ;

/* Compare a set of target trees (target zone) with a set of reference trees. You have
to define the last tree of the target tree */

var: t teta ;

sprd [5 ;
```

```
/* First, define target trees zone */
set t %1 ; var : sval [ ((ntrees)-'t') , ('t'+1) ] ;
set teta ('t'+1) ;

/* Comparing */
loop =target 0 't'
                    loop =object 0 ((ntrees)-'teta')
                              set sval[ #object , #target ] sprdiff [ ('teta'+#object) #target ] ;
                    stop
stop

lquote = ; lquote [ ; quote &10 ; quote ----- TARGET ZONE GOES UP TO TREE 't' ; log
compWHS.cvs ; quote &10 ;  quote &10 ;



                  /* Making SPR table */


loop =s 0  ((ntrees)-'teta') /*('t'-1)*/
 loop =p 0 ('t')
   quote 'sval[#s,#p]' , ;
 stop ;
 quote &10 ;
stop ;
log / ;
quote &10 ;
lquote - ; lquote ] ; log / ;

quote Note: Columns correspond to target trees, so that first column is the comparison
with the first target tree and so on ;
```

```
macro - ;
proc/;
```

Apéndice III

Datos continuos

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Takakia_ceratophylla	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	0	0

Pellia_epiphylla	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Fossombronia_foveolata	0.500-1.500	0.900-0.950	0.900-1.100	?	0.000-43.028	?	?	?	0.250-0.750	0.250-0.750
Makinoa_crispata	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Metzgeria_furcata	1.000-3.000	0.950-1.100	0.900-1.010	?	0.000-43.028	?	?	?	0.020-0.030	0.050-0.130
Aneura_pinguis	1.000-1.900	0.790-0.880	0.930-1.260	?	0.000-43.028	?	?	?	0.093-0.147	0.500-0.800
Symphyogyna_undulata	2.000-6.000	0.900-1.000	1.200-1.500	?	0.000-43.028	?	?	?	0.500-1.500	0.500-1.500
Jungermannia_sp	0.400-0.800	0.970-1.000	0.890-0.900	?	0.000-43.028	?	?	?	0.200-0.400	0.200-0.400
Lejeunea_cavifolia	0.500-0.800	0.950-1.000	0.850-0.950	?	0.000-43.028	?	?	?	0.250-0.400	0.250-0.400
Frullania_asagrayana	1.000-3.000	0.800-1.170	0.870-0.920	?	0.000-43.028	?	?	?	0.500-1.500	0.500-1.500
Radula_voluta	0.206-2.061	0.314-0.361	0.591-0.670	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Lepidozia_reptans	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Lophocolea_heterophylla	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Plagiochila_species1	1.030-1.443	0.324-0.379	0.548-0.609	?	0.000-43.028	?	?	?	1.000-1.555	1.000-1.500
Haplomitrium_hookeri	0.500-1.600	1.010-1.080	1.025-1.100	?	0.000-43.028	?	?	?	0.250-0.800	0.250-0.800
Treubia_sp	1.000-1.600	0.950-1.010	1.000-1.100	?	0.000-43.028	?	?	?	0.500-0.800	0.500-0.800
Blasia_pusilla	0.650-0.700	0.900-1.050	0.890-1.280	?	0.000-43.028	?	?	?	0.200-0.275	0.300-0.400
Austroriella_salta	?	?	?	?	0.000-43.028	?	?	?	?	?
Sphaerocarpos_texanus	0.800-1.200	0.900-1.100	0.880-0.950	?	0.000-43.028	?	?	?	0.200-0.300	0.400-0.600
Geothallus_tuberosus	0.500-0.700	0.870-0.990	0.900-0.950	?	0.000-43.028	?	?	?	0.200-0.300	0.250-0.350
Bucegia_romanica	4.000-5.000	0.340-0.500	0.850-1.500	2.900-6.000	26.262-52.525	6.230-8.000	1.750-2.250	0.570-1.200	1.300-2.000	3.000-6.500
Marchantia_polymorpha	3.500-5.000	0.320-0.450	0.880-1.420	2.890-5.920	29.545-65.000	6.230-7.820	1.500-2.000	0.560-1.110	1.200-2.000	3.000-5.000
Preissia_quadrata	4.000-5.000	0.340-0.500	0.850-1.500	2.900-6.000	26.262-52.525	6.230-8.000	1.750-2.250	0.570-1.200	1.300-2.000	3.000-6.500
Cryptomitrium_tenerum	0.500-2.500	0.980-1.030	1.100-1.230	1.090-2.500	7.353-8.371	1.300-2.000	0.500-1.000	0.600-0.730	0.400-0.700	0.800-1.000
Reboulia_hemisphaerica	1.000-4.500	?	?	1.120-1.790	9.073-13.091	3.230-4.090	?	0.600-0.820	0	0.600-5.500
Plagiochasma_rupestre	2.000-4.000	1.010-1.150	0.870-1.220	?	13.223-16.216	2.810-3.680	1.500-2.000	0.740-0.910	0.500-1.000	0.400-1.000
Mannia_californica	0.500-2.500	0.980-1.030	1.100-1.230	1.090-2.500	7.353-8.371	1.300-2.000	0.500-1.000	0.600-0.730	0.400-0.700	0.800-1.000
Asterella_tenella	0.500-3.000	0.960-1.000	1.130-1.190	1.030-2.370	8.272-10.898	1.490-2.620	0.500-1.000	0.710-0.930	0.250-1.500	0.350-1.500
Ricciocarpos_natans	0.300-0.800	3.220-4.710	2.150-2.820	?	?	?	?	?	0.300-0.800	0.300-0.800

Riccia_fluitans	0.400-1.000	1.330-1.850	2.280-3.750	0.180-0.290	3.282-4.595	2.600-3.900	0.250-0.500	0.520-0.800	0.200-0.350	0.200-0.300
Riccia_species1	0.400-1.000	1.330-1.850	2.280-3.750	0.180-0.290	3.282-4.595	2.600-3.900	0.250-0.500	0.520-0.800	0.200-0.350	0.200-0.300
Athalamia_pinguis	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0.307
Clevea_nana_=Athalamia_hyalina	0.200-1.280	1.170-1.510	1.070-1.420	0.220-0.470	11.896-13.702	4.120-5.270	0.990-1.570	0.640-0.820	0.200-0.640	0.040-2.000
Peltolepis_quadrata	0.500-1.200	0.950-1.020	1.160-1.590	0.320-0.650	6.861-9.415	4.600-5.400	2.310-3.560	0.720-0.820	0.300-0.400	0.700-1.000
Sauteria_alpina	0.900-1.400	1.200-1.450	0.940-1.500	0.900-1.290	11.010-12.619	4.570-5.090	0.990-1.850	0.670-0.760	0.200-0.500	0.300-0.500
Conocephalum_conicum	?	?	?	1.030-1.610	4.806-8.272	2.700-3.400	?	0.580-0.790	?	?
Corsinia_coriandrina	1.060-1.120	1.210-1.480	1.580-2.009	0.580-0.730	6.723-7.905	3.000-3.500	0.200-0.350	0.470-0.770	0.640-0.700	0.640-0.700
Cronisia_fimbriata	1.060-1.200	1.250-1.500	1.600-2.200	0.600-0.750	7.222-8.207	2.940-3.490	0.200-0.325	0.520-0.800	0.650-0.750	0.650-0.750
Cyathodium_cavernarum	0.250-0.800	?	1.720-1.800	?	?	?	?	?	0	0
Dumortiera_hirsuta	1.700-1.900	1.010-1.150	1.020-1.110	0.570-1.830	3.322-5.863	1.170-2.270	0.500-1.000	0.480-1.180	?	1.400-3.200
Lunularia_cruciata	0.900-2.300	0.390-0.490	1.180-1.550	0.660-1.060	6.795-10.052	3.920-4.470	2.000-2.500	0.670-0.970	0	1.25
Monoclea_gottschei	?	2.500-3.380	0.970-1.510	?	?	?	?	?	?	0
Targionia_hypophylla	0.100-0.210	0.750-0.940	0.500-0.640	0.580-3.220	11.404-16.742	3.030-5.570	0.840-1.700	0.770-1.300	0	0
Wiesnerella_denudata	2.000-5.000	0.530-0.600	0.790-0.970	0.430-0.610	6.637-7.806	3.420-4.570	0.860-2.200	0.760-1.020	?	1.200-4.500
Oxymitra_incrassata	0.130-0.150	1.250-1.700	1.840-2.510	0.350-0.450	12.507-14.739	2.500-3.500	0.550-1.000	0.400-0.800	0	0
Exormotheca_pustulosa	0.330-0.640	0.768-0.852	1.149-1.311	0.730-0.850	7.714-8.666	3.200-4.000	0.175-0.300	0.680-0.800	0	0.317
Monocarpus_sphaerocarpus	0.150-0.300	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Monosolenium_tenerum	0.500-1.500	0.800-0.960	0.860-1.090	0.230-0.680	7.813-8.843	2.200-2.950	0.140-0.920	0.430-0.580	0	0.200-0.350
Aitchisoniella_himalayensis	0.300-0.600	0.960-1.110	1.300-2.000	0.340-2.080	3.302-5.252	2.020-2.570	0.300-0.500	0.800-0.970	0.300-0.400	0.300-5.000
Stephensoniella_brevipedunculata	0.400-0.700	0.670-0.710	1.720-2.000	0.700-0.750	7.386-8.404	3.000-3.750	0.875-1.000	0.590-0.800	?	0.120-0.220

Datos discretos (10 a 126; de izquierda a derecha por taxa).

Takakia_ceratophylla	1	0	1	0	1	0	0	2	3	
2	?	?	?	0	0	3	5	0	0	2
?	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
1	?	0	2	1	0	1	0	?	?	1
?	0	?	0	?	0	1	0	0	0	0
0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	5
0	0	4	?	0	0	0	0	?	0	0

0 0 0 0 0 ? 2 0 0 0 2
0 0 1 ? 1 0 ? 0 0 0 0
0 1 0 ? ? ? 2 0 1 1 0
? 1 1 1 ? ? ? ? 0

Pellia_epiphylla 2 4 0 0 1 ? 0 0 0
? 1 0 0 ? 0 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 2 0 0 2 0
1 1 1 0 2 3 0 0 1 1 1
0 2 1 0 0 1 0 0 0 0 0
0 0 1 1 1 0 0 ? 0 ? 2
5 0 1 2 ? 0 0 0 0 ? 0
0 0 0 0 0 2 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 1 2 0 0 1
0 0 0 2 1 1 ? ? 1

Fossombronia_foveolata 0 2 0 0 1 2 1 0
0 0 4 0 0 ? 0 1 3 5 0
0 2 ? 1 0 0 1 0 1 1 2
0 1 1 0 0 1 0 0 0 1 1
0 0 1 1 0 0 0 3 1 0 0
0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
2 0 0 1 2 ? 0 0 0 0 ?
0 0 0 0 0 0 2 1 2 0 0
0 ? 0 0 1 1 1 0 2 2 0
0 1 0 1 2 1 0 1 2 0 0
1 1 0 0 0 0 1 ? 0 1

Makinoa_crispata 2 3 0 0 1 ? 0 0 0
5 1 0 3 1 0 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 1 ? ? 2 0
1 1 0 0 1 2 0 0 1 1 1
0 1 1 0 0 0 ? ? ? ? ?
? 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0
3 1 0 3 0 0 0 0 0 ? 0
0 0 0 0 0 0 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 1 2 0 0 1
0 0 0 1 1 1 ? 1 1

Metzgeria_furcata 1 2 0 0 1 ? 0 0 0
5 4 3 3 1 0 1 3 5 0 0
2 ? 0 0 0 1 ? ? ? 2 0
1 1 0 0 1 3 0 0 1 1 0
0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0

0 2 0 0 0 0 0 0 0 0 1
4 0 0 2 ? 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 ? 1 2 0 0 0
0 0 ? 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 0 0 0 0 1
0 0 0 3 1 1 ? 1 0

Aneura_pinguis 2 2 0 0 1 ? 0 0 0
5 4 0 0 ? 0 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 1 0 0 2 0
1 1 0 0 1 3 0 0 1 1 2
0 1 1 0 0 0 ? ? ? ? ?
? 2 1 0 0 0 0 0 0 0 0
4 1 0 2 0 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 ? 1 2 0 0 0
2 0 ? 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 1 1 0 0 1
? 0 0 3 1 1 ? 1 0

Symphyogyna_undulata 1 3 0 0 1 ? 0 2
0 5 4 2 0 ? 0 1 3 5 0
0 2 ? 1 0 0 1 1 ? ? 2
0 1 1 0 0 2 3 0 0 1 1
0 0 1 1 0 0 0 1 0 0 0
0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0
0 5 1 0 3 0 0 0 0 0 2
0 0 0 0 0 0 0 1 2 0 0
0 ? 0 0 1 1 1 0 2 2 0
0 1 0 1 2 1 0 1 1 0 0
1 1 0 0 1 1 1 ? 1 1

Jungermannia_sp 0 1 0 0 1 2 0 0 1
0 6 0 0 ? ? 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 2 0 1 2 0
1 1 0 0 1 3 0 0 1 1 0
0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 ?
0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 2
1 2 2 2 2 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 2 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 1 1 0 0 1
0 0 0 2 1 1 ? 0 0

Lejeunea_cavifolia 0 1 0 0 1 0 2 0 1
4 5 0 1 2 [123] 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 0 ? ? 2 1

1 1 1 0 1 3 0 0 1 1 0
0 1 1 0 0 1 ? ? ? ? ?
? 0 2 0 0 0 0 0 0 0 2
4 2 2 1 2 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 2 1 2 0 0 0
? 0 0 1 1 1 0 [12] 2 0 0
1 0 1 2 1 0 0 0 0 0 1
1 0 0 2 0 1 ? 1 0

Frullania_asagrayana 0 1 0 0 1 0 2 0 1
4 3 0 1 2 [12] 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 0 ? ? 2 0
1 1 0 0 1 3 0 0 1 1 0
0 1 1 0 0 1 ? ? ? ? ?
? 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1
4 2 2 1 2 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 2 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 2 2 0 0
1 0 1 2 1 0 0 0 0 0 1
0 0 0 2 1 1 ? 0 0

Radula_voluta 0 1 0 0 1 0 0 0 1 2
4 0 0 ? ? 1 3 5 0 0 0
? 1 0 0 1 0 ? ? 2 0 1
1 0 0 1 3 0 0 1 1 0 0
1 1 0 0 1 ? ? 0 0 0 ?
1 1 0 0 0 0 0 0 0 ? 1
2 2 1 2 0 0 0 0 2 0 0
0 0 0 0 2 1 0 0 0 0 0
0 0 1 1 0 0 1 2 0 0 1
0 0 2 1 0 0 0 0 0 1 0
0 0 2 1 1 ? 1 0

Lepidozia_reptans 0 1 0 0 1 0 2 0 1
3 3 3 1 2 [12] 1 3 5 0 0
2 ? 1 0 0 1 1 ? ? 2 0
1 1 0 0 2 3 0 0 1 1 0
0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0
0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 2
4 2 2 2 2 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 1 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 [12] 2 0 0
1 0 1 2 1 0 1 ? 0 0 1
0 0 0 3 1 1 ? 1 0

Lophocolea_heterophylla 0 1 0 0 1 0 1 0
1 1 [36] 3 1 2 ? 1 3 5 0
0 2 ? 1 0 0 1 2 0 1 2
0 1 1 0 0 2 3 0 0 1 1
0 0 1 1 0 0 0 ? 0 0 0
? ? 0 1 0 0 0 0 0 0 0
2 1 2 2 2 2 0 0 0 0 2
0 0 0 0 0 0 1 1 2 0 0
0 0 0 0 1 1 1 0 [12] 2 0
0 1 0 1 2 1 0 0 0 0 0
1 0 0 0 2 1 1 ? 1 0

Plagiochila_species1 0 1 0 0 1 0 0 0 1
0 4 0 0 ? ? 1 3 5 0 0
2 ? 0 0 0 1 1 0 ? 2 0
1 1 0 0 2 3 0 0 1 1 0
0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0
0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1
1 2 2 2 2 0 0 0 0 2 0
0 0 0 0 0 2 1 2 0 0 0
0 0 0 1 1 1 0 1 2 0 0
1 0 1 2 1 0 ? ? 0 0 1
0 0 0 2 1 1 ? 0 0

Haplomitrium_hookeri 3 0 1 0 1 0 1 1
0 0 7 2 ? ? 0 0 3 5 0
0 2 ? 1 0 0 1 1 1 1 2
0 1 1 0 0 0 1 0 0 1 1
0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0
0 1 0 1 1 1 0 0 ? 0 0
0 1 2 0 1 2 0 0 0 0 ?
0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0
0 0 0 ? 1 ? 1 1 1 0 1
0 1 1 0 2 0 2 1 2 0 0
2 0 1 0 0 1 0 ? 1 0

Treubia_sp 3 1 1 0 1 2 1 0 0 1
7 0 0 ? 0 1 3 5 0 0 2
? 3 0 ? 1 1 ? ? 2 0 1
1 1 0 2 3 0 0 1 1 0 0
1 1 ? 0 ? 2 ? ? ? ? ?
2 ? 1 1 0 0 0 0 0 1 5
1 0 3 0 0 0 0 0 ? 0 0
0 0 0 0 1 1 2 0 0 0 0
0 ? 1 ? 1 1 1 0 1 0 1

1	0	2	0	2	1	2	0	0	1	0
1	1	1	1	2	?	1	0			
Blasia_pusilla	2	3	0	0	1	3	0	?	0	5
1	0	2	2	0	1	3	5	0	0	2
?	0	0	0	1	2	1	1	2	0	1
1	0	0	2	3	0	0	1	1	0	0
1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1
2	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
3	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?
?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
0	1	1	1	1	0	0	0	0	?	0
0	0	2	1	1	?	1	0			
Austroriella_salta	1	3	0	0	1	3	1	0	0	
5	1	0	2	3	0	1	3	5	0	0
2	?	3	0	0	1	0	?	?	3	1
1	1	1	0	0	5	0	0	0	?	0
0	?	0	1	1	0	1	1	0	0	0
0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
0	3	0	1	1	0	0	0	0	2	1
1	?	0	?	?	2	0	0	0	0	0
?	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0
0	0	1	0	0	2	?	1	0		
Sphaerocarpos_texanus	1	3	0	0	1	3	1	0		
0	5	1	0	0	?	0	1	3	5	0
0	2	?	0	0	0	1	0	1	1	3
1	1	1	1	0	0	5	0	0	0	?
0	0	?	0	1	1	0	3	?	0	0
0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	?
0	0	3	4	1	1	0	0	0	0	2
0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	0
0	0	0	1	0	0	2	?	1	0	
Geothallus_tuberosus	1	3	0	0	1	3	1	0	0	
5	1	0	0	?	0	1	3	5	0	0
2	?	0	0	0	1	0	?	?	3	1
1	1	1	0	0	5	0	1	0	?	0
0	?	0	1	1	0	?	?	?	?	?
?	0	3	0	0	0	0	0	0	?	1
0	3	4	1	1	0	0	0	0	2	0

0 0 0 0 0 2 0 2 0 0 0
1 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 1 0 0 0
0 0 1 0 0 2 ? 1 0

Bucegia_romanica 2 3 0 0 1 3 0 1 0
5 1 2 2 3 4 2 2 0 1 2
1 ? 3 0 1 1 0 ? ? 2 0
1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0
0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 3
2 0 2 0 0 0 3 2 3 0 1
6 3 4 1 0 1 2 ? 1 1 5
2 1 ? 3 ? 2 0 0 0 1 2
0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 1 0 0 0
0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Marchantia_polymorpha 2 3 0 0 1 3 0 1
0 5 1 0 3 3 4 2 2 1 1
2 1 ? 3 0 1 1 2 1 1 2
0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1
0 0 1 0 1 1 0 2 ? ? ?
? ? 2 2 0 0 0 3 2 3 0
1 6 3 4 1 0 2 2 3 2 1
5 2 1 3 3 4 2 0 0 0 1
3 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 1 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Preissia_quadrata 2 3 0 0 1 3 0 1 0
5 1 2 2 3 4 2 2 0 1 2
1 ? 3 0 1 1 0 ? ? 2 0
1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0
0 1 0 1 1 0 2 1 0 0 3
2 0 2 0 0 0 3 2 3 0 1
6 3 4 1 0 1 2 ? 1 1 5
2 1 ? 3 ? 2 0 0 0 1 2
0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 1 0 0 0
0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Cryptomitrium_tenerum 2 3 0 0 1 3 ? 0
0 5 1 2 2 3 4 2 0 2 1
2 0 ? 3 0 1 1 0 ? ? 3
0 1 1 0 0 0 4 0 0 1 1
0 0 0 0 1 1 0 3 0 2 1

0 0 0 2 1 0 0 2 4 1 0
2 3 3 0 1 0 1 2 0 0 0
1 3 1 1 2 4 2 0 0 0 0
1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 4 1 0 ? 1 0

Reboulia_hemisphaerica 2 3 0 0 1 3 0 0
0 5 1 2 2 3 4 2 0 1 1
2 0 ? 3 0 1 1 0 1 1 3
0 1 1 0 0 0 4 0 0 1 1
0 0 0 0 1 1 0 3 0 2 ?
1 1 0 2 1 0 0 2 4 1 0
2 3 3 0 1 0 1 2 2 0 0
1 3 1 1 2 3 2 0 0 1 1
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Plagiochasma_rupestre 2 3 0 0 1 3 1 ?
0 5 1 2 2 3 4 2 0 1 1
1 0 ? 3 0 1 1 0 ? ? 3
0 1 1 0 0 0 4 0 0 1 1
0 0 0 0 1 1 0 3 0 2 0
1 1 0 2 1 0 0 1 4 1 0
2 3 3 0 1 0 1 2 0 0 0
2 3 1 1 2 3 2 0 0 1 1
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 2 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 0 0

Mannia_californica 2 3 0 0 1 3 ? ? 0
5 1 2 2 3 4 2 0 2 1 2
0 ? 3 0 1 1 0 ? ? 3 0
1 1 0 0 0 4 0 0 1 1 0
0 0 0 1 1 0 3 0 2 0 1
1 0 2 ? ? 0 2 4 1 0 2
3 3 ? 1 0 1 2 0 0 0 2
3 1 1 2 4 2 0 0 1 0 ?
0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0 0
0 0 1 4 1 0 ? 1 0

Asterella_tenella 2 3 0 0 1 3 0 1 0
5 1 2 2 3 4 2 0 0 1 2
0 ? 3 1 1 1 0 ? ? 3 0

1	1	0	0	0	4	0	0	1	1	0
0	0	0	1	1	0	3	0	2	1	3
2	0	2	1	0	0	2	4	1	0	2
3	3	4	1	0	1	2	2	0	0	2
?	1	?	2	?	2	0	0	1	0	1
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	1	0		
Ricciocarpos_natans		2	3	0	0	1	3	1	0	0
5	1	0	3	3	4	0	3	5	0	0
2	?	3	0	1	1	5	?	?	0	?
?	?	?	0	0	5	0	0	0	?	?
0	?	0	1	1	0	2	0	1	0	1
1	0	2	0	0	0	0	5	1	0	2
5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	3	0	1	1	2	0	2	0	0	0
0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	1	1	2	?	1	0		
Riccia_fluitans		2	3	0	0	1	3	1	0	0
5	1	0	1	3	4	2	0	0	2	1
2	?	0	0	1	1	5	?	?	0	?
?	?	?	0	0	5	0	0	0	?	?
0	?	0	1	1	0	3	0	1	0	1
1	0	2	0	0	0	0	5	1	0	1
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	1	2	0	2	1	0	0
1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	2	?	1	0		
Riccia_species1		2	3	0	0	1	3	1	0	0
5	1	0	1	3	4	2	0	0	2	1
2	?	0	0	1	1	5	?	?	0	?
?	?	?	0	0	5	0	0	0	?	?
0	?	0	1	1	0	3	0	1	0	1
1	0	2	0	0	0	0	5	1	0	1
0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
1	1	0	1	1	2	0	2	1	0	0
1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
0	0	1	0	0	2	?	1	0		

Athalamia_pinguis		2	3	0	0	1	3	0	?	0
5	1	2	1	3	4	2	0	3	1	1
2	?	?	?	1	1	?	?	?	?	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	1	1	0	2	1	2	0	0
0	0	2	0	0	0	1	4	1	0	?
3	3	0	?	0	1	2	0	0	?	1
?	1	1	2	?	2	0	0	?	0	1
0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	1	0		
Clevea_nana_=Athalamia_hyalina				2	3	0	0	1	3	0
?	0	5	1	2	1	3	4	2	0	3
1	1	2	?	?	?	1	1	?	?	?
?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1
1	0	0	0	0	1	1	0	4	?	0
0	1	1	0	2	0	0	0	1	4	1
0	?	3	3	0	?	0	1	2	0	0
?	1	?	1	1	2	?	2	0	0	?
0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
0	1	1	0	1	1	1	1	2	?	0
0	0	0	0	1	4	1	2	?	1	0
Peltolepis_quadrata		2	3	0	0	1	3	0	?	0
5	1	2	1	3	4	2	2	3	2	?
?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	1	1	0	4	0	?	0	1
1	0	2	0	0	0	?	4	1	0	?
3	3	0	?	0	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	2	0	0	?	?	?
0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	1	0		
Sauteria_alpina		2	3	0	0	1	3	0	0	0
5	1	2	1	3	4	2	0	[34]	2	2
0	?	3	0	1	1	0	?	?	2	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	1	1	0	4	0	0	0	1
1	0	2	0	0	0	2	4	1	0	2
3	3	0	1	0	1	2	0	0	2	2
2	1	1	2	?	2	0	0	0	0	1
0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1

1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	1	0		
Conocephalum_conicum			2	3	0	0	1	3	1	3
0	5	1	0	2	3	4	2	1	0	1
?	?	?	3	1	1	1	1	1	1	2
0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
0	0	2	0	0	1	1	0	?	?	0
0	?	0	1	0	0	0	2	2	1	1
1	3	3	0	1	0	1	2	2	0	?
?	2	?	?	?	?	2	0	?	0	2
2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	1	1	1	1	2	2	0	0
0	0	0	1	4	1	2	?	1	0	
Corsinia_coriandrina			2	3	0	0	1	3	0	0	0
5	1	0	3	3	4	2	0	[34]	1	1
2	?	3	0	1	1	5	?	?	3	0
1	1	0	0	0	5	0	0	0	0	0
0	?	0	1	1	0	4	1	0	0	1
0	0	2	0	1	0	0	2	1	0	2
5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
2	1	2	2	2	2	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	1	1	2	?	1	0		
Cronisia_fimbriata			2	3	0	0	1	3	0	0	0
5	1	0	2	3	4	2	0	4	1	1
2	?	3	0	1	1	5	?	?	3	0
1	1	0	0	0	5	0	0	0	0	0
0	?	0	1	1	0	4	1	0	0	1
0	0	2	0	1	0	0	2	2	0	2
5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
2	1	1	2	3	2	0	0	1	1	0
1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	?	0	0	0
0	0	1	1	1	2	?	1	0		
Cyathodium_cavernarum			2	3	0	0	1	3	?	?
0	5	1	?	2	3	4	2	?	3	2
1	2	?	3	0	1	1	?	?	?	3
0	1	1	0	0	0	4	0	0	1	1
0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0
3	2	0	2	0	0	0	0	2	2	0
?	3	3	0	1	0	0	0	0	0	0

?	?	?	?	?	?	2	0	1	0	0
0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	1	1	1	1	2	?	0	0
0	0	0	1	2	1	2	?	1	0	
Dumortiera_hirsuta		2	3	0	0	1	3	0	0	0
5	1	2	2	0	4	2	0	0	1	1
2	?	3	0	1	1	1	1	1	2	0
1	1	0	0	0	3	0	0	1	1	0
0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
0	0	2	0	0	0	3	1	0	0	2
6	3	0	1	0	1	1	?	1	2	0
1	1	0	1	1	2	0	0	0	1	3
0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	1	0		
Lunularia_cruciata		2	3	0	0	1	3	1	1	0
5	1	0	2	3	4	2	0	0	2	1
2	?	3	0	1	1	1	?	?	2	0
1	1	0	0	0	3	0	0	1	1	0
0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
0	3	2	0	0	0	1	2	2	0	1
3	3	0	1	0	1	1	0	0	0	4
2	1	1	2	4	2	0	0	1	2	2
0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0
0	0	1	4	1	2	?	0	0		
Monoclea_gottschei		2	3	0	0	1	3	0	1	0
5	1	0	0	?	0	1	3	5	0	0
2	?	3	0	2	1	1	1	1	2	0
1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0
0	1	0	0	1	0	3	0	?	1	?
1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	0
3	3	0	1	1	0	0	0	0	2	0
0	0	0	0	0	1	0	[01]	0	0	0
0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0	1	1	1	1	2	2	0	0	0
0	1	1	1	1	2	?	1	0		
Targionia_hypophylla		2	3	0	0	1	3	1	1	0
5	1	2	2	3	4	2	0	0	1	1
2	?	3	0	1	1	0	?	?	3	0
1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
0	0	0	1	1	0	3	0	?	0	3

2 0 2 0 0 0 0 2 2 1 2
3 3 0 1 0 0 0 0 0 1 2
2 1 2 3 4 2 0 1 1 0 0
0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0 0
0 0 1 2 1 2 ? 0 0

Wiesnerella_denudata 2 3 0 0 1 3 0 1
0 5 1 0 2 3 4 2 1 0 1
2 0 ? 0 0 1 1 0 ? ? 3
0 1 1 0 0 0 3 0 0 1 1
0 0 0 0 1 1 0 4 0 2 0
3 2 0 2 0 0 0 3 2 2 0
2 6 3 0 1 0 1 1 0 1 1
4 2 1 2 3 4 2 0 0 0 0
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Oxymitra_incrassata 2 3 0 0 1 3 1 0 0
5 1 0 2 3 4 2 0 0 1 1
2 ? 0 0 1 1 5 ? ? 0 ?
? ? ? 0 0 5 0 0 0 ? ?
0 ? 0 1 1 0 3 1 1 0 1
1 0 2 0 0 0 0 2 1 0 1
5 3 0 1 1 0 0 0 0 ? 1
2 1 1 2 3 2 0 0 1 1 1
0 2 0 0 0 0 0 0 1 0 1
1 0 1 1 1 1 2 0 0 0 0
0 0 1 1 0 2 ? 0 0

Exormotheca_pustulosa 2 3 0 0 1 3 0 0
0 5 1 2 2 3 4 2 0 0 2
2 1 ? 3 0 1 1 ? ? ? 2
0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1
0 0 2 0 1 1 0 4 1 0 0
1 1 0 2 0 1 0 2 2 2 1
2 5 3 0 1 0 1 2 0 0 2
1 3 1 1 2 4 2 0 0 1 0
1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Monocarpus_sphaerocarpus 2 3 0 0 1 3 1 0
0 5 1 2 0 ? ? 1 3 5 0
0 ? ? 0 0 0 ? 0 ? ? 3

0 1 1 0 0 0 5 0 0 0 0
0 0 ? 0 1 1 0 1 1 0 0
0 1 0 2 0 0 0 1 2 0 0
2 3 ? ? ? ? 1 ? ? 0 0
0 0 0 0 0 0 2 0 ? 1 0
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0
0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Monosolenium_tenerum 2 3 0 0 1 3 0 0
0 5 1 2 2 3 4 2 0 0 1
1 0 ? 3 0 1 1 0 ? ? 3
0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1
0 0 1 0 1 1 0 3 0 2 0
0 0 0 2 0 0 0 3 0 0 0
2 3 3 0 1 0 1 1 0 0 2
1 2 1 1 2 2 2 0 0 0 0
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 ? 1 2 ? 1 0

Aitchisoniella_himalayensis 2 3 0 0 1 3 0 0
0 5 1 2 2 3 4 2 0 0 2
1 2 ? 3 0 0 1 0 ? ? 3
0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1
0 0 0 0 1 1 0 4 0 2 0
1 1 0 2 0 0 0 0 2 2 0
? ? 3 0 1 0 ? ? ? ? ?
? ? ? ? ? ? ? ? 0 1 0
1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0
1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0 0
0 0 0 1 ? ? 2 ? 1 0

Stephensoniella_brevipedunculata 2 3 0 0 1 3 0
? 0 5 1 2 2 3 4 2 0 0
2 1 0 ? 3 0 [01] 1 0 ? ?
3 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1
1 0 0 2 0 1 1 0 4 1 0
0 1 1 0 2 0 1 0 1 2 1
0 1 5 3 0 1 0 1 1 0 0
1 1 3 1 1 2 4 2 1 0 1
0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 1
0 1 1 0 1 1 1 1 2 ? 0
0 0 0 0 1 4 1 2 ? 1 0

Neohodgsonia_mirabilis			2	3	0	0	1	3	0	0
0	5	1	2	2	3	0	1	3	5	0
0	?	?	3	0	1	?	0	?	?	3
0	0	0	0	0	0	3	0	0	1	1
0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
0	1	2	2	0	0	0	2	2	3	0
2	6	3	4	1	0	2	2	3	2	?
0	1	?	0	1	1	2	0	0	?	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
1	1	0	1	1	1	1	2	?	0	0
0	0	0	1	4	1	2	?	1	0	