

ANÁLISIS FENÉTICO DE LOS TOMILLOS (GÉNERO *THYMUS* L., LABIATAE) DEL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL

Luis Ángel INDA¹

RESUMEN.— En este artículo se estudian 39 taxones pertenecientes al género *Thymus* del Mediterráneo occidental, que han sido analizados fenéticamente a través de 20 caracteres (diez vegetativos, siete florales, dos polínicos y uno cariológico). El propósito de este estudio ha sido investigar la relación fenotípica entre las especies del género de acuerdo con sus caracteres cualitativos. Los datos se estudiaron con un análisis de agrupamiento (UPGMA y NJ). Los caracteres morfológicos estudiados separan claramente el género en dos grandes grupos: uno está formado por las secciones *Hyphodromi* (que incluye la sección *Micantes*) y *Serpyllum*, y el otro, por *Thymus* y *Pseudothymbra*. La sección *Mastichina* se encuentra más cercana a este segundo grupo. Los caracteres morfológicos estudiados, así como las técnicas empleadas, permiten agrupar las especies en secciones y establecer relaciones taxonómicas, aunque con algunas salvedades que se comentan.

ABSTRACT.— In the present work, the morphological relationships among 39 Western Mediterranean taxa belonging to genus *Thymus* were studied. To do so, we considered 20 qualitative characters (ten vegetative, seven floral, two pollinic and one karyological characters) that were analysed phenetically. All generated data were analysed using cluster analysis (UPGMA and NJ). The morphological characters included in the survey clearly separated the studied specimens into two groups: the first one comprises sections *Hyphodromi* (including section *Micantes*) and *Serpyllum*, whereas the other group

¹ Departamento de Ciencias Agrarias y del Medio Natural (Botánica). Escuela Politécnica Superior de Huesca. Universidad de Zaragoza. Carretera de Cuarte, s/n. E-22007 HUESCA. lainda@unizar.es

includes sections *Thymus* and *Pseudothymbra*. Moreover, section *Mastichina* appears to be closer to the latter group. The morphological characters analysed, as well as the employed techniques, allowed us to group species into sections and establish taxonomic relationships, although this approach presents some problems that will be discussed.

KEY WORDS.— Thyme, *Thymus*, Labiatae, classification, phenetic analysis, Western Mediterranean.

INTRODUCCIÓN

Las plantas del género *Thymus* L. (Labiatae) son leñosas, al menos en la base. Los tallos, de sección cuadrangular o redondeada, generalmente pelosos. Las brácteas a veces son similares a las hojas caulinares y en otros casos diferentes, más anchas y coloreadas. Las flores, en general pediceladas, hermafroditas o femeninas (ginodioecia), aparecen dispuestas en verticilastros más o menos densos. El cáliz es bilabiado: el labio superior posee tres dientes triangulares más o menos agudos y el inferior está compuesto por dos dientes alesnados y ciliados. La corola, bilabiada, de acampanada a tubular, a menudo con pelos y glándulas en su superficie. Los estambres (cuatro) aparecen generalmente exertos en la antesis. El estigma es bífido y exerto (MORALES, 1986; MORALES, 2009).

Los tomillos (*Thymus*) constituyen un género ampliamente distribuido por toda Eurasia, Groenlandia y el norte de África. La mayoría de las especies que forman las ocho secciones en las que se ha dividido el género son circummediterráneas, con dos centros de diversificación importantes: la península ibérica y el noroeste de África (en el Mediterráneo occidental) y la península balcánica y Turquía (en el Mediterráneo oriental). El número de especies que habitan en el área mediterránea varía según los autores y se sitúa cerca de 100 según BOLÒS y VIGO (1996), mientras que todo el género estaría compuesto por unas 220 especies (MORALES, 2009).

JALAS (1971, 1972) dividió el género *Thymus* L. en ocho secciones: *Micantes*, *Mastichina*, *Piperella*, *Teucroides*, *Pseudothymbra*, *Thymus*, *Hyphodromi* y *Serpyllum*. División que MORALES (1986) respeta en su monografía sobre los géneros *Thymus* (excluida la sección *Serpyllum*) y *Thymbra* en la península ibérica. Esta clasificación con las especies estudiadas se muestra en la tabla 1.

Tabla 1. Especies incluidas en este estudio. Clasificación sistemática basada en JALAS (1971) y MORALES (1986, 1997).

Sect. 1. <i>Mastichina</i> (Mill.) Benth.	<i>Thymus mastichina mastichina</i> (L.) L. <i>Thymus mastichina donyanae</i> Morales <i>Thymus albicans</i> Hoffmanns. & Link
Sect. 2. <i>Micantes</i> Velen.	<i>Thymus caespititius</i> Brot.
Sect. 3. <i>Piperella</i> Willk.	<i>Thymus piperella</i> L.
Sect. 5. <i>Pseudothymbra</i> Benth. Subsect. a. <i>Pseudothymbra</i> (Benth.) Morales	<i>Thymus lotocephalus</i> López & Morales <i>Thymus longiflorus</i> Boiss. <i>Thymus membranaceus</i> Boiss. <i>Thymus moroderi</i> Pau ex Mart. <i>Thymus villosus villosus</i> L. <i>Thymus villosus lusitanicus</i> (Boiss.) Cout. <i>Thymus funkii</i> Coss.
Subsect. b. <i>Anomalae</i> (Rouy) Morales	<i>Thymus antoninae</i> Rouy & Coincy
Sect. 6. <i>Thymus</i> Subsect. a. <i>Thymastra</i> (Nymann ex Velen.) Morales Subsect. b. <i>Thymus</i>	<i>Thymus camphorathus</i> Hoffmanns. & Link <i>Thymus carnosus</i> Boiss. <i>Thymus vulgaris vulgaris</i> L. <i>Thymus hyemalis</i> Lange <i>Thymus zygis zygis</i> Loefl. <i>Thymus zygis gracilis</i> (Boiss.) Morales <i>Thymus baeticus</i> Boiss. ex Lacaíta <i>Thymus loscosii</i> Willk. <i>Thymus serpylloides serpylloides</i> Bory <i>Thymus serpylloides gadorensis</i> (Pau) Jalas
Sect. 7. <i>Hyphodromi</i> (A. Kern.) Halácsy Subsect. a. <i>Subbracteati</i> (Klokov) Jalas Subsect. b. <i>Serpyllastrum</i> Huguét	<i>Thymus mastigophorus</i> Lacaíta <i>Thymus granatensis granatensis</i> Boiss. <i>Thymus granatensis micranthus</i> Bolòs & Vigo <i>Thymus leptophyllus leptophyllus</i> Lange <i>Thymus leptophyllus pau</i> Morales <i>Thymus bracteatus</i> Lange ex Cutanda <i>Thymus fontqueri</i> (Jalas) Molero & Rovira

Tabla 1. (cont.)

Sect. 8. <i>Serpyllum</i> (Mill.) Benth.	
Subsect. a. <i>Insulares</i> Jalas	<i>Thymus willkommii</i> Ronninger
Subsect. d. <i>Isolepides</i>	<i>Thymus glabrescens</i> Willd.
	<i>Thymus sibthorpii</i> Bentham
Subsect. e. <i>Alternantes</i> Klokov	<i>Thymus pulegioides</i> L.
	<i>Thymus alpestris</i> Tausch ex A. Kerner
Subsect. f. <i>Pseudomarginati</i> (H. Braun ex Borbás) Jalas	<i>Thymus nervosus</i> J. Gay ex Willk.
	<i>Thymus praecox</i> Opiz
	<i>Thymus longicaulis</i> Presl.
Subsect. g. <i>Serpyllum</i>	<i>Thymus serpyllum</i> L.

Teniendo en cuenta las afinidades morfológicas de la planta y el polen, el número de cromosomas y el contenido en aceites esenciales, MORALES (1986) elaboró un esquema de las posibles relaciones entre las especies. MORALES (1986) considera el género *Thymus* como monofilético. El que especies de secciones diferentes, en zonas de convivencia, hibriden entre sí es para este autor una prueba a favor de que este género es una unidad natural de origen común que se ha diversificado, dando lugar a taxones muy diferentes.

El propósito de este trabajo es clasificar los tomillos utilizando caracteres cualitativos. Para ello se han codificado caracteres cualitativos y se han estudiado utilizando análisis de agrupamientos (*cluster analysis*) o taxonomía numérica (SNEATH y SOKAL, 1973).

La dificultad de este análisis reside en la selección de los caracteres a analizar. Idealmente se deben emplear caracteres homólogos, pero esta selección no es fácil. Por otro lado, se intentó utilizar caracteres cuya codificación fuera ausencia o presencia para facilitar el análisis. Por estos dos motivos se trata más bien de un análisis fenético: se considera el mayor número de caracteres distintos independientemente de su origen y se codifican como ausencia o presencia.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron los caracteres de 39 taxones pertenecientes a siete secciones del género, y la sección *Teucrioides* quedó sin representación. En

algunos análisis se utilizó como grupo externo *Origanum vulgare* L. (WALKER y SYTSMA, 2007).

Con los datos obtenidos de los diferentes caracteres analizados se realizó un análisis de agrupamientos (*cluster analysis*; SNEATH y SOKAL, 1973). Este análisis se basó en datos cualitativos (presencia o ausencia), se obtuvo la semejanza entre ellos y la agrupación de los taxones. Como estrategias de agrupamiento se utilizaron dos: NJ (*neighbor-joining*) (SAITOU y NEI, 1987; STUDIER y KEPPLER, 1988) y UPGMA (*unweighted pair group method with arithmetic means*). Para realizar estos análisis se utilizaron los programas informáticos NTSYSpC 2.11a (ROHLF, 2000) y PAUP v. 4.0 (SWOFFORD, 2002).

Los datos también se analizaron utilizando un método de ordenación (*análisis de coordenadas principales*, PCO), para comparar los resultados obtenidos de este análisis y los filogramas obtenidos en los análisis de agrupamientos. Este análisis se realizó utilizando NTSYSpC.

También se analizaron los datos utilizando un método parsimonioso heurístico, con el programa PAUP (SWOFFORD, 2002). La adición progresiva de taxones es de tipo aleatorio (*random*, con 1000 repeticiones). La reorganización de las ramas es bisección y reconexión (TBR).

El soporte estadístico de los agrupamientos se determinó por el método *autodocinante* (*bootstrap*; FELSENSTEIN, 1985).

Como grupo externo se ha utilizado *Origanum vulgare* tanto en el análisis de distancias (NJ) como de caracteres (parsimonia), ya que ha sido descrita como especie más cercana que *Salvia*, *Melisa*, *Satureja* o *Mentha* (WALKER y SYTSMA, 2007). No se utilizó como grupo externo *Thymbra capitata*, ya que para algún autor (JALAS, 1972) se trata de *Thymus capitatus* (L.) Hoffmanns. & Link (única especie del subgénero *Coridothymus* [Reichenb. fil.] Borbás de género *Thymus*) y para otros autores (MORALES, 1986, 2009; LÓPEZ GONZÁLEZ, 2001) se trata de un género muy diferente pero cercano.

Caracteres analizados

Los caracteres analizados y su codificación se muestran en la tabla II. Se han tenido en cuenta caracteres vegetativos (de los tallos, el hábito: 1, 2; de

las hojas, la pelosidad: 3; los cilios en la base de la hoja: 4; el margen de la hoja: 5; la forma de la hoja: 6; la nerviación de la hoja: 7); brácteas (forma: 8, 9; color: 10; presencia de cilios: 11); caracteres florales (el tipo de inflorescencia: 12; la longitud del cáliz: 13-14; la forma del cáliz: 15; los cilios en los dientes del cáliz: 16; los pelos en el cáliz: 17-19; el tamaño de la corola: 20; el color de la corola: 21-22); caracteres polínicos (la forma: 23-25; la ornamentación: 26) y el nivel de ploidía (diploide: 27; tetraploide: 28).

Tabla II. Caracteres analizados y su codificación (? = datos desconocidos).

1. Tallo postrado: no = 0; sí = 1.
2. Tallo erecto: no = 0; sí = 1.
3. Pilosidad de la hoja (en el haz o en el envés): 0 = glabra; 1 = pubescente, tomentosa.
4. Cilios en la base de la hoja: no tiene = 0; tiene = 1.
5. Margen de la hoja: plana = 0; revoluta = 1.
6. Forma de la hoja: 0 = elíptica, lanceolada, ovada o romboide; 1 = linear-espatalada o linear-lanceolada.
7. Nerviación de la hoja: un solo nervio visible = 0; nervios pinnados marcados = 1.
8. Brácteas: 0 = como las hojas caulinares; 1 = diferentes a las hojas caulinares.
9. Anchura de las brácteas: 0 = menos del doble de la anchura de las hojas; 1 = más del doble de la anchura de las hojas.
10. Color de las brácteas: 0 = no rojizo; 1 rojo, púrpura.
11. Cilios en la bráctea: 0 = sin cilios; 1 = con cilios.
12. Inflorescencia: 0 = verticilastros espiciformes; 1 = verticilastros capituliformes.
13. Longitud del cáliz, menor de 4 milímetros: no = 0; sí = 1.
14. Longitud del cáliz, 4 milímetros o mayor de 4 milímetros: no = 0; sí = 1.
15. Forma del cáliz: 0 = forma zigomorfa; 1 = forma tubular.
16. Cilios en los dientes superiores del cáliz: 0 = ausentes; 1 = presentes.
17. Pelos en el cáliz: 0 = ausentes; 1 = presentes.
18. Cáliz viloso (pelos largos): 0 = no; 1 = sí.
19. Cáliz pubescente (pelos cortos): 0 = no; 1 = sí.
20. Tamaño de la corola: 0 = más de 10 milímetros; 1 = menos de 10 milímetros.
21. Color de la corola blanco: 0 = no; 1 = sí.
22. Color de la corola crema, rosado o púrpura: 0 = no; 1 = sí.
23. Forma del polen (distancia polar / diámetro ecuatorial): 0 = subprolado; 1 = esferoidal.
24. Forma del polen, polen esferoidal-oblado: no = 0; sí = 1.
25. Forma del polen, polen esferoidal-prolado: no = 0; sí = 1.
26. Ornamentación del polen: 0 = reticulada; 1 = suprarreticulada.
27. Nivel de ploidía, diploide: 0 = no; 1 = sí.
28. Nivel de ploidía, tetraploide: 0 = no 1 = sí.

I. Tallo (1, 2)

El tallo, que puede ser más o menos leñoso, varía desde erecto hasta postrado, con posibilidades intermedias. Según JALAS (1971) la presencia de tallos reptantes es un carácter evolucionado (apomórfico). Las secciones *Mastichina* y *Pseudothymbra* son plantas erectas o más o menos erectas, las secciones *Hyphodromi* y *Serpyllum* presentan especies de hábito postrado.

Hoja

II. Pilosidad de la hoja (3)

El indumento de las hojas es muy variable. Las hay completamente glabras, como las plantas de la sección *Hyphodromi*, *Th. caespititius*, *Th. piperella* y *Thymbra capitata*, y las hay tomentosas, como *Th. mastichina* y *Th. vulgaris*. Otras especies presentan ejemplares con pelos y sin pelos, como *Th. serpylloides serpylloides* o *Th. longicaulis* y *Th. sibthorpii* (STRIP y TAN, 1986).

III. Presencia de cilios en la base de la hoja (4)

En la mayoría de las especies del género aparecen unos pelos largos, pluricelulares (cilios), dispuestos en el borde de la hoja, generalmente en la base de esta. No presentan tales cilios *Th. mastichina*, *Th. albicans*, *Th. piperella*, *Th. vulgaris* y *Th. camphorathus*.

IV. Margen de la hoja (5)

Las especies de las secciones *Mastichina* e *Hyphodromi* (a excepción de *Th. mastigophorus*), *Th. caespititius* y *Th. piperella* y la sección *Serpyllum* presentan siempre hojas planas. Las otras especies, en condiciones de sombra y humedad, pueden presentar hojas planas (ejemplo, *Th. vulgaris* y *Th. hyemalis*).

V. Forma de la hoja (6)

Presentan una hoja linear las especies de las secciones *Pseudothymbra* y *Thymus*. Las especies de la sección *Mastichina* tienen hojas de lanceoladas

a obovadas. La sección *Serpyllum* tiene plantas con hojas que varían de elípticas a lanceoladas u ovadas.

VI. Nerviación de la hoja (7)

Las especies de la sección *Hyphodromi* y, sobre todo, de la sección *Serpyllum* muestran hojas con la nerviación marcada.

VII. Forma de las brácteas (8)

Las brácteas son muy características en la sección *Pseudothymbra* (exceptuando *Th. funkii* y *Th. antoninae*). La sección *Mastichina* y algunas especies de las secciones *Thymus* (*Th. camphoratus*, *Th. baeticus*, *Th. carnosus*, *Th. hymnalis*) e *Hyphodromi* (*Th. mastigophorus*, *Th. bracteatus* y *Th. granatensis*) muestran brácteas ligeramente diferentes a las hojas. Las especies de las secciones *Micantes*, *Piperella* y *Serpyllum* muestran las brácteas como las hojas.

VIII. Anchura de las brácteas (9)

Las brácteas de la sección *Pseudothymbra* son más anchas que el doble de la anchura de sus hojas (salvo en *Th. antoninae*). Esto también sucede en *Th. carnosus* (sección *Thymus*) y *Th. granatensis* (sección *Hyphodromi*).

IX. Color de las brácteas (10)

La sección *Pseudothymbra* presenta especies con brácteas rojizas, verdes o blancas. En el resto de las secciones son verdes, aunque hay algunas excepciones, como *Th. camphorathus* (sección *Thymus*).

X. Cilios en las brácteas (11)

Este carácter no es un carácter de sección, por ejemplo *Th. willkommii* tiene cilios, pero el resto de las especies de la sección *Serpyllum* no tienen. También permite separar subespecies, por ejemplo *Th. leptophyllus leptophyllus* no tiene cilios en las brácteas, pero sí tiene *Th. leptophyllus paui*.

XI. Tipo de inflorescencia (12)

La descripción de la inflorescencia de *O. vulgare* varía desde tirso más o menos laxo de glomérulos (MORALES, 2009) a corimbos o panículas (FERNANDES y HEYWOOD, 1972). *Thymbra capitata* presenta inflorescencias capituliformes (MORALES, 2009).

Tomado de MORALES (2009), las especies de la sección *Mastichina* tienen verticilastros espiciformes variando a globosos. *Th. caespititius* tiene una inflorescencia espiciforme. La mayoría de las especies de la sección *Pseudothymbra* son capituliformes, pero no *Th. antoninae*, que muestra verticilastros separados. *Th. vulgaris* nos enseña los dos tipos de inflorescencias: *Th. vulgaris vulgaris* las tiene capituliformes y *Th. vulgaris aestivus* espiciformes. Lo mismo sucede con *Th. hyemalis*: *Th. hyemalis hyemalis* presenta inflorescencias capituliformes y *Th. hyemalis millefloris* espiciformes. La sección *Hyphodromi* tiene inflorescencias capituliformes. Finalmente, la sección *Serpyllum* tiene especies con inflorescencias capituliformes y otras espiciformes.

XII. Longitud del cáliz

Datos tomados de MORALES (1987). Los separo en dos rangos: cáliz con una longitud menor de 4 milímetros (13) y cáliz con una longitud de 4 o más milímetros (14).

Esta longitud del cáliz puede variar en las especies estudiadas entre 3 y 8 milímetros. Los cálices más cortos los presentan *Th. albicans* y algunas especies de la sección *Thymus* (*Th. baeticus*, *Th. zygis*) y de la sección *Serpyllum* (*Th. nervosus*, *Th. longicaulis*, *Th. pulegioides*). Los de mayor longitud los presentan las especies de la sección *Pseudothymbra*.

XIII. Forma del cáliz (15)

Th. mastichina, con sus dos subespecies, presenta un cáliz tubular, con dientes subiguales. El resto de las especies del género presentan un cáliz zigomorfo.

XIV. Cilios en los dientes superiores del cáliz (16)

Este carácter aparece en las especies de la sección *Mastichina* y en otras especies, pero no como carácter de sección.

XV. Pelos en el cáliz (17, 18, 19)

Este carácter es muy variable. *Th. membranaceus* o *Th. leptophyllus* presentan cálices glabros, mientras que otras especies de sus secciones sí tienen pelos; incluso es un carácter que diferencia a *Th. mastichina* subsp. *mastichina*, con pelos más largos, de *Th. mastichina* subsp. *donyanae*, con pelos más cortos.

XVI. Tamaño de la corola (20)

La longitud de la corola puede variar entre 2 y 18 milímetros. Las más largas son las de las especies de la sección *Pseudothymbra*.

XVII. Color de la corola (20, 21)

Este carácter es muy variable, no solo dentro de las especies de una sección, sino también dentro de una misma especie.

XVIII. Forma del polen (distancia polar / diámetro ecuatorial) (23, 24, 25)

Los datos se han tomado de MORALES (1986). Para dos especies de la sección *Serpyllum* (*Th. pulegioides* y *Th. serpyllum*) se ha utilizado SORSA (1966) y para *O. vulgare* se ha consultado AKYALZIN (2003).

La familia de las labiadas presenta un polen muy estable morfológicamente. Tanto *Thymus* como *Thymbra* tienen un polen hexacolpado y trice-lular (WUNDERLICH, 1967).

Aunque se trata de un único carácter (forma del polen: distancia polar / diámetro ecuatorial), se ha dividido en forma subprolada ($P / E = 1,21$) o esferoidal ($P / E = 0,90-1,03$).

La forma del polen de *Thymus* es esferoidal, variando de prolado-esferoidal a oblado-esferoidal. El polen de *Thymbra* es subprolado (SORSA, 1966; MORALES, 1986).

XIX. Ornamentación del polen (26)

Datos tomados de MORALES (1986), SORSA (1966) y AKYALZIN (2003).

En general la ornamentación de *Thymus* es reticulada, y en *Thymbra* y *Origanum* suprarreticulada.

XX. Nivel de ploidía (27, 28)

Los datos se han tomado de JALAS (1972) y MORALES (1986, 2002).

JALAS (1948) propone un número básico para el género de $x = 7$. Posteriormente (JALAS y KALEVA, 1967) proponen como número básico $x = 15$, y a partir de este se originan por disploidía los números $x = 14, 13, 12...$

No se ha tenido en cuenta la variedad en el número de cromosomas (lo más frecuente es $2n = 28, 30, 56, 60$), sino si las especies eran diploides o tetraploides (también se han descrito hexaploides). Aparecen especies tetraploides sobre todo en las secciones *Thymus* e *Hyphodromi*.

RESULTADOS

La matriz de datos obtenidos se muestra en la tabla III. Esta matriz se obtuvo de los datos bibliográficos comentados en el apartado anterior de material y métodos.

Topología obtenida

Primero se analizaron los datos de 39 taxones del género *Thymus* (tabla III). Se trata de caracteres (20) codificados como 28 variables. El análisis de distancias utilizando el método de agrupamiento UPGMA dio el fenograma de la figura 1, en el que aparecen separados dos grandes grupos: por un lado, el formado por las secciones *Piperella*, *Mastichina* y *Pseudothymbra* / *Thymus*, y por otro el formado por *Serpyllum* e *Hyphodromi* (que incluye a *Micantes*).

Tabla III. Matriz con los datos morfológicos de las especies del género *Thymus* y especies relacionadas, codificados como ausencia o presencia y datos desconocidos (?).

	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	27	28	
<i>Origanum vulgare</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	?	1	?	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Thymbra capitata</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	?	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	
<i>Thymus mastichina mastichina</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	
<i>Thymus mastichina donyanae</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Thymus albicans</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	?	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	
<i>Thymus caespititius</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Thymus piperella</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	
<i>Thymus lotocephalus</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	
<i>Thymus longiflorus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	1	1	
<i>Thymus membranaceus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	
<i>Thymus moroderi</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	?	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	
<i>Thymus villosus villosus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	?	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	
<i>Thymus villosus lusitanicus</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	1	?	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	
<i>Thymus funkii</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	?	1	0
<i>Thymus antoninae</i>	0	1	1	1	1	1	?	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	?	?	?	?	0	1	
<i>Thymus vulgaris vulgaris</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Thymus camphorathus</i>	0	1	1	0	1	0	?	1	?	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Thymus baeticus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
<i>Thymus carnosus</i>	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0

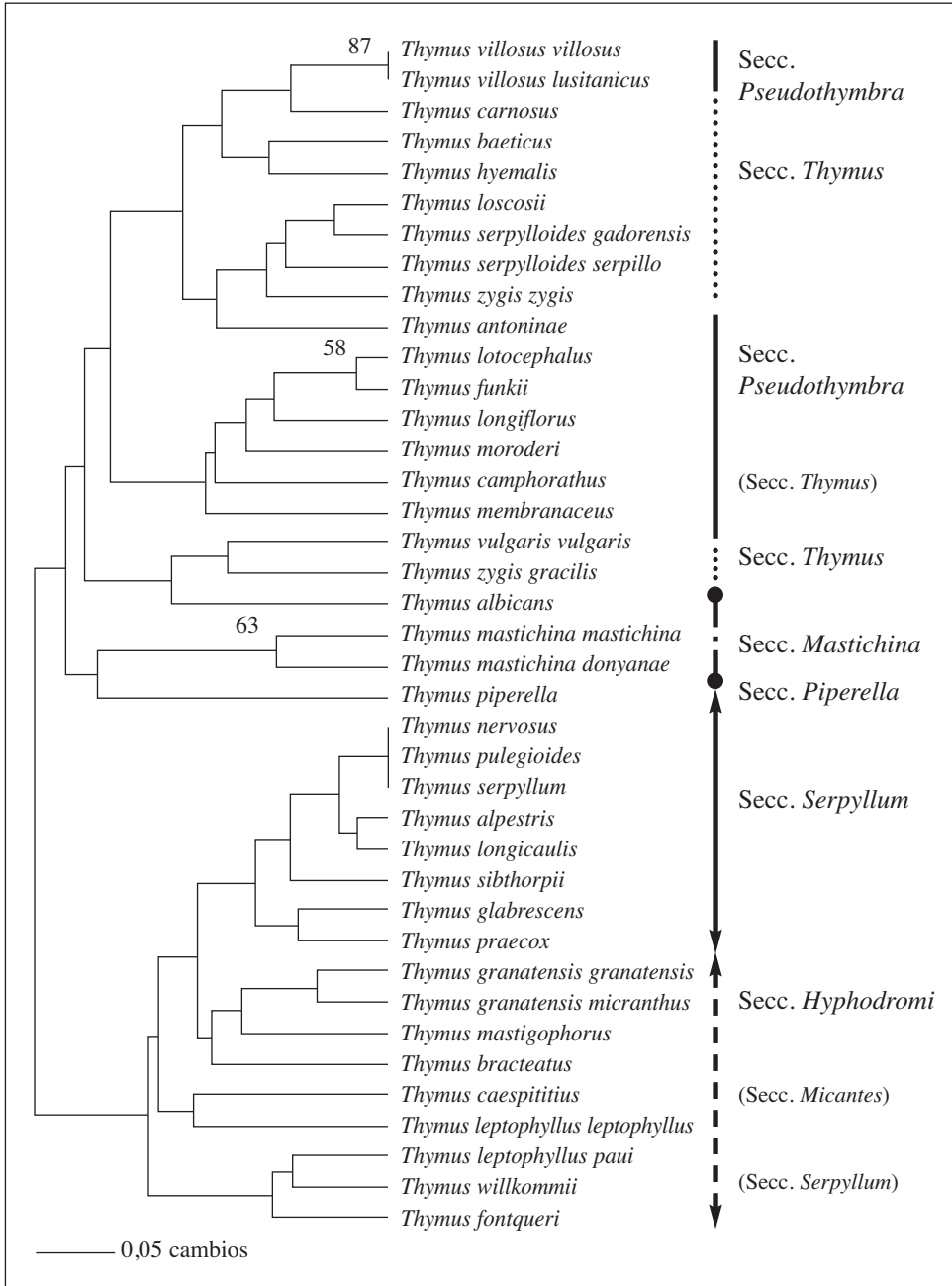


Fig. 1. Árbol obtenido mediante un método de agrupamiento UPGMA. Valor *bootstrap* sobre las ramas.

El análisis de distancias utilizando el algoritmo de agrupamiento de *neighbor-joining* dio el fenograma de la figura 2. Se utilizó como grupo externo *Origanum vulgare*. En el fenograma aparece la separación de los taxones que forman la sección *Mastichina*. Después se separan las secciones *Piperella* y *Pseudothymbra*. En un clado aparte aparece la sección *Thymus* con algunas especies de la sección *Pseudothymbra* (*Th. villosus* y *Th. antoninae*). *Thymbra capitata* aparece entre las anteriores secciones de *Pseudothymbra* y *Thymus*. En el último clado aparecen las secciones *Hyphodromi* (con *Micantes*) y *Serpyllum*.

El análisis de coordenadas principales (PCO) realizado a las 28 variables de los taxones estudiados mostró el siguiente peso para las cuatro coordenadas principales:

<i>i</i>	Valor Eigen	Porcentaje	Porcentaje acumulado
1	4,08	28,52	28,52
2	1,95	13,65	42,17
3	1,53	10,67	52,84
4	1,38	9,63	62,48

Las tres primeras coordenadas muestran más del 50% de la variación.

La representación de las coordenadas 1 y 2 (fig. 3) muestra tres grupos poco diferenciados: por un lado la sección *Serpyllum* y junto a ella la sección *Hyphodromi*, en posición intermedia las secciones *Piperella* y *Micantes*, y por otro las secciones *Thymus* y *Pseudothymbra*. Llama la atención cómo *Th. mastichina* se encuentra cercano a las especies de la sección *Thymus*, y *Th. camphorathus* cercano a la sección *Pseudothymbra*.

El agrupamiento de las especies de la sección *Serpyllum* muestra la gran homología entre las especies de esta sección (excepto *Th. willkommii*), pero evidencia diferencias con el resto de las secciones. Por otro lado, se muestran las especies de la sección *Mastichina*, que presentan una mayor variación de caracteres, sin reflejar una clara cercanía.

También se realizó un análisis parsimonioso heurístico (*random* con 1000 replicados / TBR), con el que se obtuvieron 683 árboles de una longitud mínima de 116 pasos. De los 28 datos variables, solo dos eran no informativos y

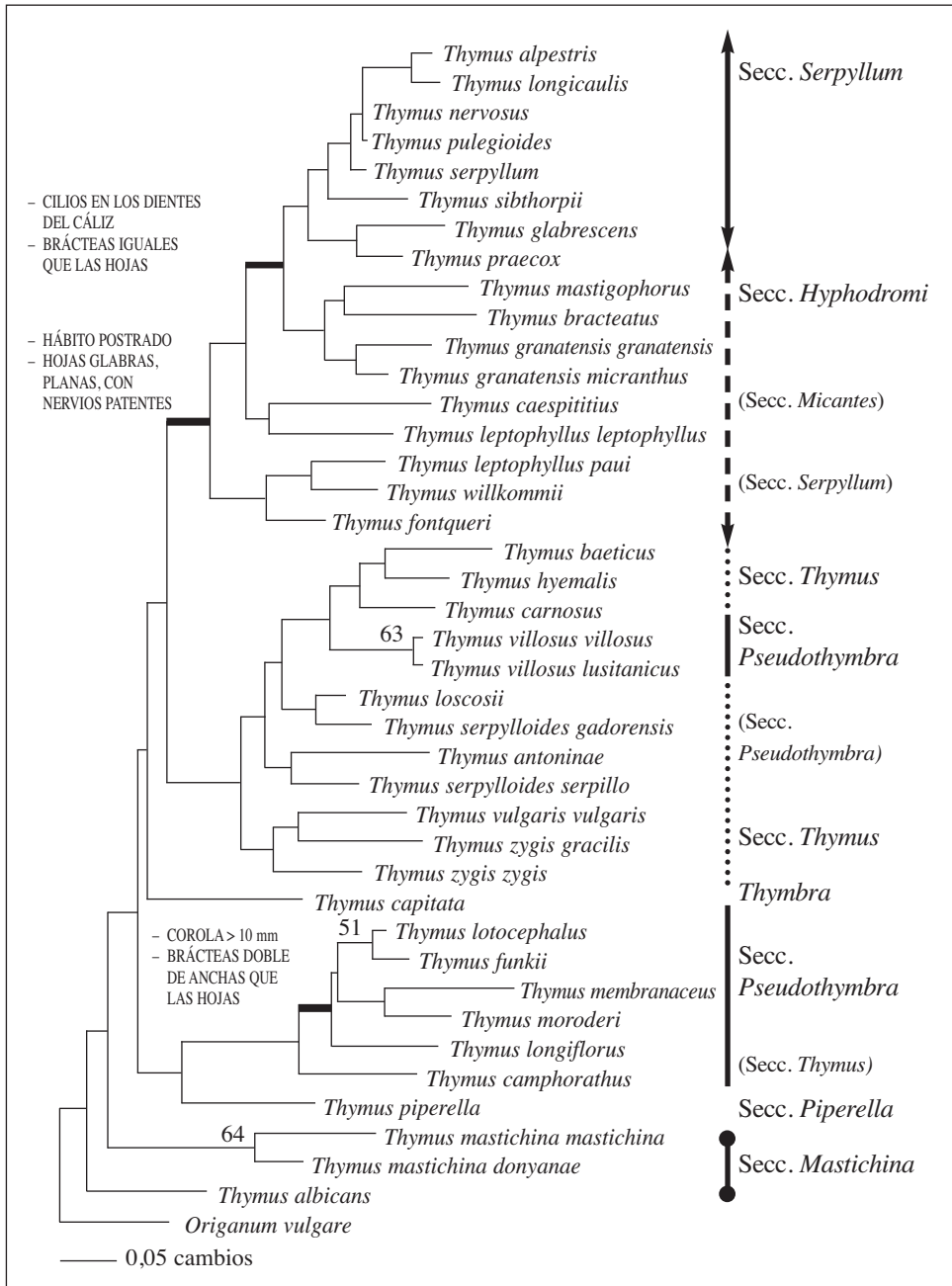
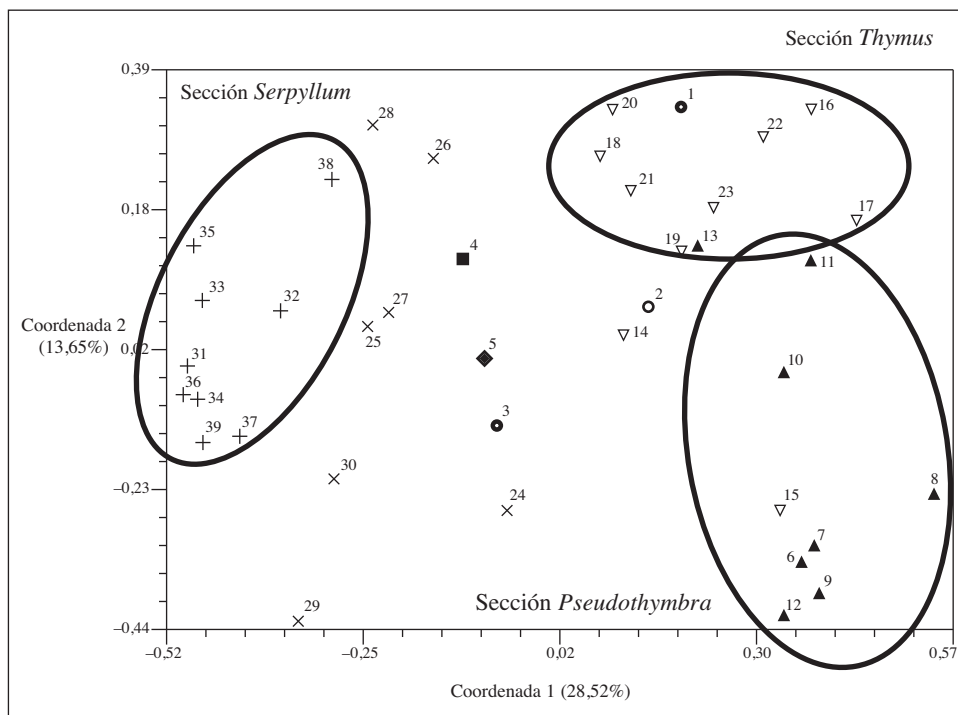


Fig. 2. Árbol obtenido mediante un método de agrupamiento *neighbor-joining*. Valor *bootstrap* sobre las ramas.



Números de las especies:

1: *Th. mastichina mastichina*, 2: *Th. mastichina donyanae*, 3: *Th. albicans*, 4: *Th. caespititius*, 5: *Th. piperella*, 6: *Th. lotocephalus*, 7: *Th. longiflorus*, 8: *Th. membranaceus*, 9: *Th. moroderi*, 10: *Th. villosus villosus*, 11: *Th. villosus lusitanicus*, 12: *Th. funkii*, 13: *Th. antoninae*, 14: *Th. vulgaris vulgaris*, 15: *Th. camphorathus*, 16: *Th. baeticus*, 17: *Th. carnosus*, 18: *Th. zygis zygis*, 19: *Th. zygis gracilis*, 20: *Th. loscosii*, 21: *Th. serpylloides serpylloides*, 22: *Th. serpylloides gadorensis*, 23: *Th. hyemalis*, 24: *Th. mastigophorus*, 25: *Th. leptophyllus leptophyllus*, 26: *Th. leptophyllus paui*, 27: *Th. bractea-tus*, 28: *Th. fontqueri*, 29: *Th. granatensis granatensis*, 30: *Th. granatensis micranthus*, 31: *Th. alpestris*, 32: *Th. glabrescens*, 33: *Th. longicaulis*, 34: *Th. nervosus*, 35: *Th. praecox*, 36: *Th. pulegioides*, 37: *Th. sibthorpii*, 38: *Th. willkommii*, 39: *Th. serpyllum*.

Fig. 3. Análisis de coordenadas principales (coordenadas 1 y 2) de los datos morfológicos de *Thymus*.

26 potencialmente informativos Los índices estadísticos de los árboles más parsimoniosos fueron CI = 0,24 y RI = 0,67. El árbol consenso estricto obtenido (figura no mostrada) no indicaba ningún agrupamiento con soporte *bootstrap*. Solamente aparecen soportadas con un bajo valor *bootstrap* las subespecies que forman *Thymus mastichina* (54%) y *Thymus villosus* (52%).

Contribución de los caracteres a la topología

En los tres tipos de análisis de agrupamientos realizados, ya fueran basados en distancias (UPGMA y NJ) o basados en caracteres (parsimonia), aparecen básicamente dos agrupamientos. Por un lado, las secciones *Thymus* y *Pseudothymbra*, con *Mastichina* y *Piperella*, y por otro *Hyphodromi* (con *Micantes*) y *Serpyllum*.

Las especies de *Mastichina* y *Piperella* son plantas erectas y tienen las hojas planas, sin cilios en la base y con forma que varía de lanceolada a obovada. Los caracteres de la hoja también sirven para diferenciar *Th. piperella* de las especies de la sección *Mastichina*: *Th. piperella* es glabra, tiene nervios marcados y en los dientes del cáliz no tiene cilios.

Las secciones *Thymus* y *Pseudothymbra* muestran varios caracteres en común, como son los cilios en la base de la hoja (a excepción de *Th. vulgaris* y *Th. camphoratus*) y que la hoja es revoluta.

En cuanto al indumento de la hoja, las especies de la sección *Thymus* son pelosas (excepto *Th. loscosii*) y en la sección *Pseudothymbra* este carácter varía dependiendo de la especie. Otra diferencia es la forma de las brácteas: en la sección *Pseudothymbra* son distintas a las hojas caulinares (no *Th. antoninae*), en la sección *Thymus* depende de la especie. También la longitud del cáliz es mayor de 4 milímetros en las especies de la sección *Pseudothymbra*. Por otra parte, ninguna especie de la sección *Thymus* presenta cilios en los dientes superiores del cáliz (a excepción de *Th. hyemalis*) y este carácter varía en la sección *Pseudothymbra*. El tamaño de la corola también diferencia a estas secciones: en la sección *Thymus* es menor de 10 milímetros y en la sección *Pseudothymbra* es mayor de 10 milímetros (salvo en las subespecies de *Th. villosus*).

Las especies de las secciones *Hyphodromi* y *Serpyllum* poseen hábito prostrado, las hojas son glabras, con cilios en la base de la hoja (a excepción de *Th. willkommii*), que es plana (no en *Th. mastigophorus*), y también presentan cilios en los dientes superiores del cáliz (excepto las subespecies de *Th. leptophyllus*).

En todas las especies de la sección *Serpyllum* las brácteas son similares a las hojas caulinares (salvo en *Th. willkommii*, en que las brácteas no presentan cilios).

DISCUSIÓN

La clasificación infragenérica utilizada por JALAS (1972) y seguida por MORALES (1986, 2009) se basa en caracteres morfológicos. Utilizando y codificando estos caracteres morfológicos y otros (como los relacionados con el polen y la ploidía), se ha construido la matriz sobre la que se han realizado los análisis de agrupamiento. Estos caracteres (hábito de la planta, margen de la hoja, nerviación, presencia de cilios, brácteas diferentes a las hojas...) sirven para caracterizar los diferentes taxones, pero no todos tienen la misma importancia. En el análisis realizado a todos los caracteres se les ha dado el mismo valor, de ahí que no se obtenga un árbol muy resuelto. La consideración de forma cualitativa (no cuantitativa) de algunos de estos caracteres, como el color o el tamaño, puede ser criticada, pero se ha estimado interesante.

Los bajos valores de *bootstrap* son debidos a los pocos cambios que se producen en el desarrollo de las ramas del árbol. Igualmente el bajo índice de consistencia en el árbol obtenido por parsimonia (y no mostrado) (0,24) es normal por el pequeño tamaño de la matriz (SANDERSON y DONOGHUE, 1989) y sugiere que hay una gran cantidad de homoplasias. Los procesos de evolución paralela y reversiones hacen que la homoplasia sea alta.

A partir de los resultados obtenidos (figs. 1 y 2) se propone un esquema de las posibles relaciones entre las secciones del género *Thymus* según los caracteres morfológicos analizados. En este estudio faltan ejemplos de especies de la sección *Teucrioides* que crecen en la península balcánica.

Las especies que aparecen en los árboles de distancias son las de las secciones *Mastichina* y *Piperella*, seguidas de *Pseudothymbra* y *Thymus* y, finalmente, el clado formado por las ramas de *Hyphodromi* (que incluye a *Micantes*) y *Serpyllum*.

Esta representación no coincide plenamente con la propuesta por MORALES (2002), hay variaciones en las ramas laterales formadas por las secciones con pocas especies. Si bien en líneas generales coincide en que la sección *Pseudothymbra* está junto a *Thymus*, e *Hyphodromi* junto a *Serpyllum*, las secciones pequeñas no coinciden en sus orígenes. Para MORALES es la sección *Micantes* la que inicialmente se separaría del resto. *Th. caespititius*

(especie estudiada de esta sección, las otras dos especies no estudiadas son norteafricanas) es una planta de distribución iberomacaronésica que se encuentra, además de en el oeste de la península ibérica, en Madeira y en las Azores. Parece ser que se trata de una especie antigua. En nuestro trabajo *Th. caespititius* aparece con la sección *Hyphodromi*, como consecuencia de sus caracteres comunes con esta sección (hojas planas, con cilios en la base de la hoja, longitud del cáliz...).

Otra discrepancia con la propuesta de MORALES (2002) es la posición de las secciones *Mastichina* y *Piperella*. Para MORALES surgen de un ancestro de la sección *Hyphodromi*. Según nuestro análisis (fig. 2), muestran caracteres muy diferentes de esta sección.

Para JALAS (1971) las formas arbustivas erguidas más leñosas son el tipo originario y los tallos reptantes es un carácter evolucionado. Así, de forma general, las secciones *Mastichina*, *Piperella* y *Pseudothybra* conservarían este carácter más primitivo que *Hyphodromi* o *Serpyllum*.

Según este mismo autor (JALAS, 1971) las hojas planas y glabras son más primitivas, y las que tienen el margen revoluto, mayor pilosidad y glándulas esenciales han evolucionado hacia una mejor adaptación a climas secos (evitando la pérdida de agua por transpiración). En este caso *Mastichina* tiene hojas planas pero pelosas; *Piperella*, *Micantes*, *Hyphodromi* y *Serpyllum*, planas y glabras, y las más evolucionadas serían *Thymus* y *Pseudothybra*. El carácter erguido del tallo y las hojas planas (o semiplanas) se pueden observar fácilmente en los géneros (externos) más cercanos al género *Thymus*, como son *Origanum* o *Thymra*.

Finalmente, otro carácter que JALAS (1971) considera más primitivo es el de tener las brácteas poco diferenciadas: son más evolucionadas las que difieren más de las hojas caulinares en forma y color para facilitar la polinización. Conservan las brácteas más parecidas a las hojas caulinares las especies de *Piperella*, *Micantes* y *Serpyllum*, y en las más evolucionadas nos encontraríamos *Mastichina* y, sobre todo, *Pseudothybra*.

Aplicando terminología cladista a la relación propuesta, la forma del polen, esferoidal y con ornamentación reticulada, sería una simplesiomorfía, que se conserva en todos los taxones del género (aunque aparecen algunas especies con ornamentación suprarreticulada).

El porte del tallo erecto podría ser un carácter conservado (plesiomórfico) en las secciones *Mastichina*, *Piperella* y *Pseudothybra*, y derivado (apomórfico) en *Hyphodromi* y *Serpyllum*.

Respecto a la hoja, parece ser que en cuanto al carácter del margen de la hoja, el estado plano es el primitivo y el derivado compartido es el estado revoluto de las secciones *Thymus* y *Pseudothybra*. El carácter de la pilosidad varía bastante en algunas secciones; se conserva glabro para *Hyphodromi* y *Serpyllum*, que podría tratarse de un estado homoplásico.

Las brácteas manifiestan formas diferentes a las hojas caulinares, lo que consideramos un estado más evolucionado (carácter sinapomórfico para *Pseudothybra*), y conserva el estado más primitivo (hojas y brácteas iguales) la sección *Serpyllum*. Sin embargo, las especies próximas más cercanas (*Thymus* y *Origanum*) tienen brácteas diferentes a las hojas.

Este análisis de caracteres morfológicos se ve resumido en los árboles obtenidos por análisis de agrupamientos (sea de distancias o de caracteres). Los análisis fenéticos tienen como misión crear grupos estables. Estas relaciones entre grupos no indican cuál es el origen de esta semejanza (SNEATH y SOKAL, 1973). En este tipo de análisis nos basamos en la idea de semejanza entre taxones y no en la semejanza que comparten con un ancestro común; se puede tratar de caracteres homólogos, pero también análogos. Al considerar ambos caracteres se pueden generar reconstrucciones erróneas. El siguiente paso en el estudio de este género puede ser su estudio filogenético.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo del Instituto de Estudios Altoaragoneses al proyecto “Sistemática de los tomillos (género *Thymus* L.) del valle del Ebro”, al que concedió una Ayuda de Investigación en el curso 2007-2008. Debo agradecer la ayuda y comentarios de Teresa Garnatje, Ernesto Pérez-Collazos y José Gabriel Segarra-Moragues.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIZPURU OIARBIDE, I., C. ASEGUINOLAZA IPARRAGUIRRE, P. M. URIBE-ECHEBARRÍA DÍAZ, P. URRUTIA URIARTE e I. ZORRAKÍN ALTUBE (2000). *Claves ilustradas de la flora del País Vasco y territorios limítrofes*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Vitoria.

- AKYALZIN, H. (2003). Pollen morphology of *Origanum* L. (Labiatae) taxons in Turkiye. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2: 28-41.
- BOLÒS, O. de, y J. VIGO (1996). *Flora dels Països Catalans*, vol. III. Barcino. Barcelona.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791.
- FERNANDES, R., y V. H. HEYWOOD (1972). *Origanum* L. En T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters y A. Webb (eds.), *Flora Europaea*, vol. 3. Cambridge UP. Cambridge.
- JALAS, J. (1948). Chromosome studies in *Thymus*. I. Somatic chromosome numbers, with special reference to the *Fennoscandian forms*. *Hereditas*, 34: 414-434.
- JALAS, J. (1971). Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe I. Supraspecific classification and nomenclature. *Bot. J. Linn. Soc.*, 64(2): 199-215.
- JALAS, J. (1972). *Thymus* L. En T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters y A. Webb (eds.), *Flora Europaea*, vol. 3. Cambridge UP. Cambridge.
- JALAS, J., y K. KALEVA (1967). Chromosome studies in *Thymus* L. (Labiatae). *V. Ann. Bot. Fenn.*, 4: 74-80.
- LÓPEZ GONZÁLEZ, G. A. (2001). *Los árboles y arbustos de la Península Ibérica e Islas Baleares (especies silvestres y las principales cultivadas)*. Mundi-Prensa. Madrid. 2.^a ed., corregida, 2006.
- MORALES, R. (1986). *Taxonomía de los géneros Thymus (excluida la sección Serpyllum) y Thymbra en la Península Ibérica*. Real Jardín Botánico (CSIC) (Ruizia – Monografías del Jardín Botánico de Madrid, 3). Madrid.
- MORALES, R. (1997). Synopsis of the genus *Thymus* L. in the Mediterranean area. *Lagascalia*, 19: 249-262.
- MORALES, R. (2002). The history, botany and taxonomy of the genus *Thymus*. En E. Stahl-Biskup y F. Sáez (eds.), *Thyme: The Genus Thymus*. Routledge. Londres.
- MORALES, R. (2009). 34. *Thymus* L. En S. Castroviejo (coord.), *Flora iberica*. Real Jardín Botánico (CSIC). Madrid.
- ROHLF, F. J. (2000). *NTSYSpc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.1. User Guide*. Applied Biostatistics Inc. Nueva York.
- SAITOU, N., y M. NEI (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4(4): 406-425.
- SANDERSON, M. J., y M. J. DONOGHUE (1989). Patterns of variation in levels of homeoplasy. *Evolution*, 43: 1781-1795.
- SNEATH, P. H. E., y R. R. SOKAL (1973). *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. W. H. Freeman & Co. San Francisco.

- SORSA, P. (1966). Pollen morphological studies in the genus *Thymus* L. *Ann. Bot. Fenn.*, 3: 140-146.
- STRIP, A., y K. TAN (1986). *Mountain Flora of Greece*, vol. 2: 139-165. Edinburg UP. Edimburgo.
- STUDIER, J. A., y K. J. KEPPLER (1988). A note on the neighbor-joining algorithm of Saitou and Nei. *Mol. Biol. Evol.*, 5(6): 729-731.
- SWOFFORD, D. L. (2002). *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Others Methods) 4.0 Beta*. Sinauer, Sunderland.
- WALKER, J. B., y K. J. SYTSMA (2007). Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): Molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Annals of Botany*, 100: 375-391.
- WUNDERLICH, R. (1967). Ein Vorschlag zu einer Natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. *Öesterr. Bot. Z.*, 114: 383-483.