

## ESTUDIOS NUMERICOS EN CYCADALES

### I. CYCADALES ACTUALES: SISTEMATICA

POR BRUNO PETRIELLA<sup>1</sup> Y JORGE V. CRISCI<sup>1</sup>

#### SUMMARY

##### Numerical studies in Cycadales. I. Living Cycadales: Systematics.

The 10 genera of the living Cycadales have been used as OTUs in a numerical phenetic study. Fifty two states of characters were used. An eclectic approach was utilized in relation with the numerical technique, since 9 different ones were used. The results show a coincidence in the clustering of the OTUs and it is possible to conclude that phenetically: *Lepidozamia*, *Macrozamia* and *Encephalartos* constitute one group; *Microcycas*, *Ceratozamia* and *Zamia* a second one, but *Cycas*, *Stangeria*, *Dioon* and *Bowenia* are relative isolated among themselves and from the other groups.

#### 1. INTRODUCCION

El orden *Cycadales* (*Gymnospermae*, *Cycadopsida*) posee representantes que fueron importantes componentes de la paleoflora mesozoica, remontándose su biocrón al Paleozoico superior. Actualmente se trata de un grupo en regresión que cuenta con 10 géneros y alrededor de 150 especies que viven en los trópicos y subtropicos preferentemente del hemisferio sur.

Las Cycadales han sido objeto de numerosos estudios que versan sobre fósiles y/o actuales. Entre estas contribuciones, se destacan las de Florin (1933) y Harris (1961, 1964) que tratan fundamentalmente de fósiles y las de Miquel (1861), Worsdell (1896, 1898, 1900 a, 1900 b, 1901), Chamberlain (1919), Johnson (1959), Pant y Nautival (1963) y Greguss (1968) dedicadas a formas actuales.

La gran cantidad de datos acumulados a lo largo de casi un siglo y medio de trabajo por los investigadores citados más arriba y muchos más, posibilita la realización de estudios numéricos, ya sea para resolver problemas taxonómicos o para producir esquemas filogenéticos.

<sup>1</sup>División Paleobotánica y División Plantas Vasculares respectivamente, Museo de La Plata, La Plata, Argentina. Miembros de la Carrera del Investigador Científico, CONICET, Buenos Aires.

El hecho que hasta el momento no se hayan aplicado dichas técnicas, nos indujo a la iniciación de este proyecto, que permitirá a través de esta metodología, manejar el vasto cúmulo de información a que aludimos en el párrafo anterior.

El proyecto versará en una primera etapa sobre las Cycadales actuales y sobre las fósiles en una segunda, culminará con la reunión de datos de ambos sectores. En todos los casos se trabajará a nivel genérico, sin considerar las otras categorías taxonómicas.

En esta primera contribución se trata la Sistemática de las *Cycadales* actuales, con miras a obtener un ordenamiento de los géneros puramente fenético<sup>2</sup>.

## 1.2 HISTORIA TAXONÓMICA

Existen numerosos sistemas para agrupar a los géneros de Cycadales (Schuster 1932), orden éste que ha sido aceptado universalmente. Con pocas excepciones todos consideran que está integrado solamente por la familia *Cycadaceae*, que cada autor divide en categorías infrafamiliares cuyo número y rango es variable; existe sin embargo una tendencia generalizada, que consiste en ubicar a *Cycas* y *Stangeria* en taxa supragenéricos independientes entre sí y de los demás géneros. Pocos autores aceptan más de una familia.

Los sistemas unifamiliares son los de Reichenbach (1828), Miquel (1861), A. de Candolle (1868), Bentham (1880), Eichler (1887), Hutchinson (1924), Pilger (1926) y Schuster (1932). Los autores que reconocen más de una familia son tres: Reichenbach (1837), Wettstein (1923) y Johnson (1959). Los dos primeros dividen al Orden en *Cycadaceae* y *Zamiaceae*, a las que Johnson (*l.c.*) agrega las *Stangeriaceae*.

## 1.5. SINOPSIS DE LOS GÉNEROS

### CYCAS Linnaeus

*Spec. pl.* (1753): 1188

Aproximadamente 20 especies en Madagascar, India, S. E. de Asia, Japón, Australia e islas del Pacífico. Especie tipo: *Cycas circinalis* L.

<sup>2</sup> La palabra fenético es para algunos sinónimo de morfológico, pero en este trabajo "diferencias fenéticas" es usado en el sentido de Sneath y Sokal (1973), que significa cualquier carácter taxonómico, incluyendo los morfológicos, anatómicos, fisiológicos, etológicos, ecológicos, citológicos, etc.

**STANGERIA** Th. Moore

*Natal Ferns* in Hook, f. *Journ. Bot.* V. (1853): 228

Una sola especie endémica del S. E. de Africa. Especie tipo: *Stangeria eriopus* (Kunze) Nash. Basónimo: *Lomaria eriopus* Kunze.

**LEPIDOZAMIA** Regel

*Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.* (1857) n° 1: 182

Dos especies endémicas del E. de Australia. Especie tipo: *Lepidozamia peroffskeyana* Regel.

**MACROZAMIA** Miquel

*Monogr. Cycad.* (1842): 35

Cuenta con 14 especies exclusivamente australianas (12 en el E., 1 en la región central y otra en el S.O.). Especie tipo: *Macrozamia riedlei* (Fischer ex Gaudich.) C. A. Gardner. Basónimo: *Cycas riedlei* Fischer ex Gaudich.

**ENCEPHALARTOS** Lehmann

*Nov. et min. cognit. stirp. pugill.* VI. (1834)

Casi 40 especies de Africa central y austral. Especie lectotípica: *Encephalartos cycadifolius* (Jacq.) Lehmann. Basónimo: *Zamia cycadifolia* Jacq.

**DIOON** Lindley

*Bot. Reg.* (1843): 59

Tres especies endémicas de América Central y S. de México. Especie tipo: *Dioon edule* Lindl.

**MICROCYCÁS** (Miquel), A. de Candolle

*Prodr. Syst. Nat.* XVI. 2. (1868): 538

Género monotípico, endémico de Cuba. Especie tipo: *Microcycas calocoma* A. DC.

<sup>1</sup> Se designa en esta entrega por cuanto aún en recientes monografías sobre el género (Melville 1957, Dyer 1965) no se ha seleccionado ninguna.

**CERATZAMIA** Brongniart

*Ann. Sc. nat.* 3. ser. V (1846) 7 t. 1

Cuenta con 4 especies del S. de México y N. de América Central. Especie tipo: *Ceratozamia mexicana* Brogn.

**ZAMIA** Linnaeus

*Spec. pl.* (1753): 1659

Aproximadamente 30-40 especies neotropicales desde Florida hasta Bolivia. Especie lectotípica: *Zamia floridana* L. (Hutchinson 1924).

**BOWENIA** Hook. ex Hook. f.

*Bot. Mag.* 89 (1863)

Dos especies endémicas del N. E. de Australia. Especie tipo: *Bowenia spectabilis* Hook. ex Hook. f.

## 2. METODOLOGIA

Se realizó un exhaustivo análisis de la literatura, sobre la morfología, fitogeografía e historia taxonómica del grupo.

Los 10 géneros vivientes actualmente aceptados, fueron considerados las unidades básicas, poseedoras de un conjunto de caracteres. En realidad cada género incluye una o más especies y cada especie está compuesta por numerosas poblaciones, pero en nuestro caso, todos los taxa infra-genéricos contribuyen independientemente a ese conjunto de caracteres. Los límites de nuestras unidades son los límites genéricos y consideramos que cada una de esas unidades son potencialmente capaces, de producir cualquiera de los caracteres que sus componentes (especies) poseen.

Esta metodología ha sido utilizada por Crisci (1974) en un estudio sobre géneros de *Compositae*; el concepto genérico y las bases teóricas de ese trabajo son aquí utilizados.

El trabajo de computación fue realizado en una IBM 360/50 del CESPI (Centro de Estudios Superiores de Procesamiento de la Información) de la Universidad Nacional de La Plata. Los programas utilizados son los del NT-SYS, "System of Multivariate Computer Programs" diseñado por F. S. Rohlf, J. L. P. Kishpaug y D. Kirk.

## 2.1 TÉCNICAS NUMÉRICAS

Se aceptaron 10 OTUs<sup>1</sup>; "Operational Taxonomic Units (fide Sneath y Sokal, 1973), que son los 10 géneros vivientes de Cycadales.

### 2.1.1 ACUMULACIÓN DE DATOS

Se utilizaron 26 caracteres, todos ellos cualitativos o transformados en tales y divididos en sus posibles estados (p. ej., carácter: venación de la pinna; estados: uninervada, paralelinervada, retinervada). Cada uno de estos estados fue señalado como presente (1) o ausente (0).

Hemos procesado un total de 52 estados de caracteres de acuerdo al listado que se da en 2.1.2. Algunos de ellos son suficientemente precisos como para dar aquí una definición: en otros casos preferimos especificar cual es su significado, de acuerdo a nuestro criterio o al de otros autores y que hemos adoptado para este proyecto. El número ordinal que precede a cada estado en el listado es el que corresponde a la matriz básica de datos (cuadro 1).

### 2.1.2 CARACTERES UTILIZADOS

*Distribución geográfica:* hemos adoptado el esquema correspondiente al capítulo "Reinos y regiones florales de la Tierra" del Syllabus der Pflanzenfamilien (Engler 1964).

1. Presencia en Región Neotropical.
2. Presencia en Región Paleotropical.
3. Presencia en Región Capense.
4. Presencia en Región Australiana.

*Forma vegetativa:* las Cycadales presentan un tronco generalmente simple, rara vez ramificado, columnar o globoso. Su longitud oscila entre pocas decenas de centímetros y 15-20 metros; todas las magnitudes intermedias están presentes, por ello definimos convencionalmente como:

5. Tronco aéreo a los que superan los 50 cm de altura.
6. Tronco subterráneo al que no alcanza a 50 cm de altura.

*Fronde:* de acuerdo con Johnson (1959) utilizamos este término en vez de hoja por ser los trofófilos comparables a las frondes de helechos.

<sup>1</sup>Dada la gran divulgación de la abreviatura inglesa, pensamos que su traducción podría causar confusión; por lo cual mantenemos la grafía original.

CUADRO 1. — Matriz básica de datos (MBD)  
(filas: 10 OTUs; columnas: 52 estados de los caracteres)

OTUs	Estados de caracteres																										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
01. <i>Cycas</i> .....	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
02. <i>Stangeria</i> ....	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
03. <i>Lepidozamia</i> ..	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0
04. <i>Macrozamia</i> ..	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
05. <i>Encephalartos</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0
06. <i>Dioon</i> .....	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
07. <i>Microcycas</i> ...	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
08. <i>Ceratozamia</i> ..	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
09. <i>Zamia</i> .....	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0
10. <i>Bowenia</i> .....	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0

OTUs	Estados de caracteres																													
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52				
01. <i>Cycas</i> .....	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0			
02. <i>Stangeria</i> ....	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0			
03. <i>Lepidozamia</i> ..	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0			
04. <i>Macrozamia</i> ..	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0			
05. <i>Encephalartos</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0			
06. <i>Dioon</i> .....	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0			
07. <i>Microcycas</i> ...	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1			
08. <i>Ceratozamia</i> ..	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1			
09. <i>Zamia</i> .....	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0			
10. <i>Bowenia</i> .....	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0			

7. Presencia de frondes monopinadas.
8. Presencia de frondes bipinadas.
9. pinnas uninervadas.
10. pinnas retinervadas.
11. pinnas paralelinervadas.
12. pinna linear: cuando la relación largo/ancho es de 10 (o más) a 1.
13. pinna ensanchada: cuando la relación largo/ancho es 2 ó 3 a 1.
14. pinna delgada: es aquella cuyo espesor es similar al del papel común.
15. pinna gruesa: aquella cuyo espesor es mayor (3 ó 4 veces) que el del papel común.
16. traza foliar unifasciculada.
17. traza foliar plurifasciculada.

*Arco foliar*: término introducido por Matte (1904) para denominar a la figura que resulta de unir por medio de una línea ideal a los haces vasculares que entran en el raquis. Matte (*l.c.*) ha definido 4 tipos de arco foliar en las Cycadales.

18. arco foliar simple: semejante a una letra omega mayúscula.
19. arco foliar complejo: es también semejante a una omega mayúscula, pero difiere porque presenta además, una o más líneas paralelas a los brazos de la omega.
20. arco foliar de herraduras opuestas; constituido por dos haces vasculares con forma de herradura opuestos por su lado cóncavo.
21. arco foliar en círculos concéntricos.
22. células epidérmicas con paredes rectas.
23. células epidérmicas con paredes sinuosas.
24. epidermis con células diferenciadas: se refiere a la presencia de dos tipos de células, uno con paredes anticlinales delgadas y otro con paredes anticlinales gruesas.
25. células epidérmicas punteadas: alude a la presencia, sobre las paredes celulares, de grandes punteaduras simples.
26. crestas y surcos de cutina: se trata de finas estriaciones aproximadamente paralelas que se presentan sobre la cutícula.
27. distribución de estomas tipo *Cycas*: cuando los estomas se hallan uniformemente distribuidos sobre la pinna y normalmente no se los encuentra sobre la vena media. El eje de los estomas no tiene una orientación definida (Pant y Nautiyal 1963).
28. distribución de estomas tipo *Stangeria*: cuando existen bandas estomatíferas debajo o a los lados de la vena media y en las areolas. El eje de los estomas tiende a orientarse longitudinalmente.
29. distribución de estomas tipo *Encephalartos*; los estomas se disponen en bandas estomatíferas en las áreas no cubiertas por las venas; como este tipo se encuentra siempre en pinnas paralelinervadas existe una alternancia de bandas estomatíferas y no estomatíferas. El eje

- de los estomas se orienta longitudinalmente y sólo ocasionalmente se encuentran estomas con orientación transversa u oblicua. (Pant y Nautiyal 1963).
30. distribución de estomas tipo Ceratozamia: los estomas se disponen en bandas estomatíferas mal definidas, frecuentemente interrumpidas y a veces se encuentran delgadas bandas debajo de las venas. La orientación de los estomas es similar al tipo Encephalartos. (Pant y Nautiyal 1963).
  31. presencia de células pétreas en la médula.
  32. presencia de células de transfusión: se encuentran frecuentemente en la médula, son de tamaño y forma variable que siempre poseen punteado escalariforme o areolado. Son totalmente diferentes a las células petreas. (Greguss 1968).
  33. haces conductores medulares libres.
  34. haces conductores medulares anastomosados.
  35. anillo vascular monoxílico: cilindro vascular constituido por una sola capa de xilema-floema.
  36. anillo vascular polixílico: cilindro vascular constituido por dos o más capas sucesivas de xilema-floema separadas entre sí por una delgada capa de parénquima.
  37. campos de cruzamiento.
  38. traqueidas escalariformes.
  39. traqueidas alternas.
  40. traqueidas perforadas: traqueida que posee una perforación simple o escalariforme (Greguss 1968).
  41. megasporofilo folioso.
  42. megasporofilo estrobilar.
  42. megasporofilo uniovulado.
  44. megasporofilo biovulado (o n-ovulado).
  45. prefloración valvada.
  46. prefloración imbricada.
  47. epidermis de los esporangios estomatífera.
  48. epidermis de los esporangios tomentosa.
  49. número cromosómico  $x = 8$ .
  50. número cromosómico  $x = 9$ .
  51. número cromosómico  $x = 11$  (12 ?).
  52. número cromosómico  $x = 13$ .

### 2.1.3 PROCESAMIENTO DE LOS DATOS

La matriz másica de datos (cuadro 1) fue confeccionada con los 10 OTUs por los 52 estados de los caracteres. Dada esta matriz se la analizó por 9 métodos de taxonomía numérica. El objeto de utilizar más de un método, es el de minimizar los defectos de las técnicas. Los di-

CUADRO 2. — Matriz de distancias entre los OTUs obtenida usando el coeficiente Jaccard

OTUs	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
01. <i>Cycas</i> . . . . .	1.000									
02. <i>Stangeria</i> . . . .	0.111	1.000								
03. <i>Lepidozamia</i> . . .	0.344	0.206	1.000							
04. <i>Macrozamia</i> . . .	0.324	0.265	0.769	1.000						
05. <i>Encephalartos</i> . .	0.306	0.324	0.655	0.667	1.000					
06. <i>Dioon</i> . . . . .	0.323	0.258	0.448	0.375	0.533	1.000				
07. <i>Microcycas</i> . . . .	0.176	0.267	0.464	0.387	0.452	0.500	1.000			
08. <i>Ceratozamia</i> . . .	0.235	0.290	0.483	0.452	0.469	0.519	0.739	1.000		
09. <i>Zamia</i> . . . . .	0.128	0.400	0.364	0.469	0.485	0.433	0.615	0.630	1.000	
10. <i>Bowenia</i> . . . . .	0.139	0.345	0.355	0.375	0.394	0.379	0.345	0.464	0.536	1.000

CUADRO 3. — Matriz de distancias entre los OTUs obtenida usando el simple matching coefficient

OTUs	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
01. <i>Cycas</i> . . . . .	1.000									
02. <i>Stangeria</i> . . . .	0.385	1.000								
03. <i>Lepidozamia</i> . . .	0.596	0.481	1.000							
04. <i>Macrozamia</i> . . .	0.558	0.519	0.885	1.000						
05. <i>Encephalartos</i> . .	0.519	0.558	0.808	0.808	1.000					
06. <i>Dioon</i> . . . . .	0.596	0.558	0.692	0.615	0.731	1.000				
07. <i>Microcycas</i> . . . .	0.462	0.577	0.712	0.635	0.673	0.750	1.000			
08. <i>Ceratozamia</i> . . .	0.500	0.577	0.712	0.673	0.673	0.750	0.885	1.000		
09. <i>Zamia</i> . . . . .	0.346	0.654	0.596	0.673	0.673	0.673	0.808	0.808	1.000	
10. <i>Bowenia</i> . . . . .	0.404	0.635	0.615	0.615	0.615	0.654	0.635	0.712	0.750	1.000

CUADRO 4. — Matriz de distancias entre los OTUs obtenida usando el coeficiente Rogers-Tanimoto

OTUs	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10
01. <i>Cycas</i> . . . . .	1.000									
02. <i>Stangeria</i> . . . .	0.238	1.000								
03. <i>Lepidozamia</i> . . .	0.425	0.316	1.000							
04. <i>Macrozamia</i> . . .	0.387	0.351	0.793	1.000						
05. <i>Encephalartos</i> . .	0.351	0.387	0.677	0.677	1.000					
06. <i>Dioon</i> . . . . .	0.425	0.387	0.529	0.444	0.576	1.000				
07. <i>Microcycas</i> . . . .	0.300	0.405	0.552	0.465	0.507	0.600	1.000			
08. <i>Ceratozamia</i> . . .	0.333	0.405	0.552	0.507	0.507	0.600	0.793	1.000		
09. <i>Zamia</i> . . . . .	0.209	0.486	0.425	0.507	0.507	0.507	0.677	0.677	1.000	
10. <i>Bowenia</i> . . . . .	0.253	0.465	0.444	0.444	0.444	0.486	0.465	0.552	0.600	1.000

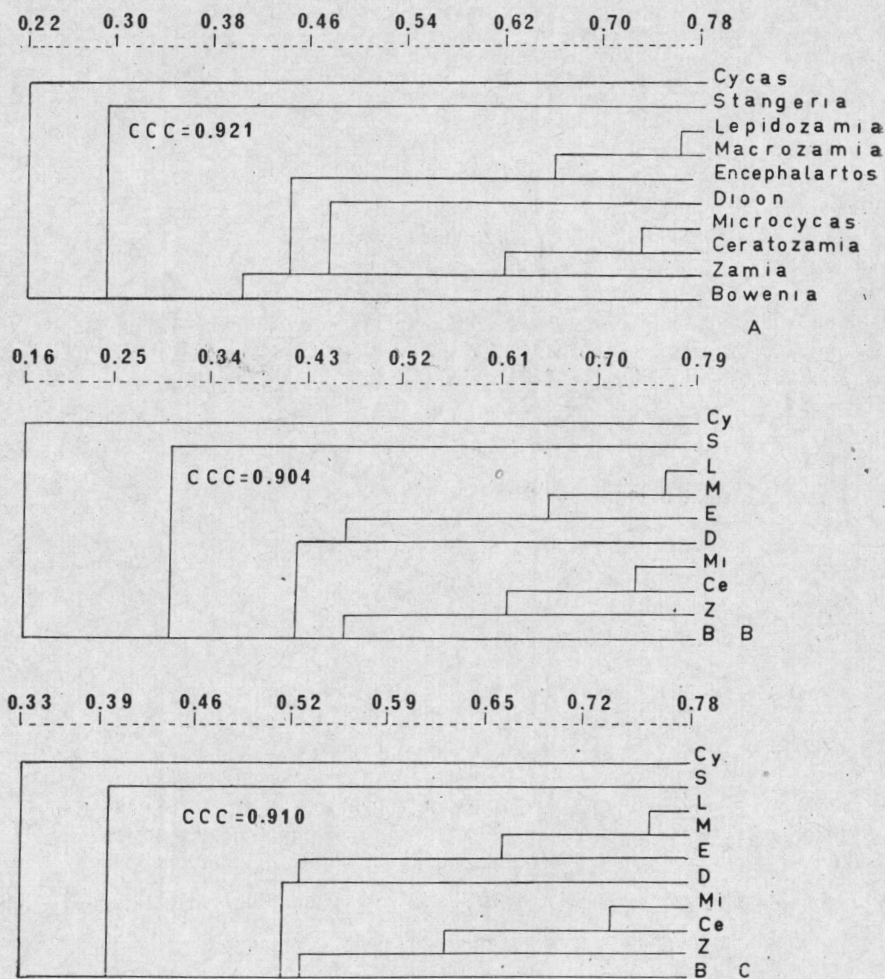


Fig. 1. — A, fenograma obtenido: cuadro 2 × UPGMA; B, fenograma obtenido: cuadro 2 × WPGMA; C, fenograma obtenido: cuadro 2 × SINGLE. Abreviaturas: CCC = coeficiente de correlación cofenética.

ferentes esquemas producidos pueden ser comparados a la búsqueda de coincidencias. Dichas coincidencias valorizan las conclusiones dado que son relativamente independientes de los métodos usados.

Como en todo estudio de taxonomía numérica cada método incluye las siguientes etapas:

A. Obtención de un coeficiente de similitud (“distancia”, “distancia taxonómica”) entre cada par posible de los 10 OTUs. Este paso se realiza basándose en la matriz básica de datos.

B. Agrupamiento (“clustering”) de los 10 OTUs en un gráfico bi-dimensional sobre la base de los coeficientes de similitud obtenidos en A.

C. Medida de la distorsión producida en la representación gráfica de la etapa B en relación con los coeficientes de similitud obtenidos en A.

*Método 1.* El coeficiente de similitud utilizado en este caso es el de Jaccard (Sneath 1957).

Donde:

- a) estado del carácter presente en ambos OTUs comparados.
- b) estado del carácter presente en el primer OTU pero no en el segundo.
- c) estado del carácter presente en el segundo OTU pero no en el primero.
- d) estado del carácter ausente en ambos OTUs.

El coeficiente de Jaccard es: 
$$S_j = \frac{a}{a + b + c}$$

Como se puede apreciar no considera la ausencia de un estado de un carácter en ambos OTUs como una medida de similitud. Este coeficiente varía entre 0 y 1, siendo 1 el máximo de similitud (consigo mismo).

La matriz resultante OTU  $\times$  OTU (matriz de distancias, cuadro 2) que da la distancia entre todos los OTUs sirvió como base (“input”) al algoritmo de agrupamiento desarrollado por Sokal y Michener (1958) y denominado UPGMA (“unweighted pair-group method using arithmetic averages”). Descripciones detalladas de este método han sido dadas por Sneath y Sokal (1973: 230). El resultado es un fenograma (fig. 1 A).

Posteriormente y con la intención de medir el grado de distorsión entre el fenograma producido y la matriz de distancias original, se construye una nueva matriz de distancias a partir del fenograma y luego se aplica un coeficiente de correlación del momento-producto entre la matriz original y la producida por el fenograma.

Este coeficiente ha sido desarrollado por Sokal y Rohlf (1962) y se denomina coeficiente de correlación cofenética (“cophenetic correlations coefficient”) cuyo valor oscila entre  $-1$  y  $+1$ , pero los valores superiores a 0.8 son indicadores de escasa distorsión entre ambas matrices.

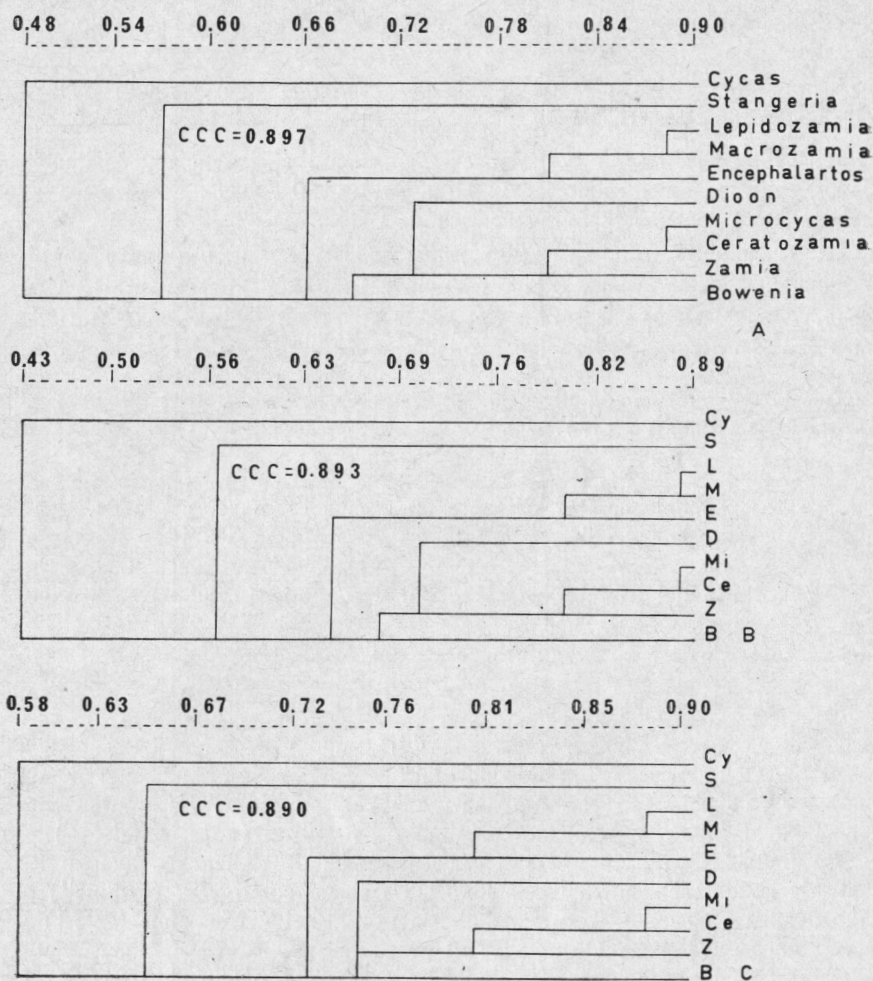


Fig. 2. — A, fenograma obtenido: cuadro 3  $\times$  UPGMA; B, fenograma obtenido: cuadro 3  $\times$  WPGMA; C, fenograma obtenido: cuadro 3  $\times$  SINGLE. Abreviaturas: CCC = coeficiente de correlación cofenética.

Rohlf (1970) ha sometido al coeficiente de correlación cofenética (CCC) a un intensivo análisis.

*Método 2.* La matriz de distancia (cuadro 2) del método 1 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento denominado WPGMA ("weighted pair-group method using arithmetic averages"). Descripciones minuciosas de este método han sido proporcionadas por Sneath y Sokal (1973: 234). Al fenograma resultante se le aplicó el coeficiente de correlación cofenético (fig. 1 B).

*Método 3.* La matriz de distancia (cuadro 2) del método 1 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento denominado "SINGLE" ("single linkage clustering") que fue introducido en taxonomía por Florek *et al.* (1951 *a* y *b*) y Sneath (1957 *b*). El fenograma resultante (fig. 1 C) fue sometido al coeficiente de correlación cofenética.

*Método 4.* El coeficiente de similitud usado en este caso es el "simple matching coefficient"; cuya fórmula es:  $S^{sm} = \frac{a + d}{a + b + c + d}$

Como podrá observarse tiene en cuenta la ausencia en ambos OTUs de un estado un carácter como medida de similitud. Este coeficiente fue introducido en taxonomía por Sokal y Michener (1958); varía entre 0 y 1, siendo 1 el valor máximo de similitud.

La matriz resultante OTU  $\times$  OTU (matriz de distancias, cuadro 3) sirvió como base al algoritmo de agrupamiento "UPGMA" y el fenograma resultante (fig. 2 A) fue sometido al coeficiente de correlación cofenética.

*Método 5.* La matriz de distancia (cuadro 3) del método 4 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento "WPGMA" y el fenograma resultante (fig. 2 B) fue sometido al coeficiente de correlación cofenética.

*Método 6.* La matriz de distancia (cuadro 3) del método 4 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento "SINGLE" y el fenograma resultante (fig. 2 C) fue sometido al coeficiente de correlación cofenética.

*Método 7.* El coeficiente de similitud utilizado en este caso es el de Rogers y Tanimoto definido por Rogers y Tanimoto (1960) como:

$$S_{rt} = \frac{(a + d)}{(a + 2b + 2c + d)}$$

Varía entre 0 y 1, siendo 1 el mayor valor de similitud.

La matriz resultante OTU  $\times$  OTU (matriz de distancia, cuadro 4) sirvió como base al algoritmo de agrupamiento "UPGMA" y el fenograma resultante (fig. 3 A) fue sometido al coeficiente de correlación cofenética.

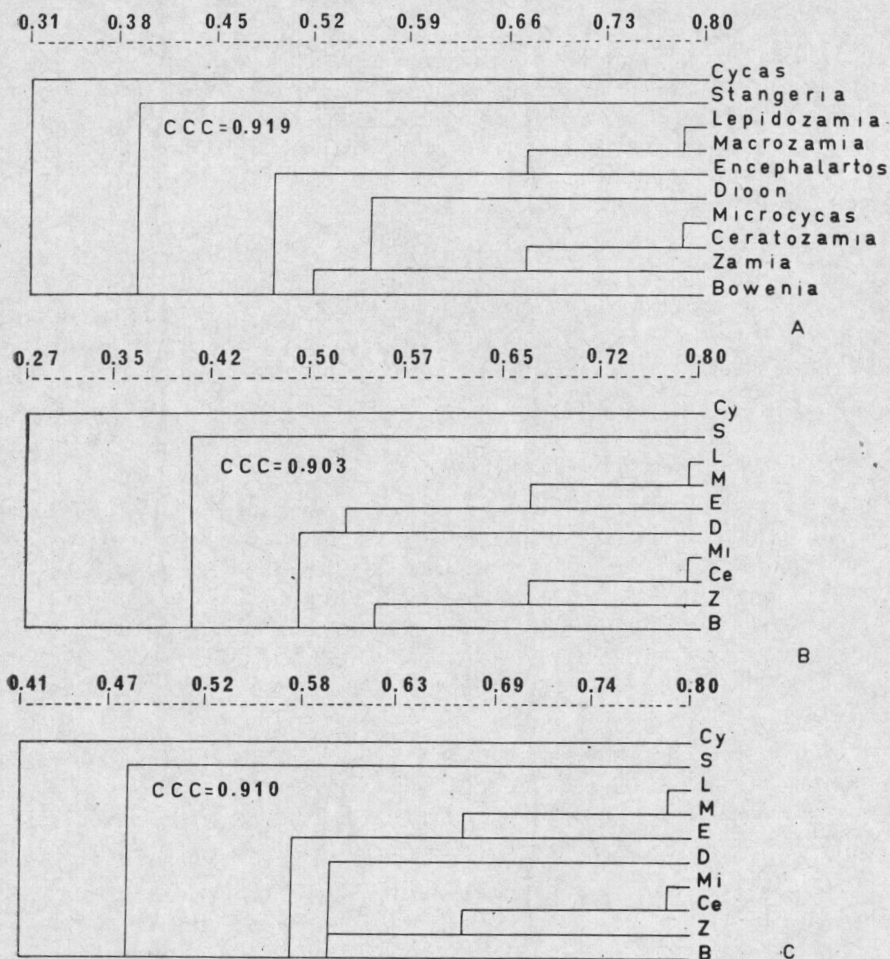


Fig. 3. — A, fenograma obtenido: cuadro 4 × UPGMA; B, fenograma obtenido: cuadro 4 × WPGMA; C, fenograma obtenido: cuadro 4 × SINGLE. Abreviaturas: CCC = coeficiente de correlación cofenética.

*Método 8.* La matriz de distancia (cuadro 4) del método 7 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento "WPGMA" y el fenograma resultante (fig. 3 B) sometido al coeficiente de correlación co-fenética.

*Método 9.* La matriz de distancia (cuadro 4) del método 7 fue utilizada como base al algoritmo de agrupamiento "SINGLE" y el fenograma resultante (fig. 3 C) sometido al coeficiente de correlación co-fenética.

### 3. RESULTADOS

La aplicación de las técnicas numéricas permite apreciar resultados, que deben ser tomados como representaciones de una estructura taxonómica puramente fenética, sin ninguna connotación filogenética.

Los diferentes métodos utilizados presentan una notoria coincidencia en el ordenamiento de los 10 OTUs como puede apreciarse en los cuadros y figuras complementarios al texto.

### 4. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en base puramente fenética permiten establecer las siguientes aseveraciones:

1. Los 10 géneros de Cycadales constituyen dos grupos de tres géneros cada uno, mientras que otros cuatro géneros permanecen relativamente aislados.
2. Uno de los grupos (A) está integrado por *Lepidozamia*, *Macrozamia* y *Encephalartos*. Los dos primeros son muy parecidos entre sí. *Encephalartos* que difiere ligeramente de ambos es más parecido a *Macrozamia*.
3. El otro grupo (B) lo constituyen *Microcycas*, *Ceratozamia* y *Zamia*. Todos son bastante similares, aunque los dos primeros, presentan entre sí una similitud un poco mayor.
4. *Cycas*, *Stangeria*, *Dioon* y *Bowenia* son los géneros relativamente aislados.

El que menos similitud ofrece con todos los demás es *Cycas*, que muestra un remoto parecido a *Lepidozamia*.

*Stangeria* posee después de *Cycas* el menor porcentaje de similitud con los demás, aunque se acerca un poco a *Zamia*.

*Dioon* tiene un grado de similitud más o menos equivalente con los grupos A y B, aunque manifiesta escasa tendencia a parecerse más al B.

*Bowenia*, aunque también aislado, lo está en menor grado que los casos precedentes y también ofrece cierta semejanza al grupo B.

5. Este esquema coincide en sus lineamientos generales con el presentado por Johnson (1959). Diefiere del mismo por cuanto indica que habría que separar a *Bowenia* en un taxón supragenérico independiente (p. ej. subtribu).

## 5. AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestra gratitud al Sr. Guido Glizer, Encargado de Sistemas Operativos del CESPI, por su invaluable asesoramiento y ayuda. También agradecemos la colaboración prestada por el Sr. Roberto M. Escudier de la División Paleobotánica por el mecanografiado del manuscrito.

## 6. BIBLIOGRAFIA

- BENTHAM, G. y J. D. HOOKER, 1880. *Genera plantarum*; 8: 443-447. Londres.
- CRISCI, J. V., 1974. A numerical taxonomic study of the subtribe *Nassauviinae* (Compositae-Mutisiae). *Jour. Arnold Arbor.* 55 (4): 568-610.
- CHAMBERLAIN, CH. J., 1919. *The living Cycads*. Univ. Chicago Press. 177 pp.
- DE CANDOLLE, A., 1868. Cycadaceae en: *Prodromus sistematice naturalis regni vegetabili* 16 (2): 522-548. Masson, Paris.
- DYER, R. A., 1965. *The Cycads of Southern Africa*. *Bothalia* 8 (4): 405-515, 95 figs.
- EICHLER, A., 1887. Cycadaceae en: Engler y Prantl, *Natürlichen Pflanzenfamilien* II (1): 6-23.
- ENGLER, A., 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien*, vol. II. Angiospermae Gebrüder Bertraeger, Berlin. 666 pp.
- FLOREK, K.; J. LUKASZEWICZ; J. PERKAL; H. STEINHAUS y S. ZUBRZYCKY, 1951 a. Sur la liason et la division des points d'un ensemble fini. *Colloquium Math.* 2: 282-285.
- 1951 b. *Taksonomia Wroclawska*. *Przegl. Antropol.* 17: 193-211.
- FLORIN, R., 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums. *Kung. Sv. Vet. Hand.* 3 ser. 12 (5): 1-134, 16 ls.
- GREGUSS, P., 1968. Xylotomy of the living Cycads, with a description of their leaves and epidermis. *Akadémiai Kiadó, Budapest.* 255 pp. 185 ls.
- HARRIS, T. M., 1961. The fossil Cycads. *Paleontology* 4 (3): 313-323.
- 1964. *The Yorkshire Jurassic Flora*. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperms. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)* 191 pp., 67 figs.
- HUTCHINSON, J., 1924. Contributions towards a phylogenetic classification of flowering plants. III. The genera of Gymnosperms. *Kew Bull.* 1924: 49-66.
- JOHNSON, L. A. S., 1959. The families of Cycads and the Zamiaceae of Australia. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales* 84: 64-117.
- LEHMANN, J. G. C., 1834. *Novarum et minus cognitarum stirpium, pugillus VI*. Meissner, Hamburgo.
- MATTE, H., 1904. Recherches sur l'appareil libero-ligneux des Cycadaceae. *Mem. Soc. Linn. Normandie* 2da. ser. 6: 1-233, 16 ls.
- MELVILLE, R., 1957. *Encephalartos* in Central Africa. *Kew Bull.* 2: 237-257.
- MIQUEL, F. A. W., 1861. *Prodromus systematis cycadearum*. Van der Post, Utrecht.

- PANT, D. D. y NAUTIYAL, D. D., 1963. Cuticle and epidermis of recent Cycadales. Leaves, sporangia and seeds. *Senck. biol.* 44 (4): 257-336, 11 ls., 33 figs.
- PILGER, R., 1926. Cycadaceae en A. Engler, *Natürlichen Pflanzenfamilien*. II. (13) 44-82. Engelmann, Leipzig.
- REICHENBACH, H. G. L., 1837. *Handbuch der natürlichen pflanzensystems*. Arnold, Desden.
- ROGERS, D. J. y T. T. TANIMOTO, 1960. A computer program for classifying plants. *Science* 132: 1115-1118.
- ROHLF, F. J., 1970. Adaptative hierachical clustering schemes. *Systematic. Zool.*, 19: 58-82.
- SCHUSTER, J., 1932. Cycadaceae en A. Engler y L. Diels, *Das Pflanzenreich* IV. 1 (ed. 1956). Leipzig.
- SNEAT, P. H. A., 1957 *a*. Some thoughts on bacterial classification. *J. Gen. Microbiol.* 17: 184-200.
- 1957 *b*. The application of computers to taxonomy. *J. Gen. Microbiol.*, 17: 201-226.
- SNEATH, P. H. A. y R. R. SOKAL, 1973. *Numerical taxonomy; the principles and practice of numerical classification*. Freeman & Co., San Francisco. 573 pp.
- SOKAL, R. R. y C. D. MICHENER, 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sc. Bull.* 38: 1409-1438.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF, 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon.* 11: 33-40.
- WETTSTEIN, R. VON, 1923. *Handbuch der Systematischen Botanik*, 3 Aufl. 1 Deuticke, Leipzig.
- WORSDELL, W. C., 1896. The anatomy of the stem of *Macrozamia* compared with that of other genera of Cycadeae. *Ann. Bot.* 10 (40).
- 1898. The comparative anatomy of certain genera of the Cycadaceae. *Jour. Linn. Soc. London (Bot.)*, 33: 437-457.
- 1900 *a*. The comparative anatomy of certain species of *Encephalartos* Lehm. *Trans. Linn. Soc. London.* 5: 445-459.
- 1900 *b*. The anatomical structure of *Bowenia spectabilis*. *Ann. Bot.*, 14: 159-160.
- 1901. Contribution to the comparative anatomy of the Cycadaceae. *Trans. Linn. Soc. London* 2 (6): 109-121.