

El lenguaje de la cladística

Juan J. Morrone

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera'

Primera edición, 2000

El lenguaje de la cladística

Juan J. Morrone

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra por cualesquiera medios, incluidos los electrónicos, sin permiso escrito por parte de la UNAM.

CONTENIDO

Introducción I

Capítulo I. Breve historia de la cladística 3

- La cladística en Europa 3
 - Darwin 3
 - Los darwinistas germanoparlantes 4
 - La cladística en Italia 5
 - El 'teorema de Mitchell' 6
 - La sistemática filogenética de Willi Hennig 6
- La cladística en América 7
 - Estados Unidos 7
 - América Latina 7
 - El American Museum of Natural History 8
- La cladística en la actualidad 9
 - La cladística numérica 9
 - El cladismo transformado 9
- Alternativas a la cladística 9
 - Taxonomía evolucionista 9
 - Taxonomía práctica 10
 - Taxonomía fenética 10
 - Compatibilidad de caracteres 10
 - Máxima verosimilitud 10

Capítulo II. Conceptos básicos 11

- Pasos de un estudio sistemático 11
- Caracteres 11
- Determinación de estados plesiomórficos y apomórficos 12
 - Criterio ontogenético 12
 - Criterio de comparación con el grupo externo 13
 - Polimorfismos 14
- Matrices de datos 15
- Cladogramas 15

Estadísticos descriptivos 16

- Longitud 16
- Índice de consistencia 17
- Índice de retención 18
- Índice de consistencia rescalado 18
- Grupos monofiléticos y no monofiléticos 19
 - Grupos monofiléticos 19
 - Grupos parafiléticos 19
 - Grupos polifiléticos 19
- Ejercicios 19

Capítulo III. Construcción de cladogramas 23

- Argumentación hennigiana 23
- Árbol de Wagner 24
- Búsqueda exhaustiva 27
- Búsqueda 'branch and bound' 27
- Búsqueda por permutación de ramas 27
 - Permutación local de ramas 27
 - Permutación global de ramas 27
- Criterios de optimización 28
 - Optimización de Farris 29
 - Optimización de Fitch 29
 - Optimización de Dollo 29
 - Optimización de Camin-Sokal 29
- Cladogramas de consenso y de compromiso 30
 - Cladograma de consenso estricto 30
 - Cladograma de compromiso de mayoría 30
 - Cladograma de compromiso semiestricto 30
 - Cladograma de compromiso de Nelson 30
 - Cladograma de compromiso de Adams 31
 - Índice de consenso 32
- Peso de caracteres 32
 - Peso sucesivo 32

Peso implicado	32
Árboles y confianza	32
'Bootstrapping'	32
'Jackknife'	32
Pruebas de permutación	32
Soporte de ramas	33
Ejercicios	33

Capítulo IV. Clasificación filogenética 35

La jerarquía linneana	35
Alternativas a la jerarquía linneana	35
Subordinación y secuenciación	36
Sedis mutabilis e incertae sedis	37
Tratamiento de fósiles	37
Especies de origen híbrido	38
Ejercicios	38

Capítulo V. Cladística y especiación 43

Especiación alopátrida	43
Especiación peripátrida	44
Especiación parapátrida	45
Especiación aloparapátrida	46
Especiación simpátrida	46
Ejercicios	46

Capítulo VI. Cladística y adaptación 49

Origen de caracteres adaptativos	49
Optimización de caracteres	49
Caracteres binarios	49
Caracteres multiestado	51
Contrastación de hipótesis adaptacionistas	52
Diversificación adaptativa	52
Convergencia adaptativa	53
Constreñimientos filogenéticos	53
Ejercicios	55

Capítulo VII. Cladística y coevolución 57

Coespeciación	57
Análisis de parsimonia de Brooks	59
Árboles reconciliados	59
Coadaptación	62
Coespeciación alopátrida	62
Colonización	62

Exclusión	62
Ejercicios	63

Capítulo VIII. Cladística y etología 67

Facilitación evolutiva	67
Diversificación etológica	67
Ejercicios	68

Capítulo IX. Cladística y paleontología 71

Fósiles y ancestros	71
Grupos tronco y corona	72
La importancia de los fósiles	73
Ajuste estratigráfico	73
Ejercicios	73

Capítulo X. Cladística y ontogenia 75

Constreñimientos del desarrollo	75
Heterocronía	75
Peramorfosis	77
Pedomorfosis	78
Ejercicios	78

Capítulo XI. Cladística y biogeografía 79

Biogeografía cladística	79
Cladogramas taxonómicos de áreas	79
Cladogramas resueltos de áreas	79
Taxones ampliamente distribuidos	80
Distribuciones redundantes	81
Áreas ausentes	81
Cladogramas generales de áreas	82
Análisis de los componentes	82
Análisis de parsimonia	82
Evaluación de cladogramas generales de áreas	83
Ejercicios	84

Capítulo XII. Cladística y conservación 87

Índices de peso taxonómico	87
Índices de divergencia taxonómica	88
Dispersión taxonómica	88
Complementariedad	89
Ejercicios	89

Referencias 91

INTRODUCCIÓN

"I have much sympathy with the view, formulated clearly and elegantly by Whorf (and anticipated by Bacon), that languages and the reaction patterns they involve are not merely instruments for describing events (facts, states of affairs), but also shapers of events (facts, states of affairs), that their 'grammar' contains a cosmology, a comprehensive view of the world, of society, of the situation of man which influences thought, behavior, perception."

P. Feyerabend (1975, p. 164), *Against method*

La cladística o sistemática filogenética es el método taxonómico más ampliamente utilizado en la actualidad. Prueba de ello es el número creciente de trabajos publicados que aplican dicho enfoque (Sanderson et al., 1993). La cladística fue originalmente formulada por el entomólogo alemán Willi Hennig en 1950 como un enfoque filogenético, pero luego sufrió una transformación que la independizó de toda especulación previa acerca de la filogenia de los taxones estudiados.

Esta transformación supone que la cladística es básicamente un método empleado para construir clasificaciones naturales, las que preceden a los planteamientos de índole filogenética (Platnick, 1979, 1985; Patterson, 1980; Nelson y Platnick, 1981). Este método puede aplicarse al estudio de diferentes tipos de interacciones históricas (Platnick y Cameron, 1977). Dicho de otro modo, podemos considerar a la cladística como un lenguaje destinado a descubrir y describir patrones naturales de tipo histórico que exhiben descendencia con modificación (De Pinna, 1996).

Luego de su transformación, la cladística se convirtió en el método clasificatorio más robusto, a la vez que comenzó a interactuar con diferentes disciplinas biológicas, como la biogeografía, la ecología, la evolución, la etología y la conservación. Como resultado de esta interacción, se produjo en dichas disciplinas una importante renovación teórica y metodológica, la cual ha llevado a ampliar considerablemente el campo de interés de la

cladística más allá de la taxonomía (Funk y Brooks, 1990; Brooks y McLennan, 1991, 1994; Morrone, 1995; Morrone y Crisci, 1995a; De Pinna, 1996).

Esta obra no pretende ser un texto de cladística. Para conocer los fundamentos de la cladística, sus diferencias con otros enfoques, su desarrollo teórico y su práctica existen distintas obras publicadas, como las de Eldredge y Cracraft (1980), Nelson y Platnick (1981), Wiley (1981), Schoch (1986), Llorente (1990), Wiley et al. (1991), Forey et al. (1992), Scrocchi y Domínguez (1992), Villaseñor y Dávila (1992), Amorim (1994), Goloboff (1998) y Lipscomb (1998).

El objetivo de este libro es explorar algunas posibilidades de aplicaciones del método cladístico, que ayuden a resolver problemas biológicos de diversa índole. En especial, he tratado de incluir en el mismo varios desarrollos teóricos recientes y novedosos, además de aplicaciones prácticas, que podrían despertar el interés de los lectores. En los diferentes capítulos presento distintos problemas, mostrando como la cladística puede contribuir a resolverlos. Asimismo, he incluido algunos ejercicios de aplicación, los que a través de su resolución pueden ayudar a la comprensión de las distintas problemáticas.

Quiero agradecer de manera muy especial a mis alumnos del curso de posgrado de biología comparada que dicté durante el año 1999, quienes resolvieron la mayor parte de los ejercicios aquí incluidos y descubrieron varios errores en la formulación de los mismos. También, quiero agradecer a mis colegas del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM, Jorge Llorente Bousquets, Layla Michán Aguirre y Óscar Flores Villela, no sólo porque a través de interactuar con ellos visualizé mejor los problemas aquí planteados, sino por brindarme su amistad. Finalmente, agradezco muy especialmente a Adrián Fortino por su asesoramiento gráfico y su (casi) ilimitada paciencia.

BREVE HISTORIA DE LA CLADÍSTICA

El descubrimiento de la historicidad de la naturaleza por autores como Maupertuis, Buffon, Lamarck, Geoffroy Saint-Hilaire, Cuvier, von Baer y Darwin, entre otros, constituyó sin dudas una ruptura epistemológica fundamental en la historia de las ciencias naturales, donde la 'historia natural' se convirtió en 'biología' (Craw, 1992). Como parte de esta nueva visión histórica de los seres vivos, se comenzaron a usar árboles filogenéticos para reflejar relaciones taxonómicas. El empleo de dichos árboles, tan común en el siglo XIX (Fig. 1), sin embargo, es más antiguo, habiendo sido los mismos empleados con relativa frecuencia en las obras de varios autores predarwinianos (ver Lam, 1936; Nelson y Platnick, 1981; Bowler, 1989; Papavero y Llorente, 1994a, b).

aquella basada en las relaciones genealógicas (Futuyma, 1983; Padian, 1999).

No existe acuerdo acerca de la conexión histórica de las ideas de Darwin con el desarrollo de la cladística moderna. Para algunos autores (Hennig, 1968; Patterson, 1982; Dupuis, 1984; Padian, 1999), Darwin expresó claramente que la posibilidad de ordenar los seres vivos en un sistema jerárquico sólo puede explicarse aceptando un parentesco entre los mismos. Es decir que si no aceptamos la idea de relación genealógica, el ordenamiento de las especies actuales y fósiles en géneros, familias y órdenes sería inexplicable. Para otros autores, como Mayr (1985) y Cronquist (1988), las ideas de Darwin son más afines a las de la taxonomía gradista que a

LA CLADÍSTICA EN EUROPA

Darwin

La publicación de 'El origen de las especies' de Darwin (1859) constituyó una revolución científica, que excedió incluso los límites de la biología. Si bien el concepto de evolución precede a Darwin —entre sus precursores más importantes se encuentran Lamarck (1809) y Chambers (1844)— recién es con la publicación de esta obra que la noción de cambio evolutivo es implantada definitivamente en la biología (Futuyma, 1986; Glick, 1988).

Ya en el esbozo de su teoría de la evolución por selección natural de 1842, Darwin consideró que el sistema de clasificación natural debería basarse en las relaciones genealógicas (Papavero y Llorente, 1996a). Cabe destacar que la única figura que ilustra 'El origen de las especies' (Darwin, 1859) es un árbol filogenético (Fig. 2). El mismo, a diferencia de los árboles más antiguos, carece de un tronco central y presenta un aspecto claramente divergente, con algunas ramas que representan taxones extinguidos en épocas geológicas anteriores y otras ramas que llegan hasta la actualidad. Darwin reconoció que la evolución generaba un sistema de relaciones jerárquicas, equiparando así una clasificación 'natural' con

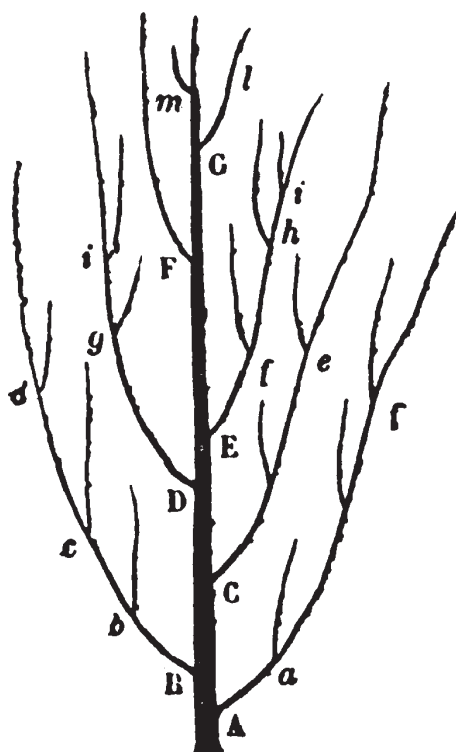


Fig. 1. Árbol filogenético presentado por Bronn (1858) para representar el desarrollo de la vida.
(Tomada de Craw, 1992)

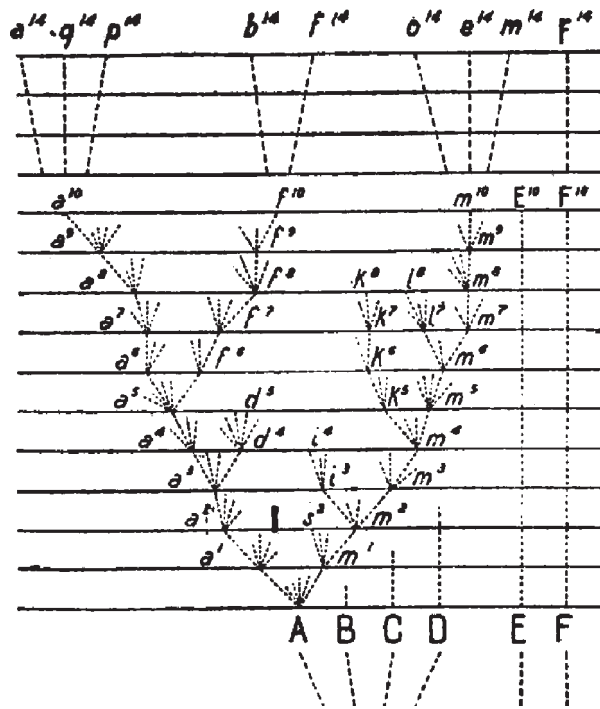


Fig. 2. Parte del árbol filogenético presentado por Darwin (1859) en el "Origen de las especies".

la cladística, debido a su supuesta aceptación de grupos parafiléticos (es decir, aquellos basados en caracteres 'primitivos', que excluyen algunos de los descendientes del ancestro común). Ghiselin (1985) y Padian (1999) han argumentado convincentemente que Darwin, aunque no podría ser rotulado como 'cladista', claramente comprendió las dificultades taxonómicas asociadas con la aceptación de grupos parafiléticos.

Los darwinistas germanoparlantes

El darwinismo inicialmente halló numerosos seguidores en Alemania y Austria, entre los que se destacan Schleiden, von Cotta, Gegenbaur, Hertwig, Wagner, Hofmeister, Müller (residente en el Brasil), Hückel, Weisman, Claus y Dohrn (Montgomery, 1988).

Hückel (1866) acuñó los términos filogenia, filogénesis, monofilético y polifilético. Asimismo, propuso diagramas filogenéticos para los reinos de los seres vivos (Fig. 3) y para plantas, cnidarios, equinodermos, articulados, moluscos, vertebrados y mamíferos.

Müller aplicó las ideas evolucionistas al estudio sistemático de los crustáceos en su libro 'Für Darwin' (versión inglesa del 1869). En el mismo, además de presentar evidencias acerca de la evolución, Müller analizó el problema planteado por el conflicto entre caracteres que sustentan agrupamientos diferentes (Fig. 4), la distinción entre caracteres primitivos y evolucionados, y el uso

de la ontogenia para ordenar temporalmente (polarizar) los caracteres. Müller fue el primer autor en proponer reconstrucciones filogenéticas basadas en caracteres y no tan sólo especulativas como las de Hückel (Papavero y Llorente, 1996a). A partir de la quinta edición del 'Origen de las especies', Darwin adoptó el descubrimiento de Müller de la incongruencia entre caracteres larvales y adultos, como una demostración de que la similitud y la genealogía no coinciden siempre (Dupuis, 1984).

Hertwig (1914) expresó claramente que el sistema jerárquico de grupos de parentesco constituía una prueba de la evolución. Según este autor: "[e]l árbol genealógico utilizado para representar gráficamente las genealogías humanas se adapta especialmente cuando se quieren expresar las relaciones de parentesco de las especies en un género. En realidad, el árbol filogenético es la única expresión adecuada para explicar los parentescos anatómicos entre los distintos grupos animales."

Otros autores germanoparlantes que aplicaron métodos filogenéticos a comienzos de este siglo fueron A. Handlirsch, W. Zimmermann y K. Lorentz. De ellos, Zimmer-

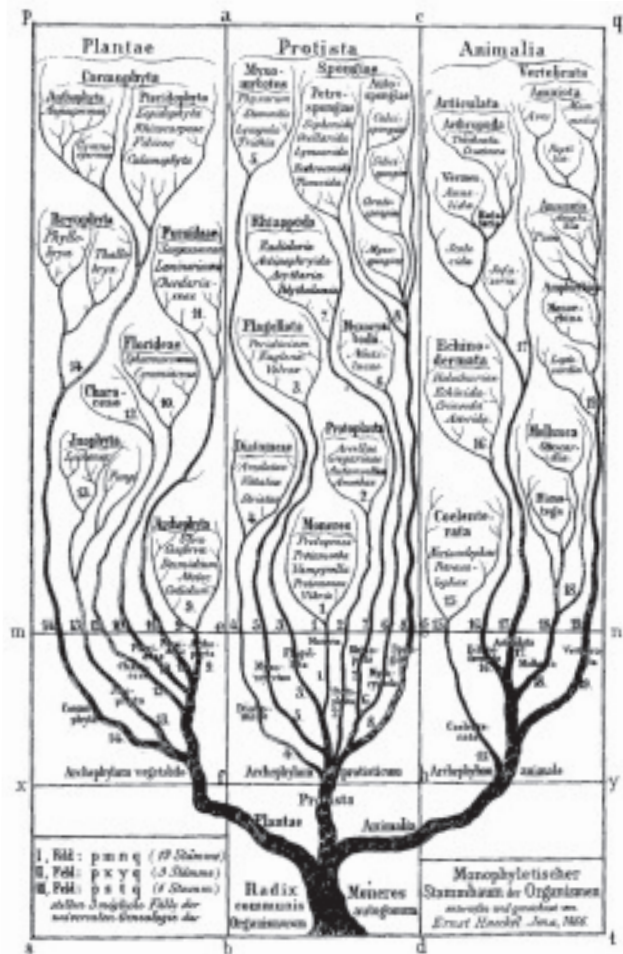
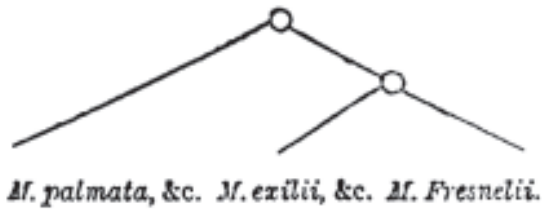


Fig. 3. Árbol filogenético de los reinos Plantae, Protista y Animalia, propuesto por Hückel (1866).

From the structure of the clasp-forceps:



From the presence or absence of the secondary flagellum.

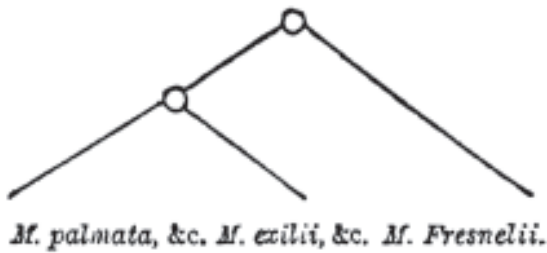


Fig. 4. Alternativas para determinar las relaciones de las especies del género de anfípodos *Melitta* (Müller, 1869).

mann es quizá la figura más relevante; en su trabajo de 1931, discutió claramente los enfoques alternativos a la sistemática filogenética: “¿Queremos agrupar filogenéticamente, es decir, siguiendo relaciones naturales? ¿O queremos agrupar intuitivamente, siguiendo alguna impresión subjetiva? No tenemos otra posibilidad. Por supuesto, podemos clasificar enteramente ignorando la filogenia. Sin embargo, debemos ser conscientes de que entonces estaremos forzados a agrupar artificial o ‘idealmente’; la sistemática filogenética es el único procedimiento que, a través del acto de agrupar, directamente representa relaciones naturales.” Asimismo, Zimmermann discutió varios métodos para determinar la polaridad de los caracteres (Donoghue y Kadereit, 1992) y definió claramente las relaciones filogenéticas, siendo citado por Hennig (1950) como una de las fuentes de su concepto de ‘monofilia’. Por otra parte, la representación de los grupos monofiléticos anidados estuvo claramente presentada en la obra de Zimmermann (Fig. 5).

La cladística en Italia

Durante la última década del siglo XIX se desarrolló un importante grupo alrededor del anelidólogo D. Rosa (1857-1944), en el Museo di Zoologia dell’Università di Torino, en el norte de Italia. Este grupo de zoólogos incluyó a los entomólogos Giglio-Tos y Griffini, y al herpetólogo Peracca (Craw y Heads, 1988).

En su ‘Ologenesi’, Rosa (1918) anticipó algunos de los principios cladísticos hennigianos, entre ellos que los grupos naturales deben ser monofiléticos y que los grupos parafiléticos no deben admitirse en una clasificación natural, el principio de la ramificación dicotómica, la extinción de las especies ancestrales luego de la especiación y la regla de la desviación.

Aunque algunos de estos principios ya no son componentes importantes de la cladística, fueron considerados relevantes para el desarrollo de la sistemática filogenética de Hennig (Craw, 1992). Hennig no citó esta obra de Rosa, por lo que resulta objeto de especulación el determinar a qué se deben las similitudes observadas entre las contribuciones de ambos (Croizat, 1975, 1978; Nelson y Platnick, 1981). De cualquier modo, esto sólo expresaría el ‘síndrome del precursor’ de los historiadores (Collingwood, 1986) y, tal como veremos más adelante, hay otros autores que también adelantaron algunas de las concepciones hennigianas (Papavero y Llorente, 1996b).

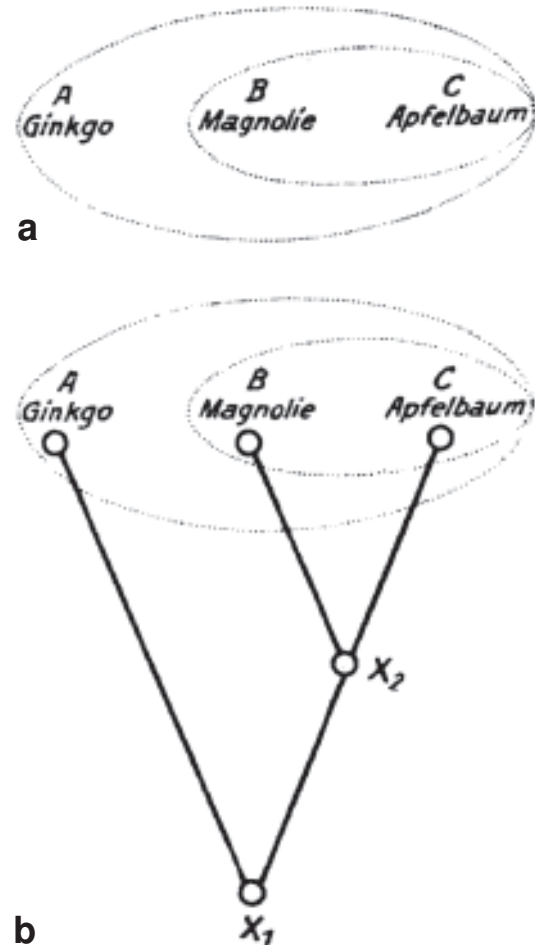


Fig. 5. Representación de los grupos monofiléticos anidados por Zimmermann (1931). (a) Conjuntos; (b) cladograma.

El 'teorema de Mitchell'

P. Chalmers Mitchell, secretario de la Zoological Society of London entre 1903 y 1935, puede considerarse como el autor del axioma según el cual los grupos monofiléticos sólo pueden reconocerse a través de caracteres evolucionados compartidos o sinapomorfías. Mitchell llamó a los caracteres primitivos 'arqueocéntricos' y a los evolucionados 'apocéntricos', considerando que sólo los segundos eran evidencia de relación genealógica (Mitchell, 1901). Pese a que Mitchell propuso varios agrupamientos de aves basados en relaciones genealógicas, no llegó a elaborar un sistema clasificatorio coherente ni un método articulado (Papavero y Llorente, 1996b).

La importancia de la contribución de Mitchell fue reconocida por Carolin (1984), al acuñar el nombre de 'teorema de Mitchell' en su honor.

La sistemática filogenética de Willi Hennig

Willi Hennig (1913-1976) publicó su obra 'Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik' en 1950, de la cual un trabajo anterior (Hennig, 1936) puede considerarse su precursor. Una traducción al inglés fue publicada en 1966, a partir de una revisión del texto original, en la que Hennig agregó una sección referida a los métodos para la reconstrucción filogenética (Richter y Meier,

1994). Una traducción al español apareció en 1968, publicada a iniciativa de O. Reig. Ésta se basó en un texto reelaborado por Hennig, cuyo manuscrito fue enviado a la Argentina en 1961.

La obra de Hennig (1968) está organizada en cuatro capítulos. El primero se refiere a la ubicación de la sistemática en el conjunto de otras disciplinas de la biología, y discute la falta de sustento teórico de la misma y las diferencias existentes entre el enfoque filogenético y el de los morfólogos idealistas.

En el segundo capítulo, referido a las tareas y métodos de la sistemática, Hennig defiende enfáticamente la idea que la sistemática es una ciencia y no un arte, y destaca la importancia que tiene el análisis de la holomorfolología para los estudios microtaxonómicos, discutiendo varios ejemplos de metamorfosis, polimorfismo y ciclomorfismo. La holomorfolología es el conjunto de los caracteres provenientes de todos los estadios del desarrollo por los que pasa un organismo, a los que Hennig denominó semaforontes, desde la fertilización hasta la muerte. El concepto de semaforonte es fundamental, ya que permite integrar la variabilidad total de un individuo a lo largo del tiempo y reconocerlo como parte de un continuo tiempo-espacio (Papavero et al., 1993).

Hennig también analiza el modo en que se originan las especies por fragmentación de comunidades reproductivas y aislamiento espacial. En este mismo capítulo, también se refiere a la macrotaxonomía, es decir la taxonomía por encima del nivel de especie, donde presenta dos

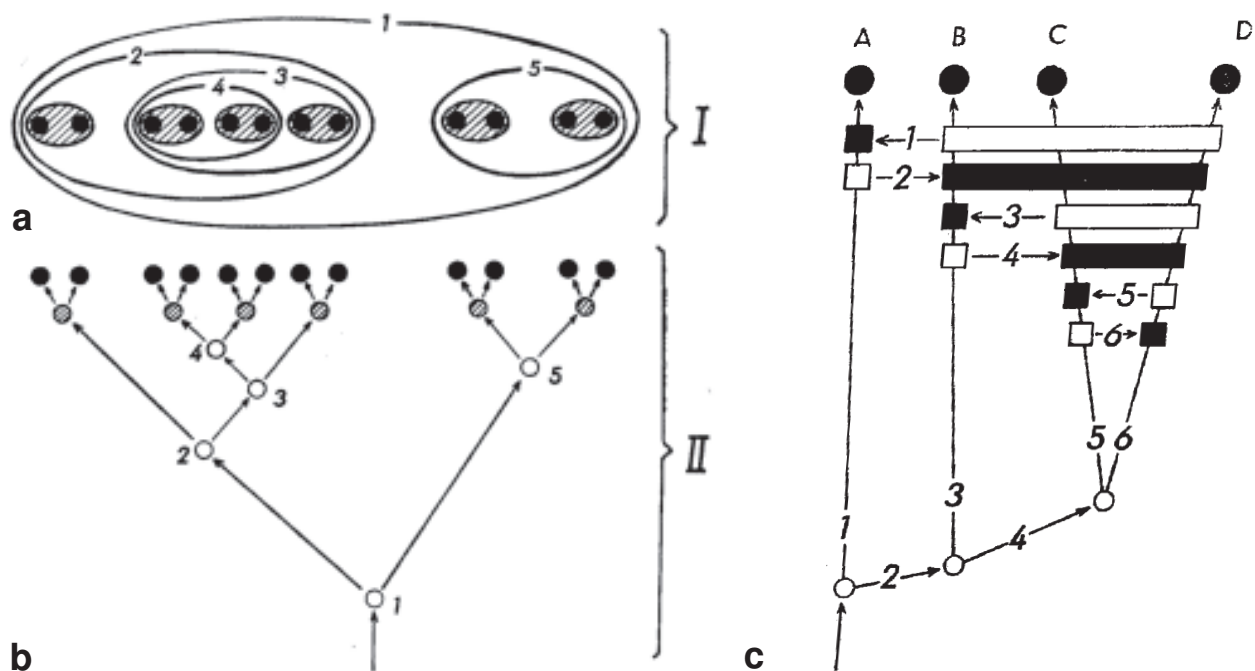


Fig. 6. Formas alternativas para representar la relaciones filogenéticas de Hennig (1968). (a) Conjuntos; (b) cladograma; (c) cladograma con sinapomorfías (negro) y simplesiomorfías (blanco) superpuestas.

formas equivalentes para representar sistemas jerárquicos: diagramas de conjuntos (Fig. 6a) y diagramas arborescentes, hoy conocidos como cladogramas (Fig. 6b, c). A partir de los mismos, Hennig discute la definición de grupos monofiléticos para varios autores previos y presenta la suya propia: “[u]n grupo monofilético es un grupo de especies que descienden de una única especie ('original'), y en la cual aparecen a la vez reunidas todas las especies que son descendientes de esta especie original. Se podría decir también, abreviadamente: un grupo monofilético comprende a todos los descendientes de un grupo de individuos que han pertenecido en su tiempo a una misma comunidad reproductiva, vale decir, a una misma especie.”

Una parte importante del segundo capítulo se refiere a la diferencia entre la similitud global (postulada por los taxónomos feneticistas) y la similitud basada en la genealogía, y a la confusión que resulta de combinar ambas en un mismo sistema clasificatorio. La parte más sustancial de este capítulo es la presentación del esquema argumental hennigiano, de acuerdo con el cual los grupos monofiléticos se reconocen por sinapomorfias o caracteres evolucionados compartidos (Fig. 6c). Al respecto, Hennig discute diferentes criterios para determinar cuáles caracteres son apomórficos, como el precedente paleontológico, la progresión corológica, el precedente ontogenético y la correlación de series de transformación. En el mismo capítulo, Hennig se refiere a los paralelismos, convergencias y reversiones, y los principios de la biogeografía filogenética. Asimismo, discute la manera de medir las edades de origen y diferenciación de los taxones, a través de evidencias paleontológicas, biogeográficas y parasitológicas.

En el capítulo siguiente, Hennig aborda los problemas, tareas y métodos de la sistemática filogenética, colocándola en un contexto evolutivo, al discutir la posibilidad que un grupo pueda tener un origen polifilético y al revisar (y descartar) diversas 'leyes' evolutivas.

El último capítulo revisa algunos de los conceptos generales desarrollados antes, critica las clasificaciones tipológicas y postula que la sistemática filogenética debería erigirse en el sistema general de referencia de la biología.

Aunque algunas de las ideas expresadas por Hennig no son del todo originales, como lo señala el autor al citar profusamente a sus predecesores y contemporáneos, esta obra puede considerarse la 'Summa' de la cladística. Los desarrollos teóricos posteriores han llevado a superar muchos de los planteamientos de Hennig, sin embargo, el valor de esta obra continúa vigente.

En las décadas de 1950 y 1960 aparecen algunos comentarios o aplicaciones de la sistemática filogenética de Hennig (Kiriakoff, 1959, 1962, 1963; Brundin, 1966). Una síntesis de la historia temprana de la sistemática filogenética en Europa fue publicada por Dupuis (1978), cuya traducción aparece en Papavero y Llorente (1996b).

LA CLADÍSTICA EN AMÉRICA

Estados Unidos

Desde fines del siglo XIX, varios biólogos estadounidenses se convirtieron en entusiastas darwinianos y contribuyeron en muchos casos con discusiones de índole filogenética. Busck (1909) reconoció que la similitud fenética y el nivel de organización no necesariamente reflejaban relaciones filogenéticas (Fig. 7). Braun (1919) distinguió entre caracteres primitivos, derivados y únicos, al establecer la posición filogenética de la familia de mariposas Micropterygidae.

El herpetólogo Camp (1923) discutió varios criterios para determinar relaciones filogenéticas y propuso un cladograma para las familias de saurios (Fig. 8). La clara aplicación de los principios cladísticos por Camp resulta evidente en su trabajo, donde incluso llegó a plantear criterios para el peso de caracteres. Resulta notable que el análisis de los caracteres usados por Camp mediante un programa de cómputo (Moody, 1985) condujo a un cladograma muy semejante al presentado por el mismo, por lo que sería razonable pensar que aplicó el principio de la parsimonia.

Entre todos los autores norteamericanos, habría que destacar la importancia del entomólogo H. Ross, quien anticipó varios aspectos de la metodología cladística hennigiana en 1937.

América Latina

Los primeros trabajos que aplicaron la metodología hennigiana se publicaron en la Argentina. En la década de 1950, varios refugiados de guerra europeos que habían sido contratados por el Instituto Miguel Lillo de Tucumán, comenzaron a emplear consistentemente los principios hennigianos, entre ellos Kusnezov, Aczél, Monrós y Wygodzinsky.

Kusnezov (1951, p. 239) expresó: “No es posible en-

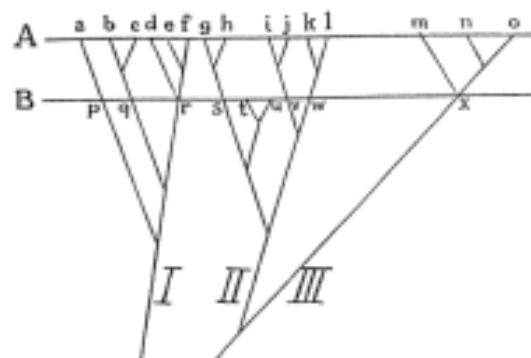
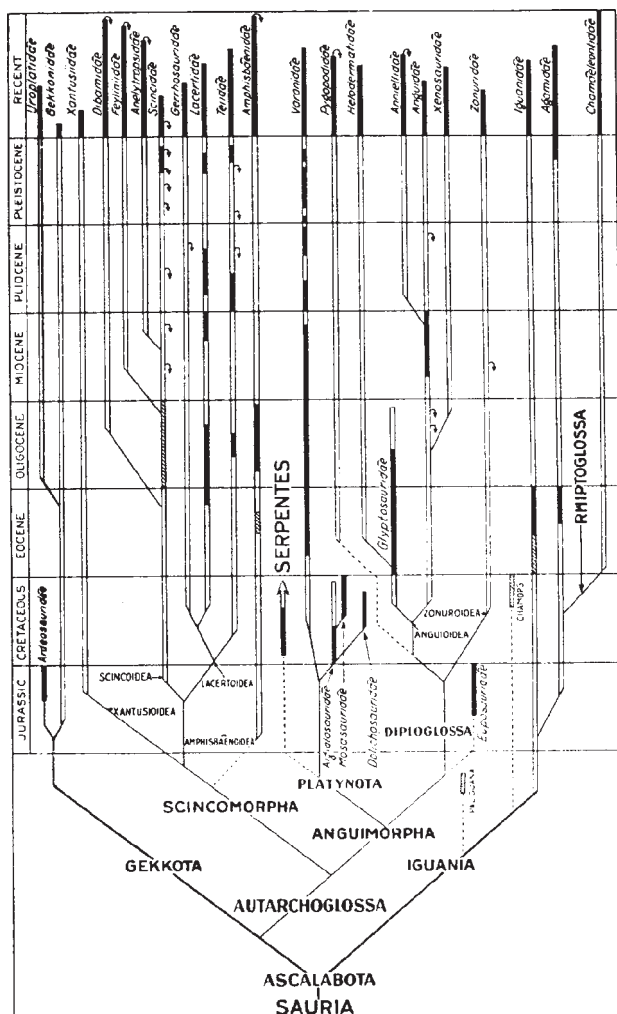


Fig. 7. Cladogramas de Busck (1909).



tender cuál es la diferencia real entre un sistema filogenético y uno natural. Lo natural es lo que existe en la naturaleza, y pues en la naturaleza todo está en desarrollo, el sistema natural tiene que reflejar las relaciones filogenéticas. No es posible imaginar un sistema natural ajeno y contradictorio con respecto a la filogenia.” Kusnezov más tarde habría de convertirse en una autoridad en Formicidae; su trabajo de 1951 sólo constituye una muestra de sus numerosas contribuciones.

La relevancia del trabajo de Aczél (1951) sobre las Tylidae sudamericanas radica en que constituye la primera aplicación de la cladística hennigiana a un problema taxonómico concreto, por un autor distinto de Hennig (Craw, 1992).

Monrós (1959) presentó en su monografía de los géneros de Chrysomelidae, cladogramas para los Cerambycoidea, Crioceriformes, Sagraeae, Donaciinae y Criocerinae. Resulta interesante su discusión sobre la naturaleza parafilética de la familia Chrysomelidae, dado que las

Bruchidae serían el grupo hermano de una de sus subfamilias (Sagrinae).

El alemán (luego nacionalizado argentino) Pedro Wygodzinsky es la figura más relevante entre los pioneros de la cladística en América Latina. Wygodzinsky llegó a la Argentina en 1948, para trabajar en el Instituto de Medicina Regional de la Universidad Nacional de Tucumán; en 1954 pasó a trabajar al Instituto Miguel Lillo; y entre 1959-1962 fue profesor de entomología y genética en la Universidad de Buenos Aires (Schuh y Herman, 1988). Wygodzinsky y Coscarón (1962) publicaron un trabajo sobre Simuliidae (Diptera), con apreciaciones filogenéticas. En ese mismo año, el American Museum of Natural History de New York le ofreció un cargo de curador en el Departamento de Entomología, y Wygodzinsky se fue a vivir a los Estados Unidos, donde pasó los últimos 25 años de su vida.

A pesar del interés inicial en el enfoque hennigiano, la cladística no se desarrolló en América Latina hasta entrada la década de 1970. Ello se dio en forma independiente en dos núcleos principales: Argentina y Brasil. En la Argentina, el botánico J. Crisci introdujo la cladística numérica desde los Estados Unidos. Una de sus primeras aplicaciones es el análisis cladístico de los géneros de Cycadales (Petricola y Crisci, 1977). Crisci dictó varios cursos de grado y posgrado de taxonomía, donde la sistemática filogenética ocupaba una parte importante. En el Brasil, N. Papavero, N. Bernardi y Â. Pires aplicaron la metodología filogenética al estudio de los Dípteros. A partir de la segunda mitad de la década de los 70, Papavero comenzó a dar cursos de posgrado en diversas ciudades del Brasil, los cuales en las décadas siguientes se extendieron a la Argentina, Chile, México y Perú. En la década de los 90, el número de sistemáticos cladistas en América Latina ha crecido mucho, no sólo en la Argentina y Brasil, sino también en México. En este último país, se han organizado varios Diplomados de Actualización en Biología Comparada Contemporánea, por iniciativa de J. Llorente, que han permitido la formación de numerosos sistemáticos con orientación cladística.

El American Museum of Natural History

Wygodzinsky fue uno de los pioneros en introducir la sistemática filogenética en los Estados Unidos y el primero en el American Museum of Natural History de New York (Schuh y Herman, 1988; Slater y Polhemus, 1990).

En esa institución se constituyó uno de los grupos más activos de cladistas. D. E. Rosen, G. Nelson y N. Platnick se encuentran entre sus figuras más descollantes. Durante la década de 1970, estos autores habrán de encontrarse entre las personalidades más prominentes en debatir con los representantes de la taxonomía evolucionista (Simpson, Mayr y Ashlock, entre otros) y

de la fenética (Sneath, Sokal, Michener y Rohlf, entre otros). Algunas contribuciones particularmente interesantes son las de Nelson (1970, 1972a, b, 1974, 1978, 1979, 1985, 1989), Rosen (1974, 1984), Platnick y Crampton (1977), Platnick (1979, 1982, 1985, 1986), Nelson y Platnick (1980, 1981, 1984) y Nelson y Rosen (1980).

La obra de Nelson y Platnick (1981) representa una síntesis de la sistemática filogenética de Hennig con la panbiogeografía de Croizat (1964), a la luz de los principios epistemológicos de Karl Popper (1983, 1985). El libro está organizado en tres partes: forma (relacionada con los principios de la sistemática), tiempo (referida a la relación entre la ontogenia, la filogenia y la paleontología) y espacio (referida a la biogeografía cladística o de la vicarianza).

LA CLADÍSTICA EN LA ACTUALIDAD

La cladística numérica

Numerosos autores han propuesto métodos 'numéricos' para la reconstrucción filogenética (Wagner, 1961; Edwards y Cavalli-Sforza, 1964; Camin y Sokal, 1965; Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Fitch y Margoliash, 1967; Sneath y Sokal, 1973; Fitch, 1977; Edwards, 1996), algunos de ellos conceptualmente más relacionados con la taxonomía fenética que con la sistemática filogenética. Sin embargo, el autor que más ha contribuido con el desarrollo numérico de la cladística es J. S. Farris.

Farris no sólo ha sido la figura más relevante para el desarrollo de la cladística numérica (Kluge y Farris, 1969; Farris, 1970, 1986, 1989a, b; Farris et al., 1982), sino que a través de una notable serie de contribuciones (Farris, 1977, 1979a, b, 1980, 1982a, b, 1983; Mickevich y Farris, 1981) ha demostrado la superioridad de los métodos cladísticos numéricos sobre los desarrollados por la taxonomía fenética, para producir clasificaciones naturales y con mayor contenido de información, por lo que, aun juzgada por los criterios de los taxónomos feneticistas, la cladística resulta metodológicamente superior (Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998).

El cladismo transformado

Pese a que los principios teóricos de la cladística fueron formulados por Hennig y autores previos como un enfoque filogenético, más tarde pasó por una transformación que la hizo independiente de las especulaciones filogenéticas previas al análisis. De acuerdo con los exponentes de dicha transformación, para que la explicación causal de un patrón sea realmente eficiente, es preferible no percibir al mismo en términos de los procesos que lo han producido (por ello se los conoce también como 'cladistas

de patrón'). Así, la cladística es vista como un método básico para construir clasificaciones naturales (las cuales preceden a los planteamientos filogenéticos) y no es considerada como una 'ruptura epistemológica', sino como un modo explícito y lógico de estudiar caracteres y emplearlos para clasificar organismos (Goloboff, 1998).

Entre algunas de las contribuciones que expresan el cladismo transformado, se encuentran las de Platnick (1979, 1982, 1985, 1986), Patterson (1980), Nelson y Platnick (1981, 1984), Brady (1982, 1983, 1985), Nelson (1985, 1989), De Pinna (1996) y Goloboff (1998).

De acuerdo con este enfoque, la cladística se basa en los siguientes principios (Platnick, 1979, 1985; Patterson, 1980; Scotland, 1992):

1. La jerarquía natural puede ser descubierta y representada mediante un diagrama arborescente denominado cladograma.

2. Cada carácter posee un estatus diferente de acuerdo con el nivel jerárquico en que se distribuye (si se halla en todos los miembros de un grupo o su distribución excede al mismo, no indica relaciones jerárquicas entre dichos miembros).

3. La congruencia entre los caracteres permite distinguir entre homología (sinapomorfia) y no homología (homoplasia).

4. El criterio de parsimonia o simplicidad maximiza la congruencia entre los caracteres.

Existen otros autores que poseen una visión más 'tradicional' de la sistemática filogenética, p. ej. Wiley (1981), De Queiroz (1985), De Queiroz y Donoghue (1990), Wiley et al. (1991), Amorim (1994) y Christoffersen (1995), entre otros. Sin embargo, los procedimientos cladísticos que siguen son los mismos. Más aún, para algunos autores ni siquiera sería posible distinguir entre los cladistas transformados y los tradicionales (Carpenter, 1987).

ALTERNATIVAS A LA CLADÍSTICA

En la historia de la sistemática se han desarrollado otros métodos clasificatorios alternativos a la cladística. Una revisión de algunos de dichos métodos se presenta en Papavero y Llorente (1994a, b, 1996a, b); aquí caracterizaré de modo muy breve a los principales.

Taxonomía evolucionista

La taxonomía evolucionista o gradista se basa en la idea de agrupar a los taxones considerando no sólo sus relaciones genealógicas, sino también el grado de diferencia entre los mismos (Mayr, 1942; Simpson, 1961; Ashlock, 1972, 1974, 1984; Estabrook, 1986; Cronquist, 1988).

Los taxónomos evolucionistas admiten los grupos pa-

rafiléticos o 'grados' en sus clasificaciones, cuando se da alguno de los siguientes casos (Wiley, 1981):

1. Cuando hay un intervalo morfológico notorio entre un grupo monofilético y la serie de taxones que lo anteceden, por ejemplo Aves vs. 'Reptilia'.

2. Cuando el grupo monofilético ocupa una 'zona adaptativa' diferente que la serie de taxones que lo anteceden, por ejemplo Hominidae vs. 'Pongidae'.

3. Cuando hay una mayor riqueza de especies en el grupo monofilético, en relación con la relativa pobreza de la serie de taxones que lo anteceden, por ejemplo Pterygota vs. 'Apterygota'.

La metodología taxonómica evolucionista es muy heterogénea. La obra de Simpson (1961) puede considerarse como el resumen de la práctica taxonómica evolucionista, una especie de 'Biblia' retrospectiva (Nelson y Platnick, 1981).

La taxonomía evolucionista fue sostenida por algunos autores, como Mayr (1974), Estabrook (1986), Stuessy (1987) y Cronquist (1988), a quienes no les satisfacía el reconocimiento exclusivo de grupos monofiléticos, propugnado por los cladistas. Desafortunadamente, no sigue procedimientos analíticos precisos, se basa en el criterio de autoridad y no permite reproducir los resultados (Scotland, 1992; Lipscomb, 1998).

Según Carpenter (1987), el interés de Mayr en el proceso de especiación hizo que una generación de taxónomos enfatizara el estudio de problemas a nivel específico, lo que retrasó la amplia aceptación de la cladística. Fue con Hennig (1950) que la atención de la sistemática se redirigió al estudio de los taxones supraespecíficos (Richter y Meier, 1994).

Taxonomía práctica

Algunos autores (Blackwelder, 1967; Boyden, 1973) sostuvieron que la clasificación debería ser independiente de las disgresiones filogenéticas, enfatizando así el aspecto práctico de la sistemática.

Pese a que algunas de las críticas de estos autores a la taxonomía evolucionista son válidas, no llegaron a proponer una teoría clasificatoria alternativa (Nelson y Platnick, 1981).

Taxonomía fenética

Basada en la idea de agrupar a los taxones por su similitud global. Exposiciones de los principios de la taxonomía fenética se hallan en Sneath y Sokal (1973) y Crisic y López Armengol (1983).

Una desventaja de la taxonomía fenética es que las estimaciones basadas en similitud global 'mezclan' caracteres que se aplican a diferentes niveles de universalidad

del problema examinado (Wiley, 1981). Otro problema es que es posible obtener diferentes agrupamientos a partir de una misma matriz de datos, si se emplean distintos algoritmos, por lo que no se logra la objetividad y estabilidad buscadas por los feneticistas (Scotland, 1992). Sin embargo, y pese a sus deficiencias, la taxonomía fenética constituyó una evidente mejora en relación con la taxonomía evolucionista.

En la actualidad la taxonomía fenética ha sido abandonada casi completamente, salvo por su uso esporádico para resolver problemas de microtaxonomía (Siebert, 1992).

Compatibilidad de caracteres

Se basa en el supuesto que la mayor cantidad de caracteres compatibles (que en conjunto determinan lo que se conoce como un 'clique') dará la mejor estimación de la filogenia. Existen varios trabajos discutiendo esta metodología (Estabrook et al., 1976; Felsenstein, 1982; Estabrook, 1984; Meacham, 1984; Meacham y Estabrook, 1985). La compatibilidad de caracteres es un caso extremo de peso de caracteres (Carpenter, 1987).

No es un método cladístico válido, pues no agrupa por sinapomorfías, además de que el árbol resultante será globalmente poco parsimonioso, pues acomoda a los caracteres excluidos (por no formar parte del 'clique' más largo) como homoplasias (Siebert, 1992).

Máxima verosimilitud

Este enfoque emplea tendencias evolutivas reconocidas —como, por ejemplo, que las transiciones son más frecuentes que las transversiones en los caracteres moleculares— para definir probabilidades y luego generar los cladogramas de acuerdo con las mismas (Felsenstein, 1983, 1984; Yang, 1994; Hillis, 1995).

Aunque algunos prefieren este enfoque, sobre todo para analizar caracteres moleculares, los métodos de máxima verosimilitud no son usualmente aceptados como métodos cladísticos apropiados (Farris, 1983; Siddall y Kluge, 1997; Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998; Siddall, 1998a).

Básicamente existe acuerdo en que de haber tendencias evolutivas, éstas deberían deducirse a partir del cladograma y no forzar los datos de acuerdo con ellas (Farris, 1983; Siebert, 1992; Lipscomb, 1998). Además, se ha demostrado que los métodos de máxima verosimilitud tienden a fallar cuando taxones relacionados poseen 'ramas largas' (Siddall, 1998a; Siddall y Whiting, 1999). Por otra parte, los modelos basados en probabilidades son inductistas (contrastando con el enfoque hipotético-deductivo de la sistemática filogenética), problemáticos y deterministas (Siddall y Kluge, 1997).

CONCEPTOS BÁSICOS

La sistemática filogenética o cladística estudia la diversidad orgánica a través del reconocimiento de las relaciones genealógicas de los organismos, las que se reflejan en la clasificación natural de los mismos (Wiley, 1981).

Entre las funciones más importantes de la sistemática filogenética se encuentran las siguientes (Lipscomb, 1998):

1. Proveer, mediante la clasificación, el marco conceptual a través del cual los biólogos pueden comunicar información acerca de los seres vivos.

2. Proporcionar, mediante los cladogramas, las bases para proveer diferentes interpretaciones evolutivas.

3. Predecir, mediante los cladogramas y las clasificaciones derivadas de los mismos, propiedades de los organismos recién descubiertos o poco conocidos.

PASOS DE UN ESTUDIO SISTEMÁTICO

Para llevar a cabo un estudio sistemático aplicando la metodología cladística básicamente se siguen cuatro pasos:

1. Seleccionar los taxones que serán las unidades de nuestro estudio.

2. Seleccionar los caracteres que brindarán la evidencia sobre las relaciones genealógicas de los taxones estudiados.

3. Descubrir las relaciones genealógicas de los taxones analizados y expresarlas en un cladograma.

4. Traducir las relaciones genealógicas del cladograma en una clasificación formal.

CARACTERES

Un carácter es cualquier atributo (morfológico, molecular, etológico, ecológico, biogeográfico, etc.) que podamos observar en un organismo, cuyas diferentes manifestaciones se denominan estados. Por ejemplo, para el carácter 'número de manchas', los estados pueden ser 'dos manchas', 'cuatro manchas' y 'seis manchas'.

Existen diferentes términos para referirse a los estados de carácter en cladística (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Amorim, 1994):

Estado plesiomórfico. Es aquel que surge primero en el tiempo, ya que se halla o se infiere que se hallaba en el antecesor del grupo en estudio.

Estado apomórfico. Es aquel que surge a partir del estado plesiomorfo, es decir que resulta de una transformación del carácter dentro del grupo en estudio.

Simplesiomorfía. Es un estado plesiomórfico presente en dos o más taxones.

Autapomorfía. Es un estado apomórfico presente en un único taxón.

Sinapomorfía. Es un estado apomórfico compartido por dos o más taxones.

Todos estos términos son relativos, ya que cuando un estado surge en una especie es una autapomorfía (Fig. 9a), si luego se produce un evento de especiación se convierte en sinapomorfía (Fig. 9b) y si más tarde, con otro evento de especiación, cambia a otro estado diferente (otra autapomorfía), el estado original de todo el grupo pasa a

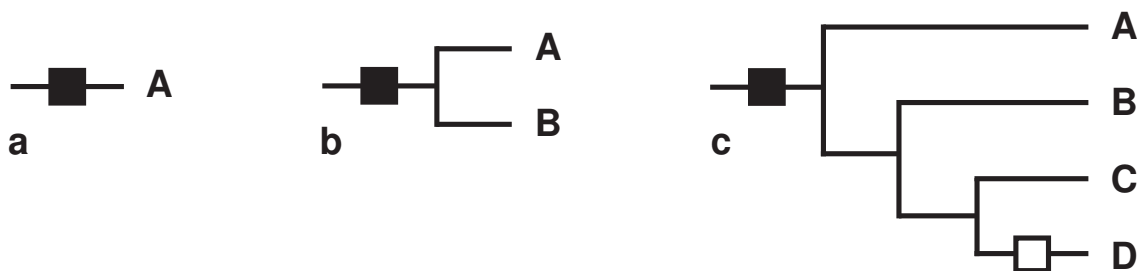


Fig. 9. (a) Autapomorfía; (b) sinapomorfía; (c) simplesiomorfía.

ser plesiomórfico (Fig. 9c).

Homoplasia. En los casos en que un carácter se desarrolla independientemente a partir de ancestros diferentes hablamos de homoplasia. Según provengan del mismo o de diferentes estados, se consideran paralelismos o convergencias, respectivamente (Fig. 10a, b).

También puede ocurrir que una de las sinapomorfías de un grupo se 'pierda' en uno de los descendientes, que entonces posee el estado plesiomórfico. En este caso hablamos de reversiones (Fig. 10c).

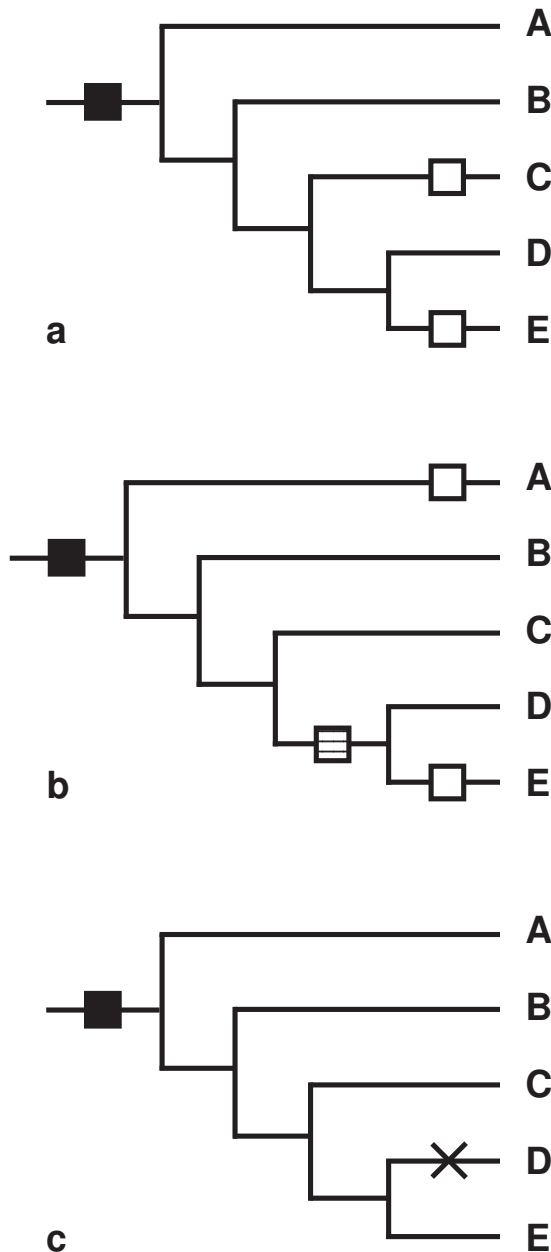


Fig. 10. (a) Paralelismo; (b) convergencia; (c) reversión. ■, □, ◻ : sucesivas apomorfías; ✕: reversión.

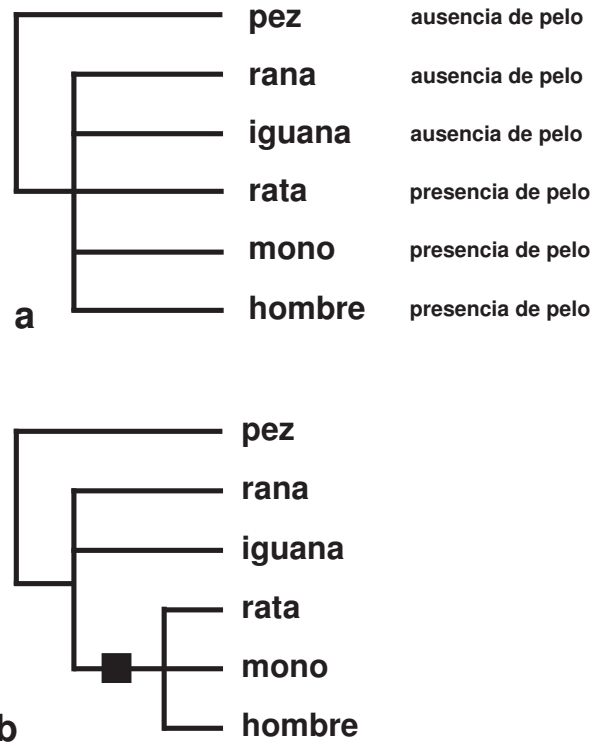


Fig. 11. Determinación de estados plesiomórficos y apomórficos para un carácter binario. ■: presencia de pelo.

DETERMINACIÓN DE ESTADOS PLESIOMÓRFICOS Y APOMÓRFICOS

Se han propuesto varios criterios para determinar cuáles estados son plesiomórficos y cuáles apomórficos (Watrout y Wheeler, 1981; Wheeler, 1981; Wiley, 1981; Maddison et al., 1984; Bryant, 1991). Los más aceptados en la actualidad son el criterio ontogenético y el de comparación con el grupo externo.

Criterio ontogenético

Este criterio asume que el estado plesiomorfo de un carácter aparece en las etapas más tempranas del desarrollo ontogenético de los organismos del grupo en estudio, mientras que el estado apomórfico lo hace en etapas más avanzadas (Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Kitching, 1992).

Para algunos autores, como Nelson (1978), Nelson y Platnick (1981) y Patterson (1982), este criterio sería el

más apropiado —si no el único— para establecer la polaridad de los caracteres.

Criterio de comparación con el grupo externo

Asume que los estados plesiomórficos serán aquellos presentes en algunos de los integrantes del grupo en estudio y en los del grupo externo, mientras que los apomórficos sólo se hallarán en algunos de los integrantes del grupo en estudio (Watrous y Wheeler, 1981; Farris, 1982a; Nixon y Carpenter, 1993; Lipscomb, 1998). Esto supone que un estado que se encuentra en ambos grupos puede haber sido heredado de un ancestro más antiguo que el ancestro del grupo en estudio, mientras que si se restringe sólo al grupo en estudio fue heredado de un ancestro más reciente. Este criterio es el más empleado en la actualidad.

El criterio de comparación con el grupo externo funciona de la siguiente manera:

Carácter binario o doble-estado. Supongamos (Fig. 11a) que en cinco especies (rana, iguana, rata, mono y hombre) se analiza la presencia de pelo. Tendremos los estados 'presencia' (en rata, mono y hombre) y 'ausencia' (en rana e iguana). Al comparar con un grupo externo, un pez, vemos que 'ausencia de pelo' se halla tanto en el grupo interno (rana e iguana) como en el grupo externo, por lo tanto es plesiomórfico; mientras que 'presencia de pelo' se encuentra sólo en algunos miembros del grupo interno (rata, mono y hombre), por lo que es apomórfico. De este modo, 'presencia de pelo' es una sinapomorfía que agrupa a rata, mono y hombre (Fig. 11b).

Para un carácter binario, el estado plesiomórfico se designa usualmente con '0' y el apomórfico con '1'; cuando un estado de carácter está ausente, se desconoce o es inaplicable, se puede representar con '?' o '-'.

Carácter multiestado aditivo u ordenado. Si la serie de estados de un carácter multiestado puede ser ordenada de acuerdo con una secuencia lógica, por ejemplo 'un dedo' (en caballo y cebra) → 'tres dedos' (en rinoceronte) → 'cinco dedos' (en gato y mono) (Fig. 12a), la comparación con el grupo externo simplemente nos permitirá determinar cuál de los estados es el más basal. En este caso, el estado plesiomórfico será 'cinco dedos' (en iguana), por lo que la secuencia será 'cinco dedos' → 'tres dedos' → 'un dedo'. De este modo, 'tres dedos' es una sinapomorfía para rinoceronte, caballo y cebra, y 'un dedo' es una sinapomorfía para caballo y cebra (Fig. 12b).

Por convención, para un carácter multiestado, el estado plesiomórfico se designa con '0' y los estados apomórficos con '1', '2', etc.

Carácter multiestado no aditivo o desordenado. Si la serie de estados de un carácter multiestado no puede

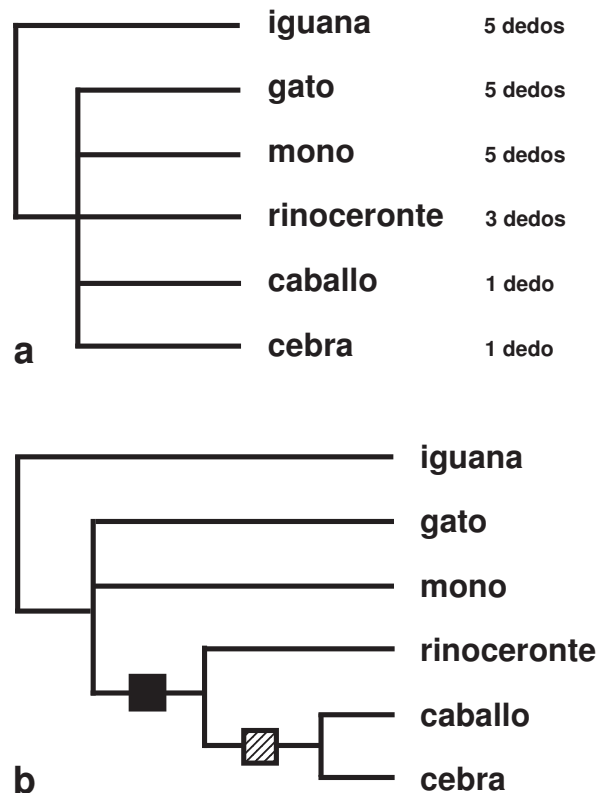


Fig. 12. Determinación de estados plesiomórficos y apomórficos para un carácter multiestado aditivo. ■: 3 dedos; ▨: 1 dedo.

ordenarse de acuerdo con una secuencia lógica, por ejemplo (Fig. 13a) los tipos de inflorescencia 'espiga' (en centeno), 'espádice' (en alcatraz), 'capítulo' (en margarita y girasol) y 'umbela' (en apio e hinojo), la comparación con el grupo externo sólo nos permitirá determinar cuál es el estado plesiomórfico (en este caso 'espiga'), pero no nos permitirá dar un orden a los distintos estados apomórficos ('espádice', 'capítulo' y 'umbela'), por lo que 'espádice' será una autapomorfía para el alcatraz, 'capítulo' será una sinapomorfía para la margarita y el girasol, y 'umbela' será una sinapomorfía que agrupe al apio e hinojo (Fig. 13b).

Aquí podemos utilizar la misma convención numérica que para el caso anterior (0, 1, 2, etc.), sin que ello implique un orden para los estados apomórficos.

Recientemente, Nixon y Carpenter (1993) esclarecieron la relación existente entre grupos externos, polarización y enraizamiento. De acuerdo con estos autores, en realidad la polaridad se debería determinar luego del análisis simultáneo de los grupos internos y externos, y no necesariamente debe ser establecida a priori. La formalización de Nixon y Carpenter (1993) comprende los

siguientes pasos:

1. Definición del grupo interno: Requiere identificar la o las sinapomorfías del grupo en estudio en relación con otros taxones.

2. Selección del grupo externo: Con base en sinapomorfías más inclusivas con el grupo interno, podemos seleccionar uno o más taxones que serán los grupos externos. Cuando no sea posible seleccionar grupos externos, se podrá enraizar el cladograma con un 'ancestro hipotético', pero éste no será incluido como unidad terminal en el análisis simultáneo, para que no afecte la topología del grupo interno. En este caso, primero se obtendrá un cladograma no enraizado y luego se ubicará su raíz en la rama interna que provea el cladograma más parsimonioso al agregar al ancestro hipotético.

so al agregar al ancestro hipotético.

3. Selección de caracteres de los grupos externos: La resolución de las relaciones entre los distintos grupos externos, tanto entre sí como en relación con el grupo interno, puede afectar la topología del grupo interno. Por eso es preciso resolver las relaciones de los grupos externos, para lo cual deben buscarse los caracteres apropiados.

4. Análisis de la matriz de datos: Se llevará a cabo analizando simultáneamente los grupos internos y externos.

5. Enraizamiento del cladograma: Se coloca la raíz en el sitio de unión entre el grupo interno y el o los grupos externos. Si esto no fuera posible, debido a que los grupos interno y externos se encuentran 'mezclados', es porque el grupo interno no es monofilético o porque no se han incluido caracteres que serán constantes para el grupo interno, pero que sirven para proveer estructura al grupo externo.

6. Deducción de la polaridad de los caracteres: Es decir, determinar cuáles estados son plesiomórficos y cuáles apomórficos según su posición relativa en el cladograma.

Polimorfismos

En algunos casos, un taxón puede poseer más de un estado de carácter diferente, sobre todo cuando se trata de un taxón supraespecífico. En esos casos, hay diferentes modos alternativos para tratarlos (Wiens, 1995; Yeates, 1995).

Para las especies polimórficas, algunos criterios son los siguientes (Wiens, 1995):

1. Cualquier ocurrencia del estado apomórfico: Si dentro de una especie hallamos al menos un individuo que posea el estado apomórfico, ese será el estado que se le asignará a dicha especie.

2. Información faltante: Se codificará como faltante o no informativo el carácter en que una especie sea polimórfica.

3. Polimórfica: Algunos programas de cómputo (como PAUP) permiten tratar a la especie como polimórfica, es decir con distintos estados a la vez.

4. Mayoría: Se codificará como presente el estado que se encuentra en la mayor parte de los individuos de la especie.

5. Escalado: Se codifica la especie polimórfica como si tuviera un estado intermedio (por ejemplo, '0' para el estado plesiomórfico, '1' para el polimórfico y '2' para el apomórfico) y se trata como ordenado.

6. No ordenado: Igual al escalado, pero el carácter se trata como no ordenado.

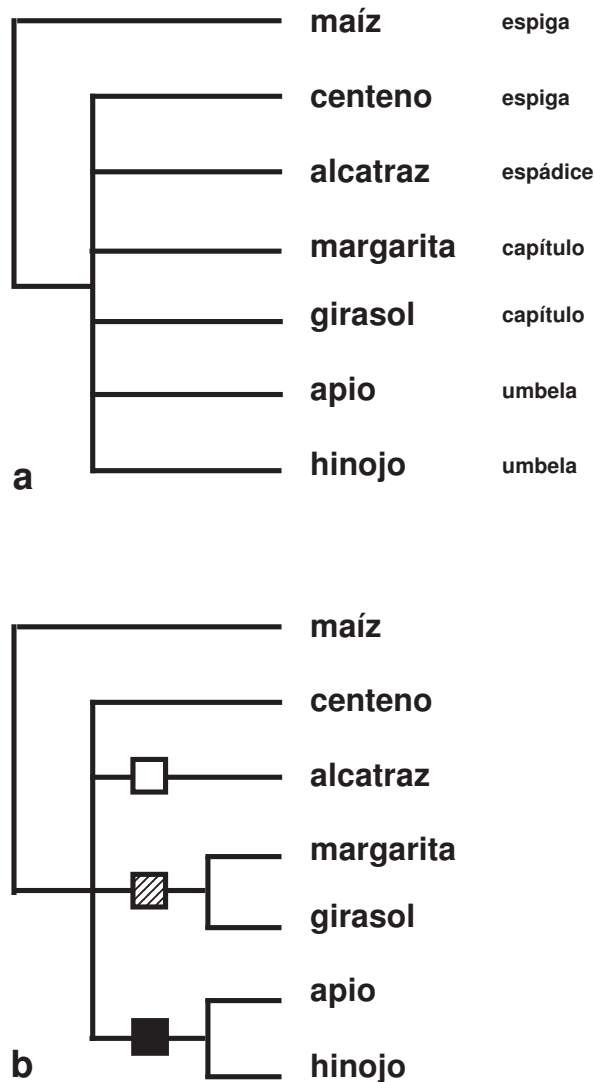


Fig. 13. Determinación de estados plesiomórficos y apomórficos para un carácter multiestado no aditivo.
□: espádice; ▨: capítulo; ■: umbela.

En el caso de los taxones supraespecíficos polimórficos, es posible aplicar dos métodos alternativos: el método del ejemplar y el del plan básico (Yeates, 1995):

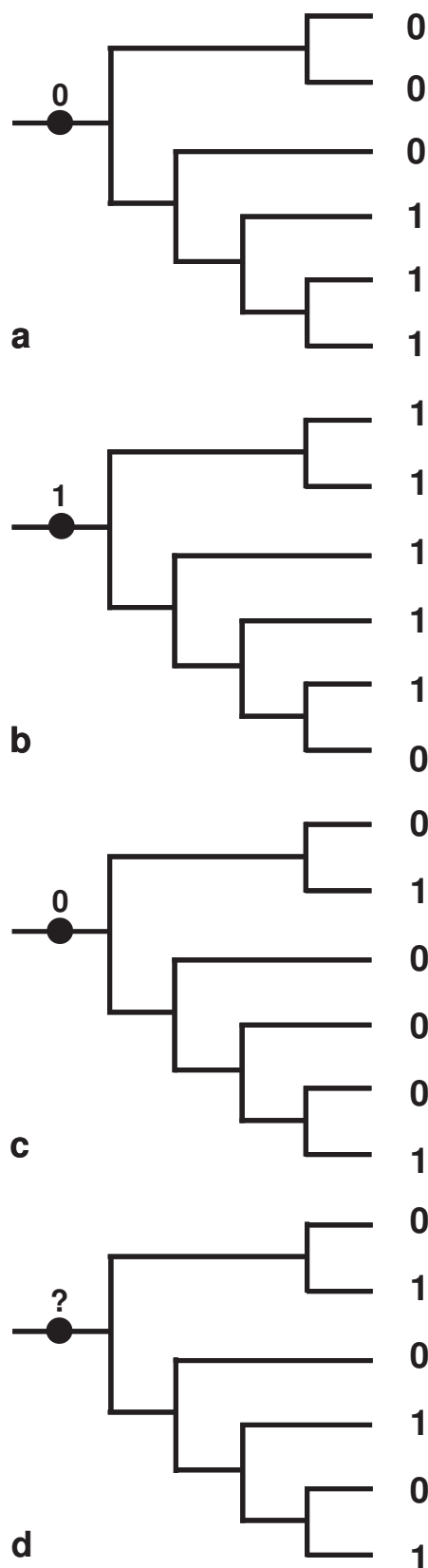


Fig. 14. Cladogramas de un taxón polimórfico, con la optimización de varios caracteres para determinar su plan básico.
● : estado ancestral.

1. Método del ejemplar: Consiste en tratar como unidades terminales a varias especies del taxón polimórfico, las que se denominan 'ejemplares'.

2. Método del plan básico ('groundplan'): Consiste en examinar las especies del taxón polimórfico y determinar cuál es la condición ancestral o básica del mismo, a partir de las relaciones filogenéticas que muestren sus especies. De acuerdo con el modo en que cada carácter se optimice en el cladograma del taxón, vamos a obtener distintas asignaciones del estado ancestral del mismo (Fig. 14).

En dos de los cladogramas (Fig. 14a, c) podemos estimar que la condición ancestral del carácter es '0', en otro (Fig. 14b) la condición ancestral será '1', mientras que en el último (Fig. 14d) no podemos asignar uno u otro valor y deberemos considerarlo como inaplicable, con un '?' (ver también capítulo 6).

MATRICES DE DATOS

Una vez que contamos con toda la información referida a los estados que están presentes en las unidades en estudio, podemos transformarla en una matriz de datos. Por convención, los taxones se suelen representar en las filas y los caracteres en las columnas.

Un ejemplo de matriz de datos es el siguiente:

	1	2	3	4	5	6
Sp. A	1	0	0	0	0	0
Sp. B	1	1	0	0	1	1
Sp. C	1	1	1	1	1	1
Sp. D	1	1	1	1	1	0

Si en la matriz de datos incluimos uno o más grupos externos, el cladograma resultante será enraizado. Si no los incluimos, el cladograma carecerá de raíz.

CLADOGRAMAS

Un cladograma (Fig. 15) es un dendrograma que refleja las relaciones genealógicas de los taxones terminales (Camin y Sokal, 1965). Hay varios términos empleados para describir las partes de un cladograma (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Page, 1993a):

Raíz o nodo basal. Es la base o punto de partida del cladograma.

Nodos internos o componentes. Son los puntos de ramificación del cladograma, es decir que están conectados con dos o más nodos o taxones terminales.

Ramas internas o internodos. Son los segmentos que unen nodos internos entre sí.

Ramas terminales. Son los segmentos que unen

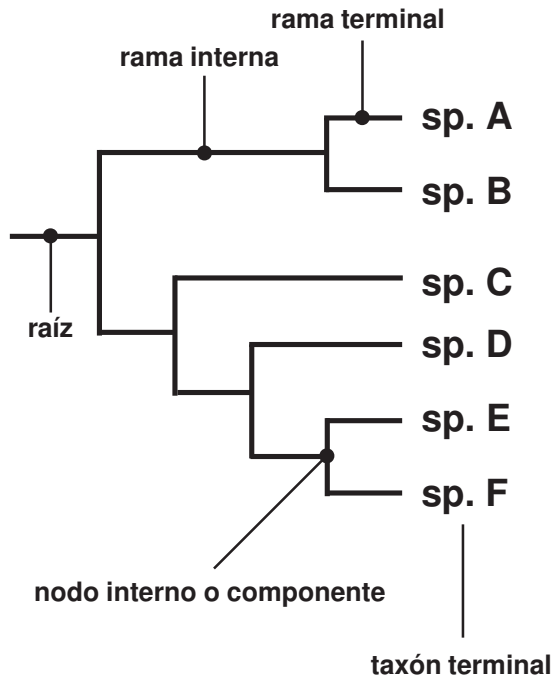


Fig. 15. Partes de un cladograma.

nodos internos y taxones terminales.

Taxones terminales. Son las unidades en estudio, es decir los taxones que se hallan situados en los extremos de las ramas terminales y están conectados con un solo nodo interno o con la raíz.

Hay varios términos que se emplean para describir los distintos tipos de cladogramas (Figs. 16, 17; Page, 1993a):

Cladogramas dicotómicos, binarios o totalmente resueltos. Son los cladogramas en que ningún nodo interno se conecta con más de dos nodos o taxones terminales (Fig. 16a).

Cladogramas politómicos o parcialmente resueltos. Son los cladogramas que contienen uno o más nodos internos conectados con más de dos nodos internos o taxones terminales. En la figura 16b, vemos una tricotomía basal que conduce a AB, C y DEF.

Cladogramas no enraizados. Son los cladogramas en que no hay nodo basal o raíz (Fig. 17a).

Cladogramas enraizados. Son los cladogramas que tienen un nodo basal o raíz que les imparte dirección. A partir de un cladograma no enraizado podemos obtener diferentes cladogramas enraizados, según en que parte del mismo coloquemos la raíz (Fig. 17b-f).

ESTADÍSTICOS DESCRIPTIVOS

Existen varios estadísticos que permiten cuantificar el gra-

do de homoplasia en un cladograma (Siebert, 1992).

Longitud

La longitud de un cladograma se representa por el número de pasos necesarios para sustentar las relaciones genealógicas de los taxones en el mismo (Camin y Sokal, 1965). Cuanto mejor sea el ajuste de los caracteres al cladograma, menor será el número de homoplasias y, por ende, menor será la longitud del cladograma (es decir, será más simple o parsimonioso).

Comparemos tres cladogramas diferentes, obtenidos a partir del mismo conjunto de datos (Fig. 18). El primero (Fig. 18a), carente de homoplasias, posee cinco pasos de longitud. En el segundo (Fig. 18b), el carácter 4 se desarrolla paralelamente en D y EF, por lo que el cladograma tiene un paso más (seis pasos). En el tercero (Fig. 18c), el carácter 2 es una sinapomorfía basal que revierte a la condición plesiomórfica en A, mientras que el carácter 4 se desarrolla paralelamente en D y EF, con lo que el cladograma tiene siete pasos en total. En este caso, el princi-

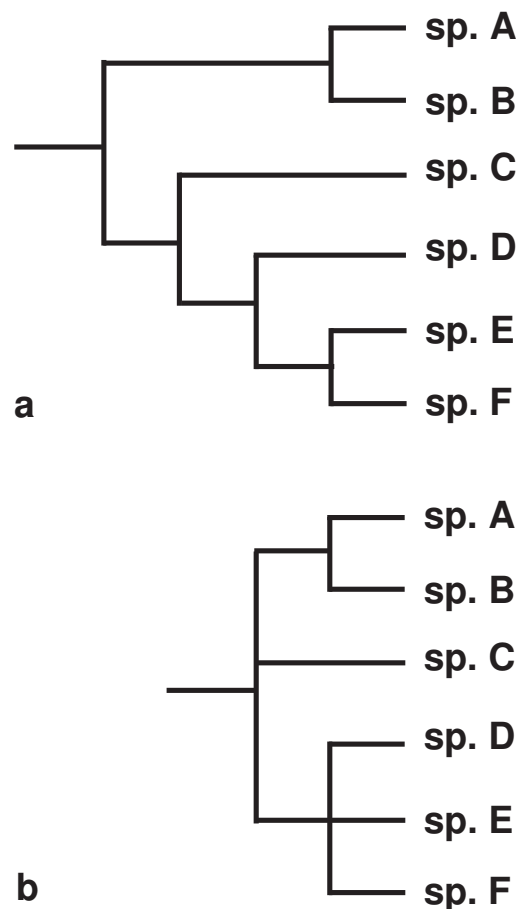


Fig. 16. Tipos de cladogramas. (a) Dicotómico; (b) politómico.

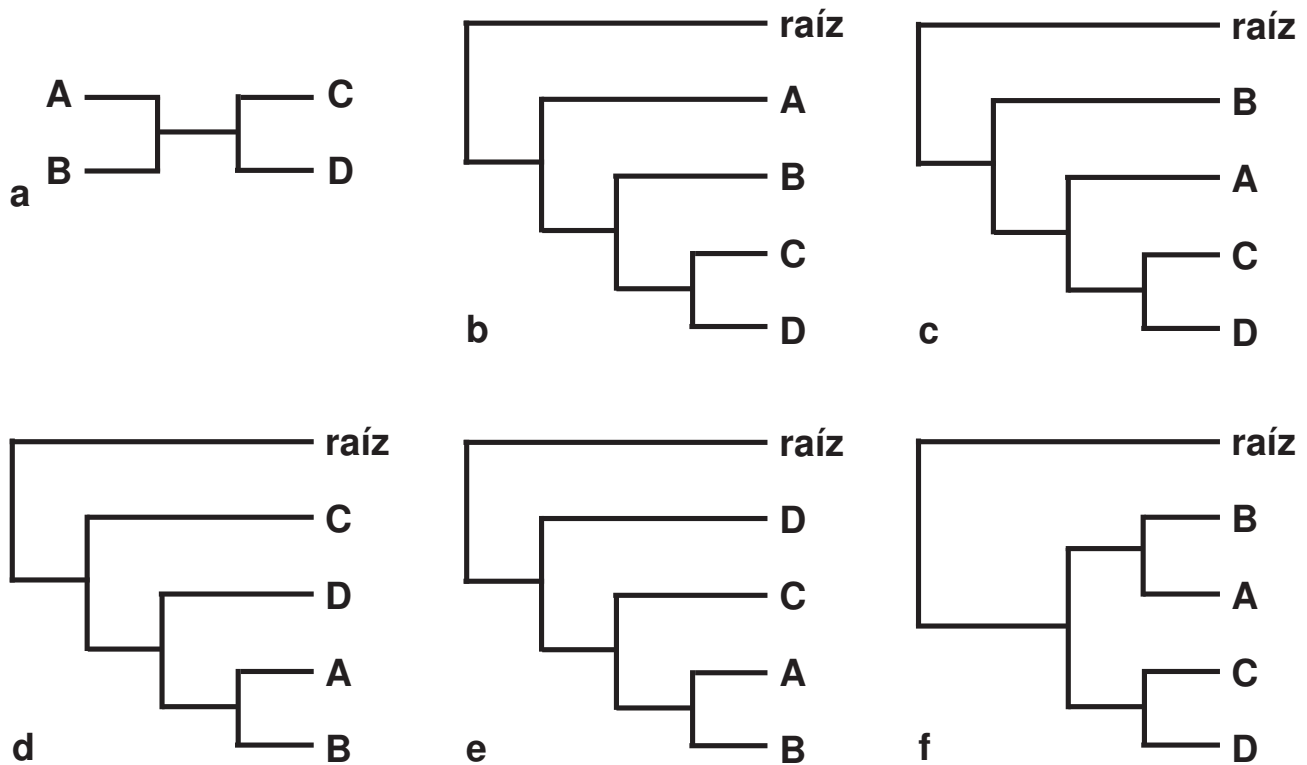


Fig. 17. Cladogramas enraizados y no enraizados. (a) Cladograma no enraizado; (b-f) cladogramas enraizados obtenidos a partir de situar la raíz en las cinco posiciones posibles.

pio de la parsimonia nos llevará a elegir al primero de los cladogramas.

Índice de consistencia

El índice de consistencia cuantifica la homoplasia relativa de un carácter. Se calcula dividiendo el número de pasos esperados (dado el número de estados del carácter) entre el número real de pasos (Kluge y Farris, 1969):

$$ci = m / s$$

donde m: cantidad mínima de cambios para el carácter (es igual al número de estados menos 1) y s: número real de pasos en el cladograma

En los cladogramas de la figura 18, el índice de consistencia para el carácter 2 será:

Cladogramas a y b (Fig. 18a, b): $ci = 1 / 1 = 1$

Cladograma c (Fig. 18c): $ci = 1 / 2 = 0.5$

Cuando no hay homoplasias, $m = s$ y $ci = 1$, mientras que cuanto mayor sea la cantidad de homoplasia, m será mayor y el ci disminuirá.

Para describir el nivel general de la homoplasia del cladograma, podemos sumar los ci de todos los caracteres y así obtener el CI (Siebert, 1992):

$$CI = M / S$$

donde M: sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y S: longitud del cladograma

Los índices de consistencia para los cladogramas de la figura 18 serán:

Cladograma a (Fig. 18a): $CI = (1 + 1 + 1 + 1 + 1) / (1 + 1 + 1 + 1 + 1) = 1$

Cladograma b (Fig. 18b): $CI = (1 + 1 + 1 + 1 + 1) / (1 + 1 + 1 + 2 + 1) = 0.9$

Cladograma c (Fig. 18c): $CI = (1 + 1 + 1 + 1 + 1) / (1 + 2 + 1 + 2 + 1) = 0.8$

El índice de consistencia tiene dos inconvenientes. Por una parte, se relaciona inversamente con el número de taxones y de caracteres, por lo que no será útil para comparar cladogramas obtenidos a partir de distintas matrices de datos. Por otra parte, resulta sensible a los caracteres no informativos, como las sinapomorfías de todo el grupo en estudio y las autapomorfías, elevándose en forma artificial sin que por ello proporcione evidencia acerca de relaciones en el cladograma (Siebert, 1992). Por esta última razón, es recomendable excluir del análisis a los caracteres no informativos cuando calculamos el índice de consistencia.

Índice de retención

Este índice cuantifica la homoplasia observada en un carácter en función de la homoplasia posible (Farris,

1989a; Siebert, 1992). Se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$ri = (g - s) / (g - m)$$

donde g: mayor cantidad posible de cambios que podría tener el carácter en el cladograma,

m: cantidad mínima de cambios (es igual al número de estados menos 1) y

s: número real de pasos

Si examinamos el carácter 4 en los cladogramas de la figura 18:

Cladograma a (Fig. 18a): $ri = (3 - 1) / (3 - 1) = 1$

Cladogramas b y c (Fig. 18b, c): $ri = (3 - 2) / (3 - 1) = 0.5$

Al igual que con el índice de consistencia, también se puede sumar el índice de retención para todos los caracteres del cladograma (Farris, 1989a; Siebert, 1992):

$$RI = (G - S) / (G - M)$$

donde G: sumatoria de las mayores cantidades posibles de cambios que podrían tener los caracteres en el cladograma,

M: sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y

S: longitud del cladograma

Los índices de retención para los cladogramas de la figura 18 serán:

Cladograma a (Fig. 18a): $RI = (0 + 1 + 1 + 2 + 1) / (1 + 2 + 1 + 1 + 1) = 0.8$

Cladograma b (Fig. 18b): $RI = (0 + 1 + 1 + 1 + 1) / (1 + 2 + 1 + 2 + 1) = 0.6$

Cladograma c (Fig. 18c): $RI = (0 + 0 + 1 + 1 + 1) / (1 + 2 + 1 + 2 + 1) = 0.4$

Índice de consistencia rescalado

Aun cuando el ajuste de un carácter en el cladograma sea el más pobre posible, el índice de consistencia nunca llega al valor '0', aunque esto sí puede ocurrir con el de retención. Por ello, Farris (1989a) propuso el 'índice de consistencia rescalado', que simplemente surge de multiplicar el valor del índice de consistencia por el del índice de retención:

$$rci = ci \times ri$$

El índice de consistencia rescalado se emplea para aplicar el método de peso sucesivo (ver capítulo 3).

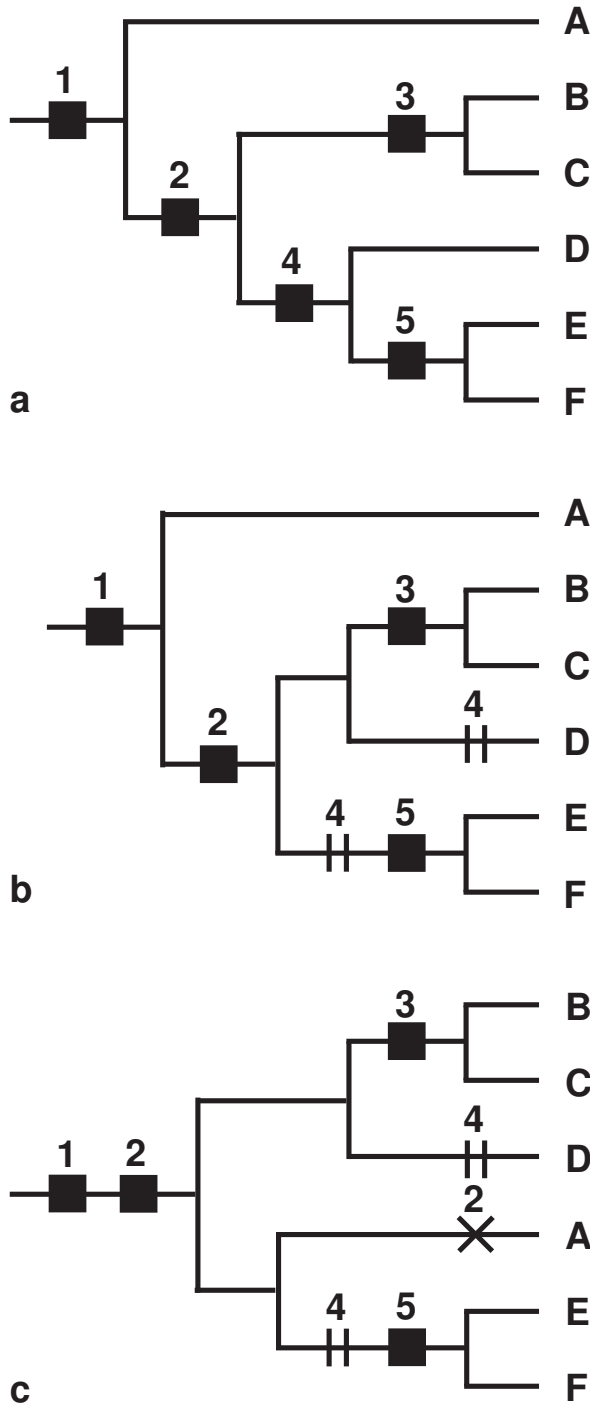


Fig. 18. Cladogramas diferentes obtenidos a partir del mismo conjunto de datos. (a) 5 pasos; (b) 6 pasos; (c) 7 pasos.

■: sinapomorfías; ||: paralelismos; X: reversiones.

Ejercicio 2

Con base en las siete especies hipotéticas de la figura 21b-h (según Brooks et al., 1984):

- Obtenga una lista lo más exhaustiva posible de caracteres y sus estados correspondientes.
- Determine los estados apomórficos y plesiomórficos de los caracteres, empleando los criterios de comparación con el grupo externo (ver taxón de la Fig. 21a) y ontogenético (ver desarrollo embrionario de dos especies en Fig. 21i-j).

c. Exprese los datos en una matriz de datos.

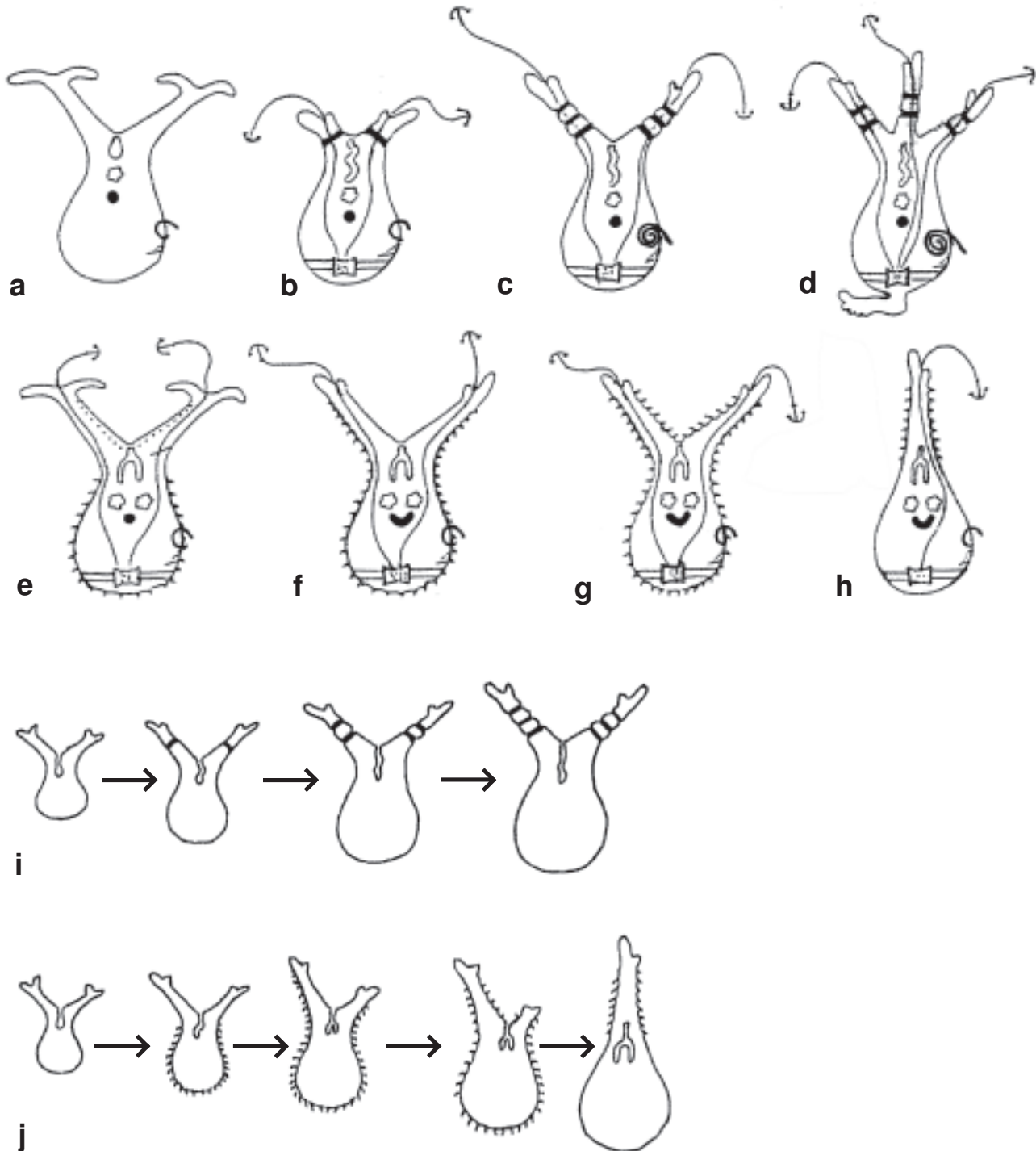


Fig. 21. Animales hipotéticos de Brooks et al. (1984).

(a) Grupo externo; (b-h) taxones terminales; (i-j) desarrollo ontogenético de dos taxones.

Ejercicio 3

Sobre la base de los cinco animales hipotéticos de la figura 22b-f (según Amorim, 1994):

a. Obtenga una lista lo más exhaustiva posible de caracteres y sus estados correspondientes.

b. Determine los estados apomórficos y plesiomórficos a través del criterio de comparación con el grupo externo (Fig. 22a).

c. Expresé los datos en una matriz de datos.

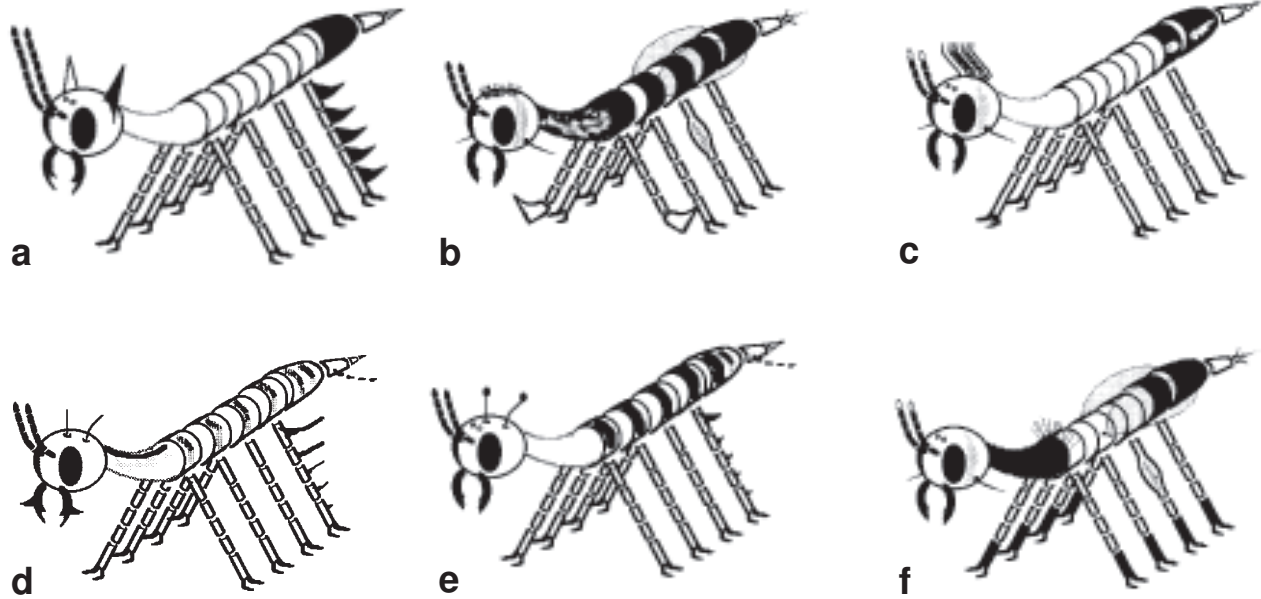


Fig. 22. Animales hipotéticos de Amorim (1994).
(a) Grupo externo; (b-f) taxones terminales.

CONSTRUCCIÓN DE CLADOGRAMAS

Existen diferentes procedimientos para construir cladogramas. Los más simples pueden aplicarse manualmente, mientras que los más sofisticados requieren del uso de computadoras. En todos los casos, la construcción de los mismos está guiada por el principio metodológico de la parsimonia o simplicidad (Crisci, 1982; Farris, 1982a, b; Kluge, 1984), el cual asume que entre hipótesis alternativas hay que elegir la que requiera un menor número de homoplasias.

ARGUMENTACIÓN HENNIGIANA

Éste es el procedimiento propuesto inicialmente por Hennig y su aplicación resulta relativamente simple para un reducido número de taxones. Una vez que hemos determinado para todos los caracteres, cuáles estados son apomórficos, podemos analizar qué agrupamientos justifican cada uno de ellos. Por ejemplo, si tenemos cinco taxones y seis caracteres de acuerdo con la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6
A	1	0	0	0	1	0
B	1	0	0	0	1	1
C	0	1	1	0	0	1
D	0	1	0	1	0	0
E	0	1	0	1	0	0

A partir de estos caracteres, es posible construir seis subcladogramas diferentes, cada uno correspondiente a la información brindada por cada uno de estos caracteres. El carácter 1 justificará el grupo AB (Fig. 23a), el carácter 2 el grupo CDE (Fig. 23b), el carácter 3 será una autapomorfía de C (Fig. 23c), el carácter 4 justificará el grupo DE (Fig. 23d), el carácter 5 el grupo AB (Fig. 23e) y el carácter 6 el grupo BC (Fig. 23f).

Luego, se debe tratar de combinar los subcladogramas en un único cladograma. Aquí observamos que existe conflicto entre los agrupamientos sustentados por los caracteres 1, 2 y 5 por un lado, y 6 por el otro, ya que

según la alternativa que elijamos obtendremos un cladograma diferente (Fig. 24). En el primer cladograma (Fig. 24a), los caracteres 1 y 5 sustentan el grupo AB y el carácter 2 el grupo CDE, mientras que el carácter 6 es un paralelismo entre B y C. En el segundo cladograma (Fig. 24b), 6 sustenta el grupo BC, mientras que 1, 2 y 5 constituyen paralelismos.

Si se obtienen más de un cladograma se debe aplicar el principio de la parsimonia para elegir entre ellos. En este caso, se prefiere el primer cladograma (siete pasos) sobre el segundo (nueve pasos). Usualmente, existe conflicto entre distintos caracteres, por lo que el método de la argumentación hennigiana sólo puede ser aplicado a matrices de datos pequeñas y relativamente simples.

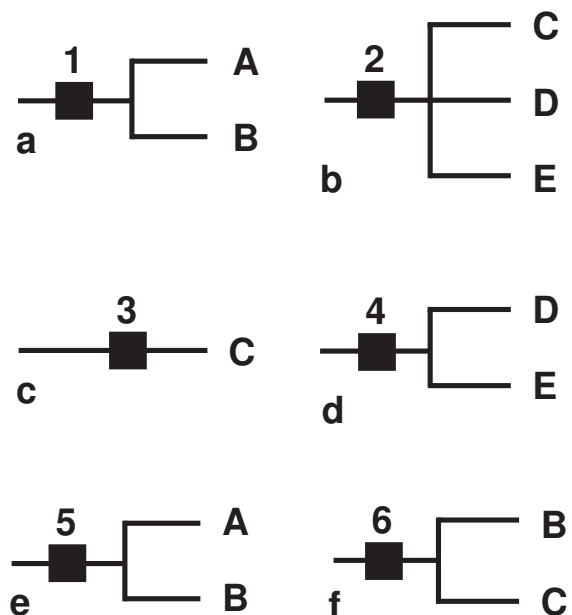


Fig. 23. Subcladogramas obtenidos para cada uno de los seis caracteres considerados.

■ : sinapomorfías.

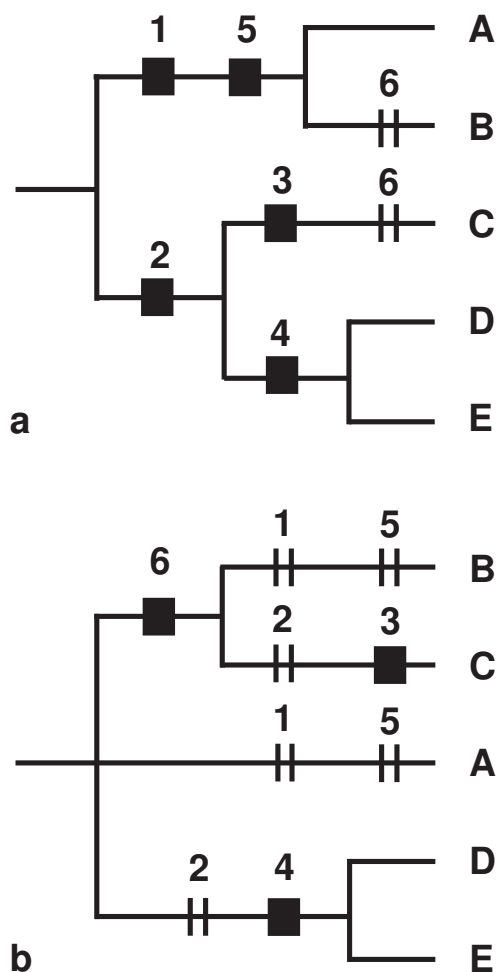


Fig. 24. Cladogramas alternativos obtenidos a partir del mismo conjunto de datos. (a) 7 pasos; (b) 9 pasos.
■: sinapomorfías; ||: paralelismos.

ÁRBOL DE WAGNER

El algoritmo de Wagner (Kluge y Farris, 1969; Farris, 1970; Wiley, 1981; Crisci y López Armengol, 1983) va conectando los taxones de uno en uno, minimizando en cada caso el número de pasos.

Aplicaremos este algoritmo para construir un cladograma a partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	número de cambios
	0	1	2										
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
A	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	6
B	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	4
C	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	3
D	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	5
E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	6

Primero hallamos el taxón con menor número de cambios y lo conectamos con el grupo externo (GE). En este caso, la especie C tiene sólo tres pasos y por ello será el taxón elegido (Fig. 25a).

Luego seleccionamos el siguiente taxón con menor número de cambios y lo unimos al taxón anterior. En el ejemplo, uniremos la especie B (cuatro pasos) a la especie C (Fig. 25b). Ahora comparemos los estados de los caracteres de ambas:

B	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
C	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0

Ambas especies comparten el estado 1 en los caracteres 10 y 11, por lo que su ancestro común tendrá '1' para dichos caracteres y '0' para los restantes (Fig. 25b).

Luego seleccionamos el siguiente taxón con menor número de pasos y lo unimos con alguno de los taxones anteriores (o con el ancestro común de ambos) tal que la cantidad de cambios sea mínima. En este caso, deberíamos agregar a la especie D (cinco cambios).

Si D se uniera a B:

D	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
B	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	
cambios	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Tendríamos siete cambios.

Tendríamos siete cambios.

Si D se uniera a C:

D	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
C	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
cambios	1	1				1	1	1			

Tendríamos seis cambios.

Tendríamos seis cambios.

Si D se uniera a BC:

D	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0
BC	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1	1				1	1			1	

Tendríamos cinco cambios.

Ya que unir D a BC implica la menor cantidad de cambios, eso es lo que haremos, asignando luego los estados de su correspondiente ancestro (Fig. 25c).

El paso siguiente es igual al anterior; en este caso, tenemos dos taxones (A y E) con igual número de pasos. Agregaremos primero a la especie A:

Si A se uniera a D:

A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
D	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0
cambios	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tendríamos ocho cambios.

Tendríamos ocho cambios.

Si A se uniera a B:

A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
B	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0
cambios						1					1

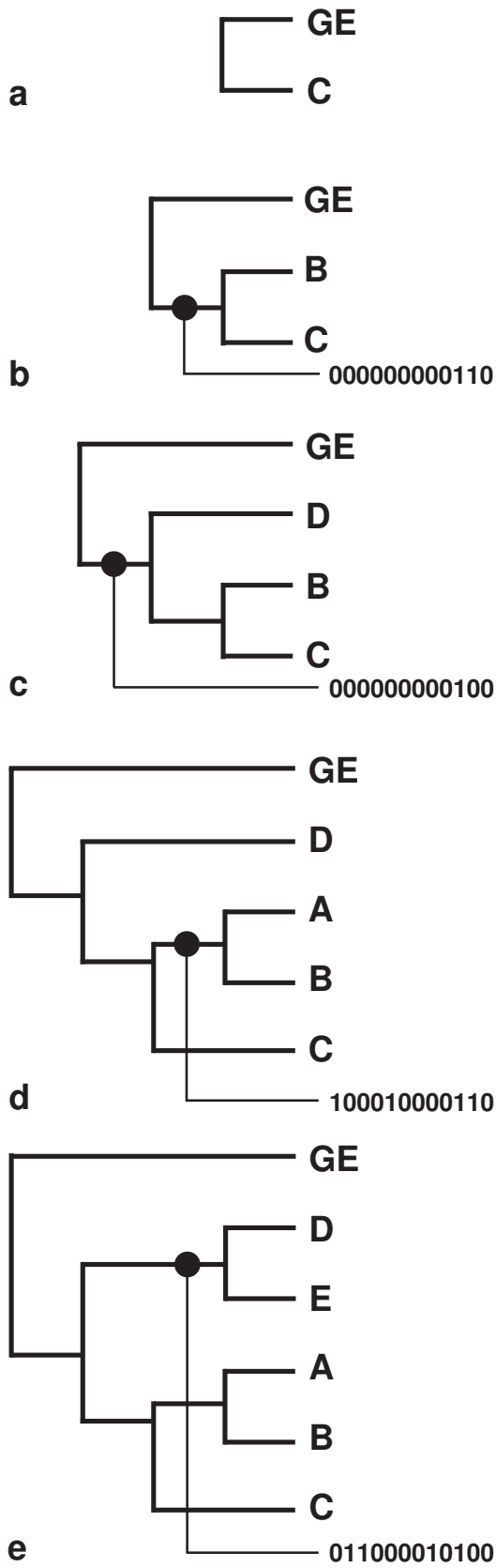


Fig. 25. Pasos que resultan de la aplicación del algoritmo de Wagner.

Tendríamos dos cambios.

Si A se uniera a C:

A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
C	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1		1	1		1			1		1

Tendríamos cinco cambios.

Si A se uniera a BCD:

A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
BCD	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1		1	1					1	1	1

Tendríamos cinco cambios.

Si A se uniera a BC:

A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1
BC	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1		1	1					1		1

Tendríamos cuatro cambios.

Por ello, lo más simple resulta unir la especie A la especie B (Fig. 25d).

Luego tenemos que agregar a la especie E. Si E se uniera a D:

E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
D	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
cambios		1		1				1			1	

Tendríamos tres cambios.

Si E se uniera a A:

E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
A	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1
cambios	1	1	1	1	1	1		1			1	1

Tendríamos ocho cambios.

Si E se uniera a B:

E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
B	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
cambios	1	1	1	1	1			1		1	1	

Tendríamos ocho cambios.

Si E se uniera a C:

E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
C	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
cambios		1	1	1				1	1	1	1	

Tendríamos siete cambios.

Si E se uniera a ABCD:

E	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1
ABCD	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
cambios		1	1	1				1		1		1

Tendríamos cinco cambios.

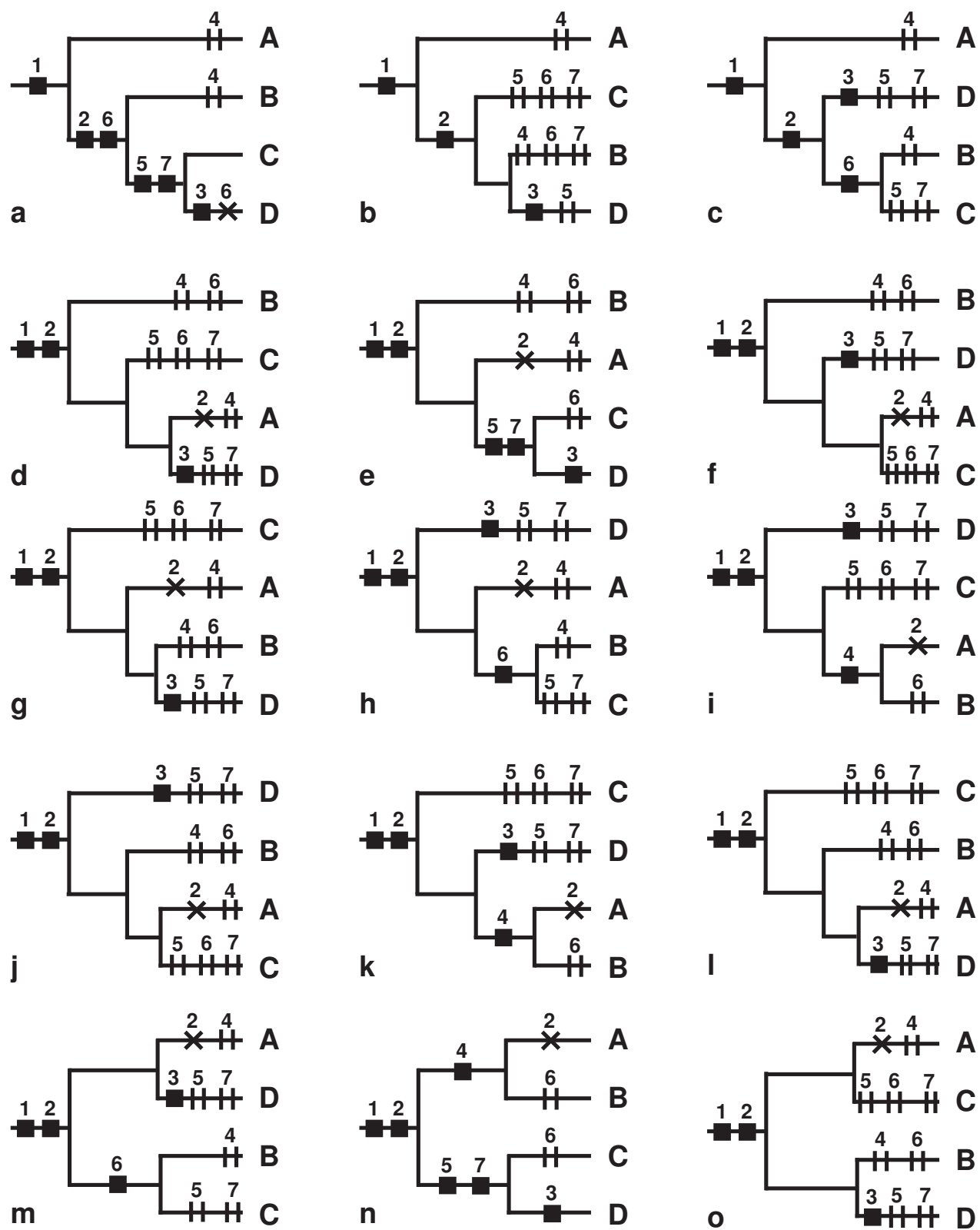


Fig. 26. Quince cladogramas totalmente resueltos que es posible obtener para cuatro taxones.
 ■: sinapomorfias; ||: paralelismos; X: reversiones.

Si E se uniera a ABC:

E	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
ABC	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1	1	1		1		1		1	1	

Tendríamos seis cambios.

Si E se uniera a AB:

E	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1
AB	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
cambios	1	1	1	1		1		1		1	

Tendríamos ocho cambios.

Aquí el menor número de cambios se da si unimos a E con D, con lo que el cladograma queda completo (Fig. 25e).

Aunque en la práctica para más de 15-20 taxones es virtualmente imposible encontrar el cladograma más parsimonioso con este procedimiento, los cladogramas obtenidos son siempre más cortos que los que se generarían al azar, por lo que constituyen un buen punto de partida para el método de búsqueda por permutación de ramas (Goloboff, 1998).

BÚSQUEDA EXHAUSTIVA

Este método, también conocido como 'enumeración implícita' (Farris, 1989b; Goloboff, 1998), consiste en revisar todos los cladogramas posibles y determinar cuál es el más corto. Supongamos la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7
A	1	0	0	1	0	0	0
B	1	1	0	1	0	1	0
C	1	1	0	0	1	1	1
D	1	1	1	0	1	0	1

A partir de ella podemos construir 15 cladogramas totalmente resueltos (Fig. 26a-o). Si superponemos los caracteres en dichos cladogramas y luego contamos el número de pasos, vemos que los cladogramas de la figura 26a y 26n son los más parsimoniosos, pues ambos poseen nueve pasos (seis sinapomorfías + un paralelismo + una reversión). Dado que el número de cladogramas posibles crece muy rápidamente, este algoritmo sólo es aplicable manualmente para cuatro taxones y mediante programas de computación hasta unos 15 taxones.

BÚSQUEDA 'BRANCH AND BOUND'

Este método de búsqueda resulta más rápido que el anterior, ya que sólo revisa los cladogramas que probablemente son más cortos (Fig. 27). El mismo funciona de la

siguiente manera (Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998):

Primero construimos un cladograma, empleando algún método como el algoritmo de Wagner. La cantidad de pasos de este árbol será el límite superior, es decir, se sabe que el cladograma más parsimonioso deberá tener esa longitud o ser más corto.

Luego elegimos dos taxones terminales cualesquiera y los conectamos al grupo externo mediante el único cladograma no enraizado posible para tres taxones (Fig. 27a).

A continuación agregamos los restantes taxones uno por uno (Fig. 27b-s), contando el número de pasos que su incorporación introduce en el cladograma. Si alguno de los cladogramas parciales supera el límite superior de pasos, ya no es necesario seguir revisando los cladogramas de esa línea, pues sabemos que no nos conducirán a un cladograma más parsimonioso. Al final, mediante el grupo externo, colocamos la raíz del cladograma.

Aunque la búsqueda 'branch and bound' requiere revisar menos cladogramas, puede ser poco práctica para algunas matrices muy complejas, en cuyo caso debemos recurrir a métodos heurísticos, como la búsqueda por permutación de ramas.

BÚSQUEDA POR PERMUTACIÓN DE RAMAS

Mediante la búsqueda por permutación de ramas o 'branch swapping', se cortan ramas de los cladogramas y se colocan en otras posiciones, para tratar de encontrar topologías más parsimoniosas (Fig. 28). Con este procedimiento no hacemos todos los posibles rearrreglos, sino que tenemos las siguientes alternativas (Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998):

Permutación local de ramas

Conocida también como intercambio con el vecino más próximo. Mueve las ramas adyacentes a una rama interna (Fig. 28a).

Permutación global de ramas

Corta el cladograma en dos o más subcladogramas, a los cuales rearregla en nuevas posiciones, siguiendo dos estrategias posibles:

'**Subtree pruning and regrafting**' (SR). Se separa un subcladograma del cladograma original y se reubica en sus distintas ramas (Fig. 28b).

'**Tree bisection and reconnection**' (TBR). También se separa un subcladograma, pero se reenraiza antes de reubicarlo en las distintas ramas, probando todos los reenraizamientos y reconexiones posibles (Fig. 28c).

CRITERIOS DE OPTIMIZACIÓN

Al construir los cladogramas, debemos aplicar el principio de la parsimonia para elegir aquellas hipótesis que

requieran el menor número de pasos. El criterio que se usa para determinar a priori el número de pasos entre cada uno de los estados de un carácter se denomina optimización. Existen diferentes criterios que se pueden emplear para optimizar los caracteres (Lipscomb, 1998).

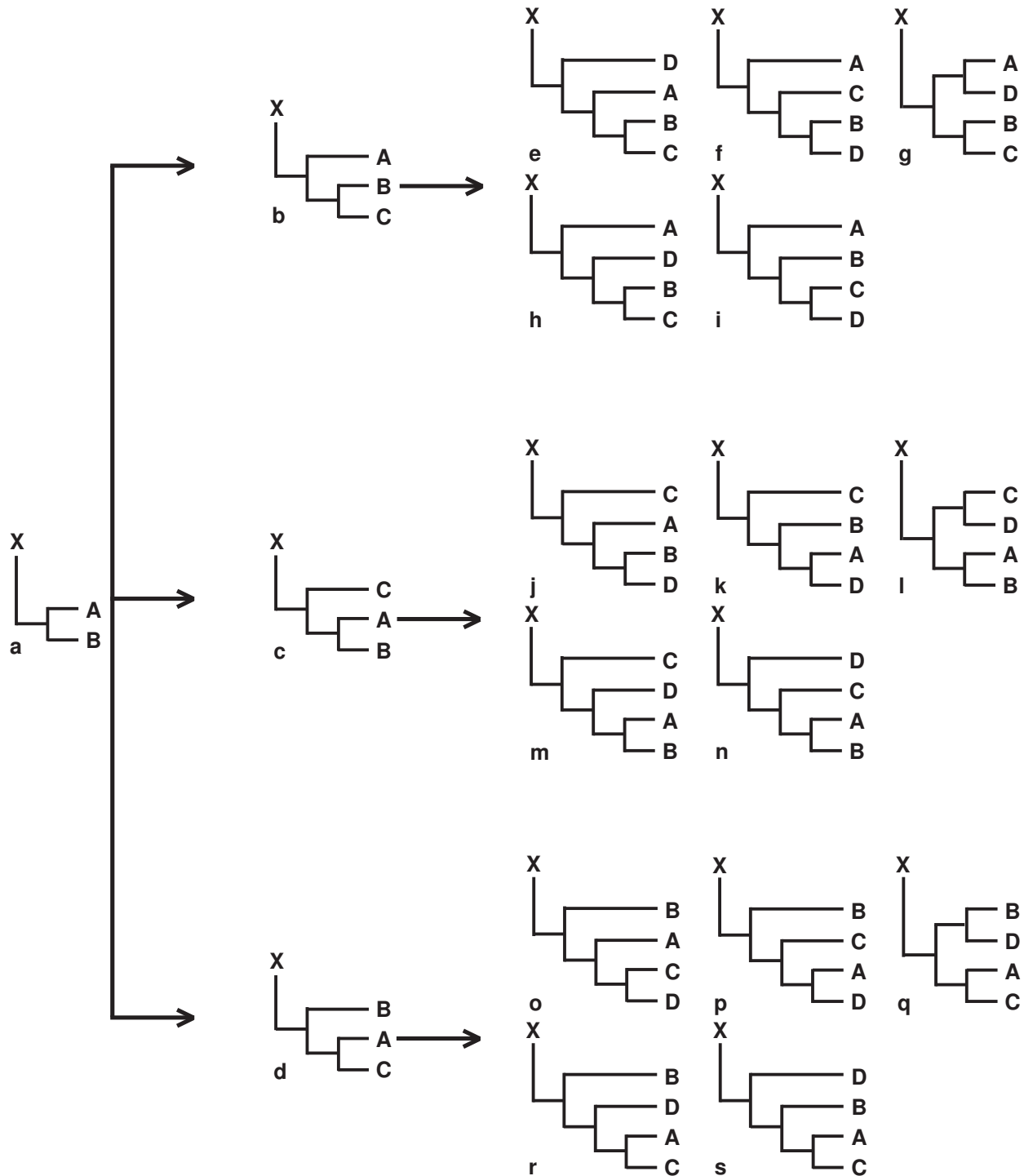


Fig. 27. Estapas de la búsqueda 'branch and bound'.

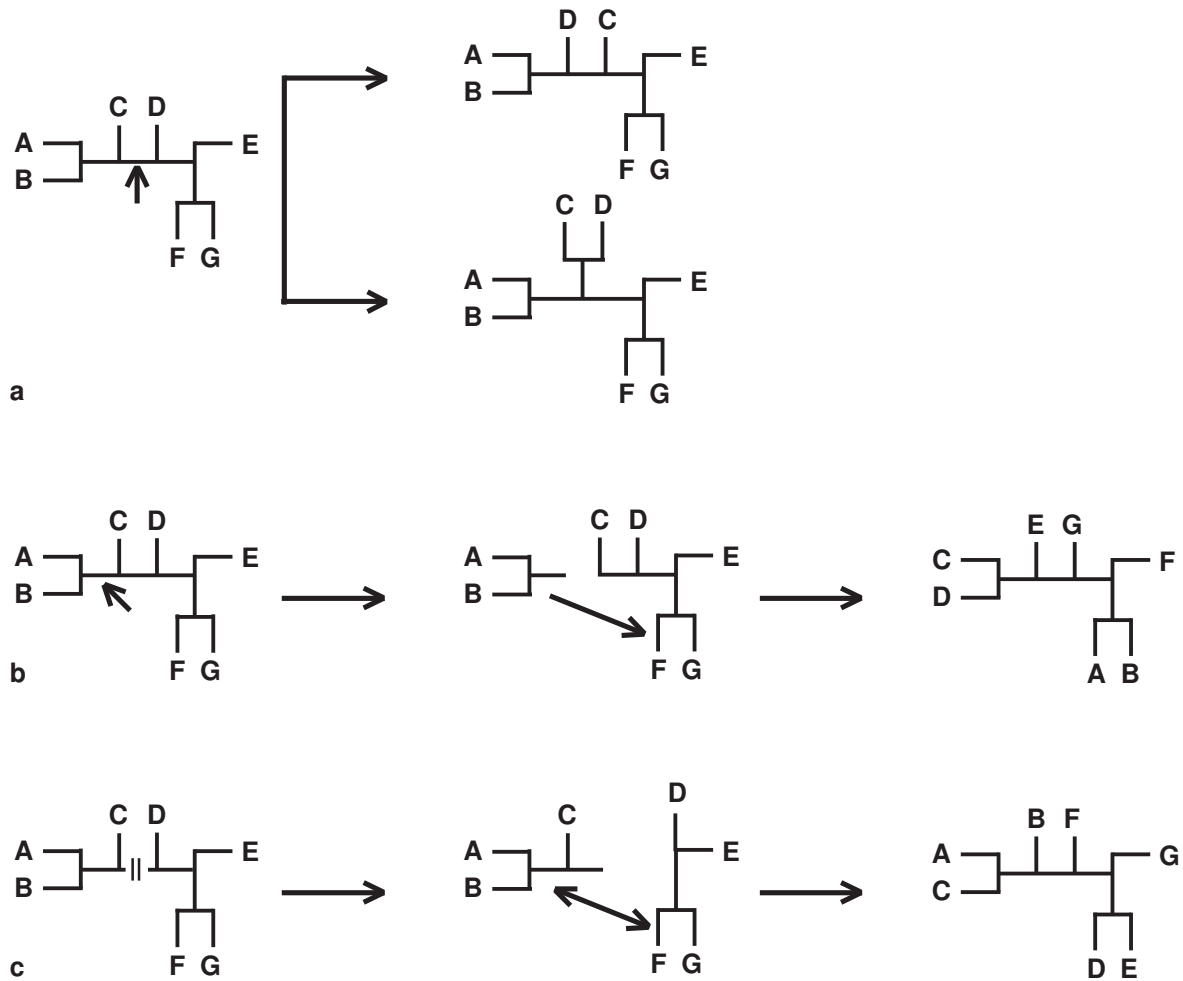


Fig. 28. Búsqueda por permutación de ramas.

(a) Permutación local de ramas; (b) permutación global de ramas, mediante 'subtree pruning and regrafting'; (c) permutación global de ramas, mediante 'tree bisection and reconnection'.

Optimización de Farris

Esta optimización fue formalizada por Kluge y Farris (1969) y Farris (1970), a partir del trabajo de Wagner (1961) y constituye el criterio de optimización más simple. De acuerdo con este criterio:

1. Los estados pueden revertir a su condición plesiomórfica, por lo que el cambio de $0 \rightarrow 1$ vale el mismo número de pasos que el cambio de $1 \rightarrow 0$.
2. Los caracteres multiestado son aditivos, por lo que si $0 \rightarrow 1$ vale un paso y $1 \rightarrow 2$ vale un paso, $0 \rightarrow 2$ valdrá dos pasos.

Optimización de Fitch

Formalizada por Fitch (1971). Es semejante a la optimización anterior, pero trata a los caracteres multiestado como no aditivos o desordenados, es decir que si $0 \rightarrow 1$

vale un paso y $1 \rightarrow 2$ vale un paso, $0 \rightarrow 2$ también valdrá un paso.

Optimización de Dollo

Formalizada por Farris (1977), con base en el principio de irreversibilidad formulado por Dollo (1893). Asume que ciertas estructuras complejas (como el ojo de los vertebrados) no pueden evolucionar más de una vez, por lo que la homoplasia sólo podrá tratarse como reversión. Es decir que prohíbe los paralelismos, por lo que el cambio $0 \rightarrow 1$ se producirá una única vez, aunque luego podrá pasar de $1 \rightarrow 0$.

Optimización de Camin-Sokal

Formalizada por Camin y Sokal (1965). Asume la irreversibilidad, es decir que una vez que se adquiere una estructura, ésta no puede ser perdida, por lo que prohíbe el

cambio $1 \rightarrow 0$, aunque el cambio $0 \rightarrow 1$ se puede dar paralelamente más de una vez.

Tanto la optimización de Dollo como la de Camin-Sokal asumen a priori un determinado modelo evolutivo, por lo que es desaconsejable aplicarlas (Lipscomb, 1998).

CLADOGRAMAS DE CONSENSO Y DE COMPROMISO

En algunas ocasiones, un mismo conjunto de datos puede resultar en diferentes cladogramas igualmente parsimoniosos, es decir con la misma longitud e índices de consistencia y retención. En esos casos, podríamos estar interesados en las partes que se repiten consistentemente en los mismos, para lo cual construimos cladogramas de consenso o de compromiso.

El árbol de consenso estricto es el único que sólo incluye los componentes totalmente no ambiguos. Los restantes métodos de consenso incluyen algunos grupos no totalmente sustentados o sustentados ambiguamente, por lo que según Nixon y Carpenter (1996) deberían llamarse 'cladogramas de compromiso'.

Los cladogramas de consenso y de compromiso pueden emplearse con diferentes objetivos (Barrett et al., 1991; Wilkinson, 1994; Nixon y Carpenter, 1996):

1. Encontrar los clados en común para un conjunto de cladogramas igualmente parsimoniosos, obtenidos a partir de una misma matriz de datos.
2. Encontrar los clados en común entre cladogramas basados en análisis separados de distintas matrices de datos, las que luego podrían combinarse.
3. Estimar el grado de acuerdo entre distintos conjuntos de datos.
4. Examinar el grado de acuerdo entre los resultados de aplicar diferentes métodos de análisis a la misma matriz de datos.
5. Encontrar los puntos en común entre cladogramas basados en análisis separados de distintas matrices de datos que no pueden combinarse.
6. Investigar la existencia de patrones compartidos en la evolución de diferentes linajes, o de diferentes linajes y áreas biogeográficas.
7. Emplear los resultados de los cladogramas de compromiso de mayoría para resumir los resultados del 'bootstrapping'.
8. Emplear los cladogramas de consenso estricto para estimar el soporte que poseen ramas particulares en un cladograma.

Los cladogramas de consenso y de compromiso siempre requieren más pasos que los cladogramas originales y poseen un índice de consistencia menor, por lo cual resultan menos parsimoniosos que cualquiera de los

cladogramas originales (Miyamoto, 1985; Carpenter, 1988; Barrett et al., 1991). Por otra parte, las politomías de los cladogramas de consenso y de compromiso implican diferentes relaciones para los taxones, algunas de las cuales no son posibles para la matriz de datos original (Lipscomb, 1998).

Cladograma de consenso estricto

Resulta de combinar en el cladograma de consenso únicamente aquellos componentes que aparezcan repetidos en todos los cladogramas originales (Nelson, 1979; Sokal y Rohlf, 1981).

Para los cladogramas originales de la figura 29a-e, el cladograma de consenso estricto sólo contendrá el clado AB (Fig. 29f).

Cladograma de compromiso de mayoría

Resulta de combinar en el cladograma de compromiso aquellos componentes que aparezcan en la mayoría (> 50%) de los cladogramas originales (Margush y McMorris, 1981).

Para los cladogramas originales de la figura 29, el cladograma de compromiso de mayoría contendrá, además del clado del consenso estricto, los clados CDE, DE y JKLM (Fig. 29g).

Cladograma de compromiso semiestricto

Incluye en el cladograma aquellos componentes que no están en contradicción con ningún otro componente de los cladogramas originales (Bremer, 1990; Page, 1993a). Es decir, que incluirá todos los componentes del consenso estricto, sumados a aquellos adicionales que resulten compatibles con los componentes de los otros cladogramas.

Cuando alguno de los cladogramas originales está pobremente resuelto (posee politomías), el cladograma de compromiso semiestricto puede mejorar la resolución (Lipscomb, 1998).

En el ejemplo de la figura 29, el cladograma de compromiso semiestricto incluirá los componentes AB, CDE y DE (Fig. 29h).

Cladograma de compromiso de Nelson

Incluye los conjuntos de componentes mutuamente compatibles ('cliques') replicados con mayor frecuencia en el conjunto de cladogramas originales (Nelson, 1979; Page,

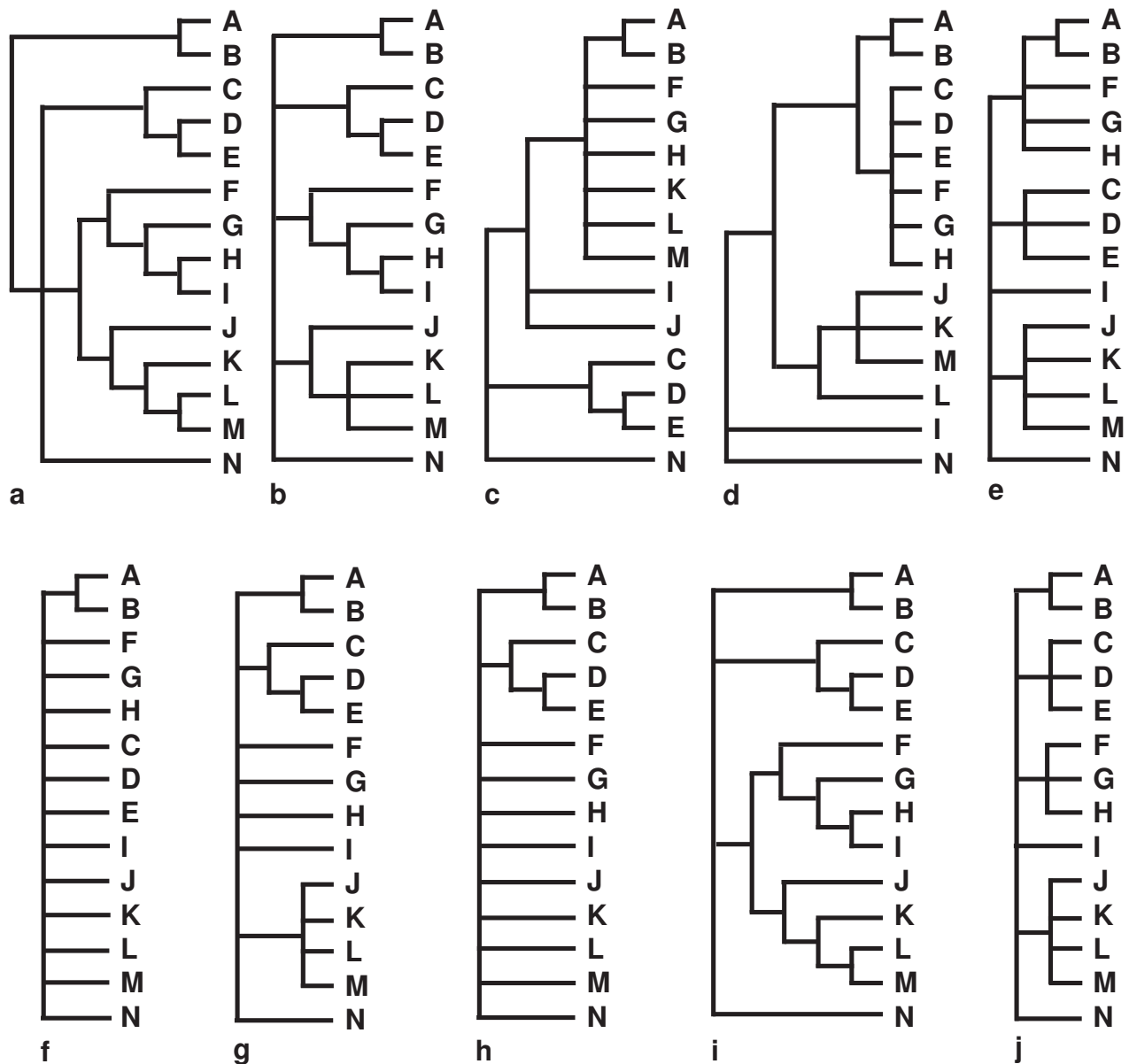


Fig. 29. (a-e) Cladogramas originales; (f-j) cladogramas de consenso y de compromiso correspondientes.
 (f) cladograma de consenso estricto; (g) cladograma de compromiso de mayoría; (h) cladograma de compromiso semiestricto;
 (i) cladograma de compromiso de Nelson; (j) cladograma de compromiso de Adams.

1989a, 1993a).

Para los cladogramas de la figura 29, el cladograma de compromiso de Nelson contendrá los componentes AB, CDE, DE, FGH IJKLM, FGHI, GHI, HI, JKLM, KLM y LM (Fig. 29i).

Cladograma de compromiso de Adams

Este cladograma intenta dar la mayor resolución posi-

ble, al colocar a los taxones que producen conflicto en el nodo en que todas sus posiciones coinciden (Adams, 1972). Es útil cuando los cladogramas difieren entre sí porque uno o más taxones poseen posiciones muy divergentes, pero puede existir una estructura común (Page, 1993a), aunque no necesariamente refleja grupos sustentados por la matriz de datos original (Wiley et al., 1991).

En los cladogramas de la figura 29, el cladograma de compromiso de Adams contendrá los componentes AB, CDE, FGH y JKLM (Fig. 29j).

Índice de consenso

Una vez calculados los cladogramas de consenso o de compromiso, podemos cuantificar el grado de congruencia entre los cladogramas originales a través del índice de consenso:

$$CI_{(c)} = x / (t - 2)$$

donde x: número de componentes en el cladograma de consenso o compromiso (excluyendo el componente basal)

t: número de taxones terminales

PESO DE CARACTERES

En algunos casos existen caracteres incongruentes en conflicto, por ejemplo mientras un carácter sustenta el clado AB, otro sustenta el clado AC. Aquí será posible, además de reevaluar los caracteres o de obtener un cladograma de consenso o de compromiso, pesar los caracteres para elegir alguna de las alternativas posibles (Wheeler, 1986; Goloboff, 1998).

Peso sucesivo

Farris (1969) propuso un método de peso sucesivo, que analiza los caracteres bajo pesos que se van modificando en análisis sucesivos, de acuerdo con la homoplasia que resulta en cada uno de ellos. De acuerdo con Farris (1969), los caracteres que son consistentes con las relaciones filogenéticas de los taxones analizados tienden a estar correlacionados jerárquicamente entre sí. Entonces, se parte de una serie inicial en que todos los caracteres tengan igual peso y se obtiene un conjunto de cladogramas a partir de ellos. Al cuantificar la homoplasia resultante, se reasignan pesos y se hace un nuevo análisis. Este proceso se repite hasta que el resultado sea estable (Farris, 1969; Carpenter, 1988, 1994).

Un posible inconveniente del pesado sucesivo es que al cambiar los pesos iniciales, se puede llegar a una solución estable diferente (Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998).

Peso implicado

Goloboff (1993) propuso un método alternativo para pesar caracteres, que en lugar de minimizar directamente la cantidad de homoplasia (H), minimiza una función creciente y cóncava de la homoplasia, como $H / (1 + H)$. Este método no es iterativo, ya que a la vez que se agregan caracteres durante la construcción del cladograma, se calculan sus índices de consistencia y retención,

los que se emplean para construir el mismo. Este método permite que cuando se comparan distintos cladogramas entre sí, las diferencias en número de pasos en aquellos caracteres que muestren más homoplasia influyan menos en los resultados.

ÁRBOLES Y CONFIANZA

Para algunos autores resulta importante contar con una prueba estadística que permita determinar la confianza en los resultados de un análisis cladístico (Felsenstein, 1984, 1985; Lanyon, 1985; Bremer, 1994; Siddall, 1995). A continuación se describen brevemente algunas de dichas pruebas:

‘Bootstrapping’

Consiste en eliminar al azar la mitad de los caracteres de una matriz de datos, duplicarlos (para así obtener una matriz del mismo tamaño) y analizar esta nueva matriz para obtener el o los cladogramas más parsimoniosos. Este proceso se repite 100 veces y el número de veces (porcentaje) que aparece cada componente se considera un índice de su soporte (Felsenstein, 1985; Sanderson, 1989; Siebert, 1992; Harshman, 1994; Li y Zharkikh, 1994).

‘Jackknife’

Semejante al anterior, consiste en eliminar al azar caracteres o taxones, pero sin reponerlos (Lanyon, 1985; Siddall, 1995). A partir de esta prueba, Siddall (1995) desarrolló un índice de monofilia, que permite determinar cuan estables son los clados presentes en los cladogramas más parsimoniosos.

Pruebas de permutación

Archie (1989) propuso una prueba, que consiste en cambiar al azar los estados de los caracteres de cada columna de la matriz de datos y luego analizar la nueva matriz para obtener el o los cladogramas más parsimoniosos. Si la matriz original produce un cladograma más corto que el 5% de los cladogramas obtenidos de las matrices aleatorizadas, inferiremos, entonces podemos asegurar que, con un 95% de confianza, los datos originales tienen más estructura jerárquica que la que esperaríamos por azar (Siebert, 1992).

Källersjö et al. (1992) propusieron una modificación de esta prueba, para eliminar los inconvenientes de la misma, ya que a veces indica alta significación para datos ambi-

guos (ver también Carpenter, 1992b; Faith y Ballard, 1994; Carpenter et al., 1998; Slowinski y Crother, 1998).

Soporte de ramas

Este método, propuesto por Bremer (1988, 1994), examina cuantos pasos extra se requieren para que se pierda una rama en el cladograma de consenso de los cladogramas subóptimos.

El soporte de ramas se calcula examinando los cladogramas de consenso estricto de series de cladogramas que resulten cada vez un paso más largos que el cladograma más parsimonioso. Una rama bien soportada perdurará en un mayor número de series, mientras que una rama pobremente soportada habrá de colapsarse antes.

EJERCICIOS

Ejercicio 4

A partir de la siguiente matriz de datos, obtenga el cladograma más parsimonioso, mediante el método de argumentación hennigiana:

	I
	1 2 3 4 5 6 7 8 9 0
GE	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0
A	0 0 0 1 1 1 0 0 0 0
B	0 0 0 1 0 1 0 0 0 0
C	0 0 0 0 0 0 1 1 1 0
D	1 1 1 0 0 0 1 1 1 0
E	1 1 1 0 0 0 1 0 1 1
F	1 1 0 0 0 0 1 0 1 1
G	1 0 0 0 0 0 1 0 1 1

Ejercicio 5

A partir de la matriz de datos obtenida en el ejercicio 2, obtenga el cladograma más parsimonioso, mediante el método de argumentación hennigiana.

Ejercicio 6

A partir de la siguiente matriz de datos, obtenga el cladograma más parsimonioso mediante el método del árbol de Wagner:

	1 2 3 4 5 6 7
GE	0 0 0 0 0 0 0
A	0 0 0 1 0 1 0
B	1 1 1 1 1 1 0

C	1 1 1 1 0 1 1
D	1 1 0 1 0 1 1
E	1 0 0 1 0 1 1

Ejercicio 7

A partir de la matriz de datos obtenida en el ejercicio 3, obtenga el cladograma más parsimonioso, mediante el método del árbol de Wagner.

Ejercicio 8

A partir de la siguiente matriz de datos de algunas especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae: Cyclominae) del grupo de *Listroderes costirostris* (según Morrone, 1993):

	I	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	2	2								
	I	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	2
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. affinis</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	2	0	0							
<i>L. angulipennis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0											
<i>L. annulipes</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0										
<i>L. apicalis</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0										
<i>L. bimaculatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0											
<i>L. brevisetis</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	2	0	2	0												
<i>L. bruchi</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0											
<i>L. charybdis</i>	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	1	0													
<i>L. confusus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	1	2	0													
<i>L. costirostris</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	2	0													
<i>L. delaigui</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0												
<i>L. elegans</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0												
<i>L. foveatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0												
<i>L. howdenae</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	2	2	0	2	0												
<i>L. leviculus</i>	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	2	0												
<i>L. obrieni</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0													
<i>L. punicola</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0											
<i>L. pusillus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0												
<i>L. robustior</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0												
<i>L. scylla</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1												
<i>L. uruguayensis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1											
<i>L. wagneri</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	2	0	1												
<i>L. wittei</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	1											

a. Obtenga el cladograma más parsimonioso, tratando a los caracteres multiestados como no aditivos.

b. Aplique pesos sucesivos mediante el programa Hennig86 (Farris, 1989b) o PAUP (Swofford, 1999) y pesos implicados mediante el programa Pee-Wee (Goloboff, 1996), y compare los resultados con el cladograma obtenido en el paso anterior.

Ejercicio 9

A partir de los dos cladogramas alternativos de taxones de aves Passeriformes (según Page, 1993a), uno basado en caracteres morfológicos (Fig. 30a) y otro en caracte-

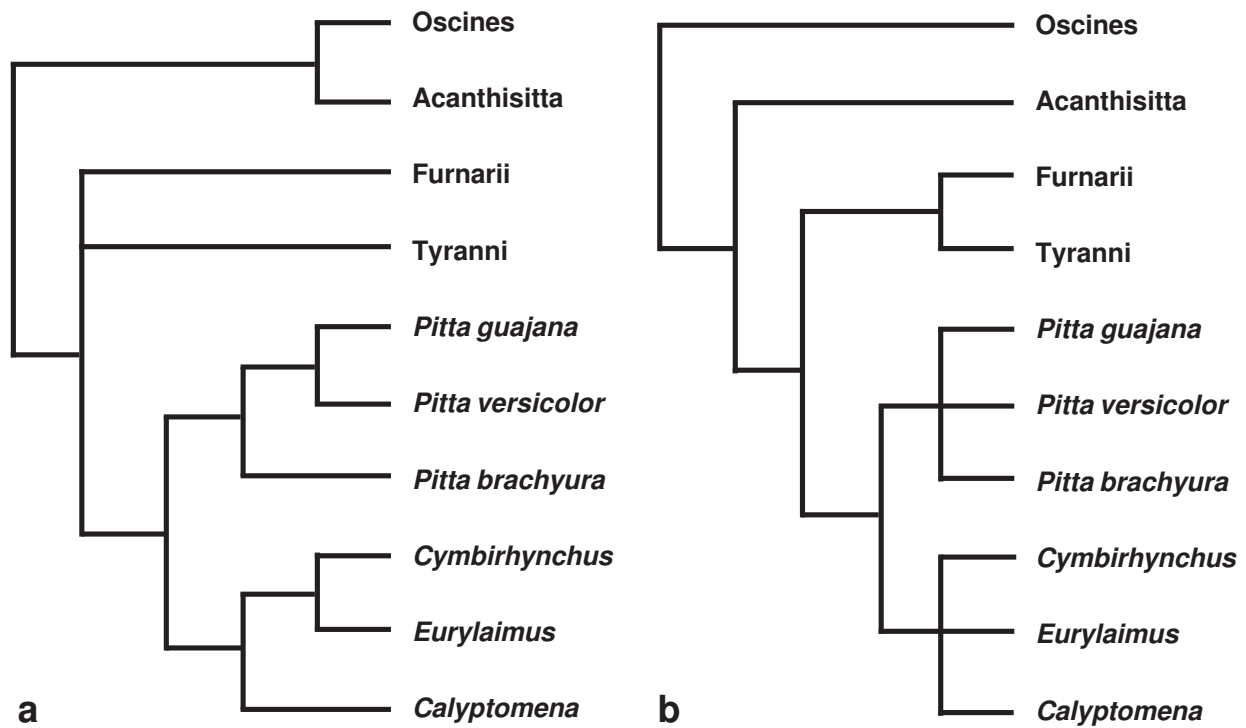


Fig. 30. Cladogramas de aves Passeriformes (según Page, 1993a).
(a) Basado en caracteres morfológicos; (b) basado en caracteres moleculares.

CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA

La clasificación biológica es la organización de los taxones estudiados en un sistema nomenclatural jerárquico. En el contexto de la sistemática filogenética, los distintos grupos reconocidos en una clasificación deben reflejar relaciones genealógicas, es decir que deben ser monofiléticos. Además, una clasificación filogenética debe resumir del modo más eficiente posible la información sobre las características de los organismos, es decir tener un alto contenido informativo (Farris, 1979b, 1980, 1982b; Lipscomb, 1998).

LA JERARQUÍA LINNEANA

C. Linneo desarrolló un sistema nomenclatural, de acuerdo con el cual se nominan los taxones con rangos o categorías que reflejan su nivel jerárquico relativo. Las siete categorías más empleadas son las siguientes:

Reino
Phylum (zoología) o división (botánica)
Clase
Orden
Familia
Género
Especie

En los casos en que resulte necesario reconocer más grupos, a dichas categorías podemos agregarles prefijos (por ejemplo, superclase, superorden, suborden, infraorden, superfamilia, subfamilia, subgénero, superespecie, subespecie, etc.) y también considerar otras categorías (por ejemplo, tribu, cohorte, etc.).

Algunas categorías poseen terminaciones específicas, que permiten reconocer su rango de inmediato. En botánica, las terminaciones son: -phyta y -mycota (división); -phytina y -mycotina (subdivisión); -phyceae, -mycetes y -opsida (clase); -phycidae, -mycetidae e -idae (subclase); -ales (orden); -ineae (suborden); -aceae (familia); -oideae (subfamilia); -eae (tribu); e -inae (subtribu).

En zoología, las terminaciones son: -oidea (superfamilia), -idae (familia), -inae (subfamilia), -ini (tribu) e -ina (subtribu).

ALTERNATIVAS A LA JERARQUÍA LINNEANA

Una alternativa al sistema linneano consiste en asignar a cada taxón un prefijo numérico que denote su posición filogenética relativa (Hennig, 1968). Por ejemplo, la clasificación de los grupos principales de insectos (según Hennig, 1969) sería:

1. Entognatha
 - 1.1. Diplura
 - 1.2. Elliplura
 - 1.2.1. Protura
 - 1.2.2. Collembola
2. Ectognatha
 - 2.1. Archaeognatha
 - 2.2. Dicondylia
 - 2.2.1. Zygentoma
 - 2.2.2. Pterygota
 - 2.2.2.1. Palaeoptera
 - 2.2.2.1.1. Ephemeroptera
 - 2.2.2.1.2. Odonata
 - 2.2.2.2. Neoptera

Los prefijos numéricos, sin embargo, son difíciles de memorizar y en algunos casos pueden llegar a ser excesivamente extensos.

Løvtrup (1977) sugirió una modificación al sistema de Hennig, acortando los prefijos mediante su conversión a códigos binarios, sumando los '1'. Usando este sistema, el ejemplo anterior se convertiría en:

- 1.0 Entognatha
 - 1.0.0. Diplura
 - 1.0.1. Elliplura
 - 1.0.1.0. Protura
 - 1.0.2. Collembola
2. Ectognatha
 - 2.0. Archaeognatha
 3. Dicondylia
 - 3.0. Zygentoma
 4. Pterygota

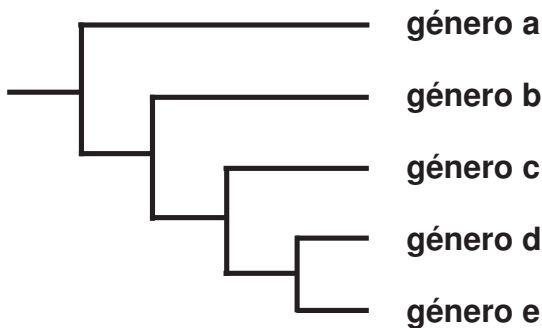


Fig. 31. Cladograma representando las relaciones de cinco géneros hipotéticos.

- 4.0. Palaeoptera
- 4.0.0. Ephemeroptera
- 4.0.0.1. Odonata
- 5. Neoptera

Otro sistema nomenclatural alternativo fue propuesto por Papavero et al. (1992) y Papavero y Llorente (1993a-e). Este sistema se caracteriza porque la clasificación coincide completamente con la hipótesis filogenética, por lo que por medio de convenciones simples se nombran no sólo las especies terminales sino también sus ancestros, aunque para estos últimos deja de lado las categorías linneanas (sólo conserva las de género y especie). Para ello, denominan a los ancestros empleando el nombre de la especie descendiente que tenga prioridad nomenclatural sobre las demás, agregándole un subíndice que denota su nivel en el cladograma.

Pese a las posibles ventajas de estos otros sistemas, la jerarquía linneana sigue siendo hoy en día el sistema más empleado. Se ha propuesto una serie de convenciones que permiten adaptar el sistema linneano a una clasificación filogenética (Nelson, 1972b, 1974; Farris, 1976; Wiley, 1979, 1981; Forey, 1992b).

SUBORDINACIÓN Y SECUENCIACIÓN

Para construir una nueva clasificación o modificar una preexistente, es conveniente emplear el mínimo posible de categorías (a menos que se trate de las siete categorías más aceptadas). Es decir, que una clasificación filogenética debería ser mínimamente redundante y novedosa, con la máxima información (Farris, 1976; Wiley, 1979, 1981). Para reflejar los resultados de un análisis cladístico en una clasificación, se pueden aplicar dos convenciones: subordinación y secuenciación.

La subordinación consiste en nominar todos los grupos monofiléticos, asignando a cada uno de ellos la mis-

ma categoría que su grupo hermano (Wiley, 1981; Forey, 1992b). Por ejemplo, si se clasifican cinco géneros pertenecientes a una misma familia (cladograma según la figura 31) aplicando el principio de subordinación, obtendríamos la siguiente clasificación:

- Familia didae
- Subfamilia ainae
- Género a
- Subfamilia dinae
- Tribu bini
- Género b
- Tribu dini
- Subtribu cina
- Género c
- Subtribu dina
- Género d
- Género e

Cuando un cladograma es totalmente asimétrico, sin embargo, se puede aplicar el principio de la secuenciación (Nelson, 1972b, 1974; Forey, 1992b), según el cual se da a los diferentes grupos la misma categoría y se listan según el orden filogenético resultante del cladograma, es decir que cada taxón será el grupo hermano de los taxones siguientes que posean la misma categoría. Para los taxones de la figura 31, la clasificación por secuenciación sería la siguiente:

- Familia didae
- Género a
- Género b
- Género c
- Género d
- Género e

Las ventajas de la secuenciación son obvias, en este ejemplo sólo necesitamos usar las categorías de familia y género. Otra importante ventaja es la de minimizar los cambios necesarios al convertir una clasificación tradicional en una filogenética (Wiley, 1981).

Cuando el cladograma es asimétrico sólo en parte, se pueden combinar ambas convenciones. Por ejemplo, para clasificar siete géneros de una familia incluidos en dos clados principales (Fig. 32), se puede aplicar el principio de subordinación para nominar los dos clados y luego secuenciar los géneros dentro de cada uno de ellos:

- Familia aidae
- Subfamilia ainae
- Género a
- Género b
- Género c
- Subfamilia dinae
- Género d
- Género e
- Género f
- Género g

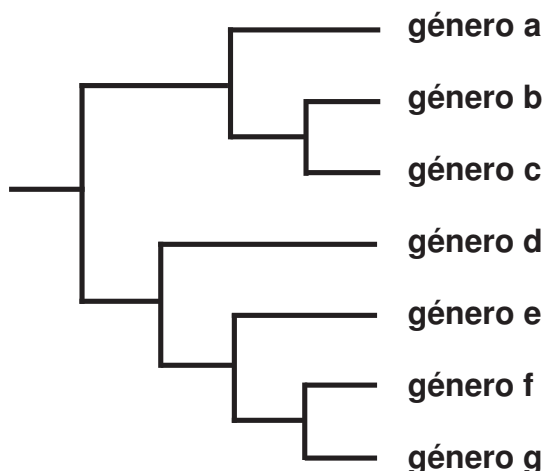


Fig. 32. Cladograma representando las relaciones de siete géneros hipotéticos.

SEDIS MUTABILIS E INCERTAE SEDIS

En ocasiones, podemos tener politomías en un cladograma, ya sea por razones ontológicas (un evento de especiación múltiple) o metodológicas (la imposibilidad de resolver un cladograma completamente dicotómico). En estos casos, se les puede dar a los taxones involucrados en la politomía la misma categoría y emplear el término 'sedis mutabilis' (del latín: de posición cambiante) para señalar que el orden de los taxones listados podría ser intercambiado. Por ejemplo, se podrían clasificar las principales divisiones de los vertebrados amniotas de la siguiente manera:

Superdivisión Amniota
 División Theropsida, sedis mutabilis
 División Anapsida, sedis mutabilis
 División Sauropsida, sedis mutabilis

De este modo, en una clasificación filogenética quedará perfectamente claro cuáles partes reflejan dicotomías y cuáles politomías, como en la siguiente clasificación de los vertebrados:

Phylum Vertebrata
 Subphylum Myxinoidea, sedis mutabilis
 Subphylum Petromyzontia, sedis mutabilis
 Subphylum Gnathostomata, sedis mutabilis
 Superclase Chondrichthyes
 Superclase Teleostomi
 Clase Actinistia
 Clase Euosteichthyes
 Subclase Actinopterygii
 Subclase Sarcopterygii
 Infraclase Dipnoi

Infraclase Choanata
 Superdivisión Amphibia
 Superdivisión Amniota
 División Theropsida, sedis mutabilis
 División Anapsida, sedis mutabilis
 División Sauropsida, sedis mutabilis

El término 'incertae sedis' (del latín: de posición desconocida) se emplea para reflejar relaciones desconocidas de uno o más taxones de cierta categoría en relación con un taxón de una categoría superior. Por ejemplo, se puede mostrar que la familia de peces Semionotidae posee una posición incierta dentro de la división Halecostomi (según Patterson y Rosen, 1977) de la siguiente manera:

Infraclase Neopterygii
 División Ginglymodi
 División Halecostomi
 División Halecostomi, incertae sedis: Semionotidae
 Subdivisión Halecomorphi
 Subdivisión Teleostei

TRATAMIENTO DE FÓSILES

La clasificación de los organismos fósiles es problemática, debido a que frecuentemente son incompletos en comparación con los taxones actuales, a que pueden representar taxones ancestrales de los actuales con los que están siendo clasificados y a que su incorporación a una clasificación linneana puede hacer que demos nombres a numerosos taxones con pocas especies (Hennig, 1968; Crowson, 1970; Patterson y Rosen, 1977; Wiley, 1981; Forey, 1992b).

Crowson (1970) propuso clasificar los organismos fósiles separados de los actuales, mientras que McKenna (1975) sugirió tratarlos conjuntamente y de la misma forma. La mayoría de los autores (Nelson, 1972b; Griffiths, 1974; Patterson y Rosen, 1977; Wiley, 1981), sin embargo, han propuesto clasificarlos juntos, aunque tratándolos de manera diferente.

Wiley (1981) propuso el nombre 'plesión' para denominar a los taxones fósiles, los cuales pueden subordinarse o secuenciarse cuando se los combina con taxones recientes. Por ejemplo, se pueden clasificar los grupos principales de aves como sigue:

Supercohorta Aves
 Plesión Archaeornithes
 Cohorte Neornithes
 Plesión Hesperornithiformes
 Subcohorta Palaeognathae
 Subcohorta Neognathae

ESPECIES DE ORIGEN HÍBRIDO

Las especies de origen híbrido son relativamente comunes en las plantas y menos frecuentes en taxones animales. Un sistema nomenclatural debería ser capaz de nombrar estas especies de manera no ambigua. Simplemente, se puede indicar para las especies de origen híbrido los nombres de las especies parentales entre paréntesis, sin que su secuencia tenga connotación alguna con la de los taxones siguientes sin origen híbrido (Wiley, 1981). Por ejemplo, podemos clasificar la especie de origen híbrido b (Fig. 33) del siguiente modo:

Género A
Especie a
Especie c
Especie b (a x c)
Especie d
Especie e
Especie f

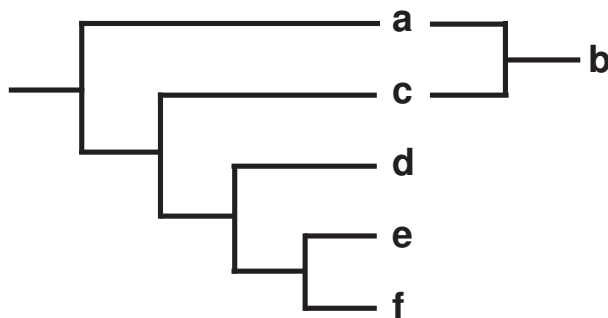


Fig. 33. Cladograma representando las relaciones de seis especies hipotéticas, en que la especie b surgió por hibridación entre a y c.

EJERCICIOS

Ejercicio 10

Si el cladograma de la figura 34 (según Kuschel, 1995) refleja las relaciones genealógicas de las subfamilias de Curculionioidea (Insecta: Coleoptera):

- ¿Cuántas familias reconocería?
- Siguiendo el principio de prioridad nomenclatural, ¿cuál sería el nombre que debería recibir cada una de ellas?

Ejercicio 11

La siguiente clasificación de las familias de aves Ratites (modificada de Cracraft, 1974) refleja sus relaciones

filogenéticas:

Orden Palaeognathiformes
Suborden Tinami
Familia Tinamidae
Suborden Ratiti
Infraorden Apteryges
Superfamilia Apterygoidea
Familia Apterygidae
†Superfamilia Dinornithoidea
†Familia Dinornithidae
†Infraorden Aepyornithoidea
†Familia Aepyornithidae
Superfamilia Struthionioidea
Familia Casuariidae
Familia Struthionidae

Reconstruya a partir de ellas el cladograma correspondiente.

Ejercicio 12

Nielsen (1995) propuso una clasificación filogenética del reino Animal, donde la mayoría de los clados (ver Fig. 35) han recibido nombres:

- Animalia
- Eumetazoa
- Bilateria
- Protostomia
- Aschelminthes
- Cycloneuralia
- Introverta
- Cephalorhyncha
- Spiralia
- Bryozoa
- Parenchymia
- Teloblastica
- Articulata
- Euarticulata
- Panarthropoda
- Protornaeozoa
- Deuterostomia
- Neorealia
- Cyrtotreta
- Chordata
- Notochordata

Construya una clasificación por subordinación y secuenciación, utilizando sólo los nombres que resulten necesarios.

Ejercicio 13

A partir de la siguiente clasificación de las especies del género de asteráceas *Anacyclus* (según Humphries, 1979), el cual posee tres especies de origen híbrido, reconstruya

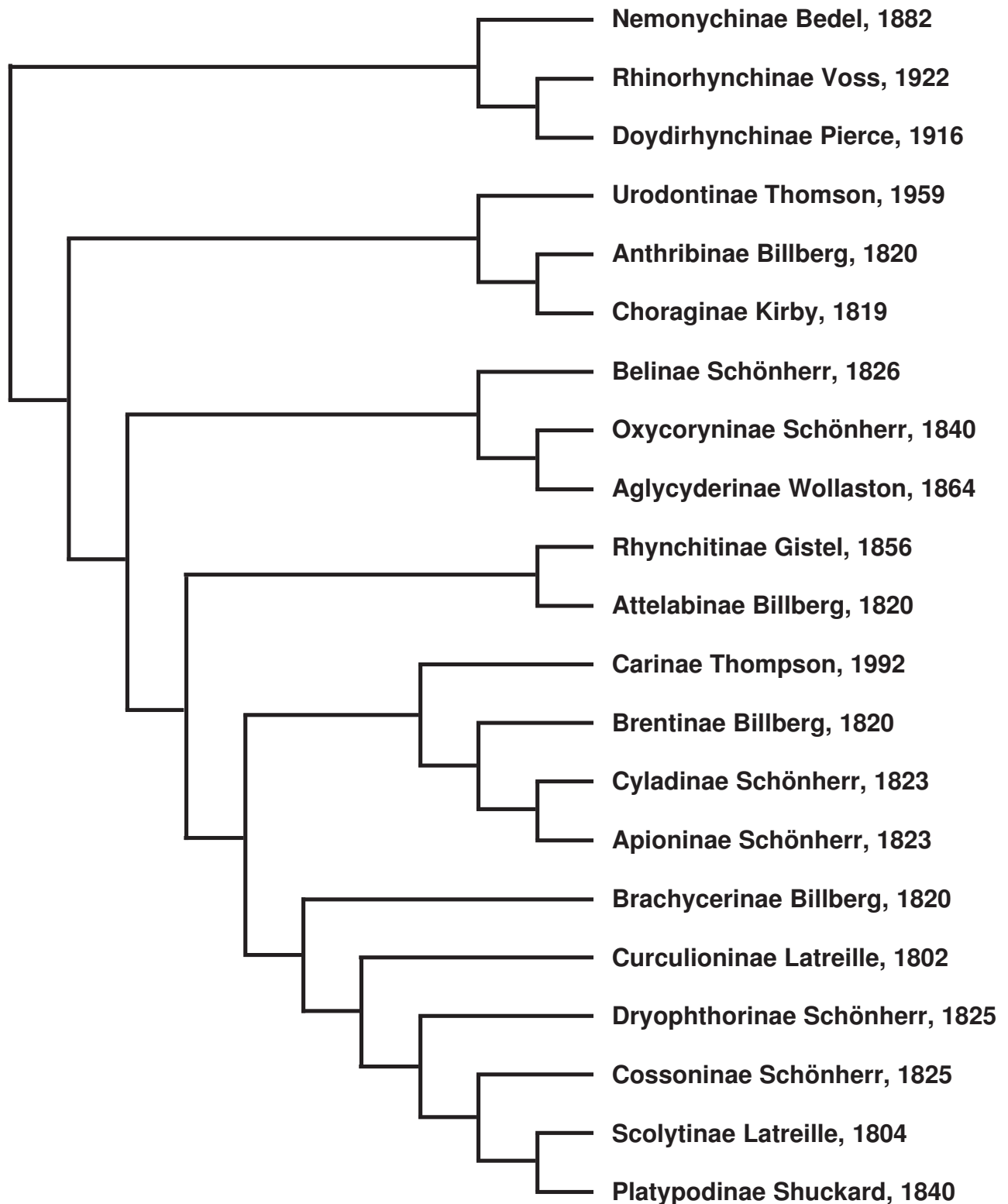


Fig. 34. Cladograma representando las relaciones de las subfamilias de Curculionoidea (según Kuschel, 1995).

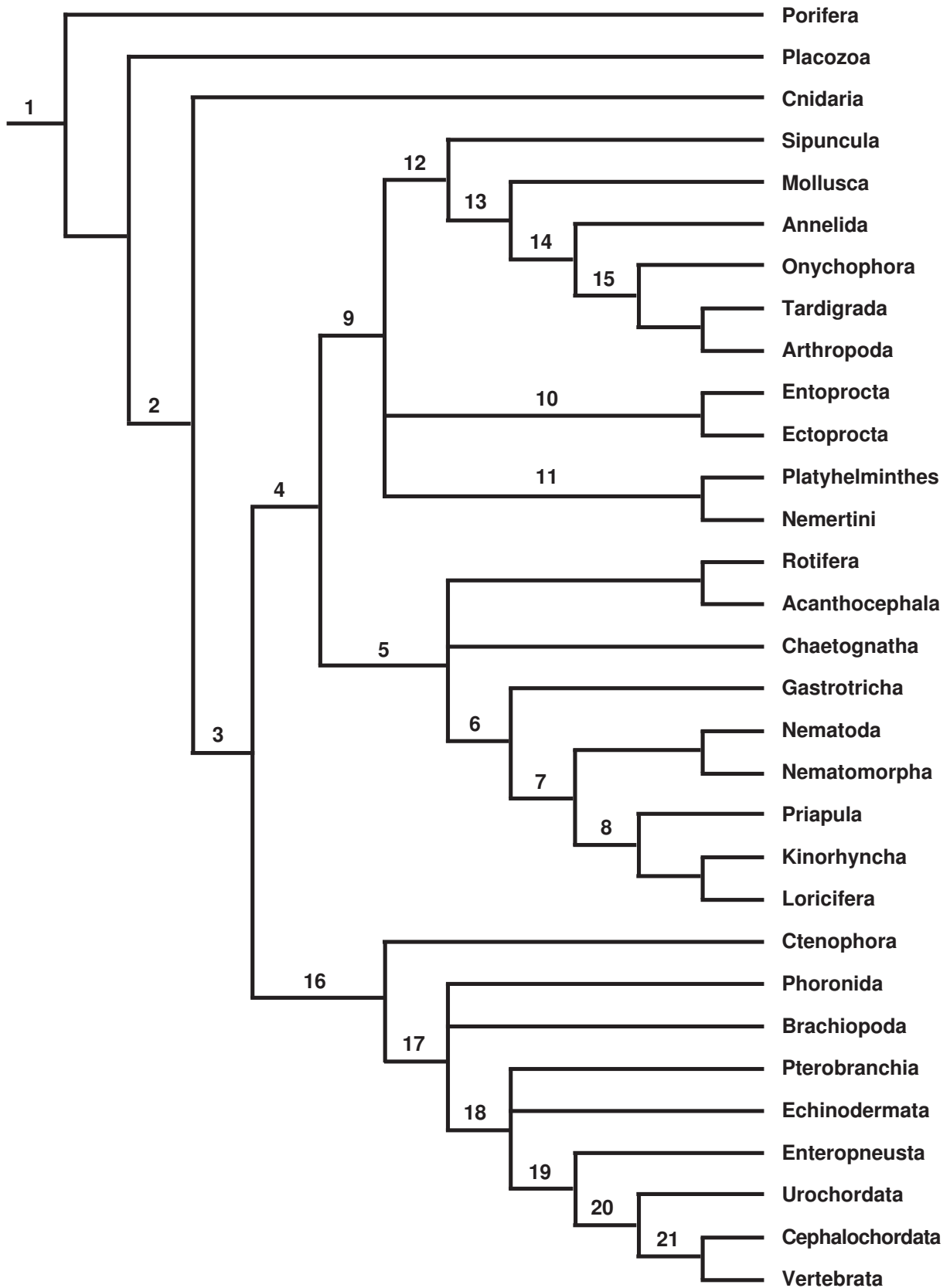


Fig. 35. Cladograma representando las relaciones de los phyla del reino Animal (según Nielsen, 1995).

el cladograma sobre el cual se ha basado la misma:

Género *Anacyclus* L.
 Sect. *Pyretharia* DC
Anacyclus pyrethrum (L.) Link
Anacyclus x *officinarum* Hayne (*A. pyrethrum* x *A. radiatus*)
 Sect. *Anacyclus* L.
Anacyclus monanthos (L.) Thell.
Anacyclus marroccanus (Ball) Ball
Anacyclus radiatus Loisel.
Anacyclus x *valentinus* L. (*A. radiatus* x *A. homogamos*)
Anacyclus clavicus species group
Anacyclus linearilobus Boiss. y Reuter
Anacyclus homogamos (Maire) Humphries
Anacyclus clavicus (Desf.) Pers.
Anacyclus x *inconstans* Pomel (*A. homogamos* x *A. clavicus*)
 Grupo de especies de *Anacyclus nigellifolius*
Anacyclus latealatus Hub.-Mor.
Anacyclus nigellifolius Boiss.

Género *Pan*
 Género *Gorilla*
 Tribu Hominini
 Plesión *Sivapithecus*
 Plesión *Gigantopithecus*
 Plesión *Ramapithecus*
 Plesión *Australopithecus*
 Género *Homo*

Ejercicio 15

A partir del cladograma de las especies del género de arañas *Acanthognathus* (Fig. 36; según Goloboff, 1995), construya una clasificación filogenética empleando las convenciones de subordinación, secuenciación y sedis mutabilis.

Ejercicio 14

A partir de la siguiente clasificación de los primates del infraorden Anthropeidea (según Schwartz et al., 1978), reconstruya el cladograma sobre el cual se basa la misma:

Infraorden Anthropeidea
 Plesión *Amphipithecus*
 Plesión *Oligopithecus*
 Superfamilia Platyrrhinoidea
 Plesión *Branisella*
 Familia Cebidae
 Familia Callithricidae
 Superfamilia Catarrhinoidea
 Plesión Parapithecidae
 Plesión *Oreopithecus*
 Familia Cercopithecidae
 Plesión *Prohylobates*
 Plesión *Victoriapithecus*
 Subfamilia Colobinae
 Subfamilia Cercopithecinae
 Tribu Papionini
 Tribu Cercopithecini
 Superfamilia Hominoidea
 Plesión *Propiopithecus*
 Plesión *Aeolopithecus*
 Familia Hylobatidae
 Género *Hylobates*
 Género *Symphalagus*
 Plesión *Dendropithecus*
 Plesión *Pliopithecus*
 Familia Hominidae
 Plesión Dryopithecini
 Tribu Pongini
 Género *Pongo*
 Tribu Panini

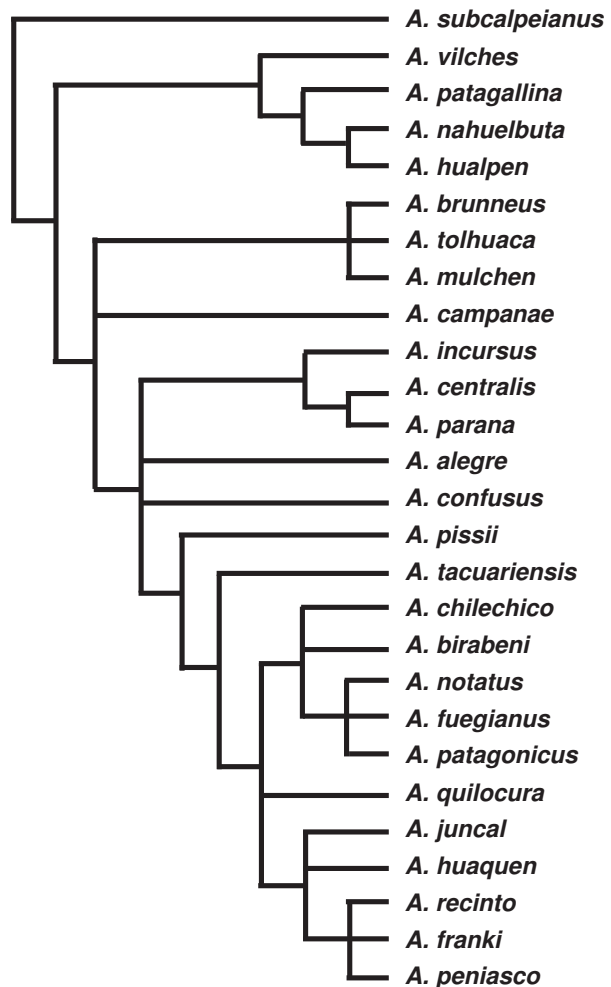


Fig. 36. Cladograma representando las relaciones de las especies de *Acanthognathus* (según Goloboff, 1995).

CLADÍSTICA Y ESPECIACIÓN

Se conoce como especiación al conjunto de procesos que llevan a la aparición de nuevos linajes evolutivos a partir de especies ancestrales (Wiley, 1981; Futuyma, 1986; Funk y Brooks, 1990). Este fenómeno puede estudiarse teniendo en cuenta dos tipos básicos de factores: (1) extrínsecos: las condiciones bajo las que la especiación ocurre; y (2) intrínsecos: los cambios genéticos, etológicos y reproductivos que caracterizan y mantienen aisladas a las nuevas especies.

Existen varios modos de especiación, de acuerdo con una combinación de diferentes factores intrínsecos y extrínsecos. En algunos casos, los factores extrínsecos juegan el papel fundamental (como en la especiación alopátrida), mientras que en otros serán los intrínsecos los más importantes (como en la especiación simpátrida).

El análisis de los patrones de distribución geográfica exhibidos por las especies que integran un grupo monofilético, junto con un cladograma que muestre sus

relaciones genealógicas, nos permitirá determinar de modo más o menos fehaciente cuál fue el tipo de especiación que ocurrió. A continuación se examinarán los tipos principales de especiación y cuáles son las predicciones que es posible efectuar a partir de ellos (Wiley, 1981).

ESPECIACIÓN ALOPÁTRIDA

La especiación alopátrida, también conocida como especiación geográfica o por vicarianza, se produce por la disyunción o separación física de una población ancestral continua en dos subpoblaciones, que evolucionan independientemente (Grant, 1971; Wiley, 1981; Futuyma, 1986). En la figura 37 se representa una población ancestral ABC (Fig. 37a), que por la aparición de una barrera se fragmenta en las subpoblaciones A y BC (Fig.

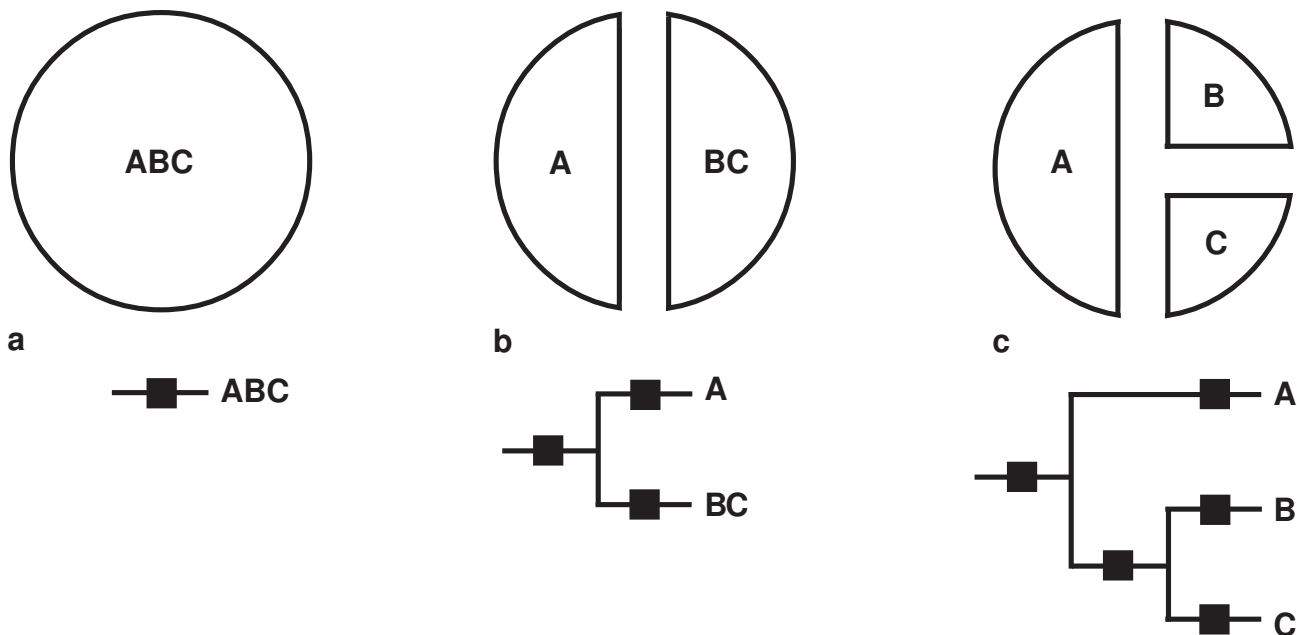


Fig. 37. Modelo de especiación alopátrida. Arriba: poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras; abajo: patrones filogenéticos resultantes.

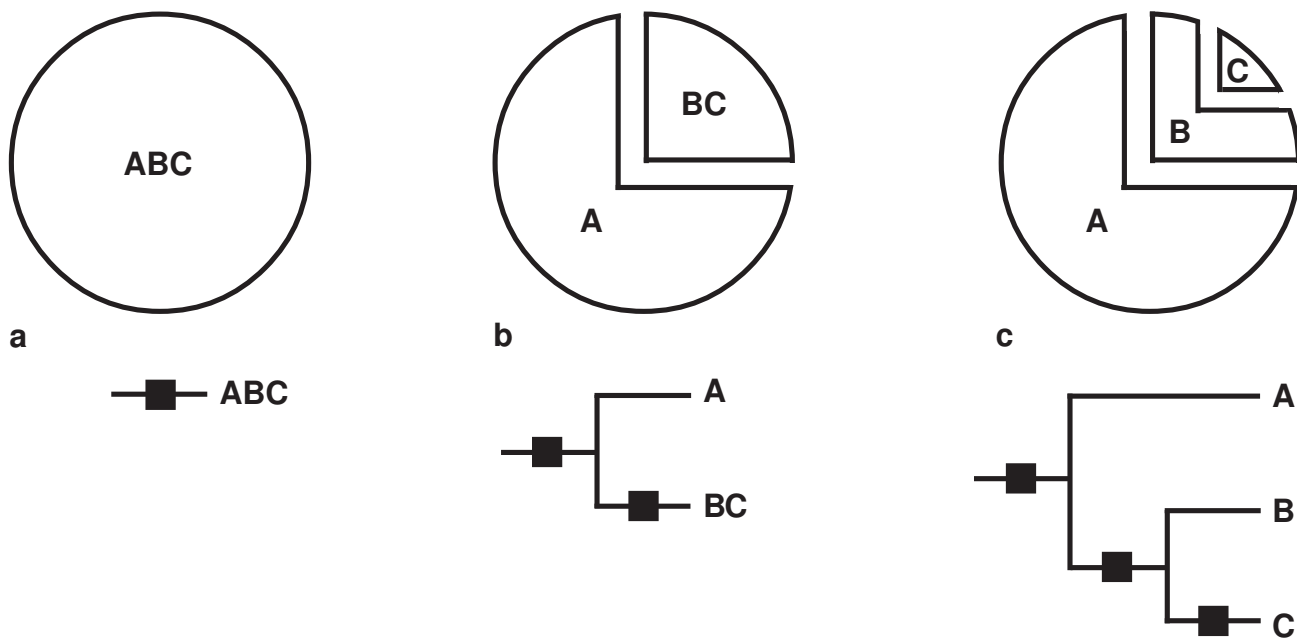


Fig. 38. Modelo de especiación peripátrida I. Arriba: poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras; abajo: patrones filogenéticos resultantes.

37b); más tarde, la subpoblación BC se fragmenta por la aparición de una segunda barrera en las subpoblaciones B y C (Fig. 37c).

De acuerdo con este modelo, se pueden plantear las siguientes predicciones:

1. Dada cierta variabilidad geográfica inicial en una especie, la disyunción física resultará en diferenciación por interrupción del flujo génico. Esto significa que el surgimiento de una barrera será el factor extrínseco que interrumpirá el flujo génico que le daba cohesión, por lo que las variantes aisladas pueden diferenciarse. Si una especie carece de variabilidad geográfica, una vez que se produzca la disyunción, habrá que aguardar a que una o ambas subpoblaciones adquieran una novedad evolutiva por deriva génica o selección natural, y la fijen.

2. La relativa apomorfía de un carácter que era polimórfico (con dos o más estados) en la especie ancestral, en cada una de sus especies hijas, será determinada por la distribución geográfica.

3. El tiempo de diferenciación de las especies hijas puede ser relativamente largo y dependerá del flujo interdémico, del tamaño de los demes, del número de demes en la especie más pequeña y de la ventaja selectiva de los diferentes caracteres.

4. El cladograma de un taxón cuyas especies se originaron siguiendo el modelo de especiación alopátrida mostrará una secuencia de separaciones geográficas (vicarianza) y se esperaría que, por lo general, sea completa-

mente dicotómico.

5. La distribución de las especies ancestrales se puede estimar sumando las distribuciones de las especies descendientes.

6. El sitio geográfico de la disyunción corresponderá al límite distribucional de las especies hijas disyuntas.

7. Varios grupos monofiléticos que habitan la misma área geográfica mostrarán patrones filogenéticos y biogeográficos congruentes.

ESPECIACIÓN PERIPÁTRIDA

Es una variedad del modelo alopátrido, donde la nueva especie se origina en un hábitat marginal de la población ancestral. En las figuras 38 y 39 vemos dos maneras diferentes (modelos I y II) en que una población ancestral ABC originará las especies A, B y C siguiendo el modelo de especiación peripátrida.

De acuerdo con este modelo, se pueden efectuar las siguientes predicciones:

1. Las nuevas especies aparecerán en hábitats marginales, frecuentemente en los márgenes de la especie ancestral.

2. Las nuevas especies tendrán un mayor número de apomorfías que la especie ancestral; se aplica la 'regla de la desviación' de Hennig (1968).

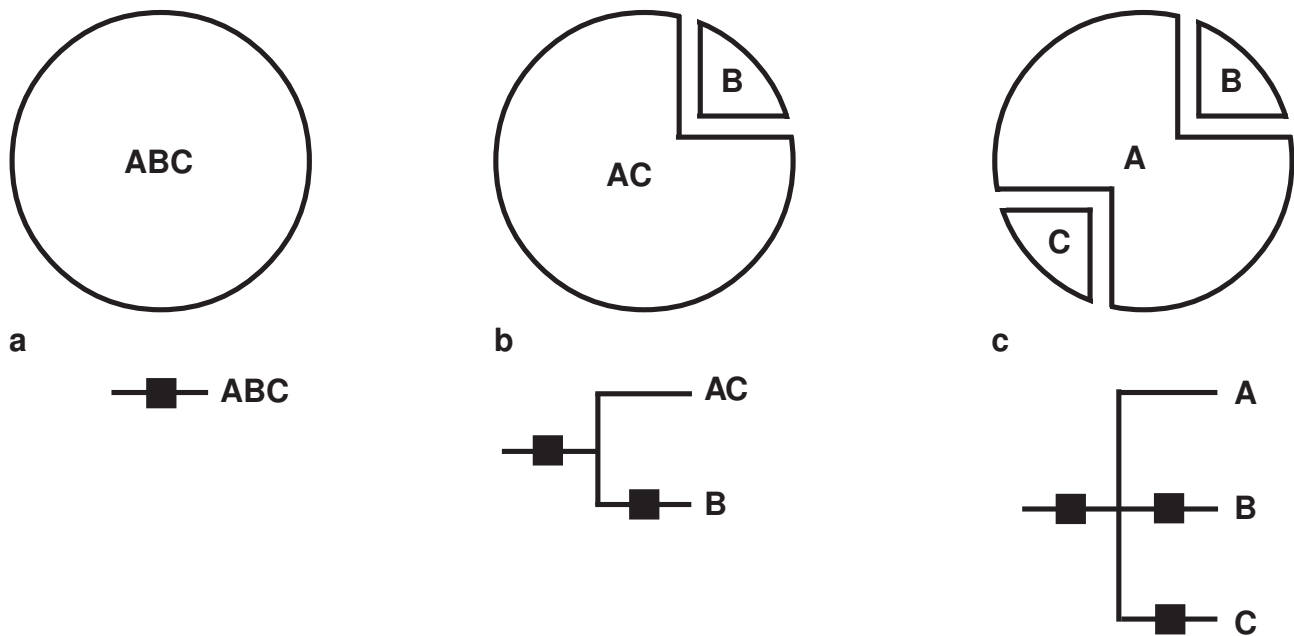


Fig. 39. Modelo de especiación peripátrida II. Arriba: poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras; abajo: patrones filogenéticos resultantes.

3. Si en un clado la especiación siguió el modelo de especiación peripátrida I, involucrando un ciclo continuo de aislamiento de población periférica/ especiación/ dispersión de la nueva especie (Fig. 38), resultará una progresión espacio-temporal. En este caso, se aplica la 'regla de la progresión' de Hennig (1968).

4. Si en un clado la especiación siguió el modelo de especiación peripátrida II, involucrando varios aislamientos de poblaciones periféricas a partir de una especie ancestral (Fig. 39), esperaremos que en el cladograma las especies ancestral y descendientes constituyan una politomía. En este caso no se aplican las reglas de la desviación y progresión de Hennig (1968).

5. Debido a las distintas capacidades de dispersión, los patrones de distribución que exhiben los distintos grupos de especies que sigan este modelo no serán necesariamente congruentes entre sí.

selección de genes diferentes llevará a constituir una nueva especie (Futuyma, 1986).

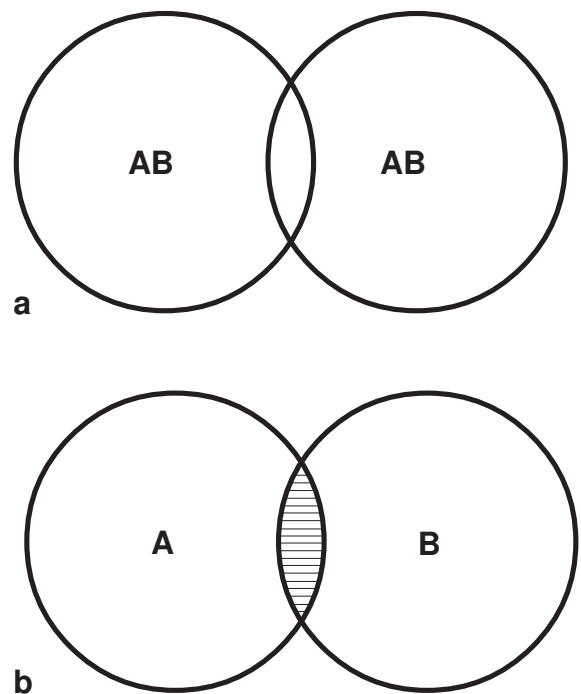


Fig. 40. Modelo de especiación parapátrida.
 (a) Especies hermanas, con una zona de solapamiento;
 (b) especiación completa.

ESPECIACIÓN PARAPÁTRIDA

La especiación parapátrida (Fig. 40) ocurre cuando dos poblaciones adyacentes derivadas de una especie ancestral se diferencian sin que exista disyunción completa entre ellas (Fig. 40a). Pese a que las especies hijas comparten una pequeña fracción de la distribución de la especie ancestral donde se pueden entrecruzar (Fig. 40b), la

De acuerdo con este modelo, se pueden efectuar las siguientes predicciones:

1. Si existe competencia entre la especie hija y la ancestral, se establecerá una faja de simpatría estrecha, para que no compitan y se eliminen entre sí.

2. El patrón filogenético que se observará será semejante al de la especiación alopátrida, es decir enteramente dicotómico.

3. La relativa apomorfía de cualquier carácter se establecerá por la distribución geográfica de los caracteres en la especie ancestral.

4. El establecimiento de cualquier novedad evolutiva luego del establecimiento de la zona de contacto no puede predecirse.

ESPECIACIÓN ALOPARAPÁTRIDA

La especiación alopapátrida se da cuando dos poblaciones de una especie ancestral se separan (Fig. 41a), se diferencian en cierto grado que resulta insuficiente para darles existencia independiente (Fig. 41b) y luego se desarrollan como linajes independientes durante un período de simpatría (Fig. 41c).

Este modelo de especiación comparte las mismas predicciones de los modelos de especiación alopátrida y peripátrida, dependiendo de si la especiación involucra poblaciones grandes o pequeñas, respectivamente.

ESPECIACIÓN SIMPÁTRIDA

La especiación simpátrida se da cuando se origina una especie a partir de una o más especies ancestrales en ausencia de disyunción geográfica. Se puede producir por hibridación, macromutaciones, reproducción asexual (apomixis), poliploidía o segregación de hábitats (Futuyama, 1986).

Cualesquiera sean los procesos involucrados, no se espera que haya patrones congruentes entre los diferentes grupos monofiléticos que habitan una misma área geográfica.

En el caso en que el proceso involucrado sea la hibridación, la presencia de caracteres provenientes de linajes ancestrales diferentes en una misma especie dificultará la obtención del cladograma respectivo (aunque McDade, 1990, 1992 ha sugerido, luego de análisis con híbridos obtenidos experimentalmente, que esto no sería necesariamente siempre así). Una especie 'problemática', que muestre caracteres intermedios o una combinación particular de caracteres, podrá considerarse como posible híbrido (Wagner, 1983; Wanntorp, 1983a; Skála y Zrzavý, 1994). Con información adicional, por ejemplo distribución geográfica, cariología o cruzamientos en condiciones de laboratorio, podremos comprobar si la especie en cuestión es realmente un híbrido (Funk y Brooks, 1990).

EJERCICIOS

Ejercicio 16

El género de anuros *Ceratophrys* (Leptodactylidae) posee seis especies endémicas de América del Sur (Lynch, 1982). Dos especies habitan en ambientes selváticos, *C. cornuta* en la selva Amazónica y *C. aurita* en la selva At-

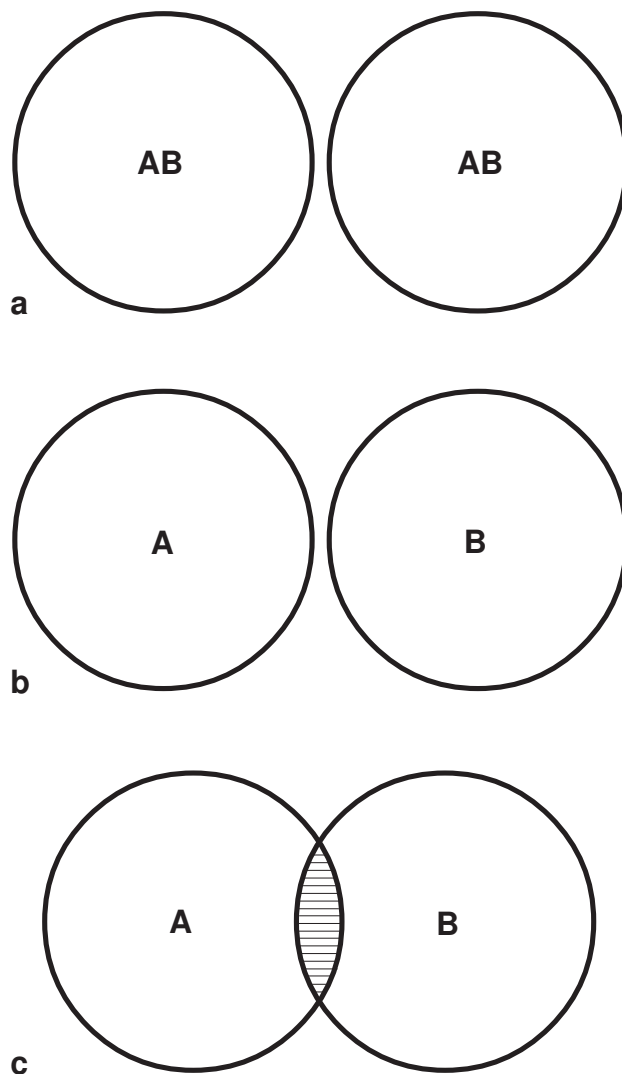


Fig. 41. Modelo de especiación alopapátrida.
(a) Especies hermanas; (b) evolución independiente de los linajes;
(c) establecimiento de zona de simpatría.



Fig. 42. Distribución geográfica de las especies del género *Ceratophrys* (según Lynch, 1982).
(a) *C. calcarata*; (b) *C. cornuta*; (c) *C. stolzmanni*; (d) *C. cranwelli*; (e) *C. aurita*; (f) *C. ornata*.
Note que *C. cranwelli* y *C. ornata* poseen una pequeña zona de simpatria.

lántica; mientras que *C. ornata* habita en los pastizales pampeanos y las otras especies (*C. calcarata*, *C. stolzmanni* y *C. cranwelli*) se encuentran en áreas semixéricas y xéricas (Fig. 42).

A partir de la siguiente matriz de datos:

que muestra la distribución de las especies (Fig. 42), determine cuáles han sido los modelos de especiación seguidos en la historia evolutiva del grupo.

c. La explicación tradicional de la diversificación de este taxón era a través de la teoría de refugios pleistocénicos. De acuerdo con los resultados de el análisis cladístico, ¿cree usted que la misma resulta adecuada?

Ejercicio 17

Las cinco especies de lagartijas del género *Pholidolophus* habitan en el intervalo altitudinal de 1800-4000 m, en los Andes ecuatoriales; en tres puntos de su distribución hay superposición parcial o parapatría (Fig. 43; según Hillis, 1985). A partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2
<i>Lepidobatrachus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. aurita</i>	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>C. calcarata</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>C. cornuta</i>	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>C. cranwelli</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>C. ornata</i>	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>C. stolzmanni</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0

- Construya el cladograma correspondiente, enraizándolo con el género afín *Lepidobatrachus*.
- Con base en el cladograma obtenido y el mapa

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. affinis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. annectens</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>P. macbrydei</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>P. montium</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. prefrontalis</i>	1	0	1	0	1	1	0	1	1

- Reconstruya las relaciones genealógicas de dichas especies.
- Determine cuál ha sido el tipo de especiación predominante en el grupo.

Ejercicio 18

Supongamos un género de plantas con 10 especies, perteneciente a una familia en que la hibridación es frecuente. A partir de la siguiente matriz:

	I I I I I I I I I I																			
	I	2	3	4	5	6	7	8	9	0	I	2	3	4	5	6	7	8	9	
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
sp. 1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	
sp. 2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
sp. 3	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	
sp. 4	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	
sp. 5	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	
sp. 6	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	
sp. 7	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	
sp. 8	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
sp. 9	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	
sp. 10	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	

- Construya el cladograma correspondiente.
- En caso de obtener más de un cladograma igualmente parsimoniosos, construya el cladograma de consenso estricto.
- Identifique cuál o cuáles son las especies que probablemente se hayan originado por hibridación y a sus probables especies parentales.

CLADÍSTICA Y ADAPTACIÓN

La integración de un ajuste funcional entre un organismo y su ambiente, conocida como adaptación, es uno de los temas dominantes de los estudios evolutivos. La adaptación posee tres componentes: el origen, la diversificación y el mantenimiento de los caracteres (Brooks y McLennan, 1991). Los estudios microevolutivos (ver Futuyma, 1986) se concentran en el primero de ellos. Recientemente se han comenzado a desarrollar pruebas cladísticas para contrastar hipótesis adaptacionistas en relación con la diversificación y el mantenimiento de los caracteres; la importancia de este enfoque es cada vez más importante (Wanntorp, 1983b; Coddington, 1988, 1990; Carpenter, 1989; Lauder, 1990; Wannorp et al., 1990; Baum y Larson, 1991; Andersen, 1995).

La obtención de cladogramas, independientemente de las hipótesis sobre los procesos evolutivos, hace que sea posible contrastar dichas hipótesis. Los patrones predichos por las hipótesis acerca de los procesos pueden contrastarse con los patrones generales de los cladogramas, que compendian la evidencia genealógica disponible (Carpenter, 1989).

ORIGEN DE CARACTERES ADAPTATIVOS

Los caracteres adaptativos son aquellos que poseen una utilidad actual, es decir que proveen de alguna 'ventaja', y que han sido generados históricamente a través de la acción de la selección natural para dicho uso (Gould y Vrba, 1982). Baum y Larson (1991) describieron un protocolo general para reconocer adaptaciones, el cual consta de tres pasos:

1. Identificar los linajes donde la transformación del carácter es evidente.
2. Representar la capacidad funcional sobre la hipótesis filogenética para determinar la secuencia de transformación.
3. Determinar el cambio ambiental que habría alterado el 'régimen selectivo' experimentado por los taxones.

El objetivo de este protocolo es identificar la ocurrencia

de los cambios en el régimen selectivo, el sitio en que éste cambió en la filogenia, y si concuerda con la transformación del carácter y su función. Por ejemplo, si analizamos en un cladograma (Fig. 44) la correlación entre un determinado carácter morfológico y su función, podremos encontrar tres situaciones diferentes (Ornelas, 1998):

1. Si el carácter morfológico y su función aparecen simultáneamente, se puede interpretar como adaptativo (Fig. 44a).
2. Si el carácter morfológico aparece primero y su nueva función se desarrolla posteriormente, se puede interpretar como exaptativo (Fig. 44b).
3. Si la función aparece antes y el carácter morfológico asociado con ella después, la aparición de este último sería irrelevante para explicar tal función (Fig. 44c).

OPTIMIZACIÓN DE CARACTERES

Con el objeto de representar en el cladograma la historia de un carácter en particular, se optimizan sus estados de carácter ancestrales, básicamente empleando el procedimiento de Farris (1970), para minimizar el número de pasos involucrados en la transformación (Donoghue, 1989; Hillis y Green, 1990; Mickevich y Weller, 1990; Wenzel y Carpenter, 1994). A continuación se examina el procedimiento a través de ejemplos hipotéticos.

Caracteres binarios

El cladograma de la figura 45a muestra un carácter binario con dos estados, a y b, en sus taxones terminales. Para optimizar este carácter se requieren dos pasos:

1. 'Generalizar hacia abajo' (Fig. 45b). Se numeran los nodos internos, comenzando con el que corresponda al grupo menos inclusivo, considerando la intersección de los estados de carácter de las ramas o nodos vecinos teniendo en cuenta que: (1) si ambos nodos o ramas son 'a', o 'a' y 'a y b', llamamos al nodo 'a'; (2) si ambos nodos o ramas son 'b', o 'b' y 'a y b', llamamos al nodo 'b'; (3) si ambos nodos o ramas poseen diferentes estados (uno 'a'

y el otro 'b'), llamamos al nodo 'a, b'; y (4) continuamos el procedimiento hasta la raíz del cladograma.

2. 'Predecir hacia arriba' (Fig. 45c). Nos movemos hacia arriba del cladograma, resolviendo las ambigüedades por comparación del valor de los nodos ambiguos con el del nodo situado inmediatamente debajo de él. En el ejemplo, sólo el nodo 3 es ambiguo, y como el valor del nodo 2 es 'a', le reasignaremos el estado 'a'.

Como resultado de la optimización, deducimos que

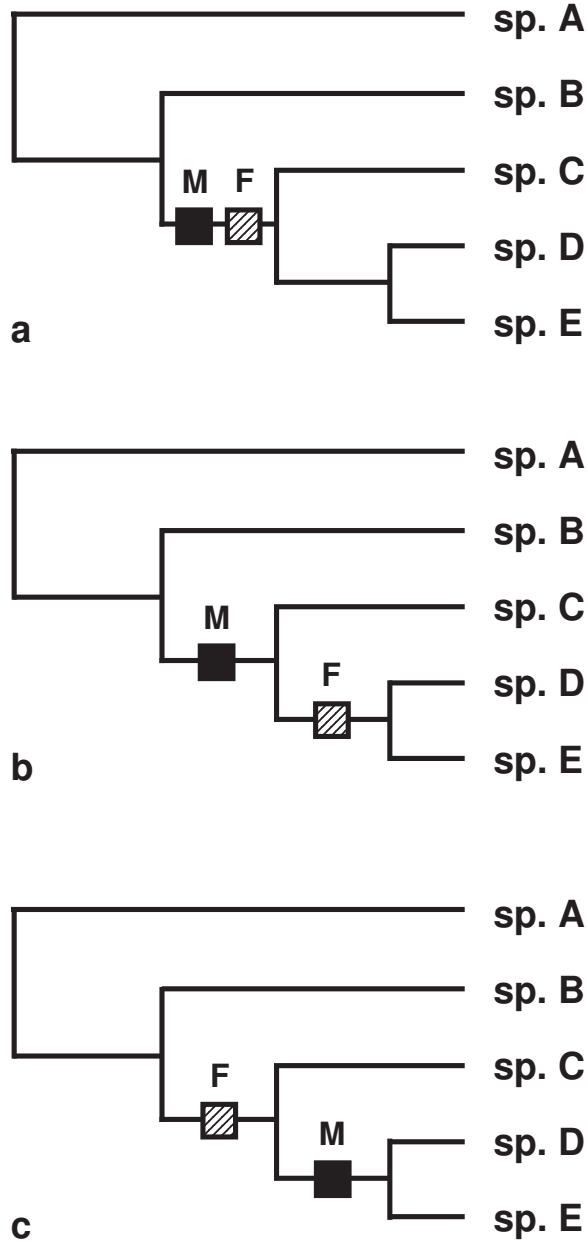


Fig. 44. Identificación de adaptaciones a través de la correlación entre morfología (M) y función (F).
(a) Adaptación; (b) exaptación; (c) irrelevante.

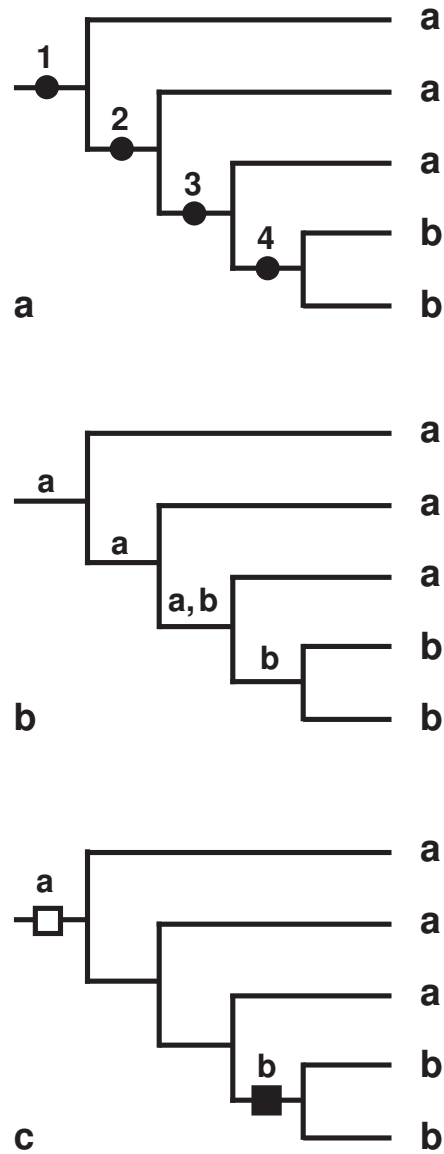


Fig. 45. Optimización de un carácter binario. (a) cladograma con carácter binario; (b) generalización hacia abajo; (c) predicción hacia arriba.

el carácter tuvo la condición ancestral 'a' y luego cambió a 'b' en el ancestro de las dos especies que poseen el estado 'b'.

En el cladograma de la figura 46 se muestra un ejemplo algo más complejo. Sigamos los mismos pasos:

1. 'Generalizar hacia abajo' (Fig. 46b). Nominamos los nodos, siguiendo la misma lógica que en el ejemplo anterior. De acuerdo con este cladograma, los nodos 1, 2 y 4 se nombran con el estado 'a', el nodo 6 con el 'b', y los nodos 3 y 5 son ambiguos ('a, b').

2. 'Predecir hacia arriba' (Fig. 46c). Cuando procedemos con este paso, vemos que el estado 'a' es plesio-

mórfico y evoluciona a 'b' paralelamente en el nodo 6 y en una especie terminal.

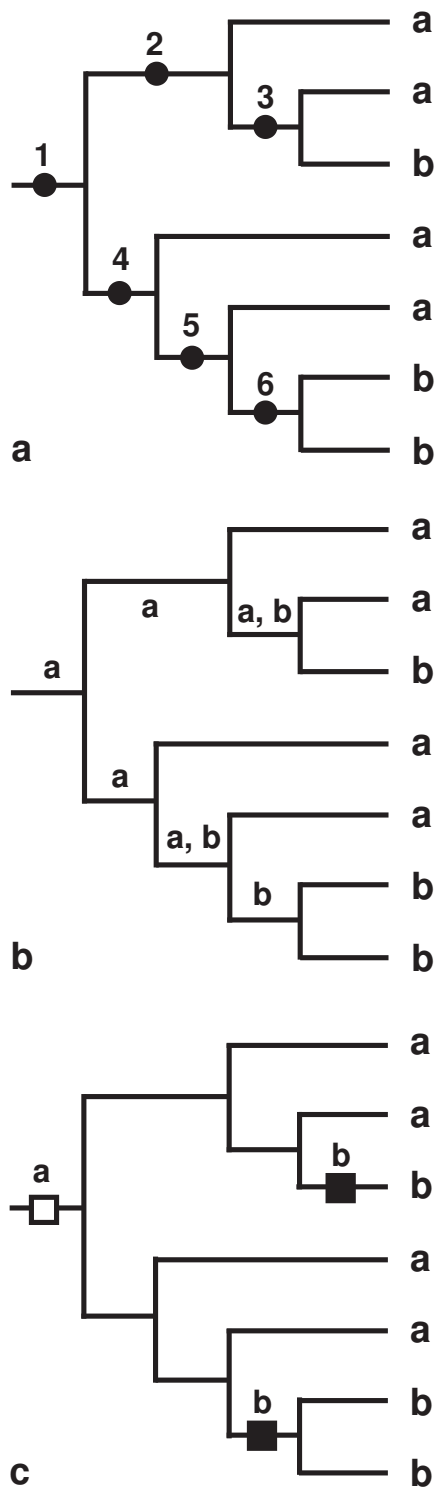


Fig. 46. Optimización de un carácter binario ambiguo.
 (a) cladograma con carácter binario; (b) generalización hacia abajo;
 (c) predicción hacia arriba.

Caracteres multiestado

El cladograma de la figura 47a muestra la distribución de un carácter multiestado con los estados a, b, c y d presentes en los taxones terminales. La optimización de

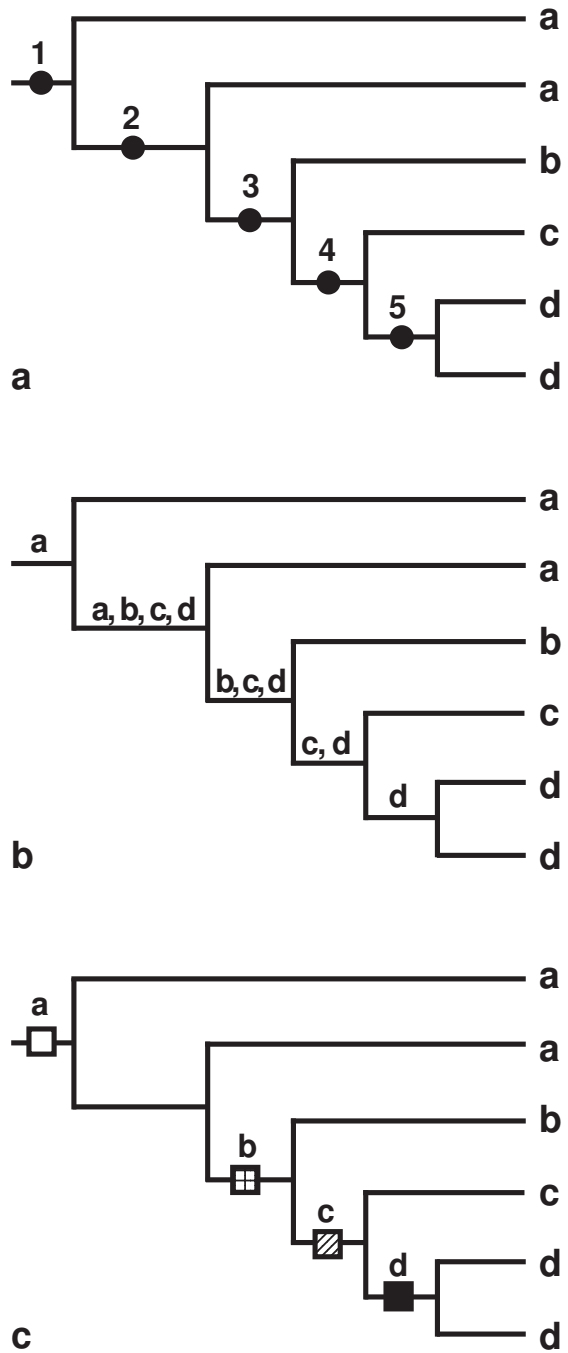


Fig. 47. Optimización de un carácter multiestado.
 (a) cladograma con carácter multiestado; (b) generalización hacia
 abajo; (c) predicción hacia arriba.

este carácter requiere los siguientes pasos:

1. 'Generalizar hacia abajo' (Fig. 47b). Se nombran los nodos, comenzando con el del grupo menos inclusivo, siguiendo la misma lógica que en el primer ejemplo. El nodo 1 es llamado con el estado 'a', el nodo 5 es llamado 'd' y los restantes son ambiguos.

2. 'Predecir hacia arriba' (Fig. 47c). Nos movemos desde la raíz del cladograma hasta arriba, resolviendo las ambigüedades como en el ejemplo anterior. Al nodo 2 se le reasigna el valor 'a', al nodo 3 el valor 'b' y al 4 el 'c'.

Ahora que hemos resuelto todos los estados de los nodos en el cladograma, vemos que el carácter tuvo la condición ancestral 'a', luego cambió a 'b' en el ancestro 3, luego a 'c' en el ancestro 4 y finalmente cambió a 'd' en el ancestro 5.

CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS ADAPTACIONISTAS

Una de las preguntas básicas que nos podemos formular en evolución es acerca de la naturaleza adaptativa de un carácter determinado. Por ejemplo, Lewontin (1978) especuló que dentro de las Rhinocerotidae, la presencia de un cuerno en el género *Rhinoceros* y de dos cuernos en los géneros *Ceratotherium*, *Dicerorhinus* y *Diceros* repre-

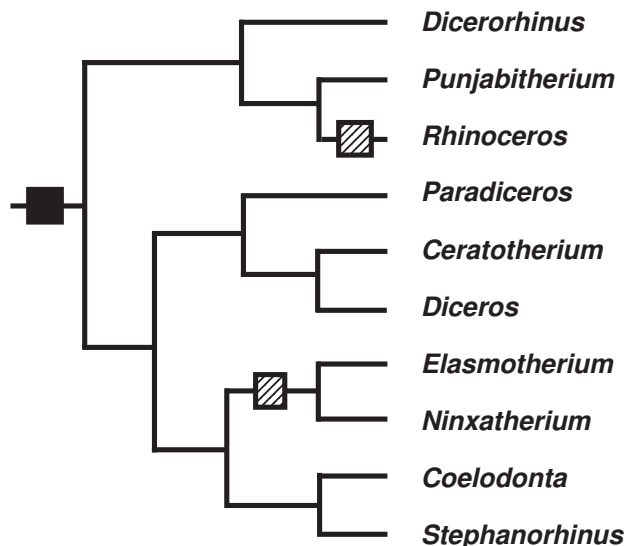


Fig. 48. Cladograma de un clado de la familia Rhinocerotidae, al que pertenecen los géneros actuales de la misma (según Cerdeño, 1995), con el número de cuernos representado.

■ : dos cuernos; ▨ : un cuerno.

sentaban dos adaptaciones independientes, que permitirían la defensa ante los depredadores de modo funcionalmente semejante.

Si optimizamos estos caracteres en el cladograma de la familia (Fig. 48, clado que contiene a los géneros actuales y algunos fósiles, según Cerdeño, 1995), se ve que en realidad la posesión de dos cuernos es una sinapomorfía anterior y se llega a la posesión de un solo cuerno por pérdida de alguno de ellos. Por esto, no es posible admitir el origen independiente de ambas condiciones, ya que una deriva de la otra, con lo que se contrastaría la hipótesis de Lewontin (1978).

DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

Consiste en la diferenciación en diferentes nichos ecológicos de un conjunto monofilético de especies (Futuyma, 1986). Un ejemplo clásico lo constituyen las aves Drepanididae de las islas Hawaii (Fig. 49), en que un grupo de especies se ha diversificado en sus hábitos alimenticios, mostrando gran variedad en las formas de sus picos.

Brooks y McLennan (1991) postularon que aquellos cambios adaptativos que ocurrieron tempranamente en el ancestro de un grupo podrían constituir el paso que le permitió al mismo alcanzar una tasa de especiación excepcionalmente alta. Como resultado de este proceso se tendría un clado especialmente rico en especies, cuyos miembros poseerían alguna 'innovación clave' que explicaría su éxito evolutivo.

Con el objeto de investigar si la diversificación de un clado se debe a este tipo de innovaciones, se propuso un método basado en comparaciones entre grupos hermanos (Mitter et al., 1988; Farrell et al., 1991). De acuerdo con Miles y Dunham (1993), este procedimiento consta de los siguientes pasos:

1. Especificar todos los grupos monofiléticos en que ha aparecido independientemente el nuevo carácter.

2. Determinar los grupos hermanos que carecen de dicho carácter.

3. Comparar la riqueza de especies o alguna otra medida de la diversificación entre grupos hermanos.

De esta manera, la diversidad específica de un linaje en que una nueva adaptación ha aparecido se contrasta con la de su grupo hermano, el cual por definición ha tenido el mismo tiempo para especiación y extinción.

Podemos examinar un ejemplo referido a los coleópteros de la superfamilia Curculionoidea, la cual representa un taxón sumamente diversificado. Se cree que el desarrollo de un rostro sexualmente dimórfico, empleado por la hembra de algunos integrantes de la familia Curculionidae para excavar un sitio para oviponer en tejidos vivos de plantas angiospermas, es una 'innovación

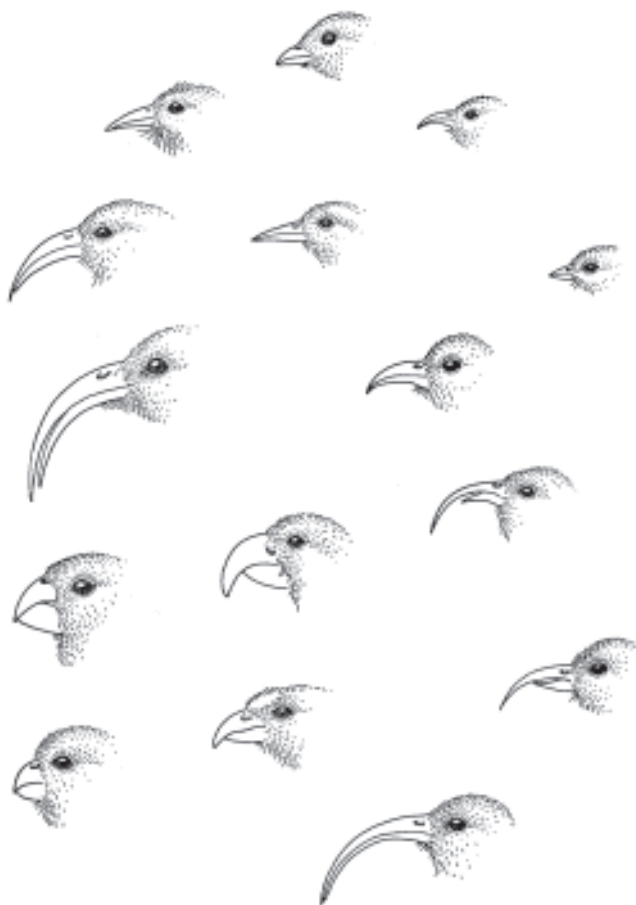


Fig. 49. Algunas especies de Drepanididae de Hawaii, mostrando la diversificación adaptativa en las formas de sus picos.

clave' que se asociaría con la enorme diversidad del grupo (Anderson, 1993, 1995).

Si se optimiza el carácter 'oviposición endofítica en angiospermas' en el cladograma obtenido por Kuschel (1995), se puede examinar el número de especies en cada clado (Fig. 50), lo que proveería una medida relativa de la diversificación. Dentro de la familia Curculionidae, vemos que el clado que incluye a las cinco subfamilias en que el rostro sexualmente dimórfico aparece comprende el 59% de las especies de Curculionoidea.

En contraste, algunas familias basales de Curculionoidea, como Nemomychidae y Anthribidae, no usan sus rostros con la función de oviposición, mientras que otras, como Belidae, Attelabidae y Brentidae, oviponen en gimnospermas y helechos (cabe notar que existen algunas excepciones; Howden, 1995).

CONVERGENCIA ADAPTATIVA

La evolución convergente de caracteres semejantes en

clados independientes es una de las evidencias más importantes de la adaptación, aunque con frecuencia se la postula fuera de un contexto filogenético (Brooks y McLennan, 1991). La cladística permite contrastar hipótesis referidas a convergencia adaptativa, ya que los caracteres convergentes pueden identificarse optimizándolos en un cladograma y luego buscando similitudes en los hábitats de los taxones que los exhiben.

Analicemos, por ejemplo, las compuestas del género *Montanoa*. Este género incluye una treintena de especies, distribuidas en el centro de México, Mesoamérica, Venezuela y Colombia. Mientras que la mayoría de las mismas son arbustivas, cinco son árboles de 20 m de altura. Funk (1982) realizó un análisis cladístico del género, con base en caracteres morfológicos, y luego optimizó los caracteres de hábito en el cladograma (Fig. 51), hallando que el hábito arbustivo es plesiomórfico en el género y que en cuatro clados se desarrollaron árboles a partir del mismo. En los cuatro casos, las especies arbóreas viven en bosques nublados de altura, mientras que las arbustivas viven en tierras bajas, por lo que el hábito arbóreo podría ser una adaptación a las selvas nubladas. El análisis del nivel de ploidía de estas especies (Fig. 51) nos muestra que los árboles son poliploides y los arbustos son diploides. Estudios sobre desarrollo en otras plantas han mostrado que las especies poliploides generalmente son de mayor tamaño, por lo que el hábito arbóreo sería consecuencia de la poliploidía. La segregación entre ambos hábitats aparentemente se debería a que las especies arbóreas son ineficaces conductoras de agua, por lo que las formas arbóreas serían incapaces de sobrevivir fuera de sitios húmedos como los bosques nublados.

CONSTREÑIMIENTOS FILOGENÉTICOS

Hablamos de constreñimientos filogenéticos cuando un carácter, resultado de la historia filogenética de un determinado linaje, 'impide' la aparición de otro carácter o conjunto de caracteres en el mismo (McKittrick, 1993).

Por ejemplo, Morton (1975) postuló que las características acústicas de diferentes hábitats determinaban la evolución de las frecuencias de los cantos de las aves. Ryan y Brenowitz (1985), sin embargo, sugirieron que el tamaño del cuerpo —el cual podría estar correlacionado con la posición filogenética de los taxones de aves— constreñiría las frecuencias de los cantos y así oscurecería el papel del hábitat en la evolución del canto. Posiblemente, en ciertos hábitats dominan especies de un determinado linaje, y por ende con peso semejante, lo que podría resultar en una correlación 'falsa' entre hábitat y frecuencia de canto. Es decir que la historia evolutiva limitaría al tamaño del cuerpo, el cual a su vez limitaría la

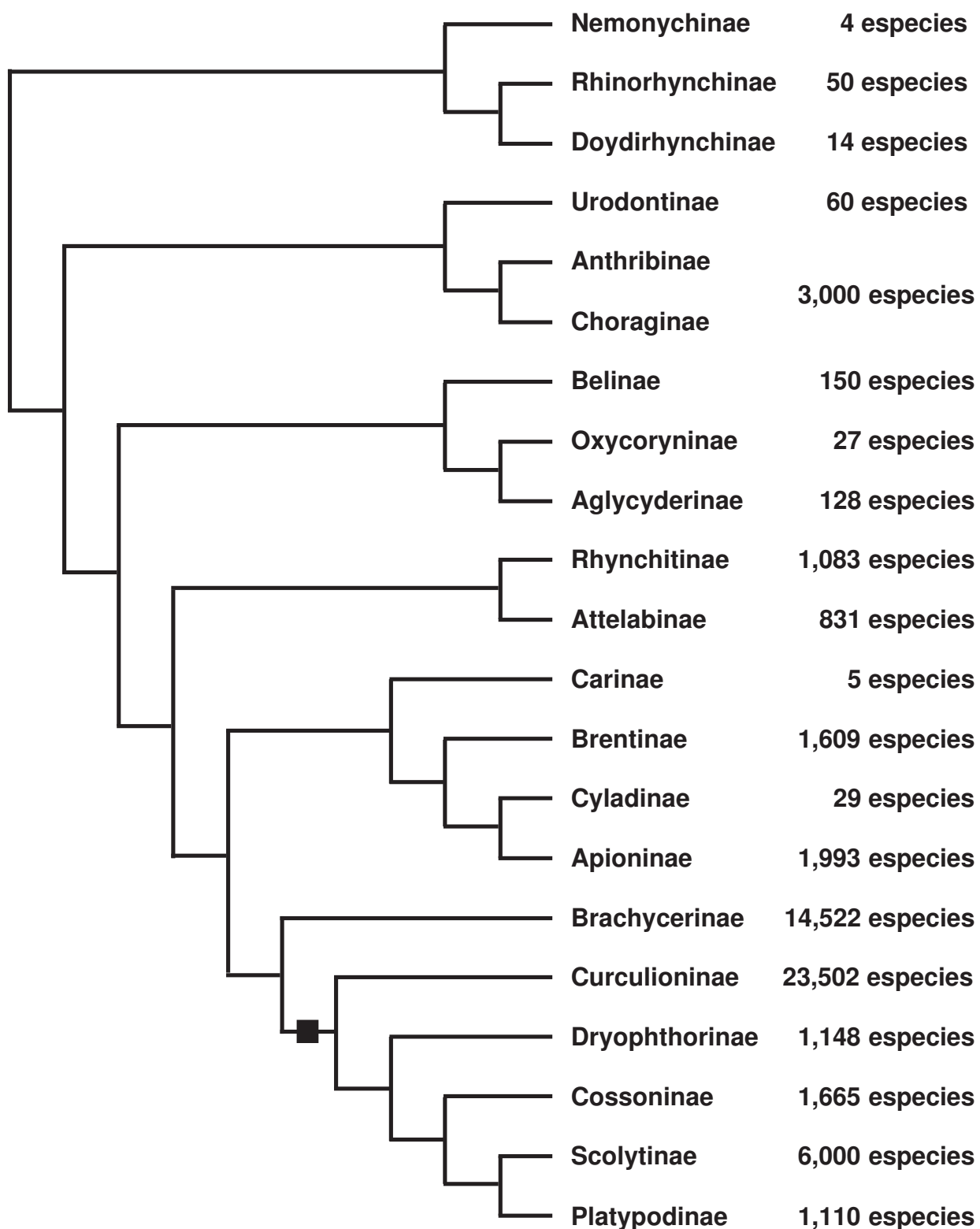


Fig. 50. Cladograma de la superfamilia Curculionoidea (según Kuschel, 1995), con indicación del número de especies por subfamilia.
 ■: rostrum usado para oviposición.

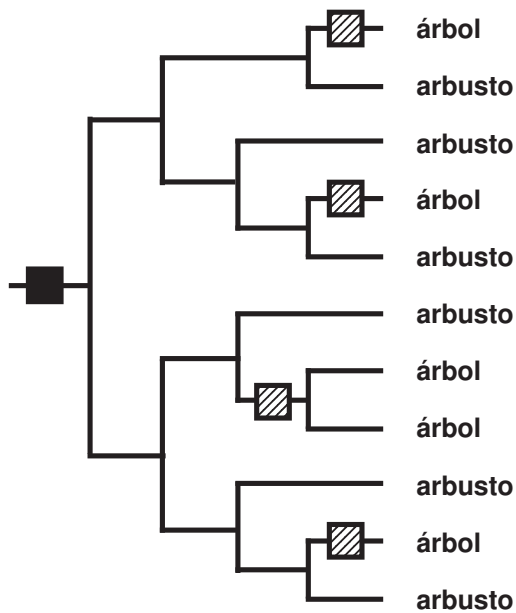


Fig. 51. Cladograma del género *Montanoa* (según Funk, 1982), con indicación del nivel de ploidía de las especies.
■ : diploidía; ▨ : poliploidía.

frecuencia del canto. Ambas variables comparadas, tamaño del cuerpo y frecuencia del canto, mostraron una alta correlación en tres grupos de Passeriformes examinados por Ryan y Brenowitz (1985).

EJERCICIOS

Ejercicio 19

A partir de la siguiente matriz de datos de seis especies hipotéticas de plantas:

	I	2	3	4	5	6	7	8	9	0
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0
B	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
C	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0
D	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
E	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
F	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1

a. Construya el cladograma correspondiente.

b. Si las especies A, B y C son terrestres, y D, E y F son acuáticas, optimice los siguientes caracteres para determinar si alguno de ellos podría deberse a la adapta-

ción de las especies a su ambiente.

Tamaño del fruto: grande (E y F), mediano (A y B) y pequeño (C y D).

Color del fruto: oscuro (A, B y C) y claro (D, E y F).

Forma de la semilla: alargada (A, B y F) y redondeada (C, D y E).

Ejercicio 20

A partir del cladograma obtenido en el ejercicio anterior, determine las secuencias temporales de los siguientes estados de caracteres:

Número de estambres: 5 (A, B y C), 4 (D) y 3 (E y F).

Longitud de las anteras: 2 mm (A), 1.5 mm (B, C y D) y 1 mm (E y F).

Ejercicio 21

A partir de la siguiente matriz de datos de seis géneros hipotéticos de insectos:

	1	2	3	4	5	6	7	8
GE	0	0	0	0	0	0	0	0
A	0	1	1	1	0	0	0	0
B	1	0	0	1	0	0	0	1
C	0	1	1	1	1	1	0	0
D	1	0	0	1	0	0	1	0
E	0	1	1	1	1	1	0	0
F	1	0	0	1	0	1	1	0

a. Construya el cladograma correspondiente.

b. Asumiendo que cada uno de los géneros posee el siguiente número de especies. A: 4, B: 1, C: 2, D: 2, E: 3 y F: 10, optimice los siguientes caracteres en el cladograma y determine si existe posible diversificación adaptativa:

Tamaño del cuerpo: grande (B, D y F) y pequeño (A, C y E).

Color de las patas: oscuro (F) y claro (A, B, C, D y E).

Ejercicio 22

Ramsey y Dunbrack (1986) observaron que el tamaño de los osos neonatos es mucho menor que el que se esperaría dado el gran tamaño de los adultos, y sugirieron que esto se relacionaría con la hibernación. Al analizar los requisitos de la gestación, amamantamiento e hibernación, estos autores consideraron que para las hembras hibernantes sería menos estresante amamantar a las crías en lugar de estar preñadas, ya que durante la hibernación sería más difícil eliminar los metabolitos producidos por el feto.

A partir de la siguiente matriz de datos de las espe-

cies de Ursidae:

	1 2 3 4 5 6 7
GE	0 0 0 0 0 0 0
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	0 0 0 0 0 0 1
<i>Melursus ursinus</i>	1 1 0 1 0 0 1
<i>Tremarctos ornatus</i>	1 0 0 1 1 0 1
<i>Ursus americanus</i>	1 1 0 1 0 0 1
<i>U. arctos</i>	1 1 1 1 1 1 1
<i>U. maritimus</i>	1 1 1 1 0 1 1
<i>U. malayanus</i>	1 1 0 1 0 0 1
<i>U. thibetanus</i>	1 1 0 1 0 0 1

a. Reconstruya las relaciones filogenéticas de dichas especies.

b. Teniendo en cuenta que todas estas especies poseen neonatos pequeños, pero que sólo *Ursus americanus*, *U. arctos*, *U. malayanus* y *U. thibetanus* hibernan, optimice ambos caracteres en el cladograma para contrastar la hipótesis de Ramsey y Dunbrack.

CLADÍSTICA Y COEVOLUCIÓN

El término ‘coevolución’, originalmente acuñado por Ehrlich y Raven (1964), se refiere a las respuestas adaptativas recíprocas entre linajes diferentes que interactúan ecológicamente (Futuyma y Slatkin, 1983; Nitecki, 1983). De acuerdo con Brooks y McLennan (1991), este fenómeno implica tanto el grado de adaptación filogenética mutua (coespeciación) como el grado de modificación mutua (coadaptación).

Un ejemplo interesante de coevolución es el que involucra algunas especies de cangrejos de los géneros *Trapezia* y *Tetralia*, que viven en colonias de corales (Glynn, 1983). En varias especies de corales de los géneros *Pocillopora*, *Stylophora* y *Acropora* se han observado complejas conductas de estos cangrejos (Fig. 52) para defenderlos del ataque de las estrellas de mar. Aparente-

mente, esta relación es mutuamente beneficiosa, ya que mientras los cangrejos ‘defienden’ a los corales de sus depredadores también son ‘defendidos’ por éstos de sus propios depredadores. Otros ejemplos de coevolución los constituyen las relaciones parásito-huésped, depredador-presa, herbívoro-planta huésped, mutualismo, mimetismo y competencia (Brooks, 1977, 1979; Futuyma y Slatkin, 1983; Futuyma, 1986; Brooks y McLennan, 1991, 1994; Mitter et al., 1991; Farrell et al., 1992).

La aplicación de la metodología cladística permite integrar datos sistemáticos y ecológicos, con el objeto de responder a dos preguntas: (1) ¿cómo llegaron las especies al área donde se encuentran y se asociaron entre sí? (coespeciación); y (2) ¿cómo interactúan las especies entre sí en la actualidad? (coadaptación).

COESPECIACIÓN

Los estudios de coespeciación pretenden descubrir los patrones de asociación geográfica y/o ecológica entre clados. En el contexto particular de la coespeciación entre parásitos y huéspedes, en el curso de la historia se han formulado diferentes ‘reglas’ (Brooks, 1979):

1. Regla de Fahrenholz: La filogenia de un linaje de parásitos refleja la filogenia del linaje de sus huéspedes.
2. Regla de Szidat: Cuanto más primitivo es un huésped, más primitivos son los parásitos que aloja.
3. Reglas de Manter: (a) Los parásitos evolucionan más lentamente que sus huéspedes; (b) cuanto más larga es la asociación de un linaje de parásitos con un linaje de huéspedes, más marcada será la especificidad exhibida por dichos parásitos; y (c) una especie de huéspedes alberga una mayor cantidad de parásitos en el área donde ha residido por más tiempo, por lo que si dos especies afines de huéspedes que exhiben una distribución disyunta poseen faunas de parásitos semejantes, las áreas donde se distribuyen los huéspedes deben haber sido contiguas en el pasado.
4. Regla de Eichler: Cuantos más géneros de parásitos alberga un huésped, mayor será el rango del grupo taxonómico al cual pertenece.



Fig. 52. Algunas respuestas agonísticas desarrolladas por la especie *Trapezia ferruginea* en respuesta a una estrella de mar (*Acanthaster* sp.) intentando atacar los corales donde este cangrejo vive. (Modificada de Glynn, 1993).

En general, se puede decir que la coespeciación entre dos taxones se puede deber a dos procesos (Fig. 53):

1. Descendencia: sus ancestros se asociaron entre sí en el pasado y las especies heredaron la asociación (Fig. 53a).
2. Colonización: una de las especies se originó en otro contexto y subsecuentemente se relacionaron por transferencia o dispersión a un huésped (Fig. 53b).

Page (1994a) propuso llamar 'huésped' y 'asociado' a los dos linajes involucrados en una posible coespeciación. Al comparar los cladogramas de un huésped y su asociado, puede ocurrir lo siguiente (Page, 1994a):

1. Coespeciación estricta entre el huésped y el asociado (Fig. 54a).
2. Coespeciación combinada con especiación independiente del parásito (Fig. 54b).
3. Coespeciación combinada con especiación independiente del huésped (Fig. 54c).
4. Coespeciación subsiguiente a la especiación independiente del huésped (Fig. 54d).
5. Especiación independiente del parásito seguida de una pérdida (Fig. 54e).
6. Colonización de un nuevo huésped por el parásito (Fig. 54f).

Con el objeto de analizar los fenómenos de coespeciación básicamente existen dos métodos: el análisis de parsimonia de Brooks y los árboles reconciliados.

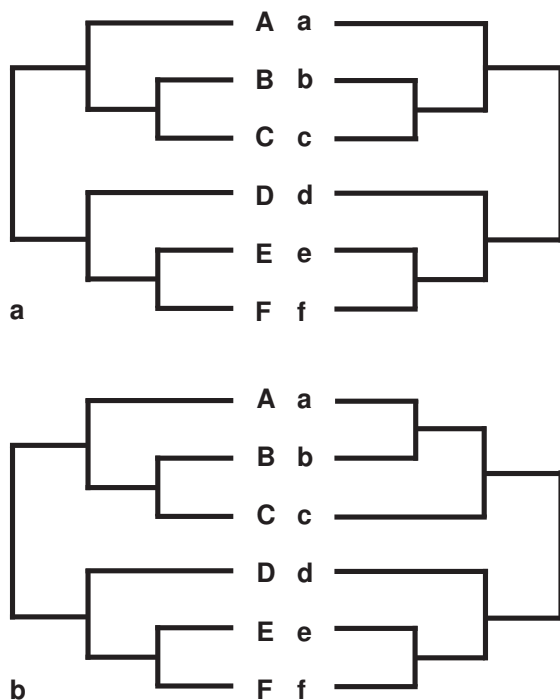


Fig. 53. Tipos de asociación histórica entre huéspedes (cladogramas de la izquierda) y asociados (cladogramas de la derecha).
(a) Descendencia; (b) colonización.

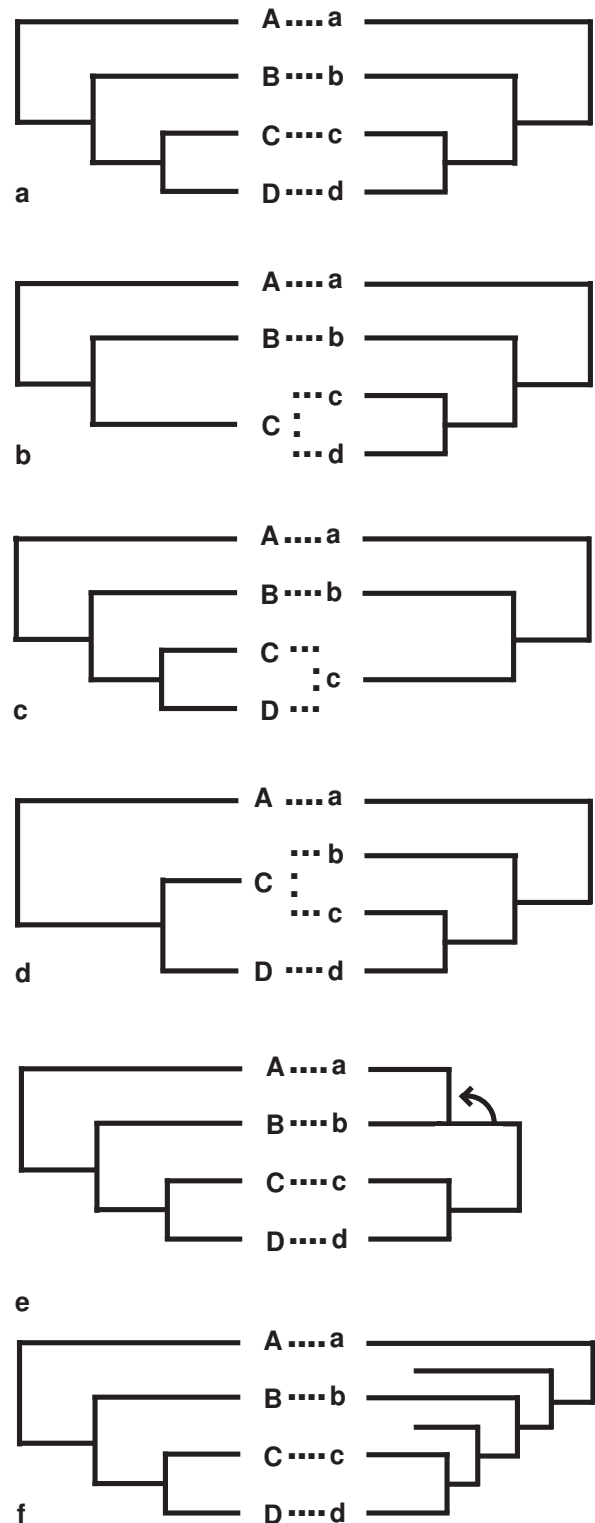


Fig. 54. Relaciones entre las filogenias de huéspedes (izquierda) y asociados (derecha). (a) Coespeciación estricta; (b) coespeciación combinada con especiación independiente del parásito; (c) coespeciación combinada con especiación independiente del huésped; (d) coespeciación subsiguiente a la especiación independiente del huésped; (e) especiación independiente del parásito seguida de pérdida; (f) colonización de nuevo huésped por el parásito.

Análisis de parsimonia de Brooks

El análisis de parsimonia de Brooks (en inglés 'Brooks parsimony analysis' o BPA) es un método cladístico propuesto por Brooks (1979, 1990; ver también Wiley, 1987, 1988a, b) para analizar la coespeciación entre dos o más taxones diferentes.

Su aplicación comprende las siguientes etapas (Fig. 55):

1. Se marcan los nodos en los cladogramas de los asociados, en este ejemplo tres géneros de parásitos de un mismo huésped (Fig. 55a-c). Si una de las especies terminales posee más de una especie de huéspedes (la especie B en el cladograma de la Fig. 55b), también se la marca como un nodo ('supuesto 0', ver capítulo 11).

2. Se construye una matriz de datos (Fig. 55d), en que las filas representen las especies de huéspedes y en cada columna se transcribe la información de cada uno de los nodos, donde se coloca un '1' si la especie de huésped está presente en el nodo, un '0' si está ausente y un '?' si no está presente en el cladograma.

3. Se construye el cladograma respectivo (Fig. 55e).

Varios autores (Platnick, 1988; Page, 1990a; Nelson y Ladiges, 1991a; Carpenter, 1992a; Morrone y Carpenter, 1994) han criticado la parsimonia de Brooks.

Un ejemplo interesante de la aplicación de BPA es el estudio de la coespeciación entre distintos grupos de helmintos, parásitos de rayas de agua dulce de la familia Potamotrygonidae, la cual es endémica de América del Sur (Brooks et al., 1981; Brooks y McLennan, 1991). A

partir de los cladogramas de tres géneros de helmintos (Fig. 56a-c), se rotularon los componentes y especies terminales y se incluyeron en una matriz de datos en que las filas son las áreas de distribución (Fig. 56d). El análisis produjo tres cladogramas, de los cuales se presenta uno (Fig. 56e), que reflejaría una historia de especiación alopátrida (por vicarianza). Estos resultados, además son congruentes con la historia geológica de la región, donde se ha hipotetizado que el origen de los ríos sudamericanos más importantes se relaciona con el levantamiento de la cordillera de los Andes a partir del cretácico.

Árboles reconciliados

Una metodología alternativa fue propuesta por Page (1993a, b, 1994b; ver también Morrone, 1995), con base en la idea de 'reconciliar' los cladogramas taxonómicos de diferentes taxones. Para ello, se trata de maximizar la codivergencia, es decir, la historia compartida, y de minimizar las pérdidas (debidas a extinciones o taxones no coleccionados) y las duplicaciones (resultado de eventos de especiación independientes de las áreas).

Para aplicarlo, se observan las incongruencias entre los cladogramas del huésped y el asociado (Fig. 57a) y se construye un cladograma que, a través de duplicaciones y pérdidas, permita 'reconciliar' ambos cladogramas (Fig. 57b).

Ronquist y Nylin (1990) y Ronquist (1995) propusieron una modificación de la técnica de árboles reconciliados, que permite medir al ajuste de una reconstruc-

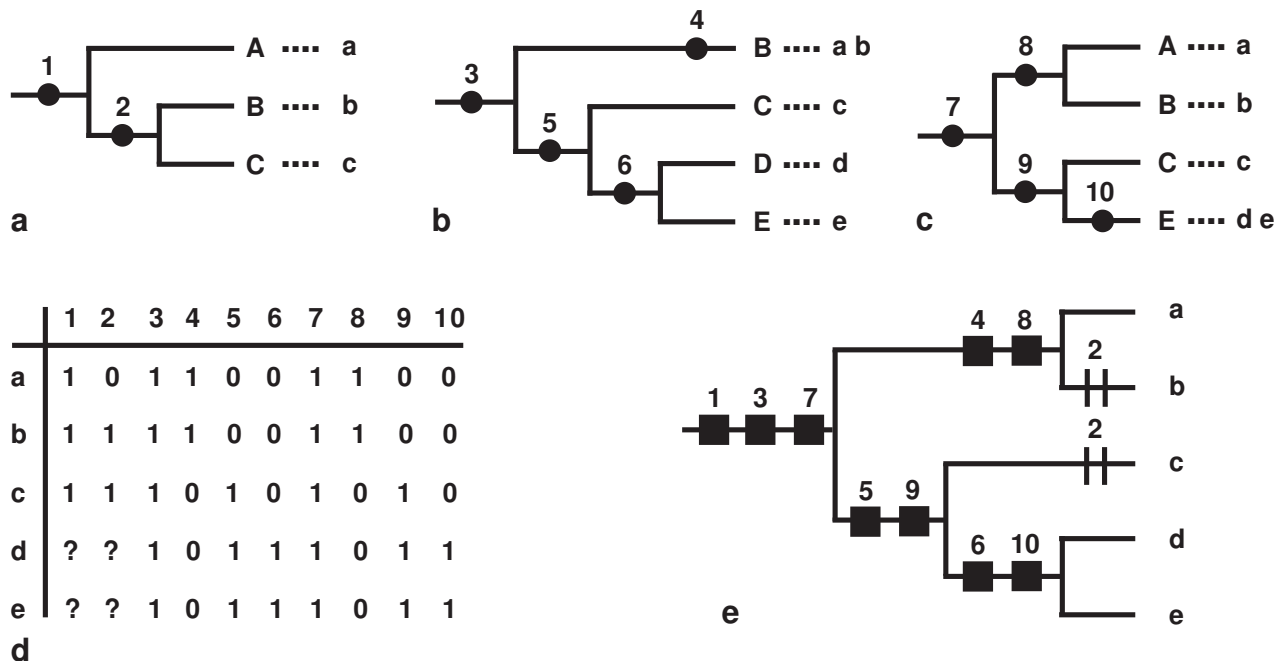


Fig. 55. Pasos del análisis de parsimonia de Brooks.

(a-c) Cladogramas de tres taxones de parásitos; (d) matriz de datos obtenida a partir de ellos; (e) cladograma que refleja la historia común de los huéspedes, con base en la información brindada por sus parásitos.

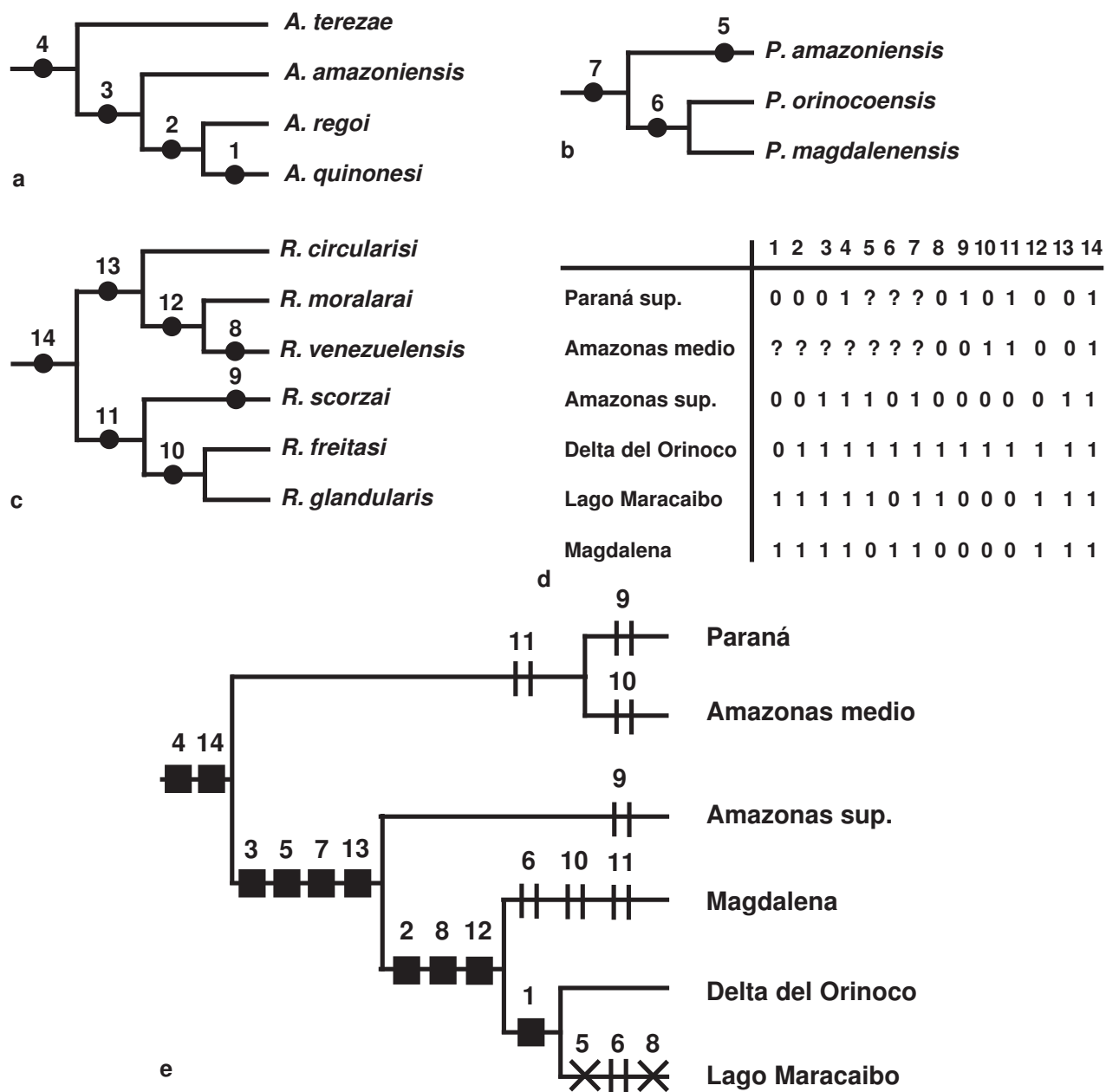


Fig. 56. Helmintos parásitos de Potamotrygonidae. (a) Cladograma de las especies del género *Acanthobothrium*; (b) cladograma de las especies del género *Potamotrygonocestus*; (c) cladograma de las especies del género *Rhinebothroides*; (d) matriz de áreas (ríos y lagos) x nodos de los cladogramas de helmintos; (e) cladograma obtenido a partir de la matriz de datos.

ción determinada con los cladogramas originales, a través de matrices de asociación. Para elegir entre reconstrucciones alternativas, se especifican costos o pesos para los distintos eventos y se calcula la suma, que determinará la verosimilitud de tal reconstrucción. Cada evento tendrá un peso diferente, el cual estará inversamente relacionado con su probabilidad. El problema de este método

es que se basa en modelos de máxima verosimilitud y procesos determinados.

Un ejemplo de la aplicación del método de los árboles reconciliados lo constituye la posible coevolución entre el virus HIV y formas afines con los primates humanos y no humanos que son sus huéspedes (Morrone

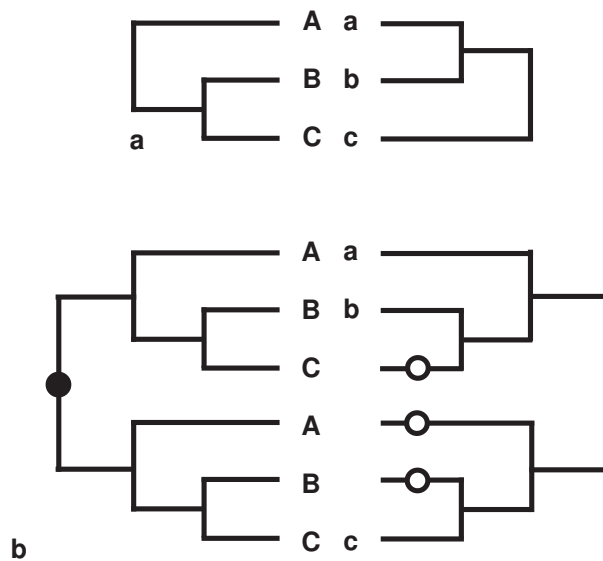


Fig. 57. Análisis de árboles reconciliados.
(a) Cladogramas originales; (b) cladograma reconciliado.
● : duplicación; ○ : pérdidas.

et al., 1997). El SIDA se habría originado en África Central, donde se produjo la primera infección de la forma HIV-1 a seres humanos, desde donde se habría propagado al resto del mundo. Además de la cepa HIV-1 existe una forma menos virulenta, denominada HIV-2, que es endémica de África Occidental. Aún no se conoce con certeza el origen del HIV, existiendo básicamente dos hipótesis alternativas: (1) el virus se originó recientemente, a partir de algún Virus de Inmunodeficiencia Simia (SIV), transmitido por alguna especie de primate al hombre; o (2) el virus habría existido desde hace mucho tiempo, infectando de un modo relativamente benigno a ciertas poblaciones rurales de África, y sólo recientemente habría encontrado una ventaja adaptativa, donde una mayor tasa de intercambio de compañeros sexuales habría incrementado su virulencia. Las implicaciones de ambas hipótesis son diferentes: de ser cierta la primera, tanto el virus como la pandemia serían nuevos, mientras que de ser cierta la segunda, se trataría de un virus antiguo y de una pandemia nueva (Cowley, 1993).

Mindell et al. (1995) analizaron 3,398 caracteres moleculares de 27 cepas diferentes de HIV-1, HIV-2 y SIV, estas últimas provenientes de monos Cercopithecidae (*Cercopithecus aethiops*, *C. mitis*, *Macaca arctoides*, *M. mulatta*, *M. nemestrina*, *Cercocebus atys* y *Mandrillus sphinx*) y de chimpancé (*Pan troglodytes*). En el cladograma obtenido (Fig. 58a), las cepas de HIV-1 y HIV-2 se encuentran más relacionadas con virus SIV que entre sí: la cepa SIVcpz (que infecta al chimpancé) está más relacionada con seis cepas de HIV-1, siendo otras dos cepas de HIV-1 basales a este grupo, mientras que el HIV-2 re-

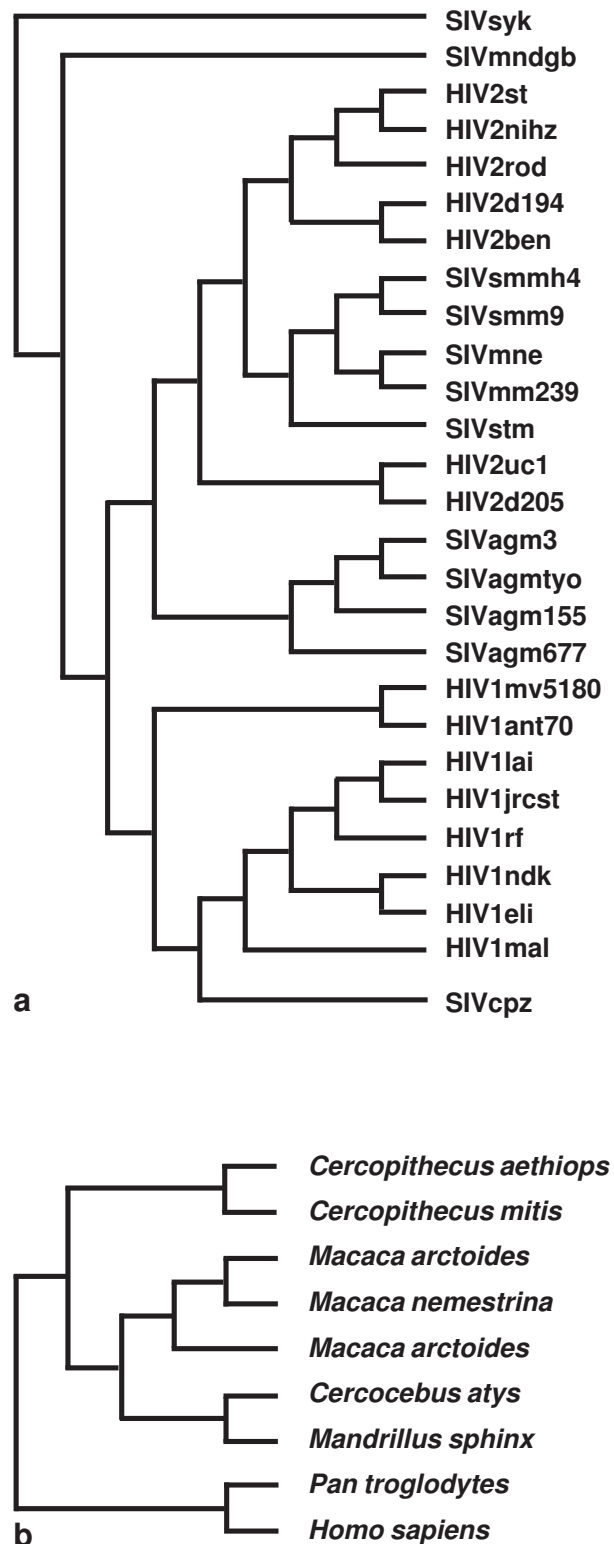


Fig. 58. Virus HIV y SIV y sus huéspedes primates.
(a) Cladograma de las cepas de HIV y SIV;
(b) cladograma de los primates infectados por HIV y SIV.
(Tomados de Morrone et al., 1997)

sulta ser polifilético, pues dos de sus cepas son los taxones hermanos de un grupo que incluye todas las restantes cepas de HIV-2 y cinco cepas distintas de SIV que infectan especies de *Cercocebus* y *Macaca*. De acuerdo con esto, el HIV no sería una taxón natural, ya que el HIV-1 se hallaría más relacionado genealógicamente con SIV del chimpancé, mientras que el HIV-2 lo estaría con SIV de Cercopithecidae.

Para analizar la posible coespeciación entre los virus y sus huéspedes simios y humanos, se pueden comparar sus cladogramas (Fig. 58a, b) y tratar de reconciliarlos. En el cladograma reconciliado son precisas 22 duplicaciones en los huéspedes primates para que exista una concordancia total con el cladograma de los virus, lo cual aparentemente sustentaría la hipótesis que postula que el HIV es un virus antiguo (Morrone et al, 1997). Es decir, que estos virus habrían acompañado a los seres humanos y otros primates durante parte de su evolución y sólo recientemente el HIV-1 habría aumentado su virulencia e inducido la pandemia que aflige a nuestra especie.

Un análisis alternativo (Siddall, 1997) sostiene que la hipótesis del 'virus nuevo' podría ser válida sólo para el HIV-2, mientras que la evidencia no sería decisiva en cuanto al HIV-1.

COADAPTACIÓN

Además de investigar la posible coespeciación entre dos o más clados diferentes, otro elemento de los estudios de coevolución lo constituye la influencia recíproca entre las especies o coadaptación.

La coadaptación se manifiesta en el grado en que las especies que evolucionan se afectan o se han afectado

ecológicamente (Brooks, 1979; Futuyma, 1983; Wann-torp et al., 1990; Brooks y McLennan, 1991). Existen tres modelos básicos para explicar la coadaptación: coespeciación alopátrida, colonización y exclusión.

Coespeciación alopátrida

Constituye la hipótesis nula para los estudios de coadaptación, prediciendo que habrá congruencia entre las filogenias de huéspedes y asociados (Brooks, 1979; Brooks y McLennan, 1991). La asociación entre dichos linajes se debe a la presencia de algún recurso en los huéspedes que resulta de utilidad a los asociados, por ejemplo ciertos metabolitos de las plantas que son aprovechados por insectos fitófagos para proveerle de algún medio de defensa ante sus depredadores.

Según los caracteres que permitan la coadaptación, se reconocen dos modelos diferentes de coevolución (Fig. 59):

Coevolución 'adaptativamente constreñida'. Cuando los caracteres son filogenéticamente conservadores y la asociación se mantiene plesiomórficamente (Fig. 59b). En este caso, la especiación en ambos linajes ocurrió sin cambios en las bases causales de la interacción entre el huésped y el asociado.

Coevolución 'adaptativamente conducida'. Cuando los caracteres evolucionaron conjuntamente en el huésped y el asociado (Fig. 59c). En este caso, hay mayor evidencia de que los patrones de coevolución encontrados no son casuales.

Colonización

Se basa en la idea que los huéspedes representan recursos que los asociados han 'encontrado' en el curso de su historia evolutiva. Por ejemplo, Jermy (1976, 1984) postuló que la coevolución entre plantas e insectos fitófagos se explicaría por varios eventos de colonización de los insectos, luego de la radiación evolutiva de las angiospermas.

En este modelo no habrá congruencia entre los patrones filogenéticos de huéspedes y asociados, porque el recurso estaba ampliamente distribuido ya sea plesiomórfica o convergentemente.

Exclusión

En este modelo, la asociación se mantiene por respuestas adaptativas recíprocas, en que algún carácter del huésped lo protege de los efectos del asociado (Ehrlich y Raven, 1964; Berenbaum, 1983).

Por ejemplo, si los insectos reducen la adecuación de las plantas, estas pueden adquirir mecanismos de defensa que las hagan ser poco apetecibles a los mismos. Posteriormente, algunos insectos adquieren mecanismos para alimentarse de ellas, lo que entonces les puede resul-

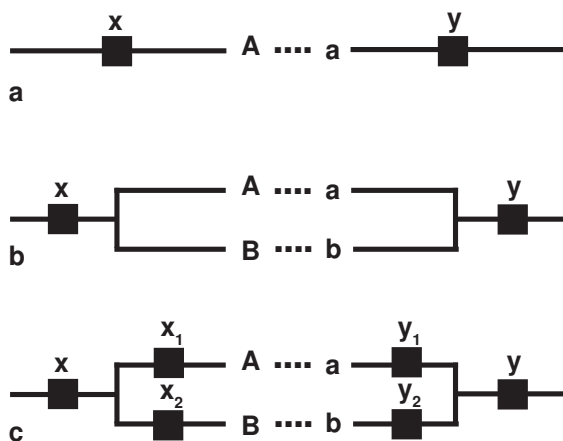


Fig. 59. Tipos de coevolución.

- (a) estado inicial; (b) coevolución adaptativamente constreñida; (c) coevolución adaptativamente conducida.

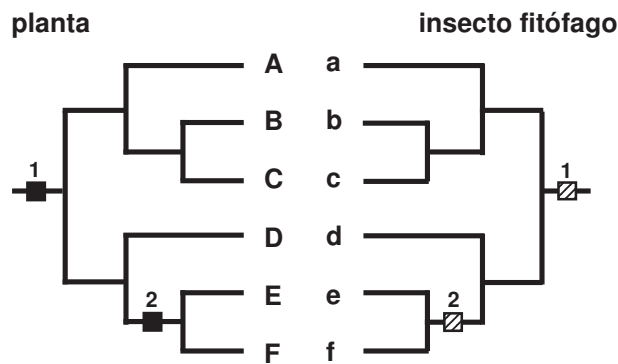


Fig. 60. Modelo de coadaptación por exclusión, mediante las respuestas adaptativas recíprocas entre huéspedes (plantas) y asociados (insectos fitófagos).
■ : defensas; ▨ : contradefensas.

tar ventajoso, pues les permite evitar la competencia con otros insectos fitófagos. En ausencia de competidores, el linaje de insectos se diversificará para explotar el linaje de plantas. Así, se produce una especie de ‘carrera’ entre plantas e insectos, en que la asociación se mantiene por respuestas adaptativas mutuas (Fig. 60).

EJERCICIOS

Ejercicio 23

Con base en los cladogramas de cuatro clados de aves amazónicas (según Cracraft y Prum, 1988) (Fig. 61), aplique la técnica de BPA para determinar si los mismos muestran patrones de coespeciación.

Ejercicio 24

Existen varias especies de ácaros parásitos de primates en el Nuevo Mundo, pertenecientes a las familias Psoroptidae, Atopomelidae y Audycoptidae (Fig. 62). O’Connor (1988) revisó varias de estas especies y analizó las relaciones con sus huéspedes.

A partir de la siguiente matriz de datos de seis géneros de la subfamilia Cebalginae (Psoroptidae):

	1	2	3	4	5	6	7	8
GE	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Alouattalges</i>	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Cebalges</i>	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Cebalgoides</i>	1	0	0	1	1	0	1	1
<i>Fonsecalges</i>	1	1	0	1	1	1	1	1

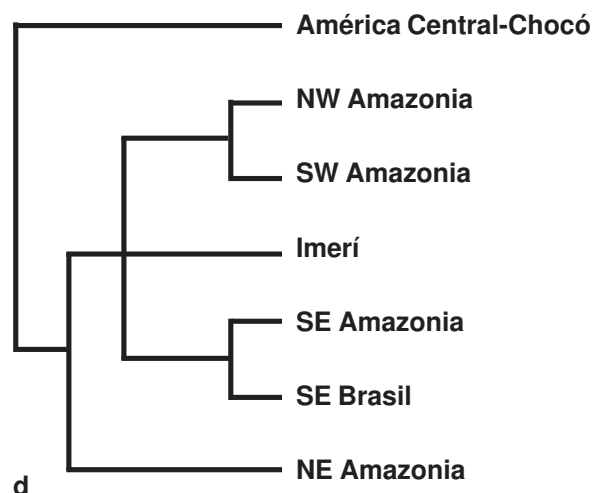
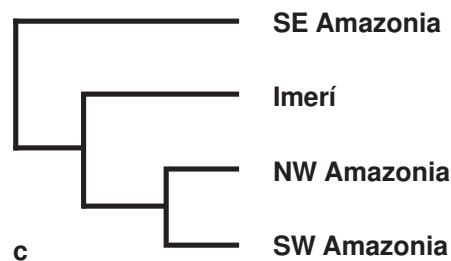
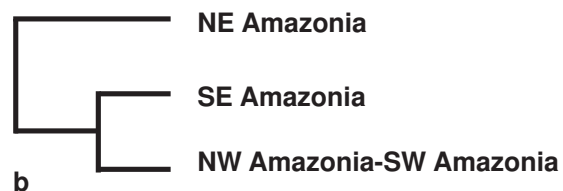
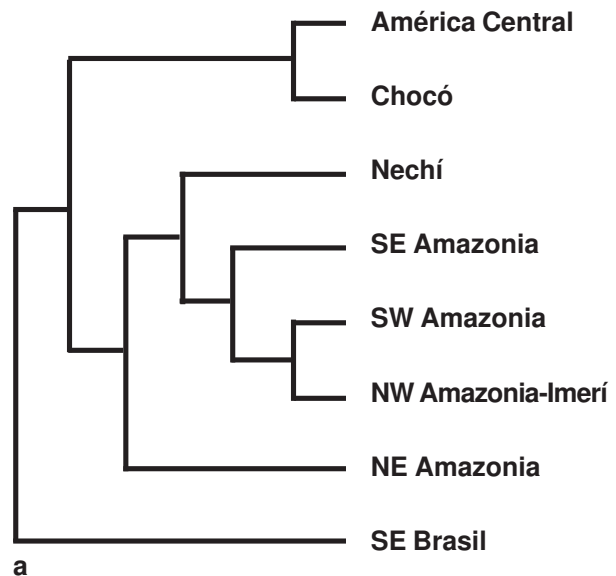


Fig. 61. Cladogramas de cuatro clados de aves amazónicas (según Cracraft y Prum, 1988). (a) *Pionopsitta*; (b) grupo de *Pteroglossus viridis*; (c) grupo de *Pteroglossus bitorquatus*; (d) *Selenidera*.

Procebalges 0 1 0 1 0 0 0
Schizopodalges 1 0 1 1 0 0 1 0

- Obtenga el cladograma correspondiente.
- Considerando que las especies de dichos géneros parasitan los siguientes taxones de monos:

Familia Callithricidae
Callithrix: *Fonsecalges*
Sanguinus: *Cebalgoides*
 Familia Cebidae
Alouatta: *Alouattalges*
Cebus: *Cebalgoides* y *Cebalges*
Pithecia: *Procebalges*
Lagothrix: *Schizopodalges*
Saimiri: *Fonsecalges*

Construya la matriz de datos en que los géneros de monos sean las filas y los componentes que expresen las relaciones entre las especies de parásitos las columnas, y obtenga el cladograma correspondiente.

- A partir del cladograma obtenido, determine si ha habido coespeciación o colonización.

Ejercicio 25

A partir del cladograma de un género hipotético de peces (Fig. 63a) y de los cladogramas de sus nemátodos parásitos (Fig. 63b-d), reconcilie los mismos para determinar si hubo eventos de duplicación y/o extinción en estos últimos.

Ejercicio 26

Los cladogramas de la figura 64a-d representan cuatro taxones hipotéticos de polinizadores de un mismo taxón vegetal.

Reconcílielos y determine cuál sería el cladograma de este último.

Ejercicio 27

A partir de los cladogramas de los géneros de nemátodos parásitos de primates *Oesophagostomum* y *Enterobius* (según Brooks y McLennan, 1991) (Fig. 65a,b), y considerando que los mismos poseen los siguientes huéspedes:

Familia Hylobatidae
Hylobates: *Oesophagostomum blanchardi*, *O. raillieti*, *O. ovatum* y *Enterobius vermicularis*
 Familia Pongidae
Gorilla: *Oesophagostomum stephanostomum* y *Enterobius lerouxi*
Pongo: *Oesophagostomum blanchardi* y *Enterobius buckleyi*
Pan: *Oesophagostomum stephanostomum* y *Enterobius anthropopitheci*
 Familia Hominidae



Fig. 62. *Saimiriptes hershkovitzi* (Audycoptidae). ácaro parásito de *Cebus apella* (Primates: Cebidae).

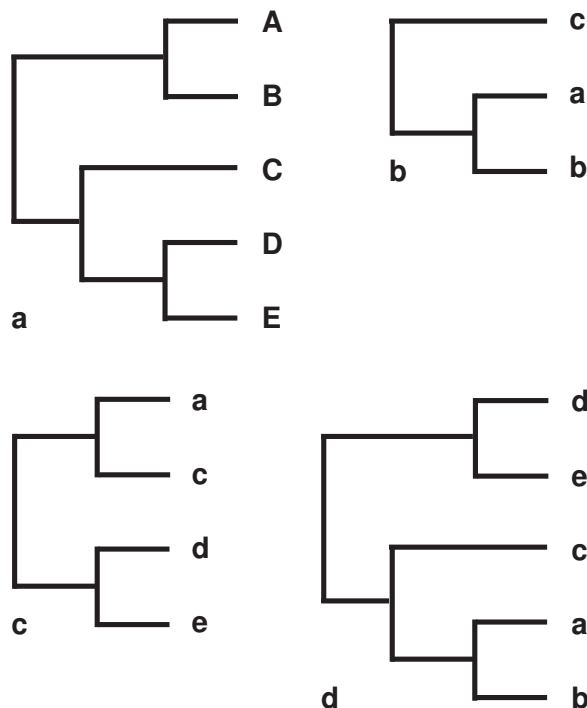


Fig. 63. Cladogramas hipotéticos. (a) Género de peces huéspedes; (b-d) géneros de nemátodos parásitos.

g: F
h: C
i: F
j: E
k: D

¿Cuáles clados del género de insectos se han diversificado por coespeciación junto con su planta huésped y cuáles la han colonizado?

Fig. 64. Cladogramas hipotéticos de cuatro taxones de polinizadores.

Homo: *Oesophagostomum stephanostomum* y
Enterobius vermicularis

Reconcilie ambos cladogramas con el cladograma de los huéspedes (Fig. 65c) y determine si hubo coespeciación o colonización.

Ejercicio 28

A partir de la siguiente matriz de datos de un género hipotético de insectos fitófagos:

										I	I	I	I	I
										I	2	3	4	
GE		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
a		0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
b		1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
c		1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
d		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
e		0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
f		0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
g		0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
h		0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
i		0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
j		0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
k		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0

a. Reconstruya las relaciones filogenéticas de sus especies.

b. Teniendo en cuenta que éstas se alimentan de las siguientes especies de un género de plantas (clado en la figura 66):

- a: A
b: C
c: E
d: A y B
e: D
f: E

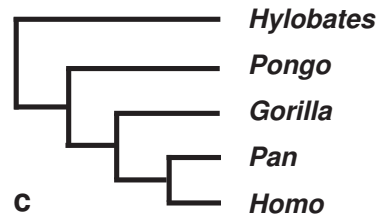
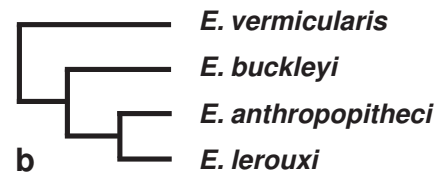
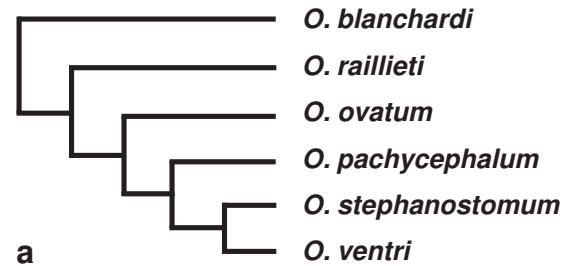


Fig. 65. Cladogramas de géneros de nemátodos parásitos y sus huéspedes primates (según Brooks y McLennan, 1991).
(a) *Oesophagostomum*; (b) *Enterobius*; (c) primates.

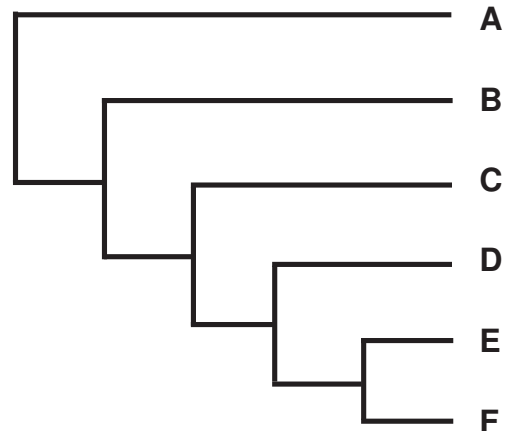


Fig. 66. Cladograma de un género hipotético de plantas.

CLADÍSTICA Y ETOLOGÍA

La etología, el estudio comparado del comportamiento animal, fue fundada en el contexto de una sólida tradición filogenética. Desde las primeras contribuciones de Darwin, Heinroth y Whitman, los etólogos hallaron patrones de comportamiento que, junto con los caracteres morfológicos, eran valiosos indicadores de afinidades filogenéticas. Los estudios etológicos florecieron a partir de la década de 1940, con las contribuciones de K. Lorenz, N. Tinbergen y K. von Frisch, quienes enfatizaron la utilidad de los caracteres de comportamiento para determinar relaciones filogenéticas.

A pesar de estos estudios, diversos problemas hicieron que hacia la década de 1960 comenzara lo que Brooks y McLennan (1991) denominaron 'el eclipse de la historia' en la etología. Los críticos hallaron particularmente difícil la determinación de homologías y de secuencias evolutivas en los caracteres etológicos. Con ello, la disociación entre cladística y etología tuvo un impacto negativo en la naturaleza y dirección de las investigaciones sobre comportamiento animal. Sin embargo, algunas contribuciones recientes (Carpenter, 1989; Brooks y McLennan, 1991; McLennan, 1991; Paterson et al., 1995; Ryan y Rand, 1995) intentan conjugar nuevamente la cladística con la etología.

FACILITACIÓN EVOLUTIVA

Es posible emplear métodos cladísticos para establecer la relación entre dos caracteres etológicos, o entre un carácter etológico y otro morfológico, y así determinar si la aparición de uno de los caracteres 'facilitó' la evolución del otro (Maddison, 1996).

Tinbergen (1953) predijo que la evolución de mayores niveles de agresión en un grupo debería verse acompañada de una mayor ritualización de comportamientos agonísticos, debido a que la ritualización permitiría el establecimiento de relaciones de dominancia con una cantidad mínima de daño a los organismos. McLennan et al. (1988) examinaron la hipótesis postulada por Tinbergen a través del análisis cladístico de los peces de la

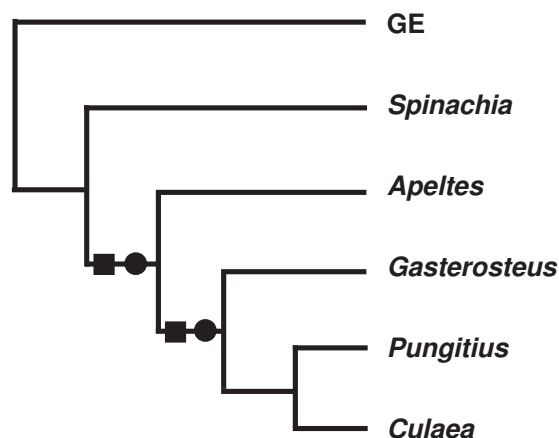


Fig. 67. Cladograma de los géneros de la familia de peces Gasterosteidae (según McLennan et al., 1988).

■ : comportamientos agresivos; ● : comportamientos sumisosivos.

familia Gasterosteidae.

Al analizar una serie de caracteres que representaban comportamientos agresivos y otra que reflejaba caracteres sumisosivos, hallaron una perfecta correlación (Fig. 67), corroborando así la hipótesis propuesta por Tinbergen.

Ornelas (1994) sugirió que la existencia de picos con tomios aserrados en los colibríes les facilitaría el 'robo' de néctar de la base de flores con corolas de tubo largo, sin tocar las estructuras reproductivas de las mismas. La existencia de al menos siete clados diferentes en que se asocian los picos aserrados con el 'robo' de néctar demostraría la existencia de una correlación evolutiva, en que el cambio morfológico habría facilitado esta conducta (Ornelas, 1998).

DIVERSIFICACIÓN ETOLÓGICA

Ciertos cambios en caracteres etológicos pueden conducir a la diversificación de un grupo. En este caso, es posible optimizar dichos caracteres en el cladograma y exami-

nar el número de especies de cada clado, para determinar si existen bases filogenéticas para tal diversificación.

Un ejemplo interesante fue provisto por Ryan (1986), quien postuló que la evolución de los sistemas de llamado nupcial en anuros, reflejada en caracteres neuroanatómicos, habría inducido la diversificación del grupo. Ryan (1986) optimizó cuatro caracteres relacionados con manchas sensoriales en el oído interno y los relacionó con el número de especies (Fig. 68), descubriendo que existía una alta correlación entre ellas.

EJERCICIOS

Ejercicio 29

Con base en el cladograma de los taxones principales de

Chiroptera (Fig. 69; según Ferrarezzi y Gimenez, 1996), determine la secuencia en que evolucionaron sus hábitos alimentarios, a partir de optimizarlos en el mismo:

Taxones frugívoros: Pteropodini, Epomorphini y Cynopterini.

Taxones nectarívoros: Macroglossini y Notopterini.

Taxones insectívoros: Emballonuridae, Rhinopomatidae, Craseonycteridae, *Nycteris* spp., *Lavia*, Rhinolophinae, Hipposiderinae, Molossidae, Antrozoidae, Myzopodidae, Thryopteridae, Furipteridae, Natalidae, Nyctolophini, Plecotini, otras Vespertilioninae, Miniopterinae, Murininae-Kerivoulinae, otras Myotinae, *Noctilio albigentris* y Mormoopidae.

Taxones piscívoros: *Myotis vivesi* y *Noctilio leporinus*.

Taxones carnívoros: *Nycteris grandis*, *Macroderma*, *Cardiaderma* y *Megaderma*.

Taxones omnívoros: Mystacinidae y Phyllostomidae.

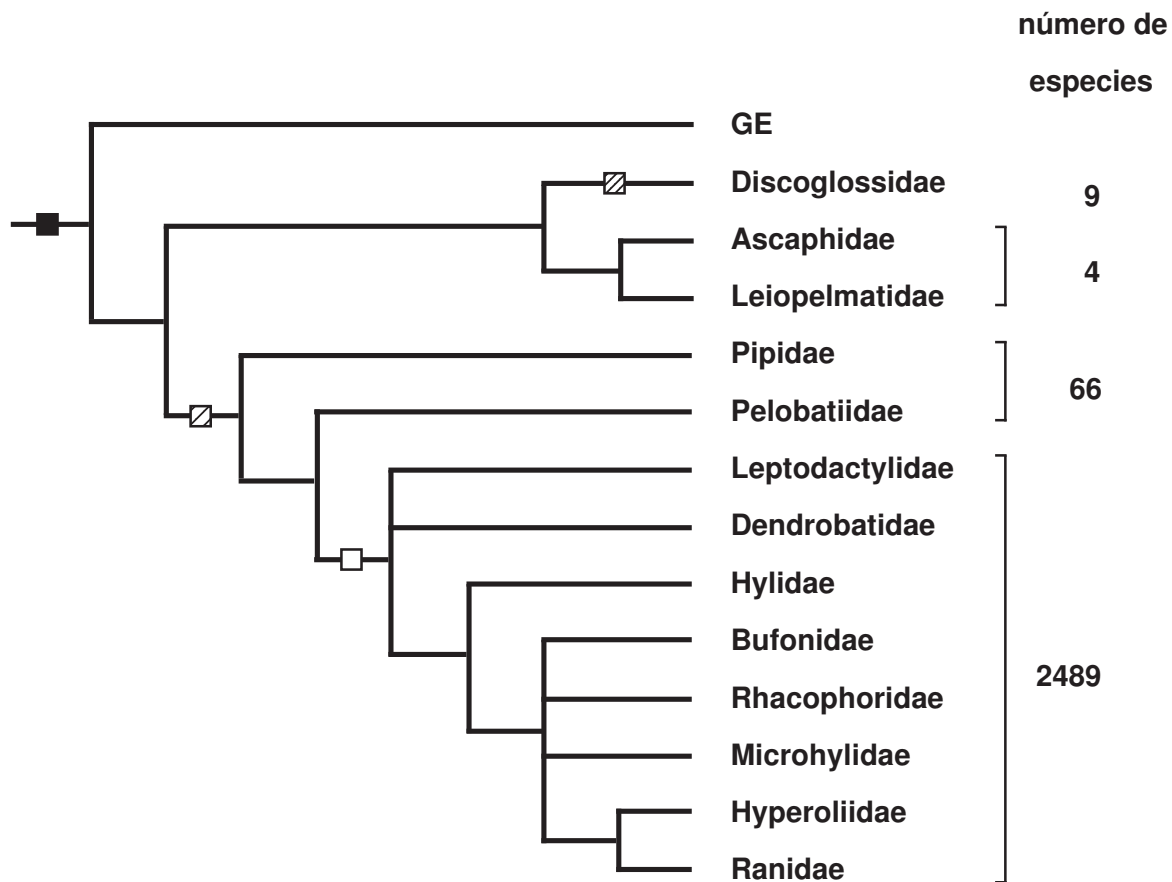


Fig. 68. Cladograma de las familias de anfibios anuros (según Ryan, 1986), en el cual se optimizan los caracteres relacionados con manchas sensoriales en el oído interno y se indica el número de especies.

■ : una mancha sensorial; ▤ : dos manchas sensoriales; ▤ : dos manchas sensoriales, la segunda pequeña; □ : dos manchas sensoriales, la segunda mayor.

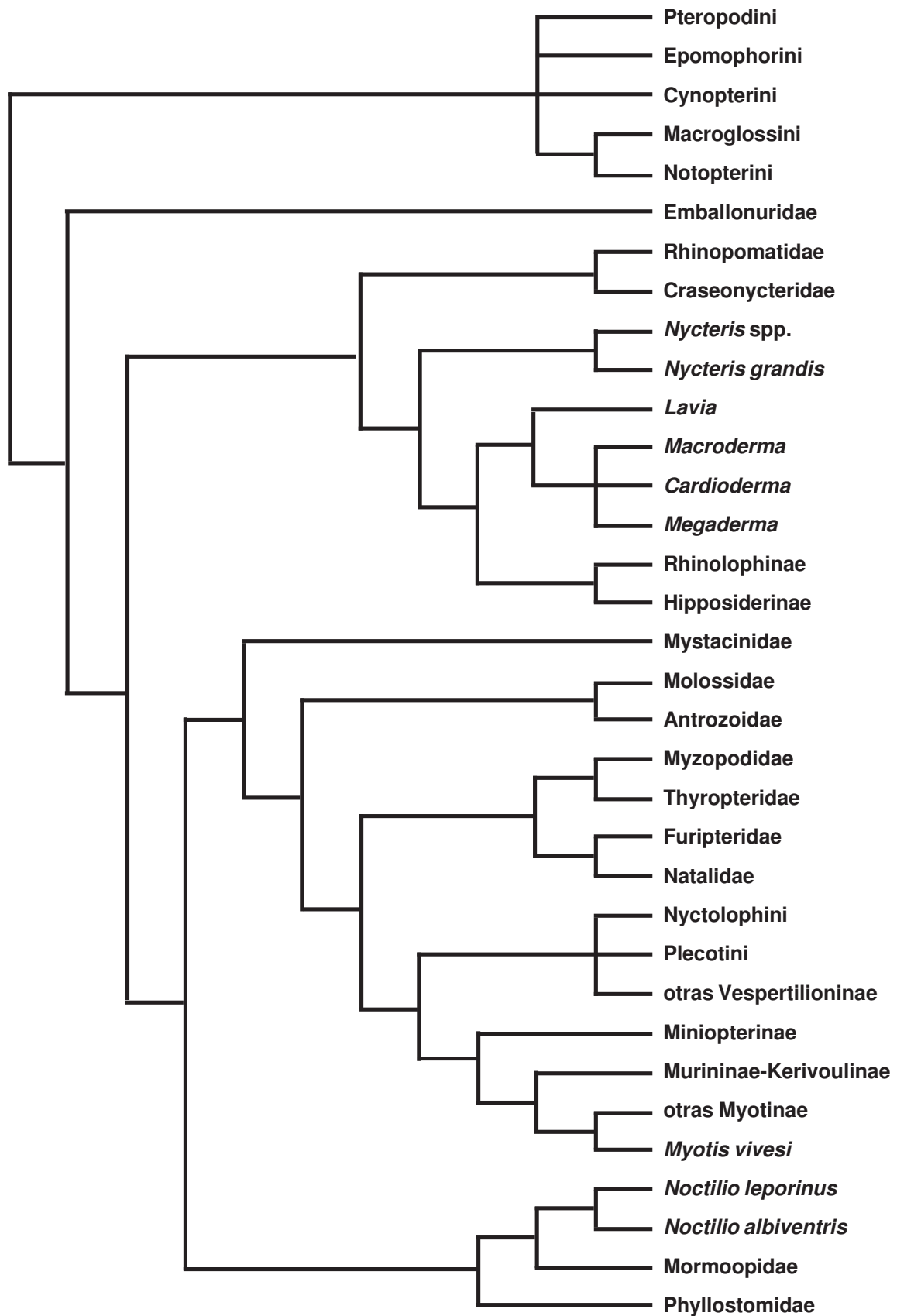


Fig. 69. Cladograma de los principales taxones de Chiroptera (según Ferrarezzi y Gimenez, 1996).

Ejercicio 30

Las especies de aves del género *Molothrus* son parásitos sociales, es decir que ponen sus huevos en los nidos de otras aves para que éstas los incuben y críen a sus polluelos (Ornelas, 1998). A partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7	8
GE	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. aeneus</i>	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>M. ater</i>	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>M. bonariensis</i>	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>M. oryzivora</i>	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>M. rufoaxillaris</i>	1	0	0	0	1	0	0	0

- Obtenga el cladograma correspondiente.
- Si las especies de *Molothrus* poseen el siguiente número de huéspedes:

M. aeneus: 71
M. ater: 216
M. bonariensis: 176
M. oryzivora: 7
M. rufoaxillaris: 1

¿Existe una secuencia hacia la especialización o hacia la generalización en la diversidad de los posibles huéspedes?

Ejercicio 31

De acuerdo con West-Eberhard (1978), la eusocialidad en himenópteros se originó a partir de una etapa primitiva en que estos insectos fueron solitarios. Dentro de la familia Vespidae, las subfamilias son (según Carpenter, 1989):

Eusociales: Polistinae y Vespinae.
 Solitarias: Eumeninae, Euparagiinae y Masarinae.
 Eusociales y solitarias: Stenogastrinae.
 A partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7	8
GE	0	0	0	0	0	0	0	0
Eumeninae	1	0	1	0	1	1	1	0
Euparagiinae	0	0	0	0	1	0	0	0
Masarinae	0	0	1	0	1	1	0	0
Polistinae	1	1	1	1	1	1	0	2
Stenogastrinae	1	0	1	1	1	1	1	1
Vespinae	1	1	0	1	1	1	1	2

- Obtenga el cladograma de las subfamilias de Vespidae.
- Optimice los estados 'eusociales' y 'solitarias' en el cladograma para determinar si se cumple la hipótesis de West-Eberhard o no.

CLADÍSTICA Y PALEONTOLOGÍA

La inclusión de fósiles en un análisis cladístico tiene ventajas y desventajas. Pese a que la literatura al respecto es relativamente escasa (Harper, 1976; Grande, 1985; Schoch, 1986; Gauthier et al., 1988; Forey, 1992a; Wilson, 1992; Padian et al., 1994), cada vez se publican más trabajos cladísticos empleando taxones fósiles.

FÓSILES Y ANCESTROS

Tradicionalmente, los fósiles jugaron un papel tan importante que muchas veces se juzgó imposible conocer la filogenia de un taxón sin representantes fósiles conocidos (Newell, 1959). Para muchos autores, una clasificación filogenética sólo podía reposar en un adecuado conocimiento de los fósiles (Simpson, 1945, 1961). Estas ideas se basaban fundamentalmente en el convencimiento que los fósiles constituirían la única evidencia concreta de la evolución y que el conocimiento de las relaciones

ancestro-descendientes dependía de los fósiles, entre los cuales se encontrarían los ancestros ('eslabones perdidos') de los taxones actuales.

La cladística moderna cuestionó la visión tradicional de los fósiles, con la distinción entre cladogramas y árboles filogenéticos (Cracraft, 1979; Platnick, 1979; Forey, 1992a). Los cladogramas representan relaciones de ancestralidad común, definidas por sinapomorfias, mientras que los árboles filogenéticos implican relaciones ancestro-descendientes, con ancestros (reales o hipotéticos) en los puntos de ramificación. Para un cladograma (Fig. 70a), existen varios árboles filogenéticos posibles, los que dependen de aceptar a algunos de los taxones terminales o taxones hipotéticos como ancestros (Fig. 70b-g). De dichos árboles, sólo el primero (Fig. 70b) sería justificable por los caracteres del cladograma, y el reconocimiento de los taxones actuales como ancestros (Figs. 70c-g) implicaría que el grupo es parafilético. Por ello, los ancestros (fósiles o actuales) no pueden reconocerse como tales en un análisis cladístico, el cual sólo se incluye a los fósiles como taxones terminales.

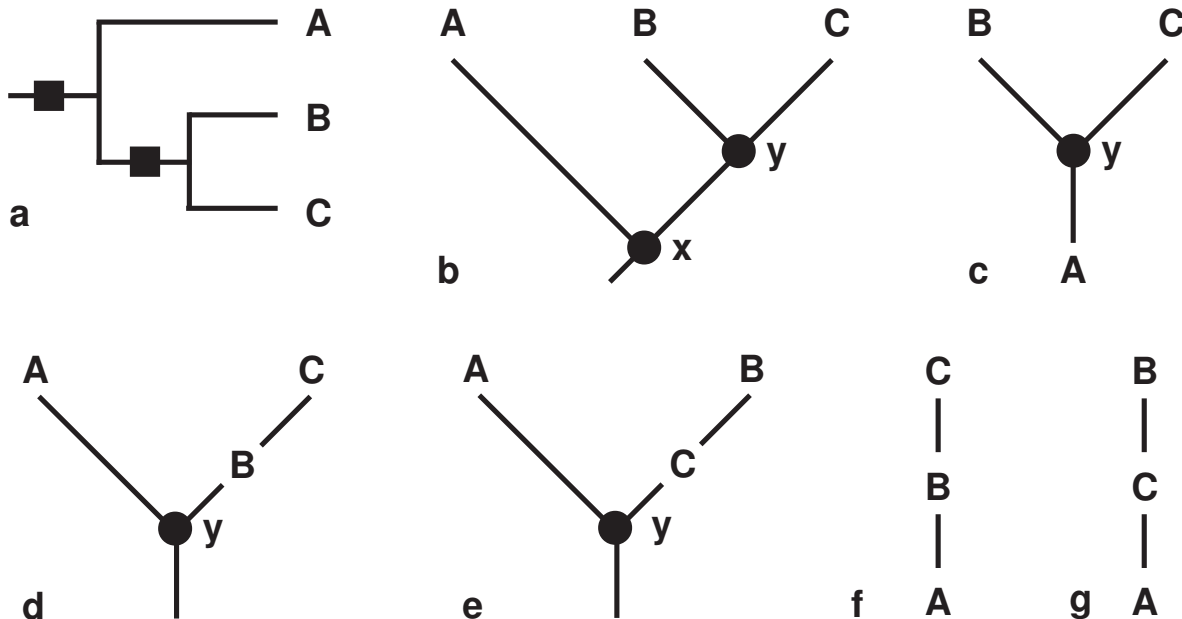
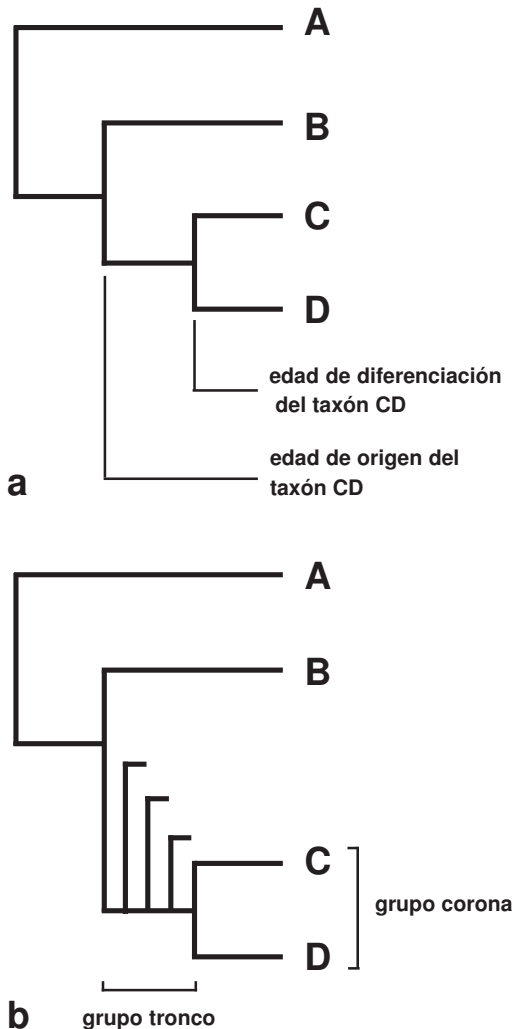


Fig. 70. Relación entre cladogramas y árboles filogenéticos. (a) Cladograma; (b-g) árboles filogenéticos posibles para el mismo.

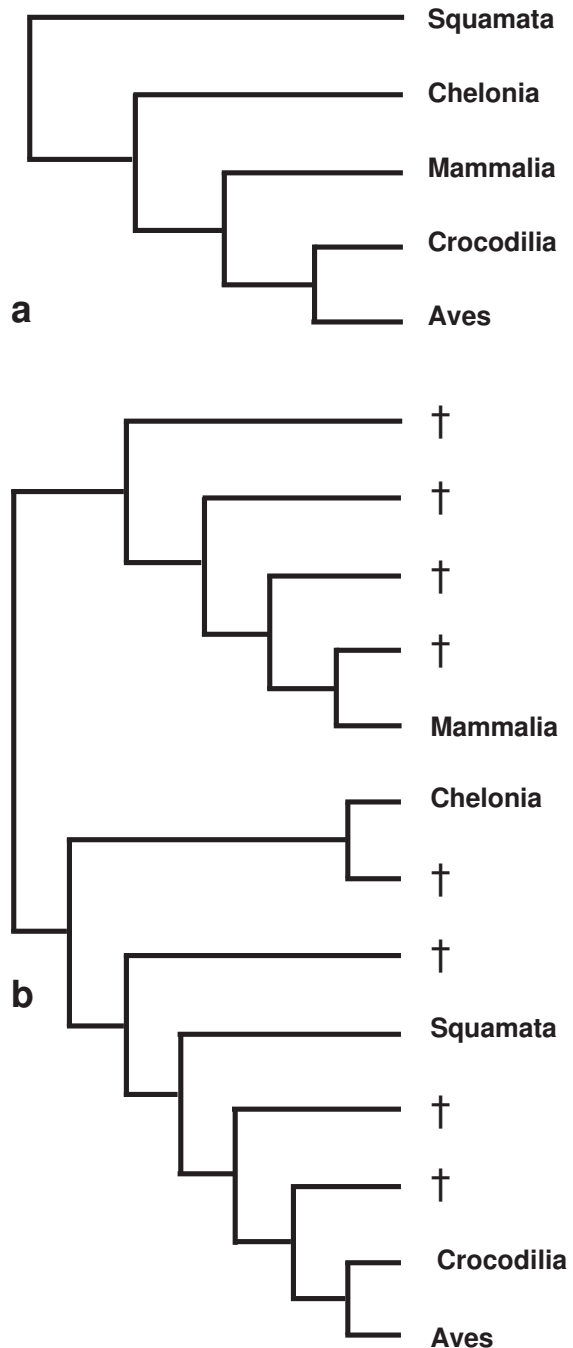
GRUPOS TRONCO Y CORONA

Hennig (1968) reconoció que en la filogenia de un taxón hay una edad en que se originó el grupo, reconocible por el evento de especiación que lo separó de su grupo hermano, y otra edad en la que se diferenció, reconocible por el último antecesor común del grupo (Fig. 71a). A través de los fósiles podemos estimar las edades mínimas de origen y diferenciación de un grupo.

Los fósiles que ocupan el espacio entre las edades de origen y diferenciación de un grupo fueron denominados por Hennig (1968) grupos tronco ('stem'), en contraposición con el grupo descendiente, al que llamó grupo corona ('crown') (Fig. 71b). El grupo tronco, sin embargo, es parafilético, por lo que Ax (1987) recomendó tratarlo como un linaje más que como un grupo.



En general, los autores coinciden en que los fósiles deberían tratarse como taxones terminales, a la par que las especies actuales. De este modo, los fósiles pueden dar las edades mínimas de los eventos cladogenéticos y así ser usados para calibrar relojes moleculares, además de permitir determinar la secuencia de transformación de un carácter o complejo de caracteres (Forey, 1992a).



Por otra parte, el análisis conjunto de taxones fósiles y actuales puede modificar las relaciones determinadas si se usan sólo a los actuales. Por ejemplo, Gauthier et al. (1988) analizaron las relaciones filogenéticas entre varios grupos de amniotas y hallaron que al incluir taxones fósiles, los mamíferos pasan de ser el grupo hermano de cocodrilos y aves (Fig. 72a) a serlo de los restantes amniotas (Fig. 72b).

LA IMPORTANCIA DE LOS FÓSILES

El uso de fósiles en estudios cladísticos tiene las siguientes ventajas (Grande, 1985; Wilson, 1992; Padian et al., 1994; Brochu, 1997):

1. Proveen taxones adicionales, que pueden brindar nuevos caracteres o nuevos estados de caracteres conocidos.
2. Extienden la distribución geográfica del taxón.
3. Permiten establecer la edad mínima del taxón.
4. Muestran biotas fósiles, que permiten distribuir patrones biogeográficos no reconocidos en las biotas actuales.
5. Aclaran la secuencia en que se adquirió una serie de sinapomorfías, a veces mostrando convergencias en aparentes sinapomorfías de taxones actuales.

AJUSTE ESTRATIGRÁFICO

A partir del desarrollo de la cladística, varios autores han reconocido que sólo las hipótesis basadas en caracteres son apropiadas para esclarecer la filogenia y que las edades de los fósiles siempre son relativas. Sin embargo, en ocasiones puede resultar interesante determinar el ajuste del registro estratigráfico a la hipótesis filogenética. Al respecto se han desarrollado distintas estrategias, mediante índices que permiten determinar cuan completo es el registro fósil del taxón estudiado (Siddall, 1998b).

Varios índices de ajuste estratigráfico permiten deter-

minar si la edad de los fósiles conocidos se correlaciona con su posición filogenética. El índice de integridad ('completeness') relativa (Benton y Hitchin, 1996; Hitchin y Benton, 1997a, b) combina el cladograma (Fig. 73a) con los rangos estratigráficos conocidos de los taxones terminales (Fig. 73b), para determinar la discontinuidad ('gap') mínima. Asumiendo que los taxones hermanos poseen la misma edad, las áreas con líneas más delgadas (Fig. 73c) indican las discontinuidades en la información estratigráfica. La sumatoria de las discontinuidades es tres millones de años (uno de C + uno del ancestro de CD + uno del ancestro de BCD). El valor obtenido se podrá expresar como porcentaje del rango estratigráfico conocido para el grupo.

EJERCICIOS

Ejercicio 32

Dada la siguiente matriz de datos de cinco géneros fósiles de Echinoidea y el grupo actual (según Smith, 1984):

	I	2	3	4	5	6
GE	0	0	0	0	0	0
† <i>Aptilechinus</i>	0	0	0	0	1	1
† <i>Archeocydaris</i>	1	0	1	1	1	1
† <i>Echinocystis</i>	0	0	1	0	1	1
† <i>Ectinechinus</i>	0	0	0	0	1	0
† <i>Paleodiscus</i>	0	0	1	1	1	1
Echinoidea actuales	1	1	1	1	1	1

- a. Obtenga el cladograma respectivo.
- b. Reconstruya la evolución de la linterna de Aristóteles, característica del grupo, según el siguiente detalle de las sinapomorfías:

- 1: láminas secundarias curvadas.
- 2: láminas dentarias unidas.
- 3: dientes en forma de 'v'.
- 4: compases.
- 5: hemipirámides y dientes simples.

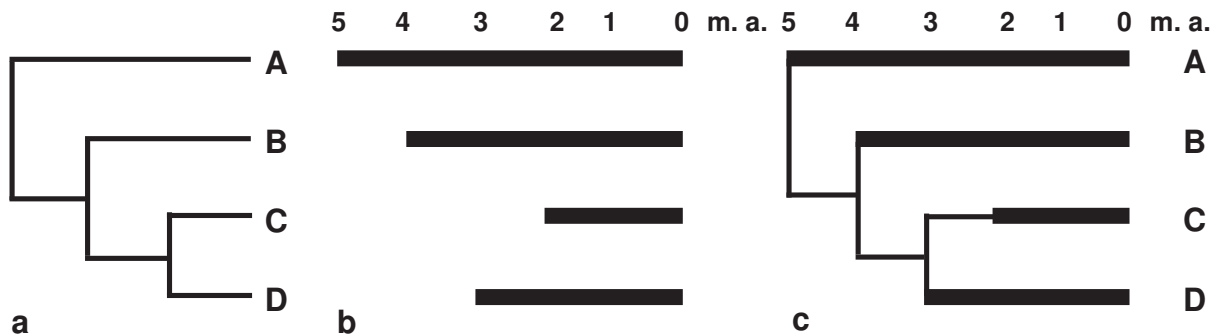


Fig. 73. Índice de integridad relativa. (a) Cladograma del taxón; (b) rangos estratigráficos; (c) cálculo de las discontinuidades mínimas implicadas.

6: epífisis y rótulas.

Ejercicio 33

A partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6	7	8
GE	0	0	0	0	0	0	0	0
sp. A	0	0	0	0	0	1	0	1
sp. B	1	1	1	0	0	1	1	1
sp. C	1	1	0	1	1	0	0	1
sp. D	1	1	0	0	0	1	0	1
sp. E	1	0	1	0	0	1	1	1
sp. †F	0	0	0	1	1	0	0	1

Investigue la influencia de la especie fósil F, obteniendo el cladograma con y sin ella.

Ejercicio 34

Las cinco especies vivientes del género de peces *Esox* (Esocidae) poseen diferente número de vértebras (Wilson, 1992):

42-54 vértebras: *E. americanus* y *E. niger*.

56-67 vértebras: *E. lucius*, *E. masquinongy* y *E. reicherti*.

a. Teniendo en cuenta que el grupo externo posee 33-41 vértebras, optimice el número de vértebras en el cladograma del grupo (Fig. 74a).

b. Si se incorporan dos especies fósiles, *E. borealis* y *E. tiemani*, con 56-67 vértebras (Fig. 74b), ¿cómo cambia la interpretación anterior?

Ejercicio 35

Dado el cladograma de un taxón hipotético (Fig. 75a) y los intervalos estratigráficos conocidos de sus especies (Fig. 75b), determine el índice de integridad relativa.

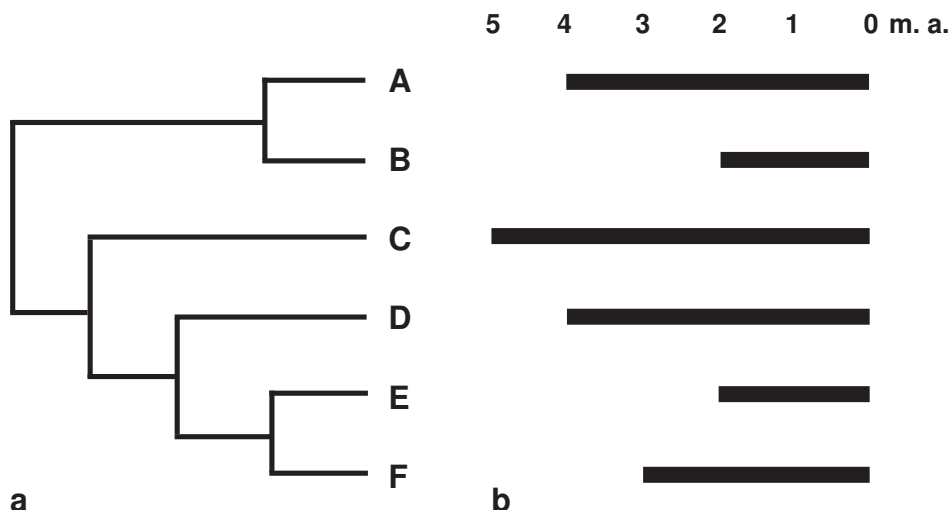


Fig. 75. (a) Cladograma de un taxón hipotético; (b) rangos estratigráficos de las distintas especies.

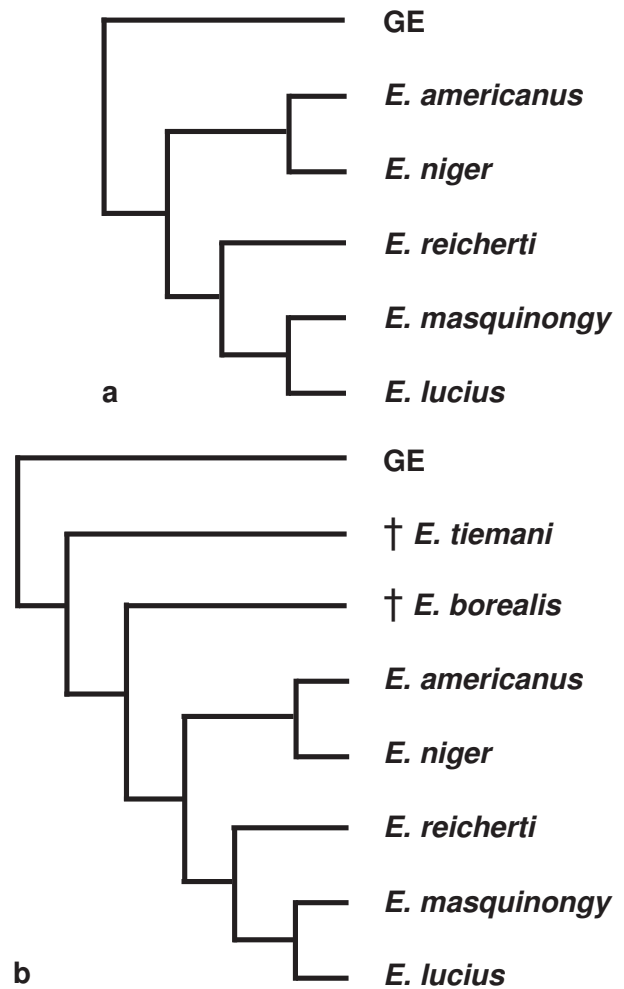


Fig. 74. Cladograma de las especies de peces del género *Esox* (según Wilson, 1992). (a) Sin especies fósiles; (b) con especies fósiles.

CLADÍSTICA Y ONTOGENIA

La relación entre la sistemática y la embriología tiene una larga tradición (Gould, 1977; Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981). La idea de Hückel de que “la ontogenia recapitula la filogenia” no sólo se refiere a las etapas del desarrollo sino que implica que a partir de la comparación de las ontogenias de distintos organismos, es posible obtener información sobre sus relaciones genealógicas (Alberch, 1985).

La aplicación de la metodología cladística permite proponer hipótesis sobre la existencia de diversos tipos de constreñimientos del desarrollo.

CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO

La existencia de constreñimientos durante el desarrollo ontogenético, muchas veces puede ser la causa de cambios evolutivos no directamente atribuibles a la selección natural (Maynard-Smith et al., 1985). Al nivel macroevolutivo, dichos constreñimientos pueden ocasionar variación discontinua y diferencias en la magnitud de cambios fenotípicos durante el proceso evolutivo.

Un ejemplo interesante es el analizado por Bard (1977), quien señaló que las diferencias en el patrón de las bandas en diferentes especies de cebras se deberían a una diferencia en el momento del desarrollo en que las células pigmentarias se desarrollan. Si se comparan las especies *Equus burchelli* y *E. grevyi* (Fig. 76), en la primera las células pigmentarias se desarrollan durante la tercera semana de gestación, mientras que en la segunda esto ocurre durante la quinta semana de gestación. De este modo, la anchura y el número de bandas dependerá de la etapa del desarrollo embrionario en que se comiencen a desarrollar las bandas, es decir que éstas serán más anchas y menos numerosas en *E. burchelli* y más angostas y numerosas en *E. grevyi*.

Tradicionalmente, el programa adaptacionista en los estudios macroevolutivos llevó a suponer que todos los caracteres habrían sido producidos por acción de la selección natural (Gould y Lewontin, 1979). Sin embargo, el hecho que en un taxón determinado un carácter sea real-

mente ‘adaptativo’, también puede deberse a que el mismo haya surgido por selección natural en algún ancestro de dicho taxón.

De esta manera, si se cuenta con una hipótesis cladística, es posible determinar de modo más o menos fehaciente cuál es la parte de la variación que se debe a la selección natural y cuál la que resulta de un constreñimiento del desarrollo.

HETEROCRONÍA

Bajo este término se reúne una serie de limitaciones del desarrollo relacionados con el tiempo de los distintos



Fig. 76. Desarrollo embrionario de dos especies de cebras.
(a) *Equus burchelli*; (b) *E. grevyi*.
(Modificada de Alberch, 1985)

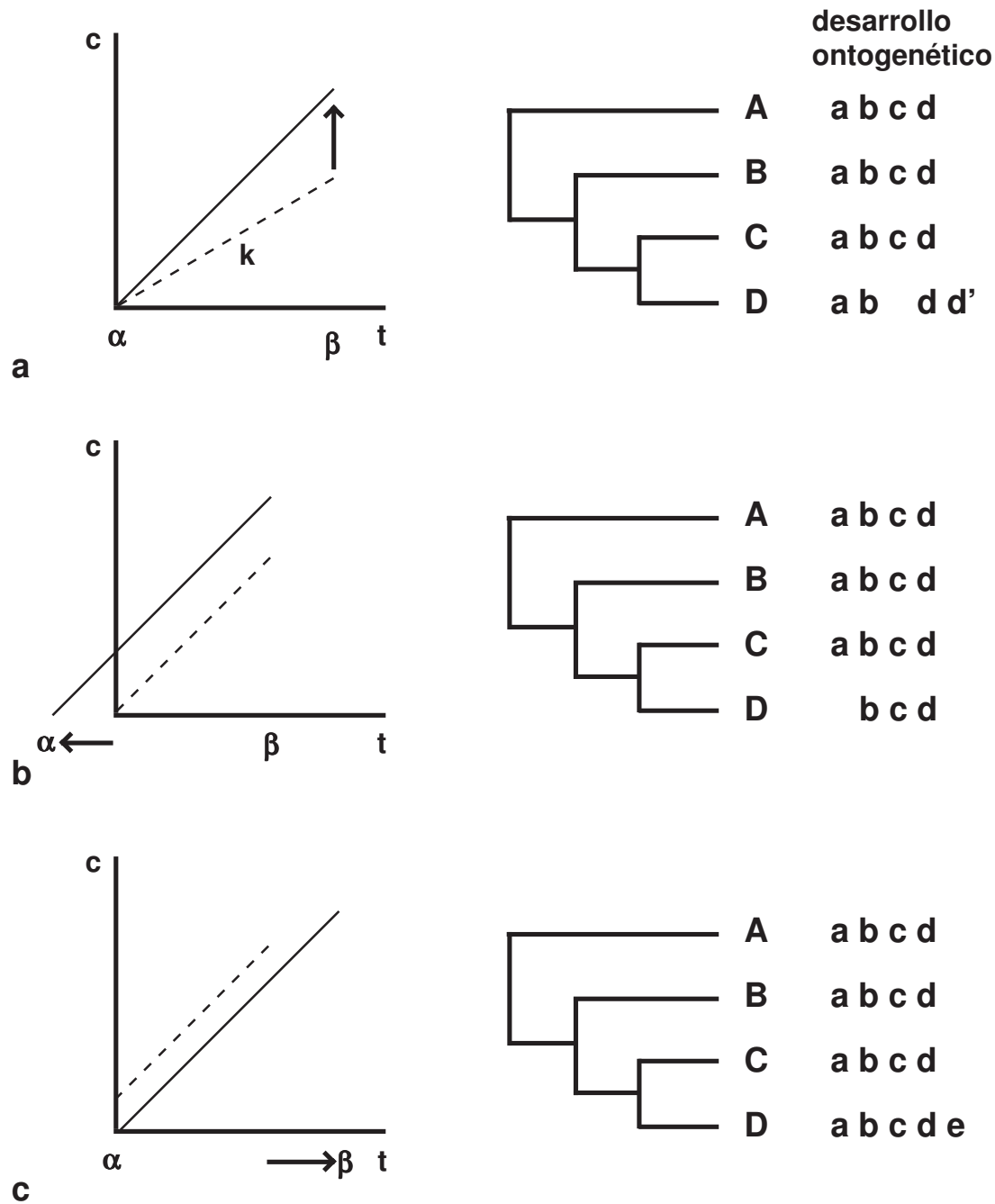


Fig. 77. Tipos de peramorfosis. (a) Aceleración; (b) predesplazamiento; (c) hipermorfosis. En cada caso, en el cladograma se señala el desarrollo ontogenético de tres especies ancestrales (A-C) y una (D) que ha evolucionado por un cambio heterocrónico.

eventos durante la ontogenia (Funk y Brooks, 1990). La heterocronía puede llevar a cambios genéticos tempranos en la ontogenia que tengan una influencia evolutiva importante, al producir cambios fenotípicos mayores como resultado de cambios genotípicos relativamente menores.

Alberch et al. (1979) propusieron el reconocimiento de seis tipos de cambios heterocrónicos, de acuerdo con la relación entre la trayectoria de desarrollo ancestral y la derivada de dichos cambios. Las trayectorias, represen-

tadas en un diagrama en el que el eje de las 'x' es el tiempo (t) y el de las 'y' la complejidad de los caracteres (c), poseen una tasa positiva (k), un punto de partida (α) y un punto final (β).

Existen dos clases principales de cambio heterocrónico: peramorfosis y pedomorfosis, cada uno con tres tipos. Para cada uno de los tipos, la comparación con el grupo externo nos permite estimar cuál es la condición ancestral (Fink, 1982). En las figuras 77 y 78 se encuentran re-

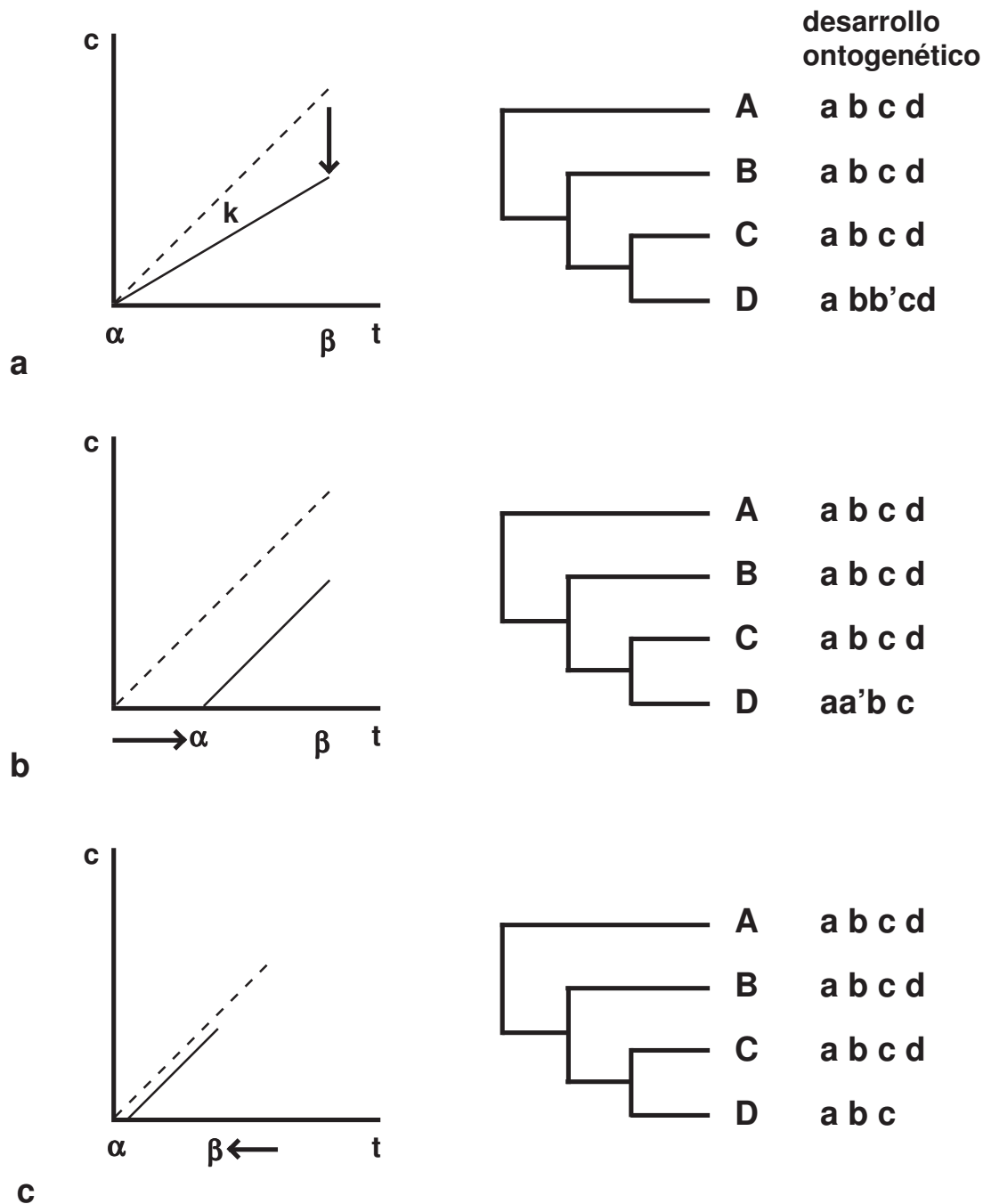


Fig. 78. Tipos de pedomorfosis. (a) Neotenia; (b) posdesplazamiento; (c) progénesis. En cada caso, en el cladograma se señala el desarrollo ontogenético de tres especies ancestrales (A-C) y una (D) que ha evolucionado por un cambio heterocrónico.

presentados cladogramas hipotéticos, donde se señala el desarrollo ontogenético de tres especies ancestrales y de una especie que ha evolucionado por un cambio heterocrónico.

Peramorfosis

La peramorfosis se presenta cuando k crece o el tiempo de desarrollo (diferencia entre α y β) se incrementa. Hay tres tipos de peramorfosis (Fig. 77):

Aceleración. Si k aumenta, una parte del desarrollo ocurre más rápidamente que en la condición ancestral (Fig. 77a).

Predesplazamiento. Si α se desplaza hacia la izquierda, el tiempo de desarrollo se incrementa por comenzar más tempranamente (Fig. 77b).

Hiperamorfosis. Si β se desplaza hacia la derecha, el tiempo de desarrollo se incrementa por durar más tiempo (Fig. 77c).

Pedomorfosis

La pedomorfosis se presenta cuando k disminuye o el tiempo de desarrollo (diferencia entre α y β) se acorta.

Hay tres tipos de pedomorfosis (Fig. 78):

Neotenia. Si k disminuye, una parte del desarrollo ocurre más lentamente que en la condición ancestral (Fig. 78a).

Posdesplazamiento. Si α se desplaza hacia la derecha, una parte de la ontogenia se inicia más tarde que en la condición ancestral (Fig. 78b).

Progénesis. Si β se desplaza hacia la izquierda, el desarrollo finaliza más rápidamente que en la condición ancestral (Fig. 78c).

EJERCICIOS

Ejercicio 36

Los digeneos del género *Glyptemins* (Fig. 79) parasitan anfibios anuros (Funk y Brooks, 1990). Cuatro de sus espe-



Fig. 79. *Glyptemins* spp. (Cestoda), parásitos de anuros. (a) *G. shastai*; (b) *G. intestinalis* (Digenea). (Tomado de Funk y Brooks, 1990)

cies poseen un cuerpo relativamente ancho y semejante (Fig. 79a), mientras que *G. intestinalis* es más angosto que las restantes (Fig. 79b).

A partir de la siguiente matriz de datos:

	1	2	3	4	5	6
GE	0	0	0	0	0	0
<i>G. californiensis</i>	1	1	1	0	1	0
<i>G. facioi</i>	1	1	0	0	1	0
<i>G. intestinalis</i>	1	0	0	1	0	1
<i>G. quieta</i>	1	1	1	0	1	0
<i>G. shastai</i>	1	0	0	1	0	1

a. Obtenga el cladograma correspondiente.

b. Teniendo en cuenta el cladograma obtenido y que si estas especies son criadas en condiciones anormales (un huésped diferente) crecen con un cuerpo ancho, ¿cuál es la morfología ancestral y cual la constreñida por el desarrollo ontogenético?

Ejercicio 37

De acuerdo con el cladograma de un taxón hipotético y las respectivas secuencias del desarrollo ontogenético de sus especies (Fig. 80), identifique cuáles son los clados y/o especies que han sufrido neotenia y cuáles progénesis.

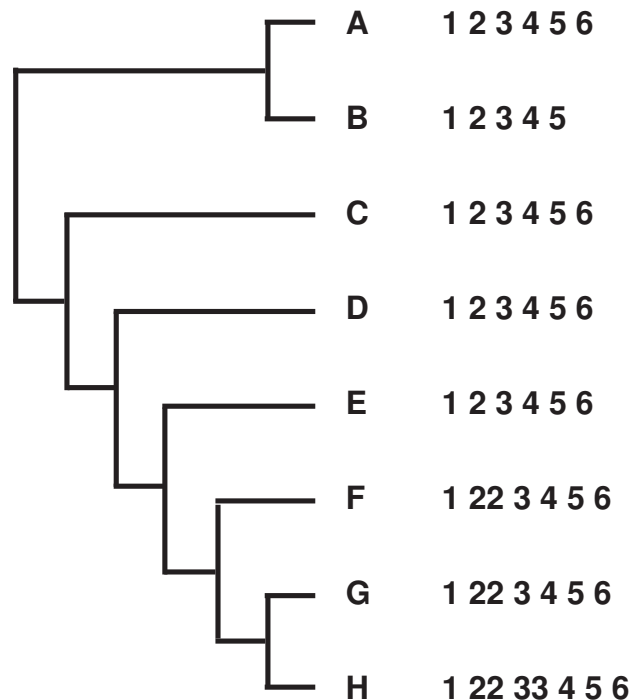


Fig. 80. Cladograma de un taxón hipotético, con las respectivas secuencias del desarrollo ontogenético de sus especies.

CLADÍSTICA Y BIOGEOGRAFÍA

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio. Hasta la segunda mitad de este siglo, se encontró dominada por las ideas dispersalistas, formuladas inicialmente por C. Darwin (1859) y A. R. Wallace (1876), y desarrolladas por Matthew, Simpson, Mayr y Darlington, entre otros autores. El dispersalismo considera que la dispersión a partir de centros de origen es el principal mecanismo por el cual los seres vivos alcanzan su distribución geográfica.

Croizat (1952, 1958, 1964, 1975) propuso la metodología llamada panbiogeografía, que inició una tradición que puso mayor énfasis en analizar los patrones de distribución en común de los taxones animales y vegetales, que en las capacidades de dispersión propias de cada uno de ellos. Inicialmente la comunidad científica reaccionó negativamente o ignoró a la panbiogeografía.

A fines de los años setenta las ideas de Croizat adquirieron relevancia, cuando un grupo de biólogos asoció algunos de sus conceptos con la cladística, dando origen a la biogeografía cladística o de la vicarianza (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1999). La biogeografía cladística busca determinar los patrones de distribución comunes, a través de la comparación entre cladogramas de áreas de distintos taxones (Morrone y Crisci, 1995a).

Pese a las diferencias que existen entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística, se ha propuesto que es posible integrarlas como etapas diferentes de un mismo análisis, para responder distintas preguntas (Morrone y Crisci, 1990, 1995a). Los métodos panbiogeográficos permiten reconocer homologías geográficas, es decir estimar biotas ancestrales, mientras que los métodos cladísticos permiten reconstruir la secuencia de fragmentación de las áreas de endemismo involucradas.

BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA

La biogeografía cladística emplea información sobre relaciones filogenéticas entre organismos y su distribución geográfica para proponer hipótesis sobre relaciones entre áreas de endemismo (Llorente y Espinosa, 1991; Mo-

rrone y Crisci, 1995a, b; Enghoff, 1996; Morrone, 1997).

Un análisis biogeográfico cladístico básicamente comprende tres pasos sucesivos:

1. Construcción de cladogramas taxonómicos de áreas, a partir de los cladogramas de dos o más taxones diferentes.
2. Obtención de cladogramas resueltos de áreas, a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas.
3. Obtención de cladogramas generales de áreas, a partir de los cladogramas resueltos de áreas.

CLADOGRAMAS TAXONÓMICOS DE ÁREAS

Los cladogramas taxonómicos de áreas se obtienen reemplazando en los cladogramas de los distintos taxones analizados, el nombre de cada taxón terminal por el área de endemismo donde éste se distribuye. Por ejemplo, supongamos un género con una especie en el Altiplano, otra en la península de Yucatán, una tercera en Baja California y una cuarta en la Sierra Madre del Sur (Fig. 81a). Remplazando en el cladograma (Fig. 81b) las especies por las áreas donde se encuentran distribuidas, obtendremos el cladograma taxonómico de las cuatro áreas involucradas (Fig. 81c).

CLADOGRAMAS RESUELTOS DE ÁREAS

La construcción de cladogramas taxonómicos de áreas es simple si cada taxón es endémico de una única área y si cada área posee un único taxón, pero se complica cuando los cladogramas incluyen taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes (Figs. 82-84). En estos casos, los cladogramas taxonómicos de áreas deben ser convertidos en cladogramas resueltos de áreas, aplicando los supuestos 1 y 2 (Nelson y Platnick, 1981; Nelson, 1984; Page, 1988) y 0 (Zandee y Roos, 1987). Estos supuestos no son mutuamente excluyentes, ya que sería posible tratar los taxones ampliamente distribuidos bajo un supuesto y las distribuciones redundantes bajo otro (Page, 1990a; Enghoff, 1996).

Taxones ampliamente distribuidos

Cuando alguno de los taxones terminales de un cladograma taxonómico de áreas se encuentra en dos o más áreas en estudio, hablamos de taxones ampliamente distribuidos (Nelson y Platnick, 1981). En el género de la figura 82, tenemos que la especie C se halla en la Sierra Madre del Sur y la península de Yucatán, por lo que ambas áreas aparecen reunidas en el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 82c).

Bajo el supuesto 0 (Zandee y Roos, 1987), las áreas habitadas por un taxón ampliamente distribuido son consideradas como un grupo monofilético en el cladograma resuelto de áreas, es decir que dicho taxón es tratado como una sinapomorfía de las áreas. En este caso, la Sierra Madre del Sur será el área hermana de la península de Yucatán.

Bajo el supuesto 1, “lo que es verdadero para una de

las ocurrencias es también verdadero para la otra” (Nelson y Platnick, 1981), por lo que el taxón ampliamente distribuido no es considerado como una sinapomorfía al construir los cladogramas resueltos de áreas, sino que es tratado como una simplesiomorfía. De este modo, las áreas habitadas por el taxón ampliamente distribuido pueden constituir un grupo mono o parafilético al construir los cladogramas resueltos de áreas. En el ejemplo, la Sierra Madre del Sur será el área hermana de la península de Yucatán o ambas constituirán un grupo parafilético en relación con el Altiplano.

Bajo el supuesto 2, “lo que es verdadero para una de las ocurrencias podría no serlo para la otra” (Nelson y Platnick, 1981), es decir que sólo una de ellas es considerada evidencia, mientras que la otra ‘flota’ en distintas posiciones en los cladogramas resueltos de áreas, constituyendo así un grupo mono, para o polifilético.

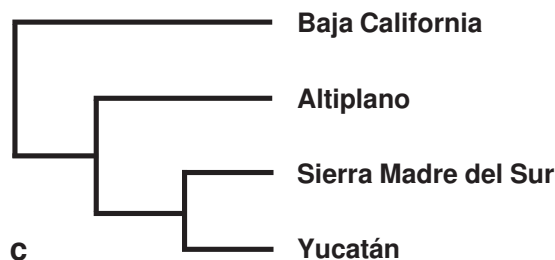
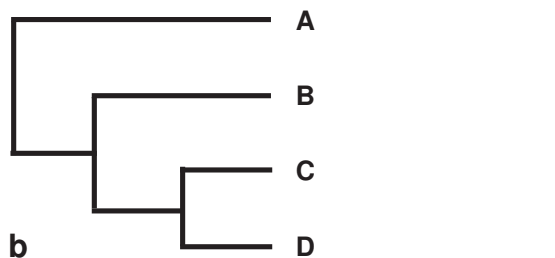
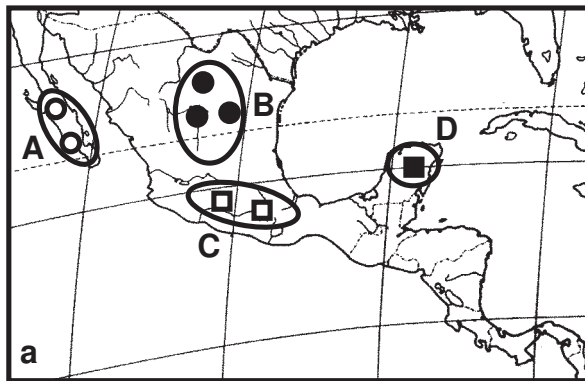


Fig. 81. Obtención de un cladograma taxonómico de áreas.

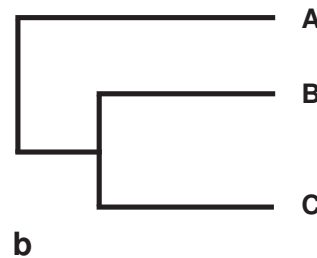
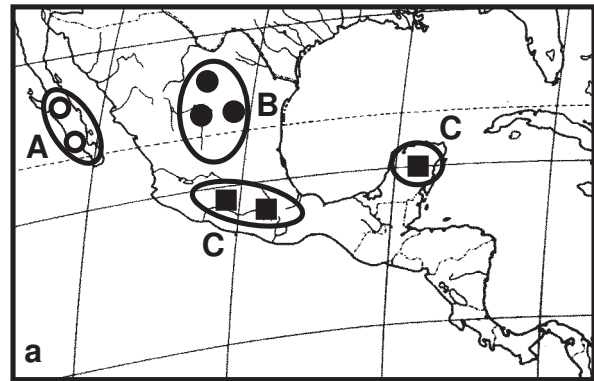


Fig. 82. Cladograma taxonómico de áreas para un taxón ampliamente distribuido en la Sierra madre del Sur y Yucatán.

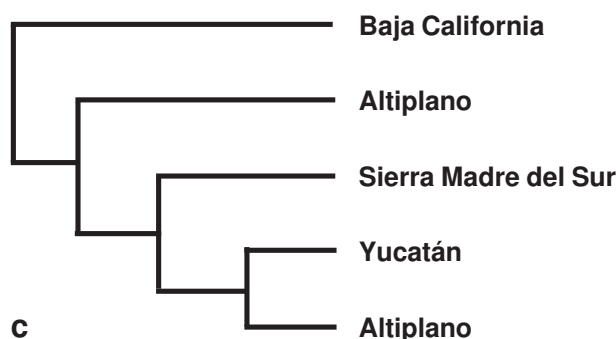
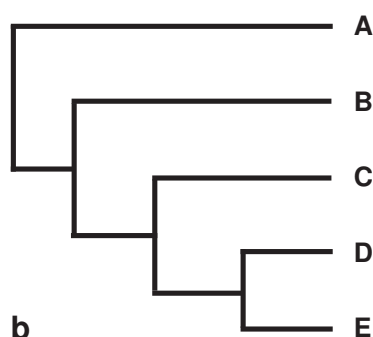
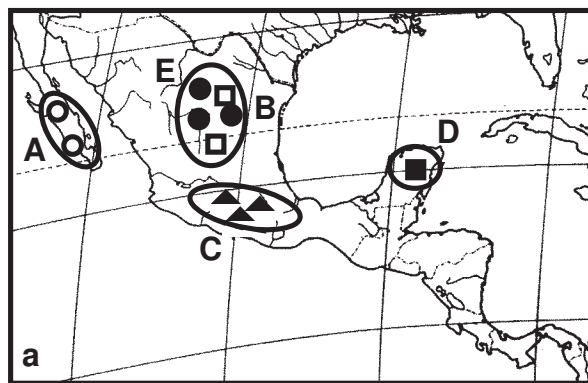


Fig. 83. Cladograma taxonómico de áreas para un taxón con distribución redundante.

Para el tratamiento de los taxones ampliamente distribuidos, los tres supuestos manifiestan una relación de inclusión, ya que el supuesto 0 está incluido en el 1, y el 1 a su vez está incluido en el 2.

La mayoría de los autores (Nelson y Platnick, 1981; Humphries et al., 1988; Humphries, 1989, 1992; Morrone y Carpenter, 1994) prefieren el supuesto 2, debido a que consideran a los taxones ampliamente distribuidos como una fuente de ambigüedad, por las siguientes razones:

1. Un análisis futuro puede mostrar que un taxón ampliamente distribuido en realidad representa dos o más taxones, no necesariamente relacionados y endémicos de

diferentes áreas.

2. Un taxón puede poseer una distribución amplia debido a dispersión desde su área original hacia un área secundaria.

3. Un taxón puede poseer distribución amplia porque no respondió con especiación a un evento vicariante.

Otros autores (Zandee y Roos, 1987; Wiley, 1988a; Enghoff, 1996) aceptan el valor informativo de los taxones ampliamente distribuidos, por lo que prefieren el supuesto 0.

Distribuciones redundantes

También denominadas áreas de simpatría (Enghoff, 1996), aparecen cuando una misma área se encuentra más de una vez en un cladograma taxonómico de áreas, debido a que en la misma se encuentran dos o más especies terminales del cladograma taxonómico.

En el género de la figura 83, la especie B y E se encuentran en el Altiplano, por lo que esta área aparece dos veces en el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 83c). Si las especies constituyen un grupo monofilético, la obtención del cladograma resuelto de áreas es simple, pero cuando las mismas no se hallan relacionadas entre sí, como ocurre en este ejemplo, hay que aplicar los supuestos antes mencionados.

No existe un tratamiento especial para las distribuciones redundantes bajo el supuesto 0, aunque Kluge (1988) propuso un esquema de peso en que se les da menor peso a los componentes que involucran distribuciones redundantes.

Bajo el supuesto 1, se interpreta que las distribuciones redundantes resultan de patrones duplicados seguidos de extinción, mientras que bajo el supuesto 2 se agrega la posibilidad de que la simpatría se deba a dispersión (Page, 1990a; Enghoff, 1996).

En general, los autores prefieren el supuesto 2 para tratar las distribuciones redundantes (Nelson y Platnick, 1981; Page, 1990a; Morrone y Carpenter, 1994; Enghoff, 1996).

Áreas ausentes

Cuando ninguno de los taxones terminales de un cladograma taxonómico se encuentra en un área determinada, dicha área no aparecerá representada en el cladograma taxonómico de áreas. En el género de la figura 84, no existe especie alguna en la Sierra Madre del Sur, por lo que la misma no aparece en el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 84c).

Los tres supuestos tratan a las áreas ausentes como no informativas, por lo que las mismas se ubican en los cladogramas resueltos de áreas en todas las posiciones posibles.

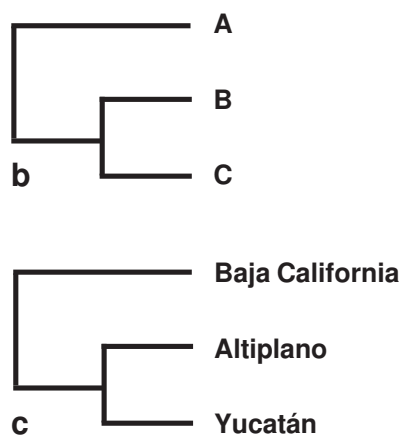
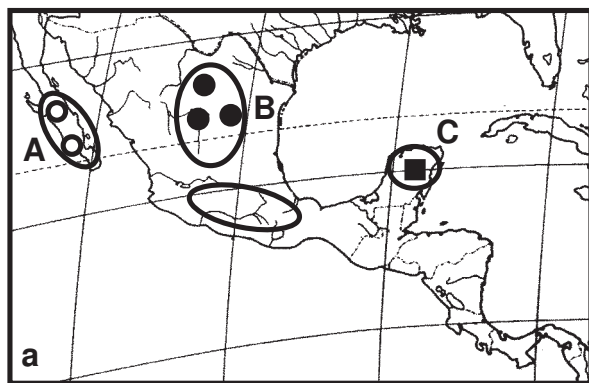


Fig. 84. Cladograma taxonómico de áreas para un taxón con un área ausente (Sierra Madre del Sur).

CLADOGRAMAS GENERALES DE ÁREAS

A partir de la información contenida en los cladogramas resueltos de áreas de los diferentes taxones analizados, se derivan los cladogramas generales de áreas, que expresan la historia común de los mismos. Para ello existen varios procedimientos, de los cuales comentaré los métodos de análisis de los componentes y de parsimonia.

Análisis de los componentes

Consiste en hallar el o los cladogramas comunes a todos los cladogramas resueltos de áreas (Nelson, 1984; Page, 1988; Morrone y Crisci, 1995a, b). Para ello, simplemente se comparan los conjuntos de cladogramas resueltos de áreas obtenidos a partir de los distintos cladogramas taxonómicos de áreas y se determina su intersección. En el ejemplo analizado en la figura 85, a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes a los cuatro taxones analizados, determinamos que el

cladograma (Baja California, (Altiplano, (Sierra Madre del Sur, península de Yucatán))) es el cladograma general de áreas. Si no es posible hallar un único cladograma común a todos los conjuntos, es posible encontrar uno compartido por al menos algunos de los mismos (Crisci et al., 1991) o construir un cladograma de consenso (Morrone y Carpenter, 1994).

Para aplicar la técnica del análisis de los componentes existen diferentes programas disponibles. El programa Component 1.5 (Page, 1989b) construye conjuntos de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas bajo los supuestos 0, 1 ó 2 (opción BUILD) y luego determina su intersección (opción SHARED TREES). El programa Component 2.0 (Page, 1993a) aplica un enfoque diferente (Page, 1993b, 1994b; Morrone, 1995), 'reconciliando' los cladogramas taxonómicos de áreas entre sí. Para ello, trata de maximizar la codivergencia, es decir la historia compartida, y de minimizar las pérdidas (debidas a extinciones o taxones no coleccionados) y duplicaciones (resultado de eventos de especiación simpátrida o de especiación antes del surgimiento de las barreras). Este método no posee aún un tratamiento para la los eventos de dispersión.

Zandee y Roos (1987) propusieron una modificación del análisis de los componentes, con base en la aplicación de un algoritmo de compatibilidad a una matriz de áreas x componentes.

Análisis de parsimonia

Existen varios métodos biogeográficos cladísticos que emplean un algoritmo de parsimonia para obtener cladogramas generales de áreas. El primer método de parsimonia propuesto se conoce como Análisis de Parsimonia de Brooks (en inglés 'Brooks parsimony analysis' o BPA) (Wiley, 1987, 1988a, b; Kluge, 1988; Mayden, 1988; Brooks, 1990).

Para aplicar el BPA, se construye una matriz de datos a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas, la cual es luego analizada con un algoritmo de parsimonia. Para el ejemplo analizado en la figura 86, el análisis de la matriz obtenida a partir de la información contenida en los cuatro cladogramas taxonómicos de áreas conduce al cladograma general de áreas (Baja California, (Altiplano, (Sierra Madre del Sur, península de Yucatán))).

Ha habido muchas críticas al BPA y la aplicación del principio de parsimonia en biogeografía debe aún justificarse de manera convincente (Page, 1989b; Carpenter, 1992a; Morrone y Crisci, 1995a).

Existen otros métodos basados en análisis de parsimonia, como el de cuantificación del análisis de los componentes (Humphries et al., 1988), el de los enunciados de tres áreas (Nelson y Ladiges, 1991a-c, 1992) y el de los subárboles libres de paralogía (Nelson y Ladiges, 1996).

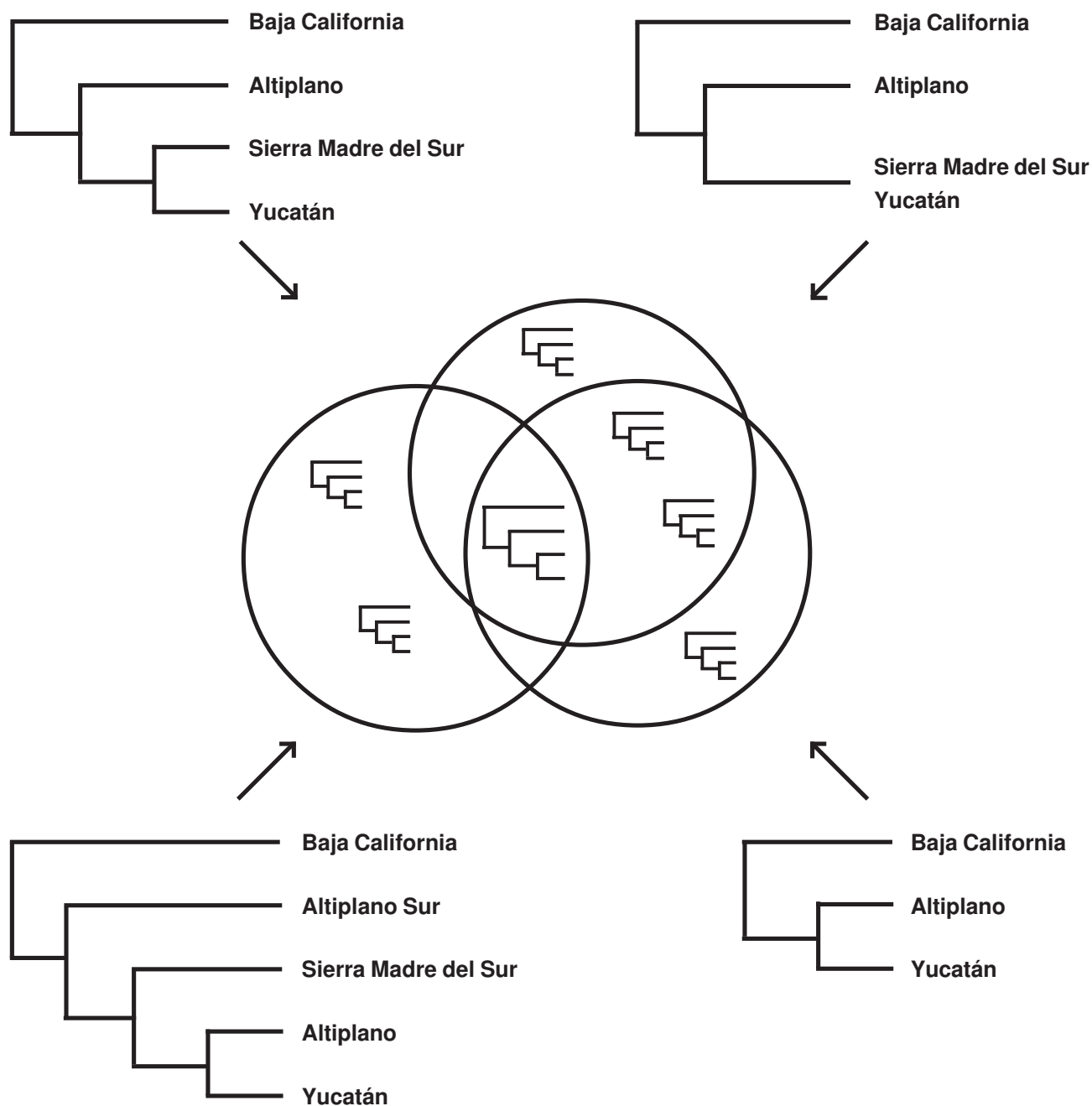


Fig. 85. Obtención de cladogramas generales de áreas mediante análisis de los componentes. A partir de cuatro cladogramas taxonómicos de áreas, se obtienen los conjuntos de cladogramas resueltos de áreas y de la intersección de éstos se obtiene el cladograma general de áreas.

Evaluación de cladogramas generales de áreas

Cuando obtenemos dos o más cladogramas generales de áreas, sea porque aplicamos uno o diferentes métodos, cabe preguntarse cómo elegimos el 'mejor' de ellos. Una manera de evaluar los cladogramas generales de áreas

alternativos es a través del cálculo de sus ítems de error (Nelson y Platnick, 1981; Morrone y Carpenter, 1994). Este procedimiento consiste en determinar el número de nodos interiores y áreas terminales que es preciso agregar a un cladograma taxonómico de áreas para que concuerde con un cladograma general de áreas, es decir representar un cladograma sobre el otro para determinar su congruen-

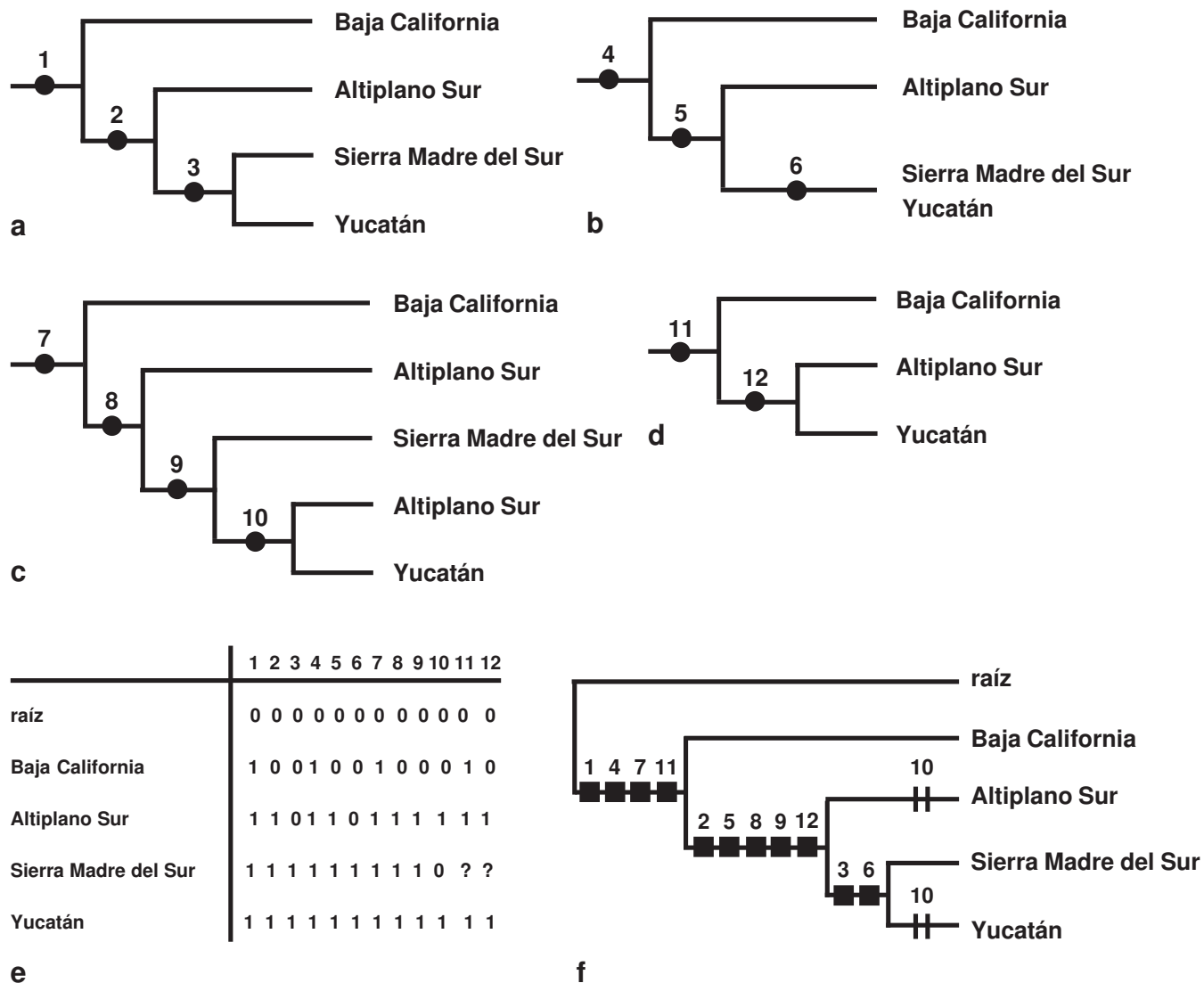


Fig. 86. Obtención de cladogramas generales de áreas mediante el análisis de parsimonia de Brooks. (a-d) Cladogramas taxonómicos de áreas; (e) matriz conteniendo la información derivada de los mismos; (f) cladograma general de áreas obtenido a partir de dicha matriz.

cia. Cuanto menor sea el número de nodos interiores y áreas terminales que es preciso agregar, más simple será el cladograma general de áreas analizado y por ello deberá elegirse. La evaluación de los ítems de error puede llevarse a cabo manualmente o con los programas Component 1.5 (Page, 1989b) y Component 2.0 (Page, 1993a).

Varios autores consideran que el mejor modo de evaluar un cladograma general de áreas es mediante su comparación con un cladograma geológico de áreas, obtenido con evidencia independiente (Morrone y Carpenter, 1994; Llorente et al., 1996).

EJERCICIOS

Ejercicio 38

Teniendo en cuenta los cladogramas taxonómicos de áreas de cinco grupos distribuidos en algunas áreas australes y América del Norte (Fig. 87; modificado de Crisci et al., 1991), obtenga los cladogramas resueltos de áreas y el o los cladogramas generales de áreas, aplicando la técnica del análisis de los componentes.

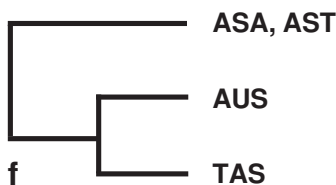
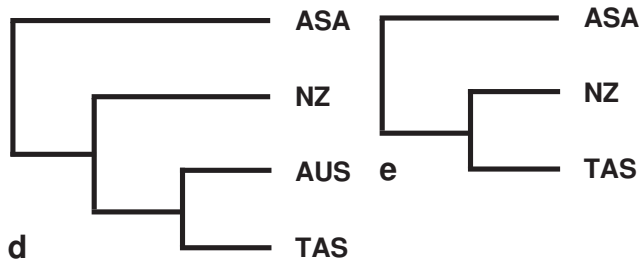
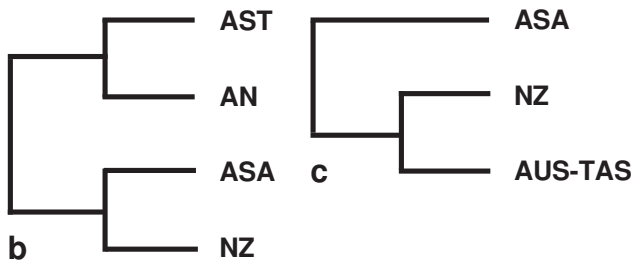
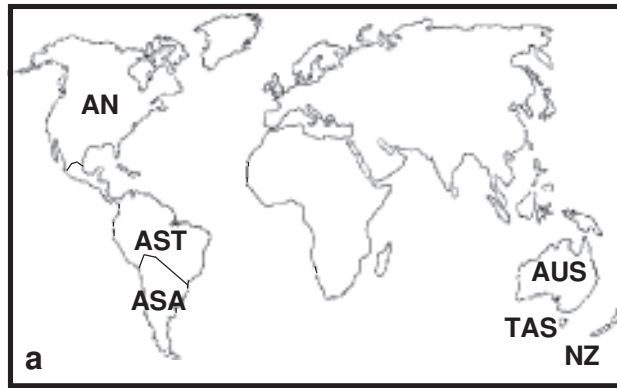


Fig. 87. (a) Planisferio de las áreas analizadas; (b-f) cladogramas taxonómicos de áreas; (b) *Pseudopsinae*; (c) *Eriococcus-adarococcus*; (d) *Aristotelia*; (e) *Drapetes*; (f) *Oreomyrrhis*.

AN: América del Norte, ASA: América del Sur austral, AST: América del Sur tropical, AUS: Australia, NZ: Nueva Zelanda, TAS: Tasmania.

Ejercicio 39

Con base en los siguientes cinco taxones hipotéticos, cuyos cladogramas se hallan representados mediante parénthesis, y las distribuciones de sus especies terminales:

A: (1, (2, (3, (4, 5))))

B: ((1, 2), ((3, 4), (5, 6)))

C: ((1, 2), (3, (4, 5)))

D: ((1, 2), (3, (4, 5)))

E: (((1, 2), 3), (4, (5, (6, (7, 8)))))

Altiplano Norte: B₂, C₂, D₁ y E₂.

Baja California: A₁, B₁, C₁, E₁ y E₄.

Chiapas: A₅, B₆, C₄, D₃, E₃ y E₆.

Depresión del Balsas: A₁, B₄ y D₂.

Eje Neovolcánico Transversal: A₂, B₃, C₃ y E₅.

Sierra Madre del Sur: A₃, B₅, D₄ y E₈.

Sierra Madre Occidental: A₄, B₆, C₅, D₅ y E₇.

Obtenga el cladograma general de áreas aplicando la técnica del análisis de los componentes.

Ejercicio 40

A partir de los cladogramas taxonómicos de áreas representados en la figura 88, obtenga el cladograma general de áreas aplicando la técnica del análisis de parsimonia de Brooks.

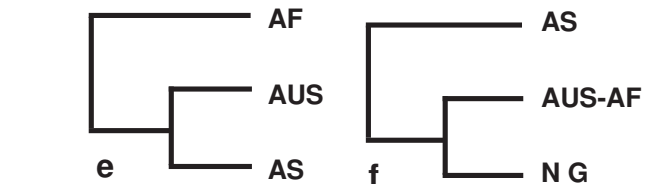
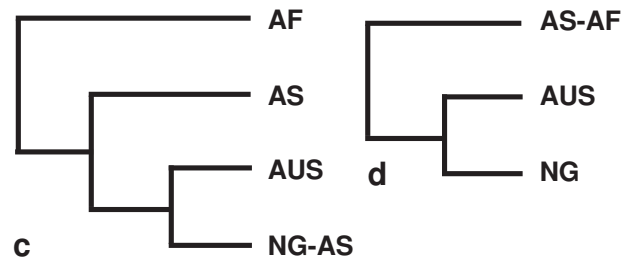
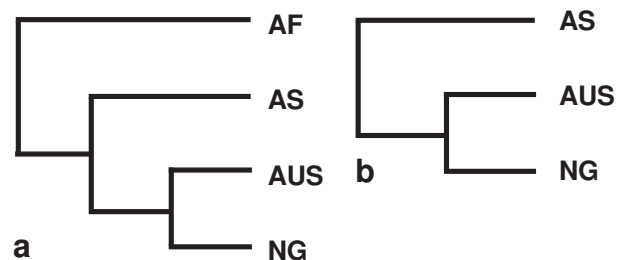


Fig. 88. Cladogramas taxonómicos de áreas de seis taxones hipotéticos.

AF: África, AS: América del Sur, AUS: Australia, NG: Nueva Guinea.

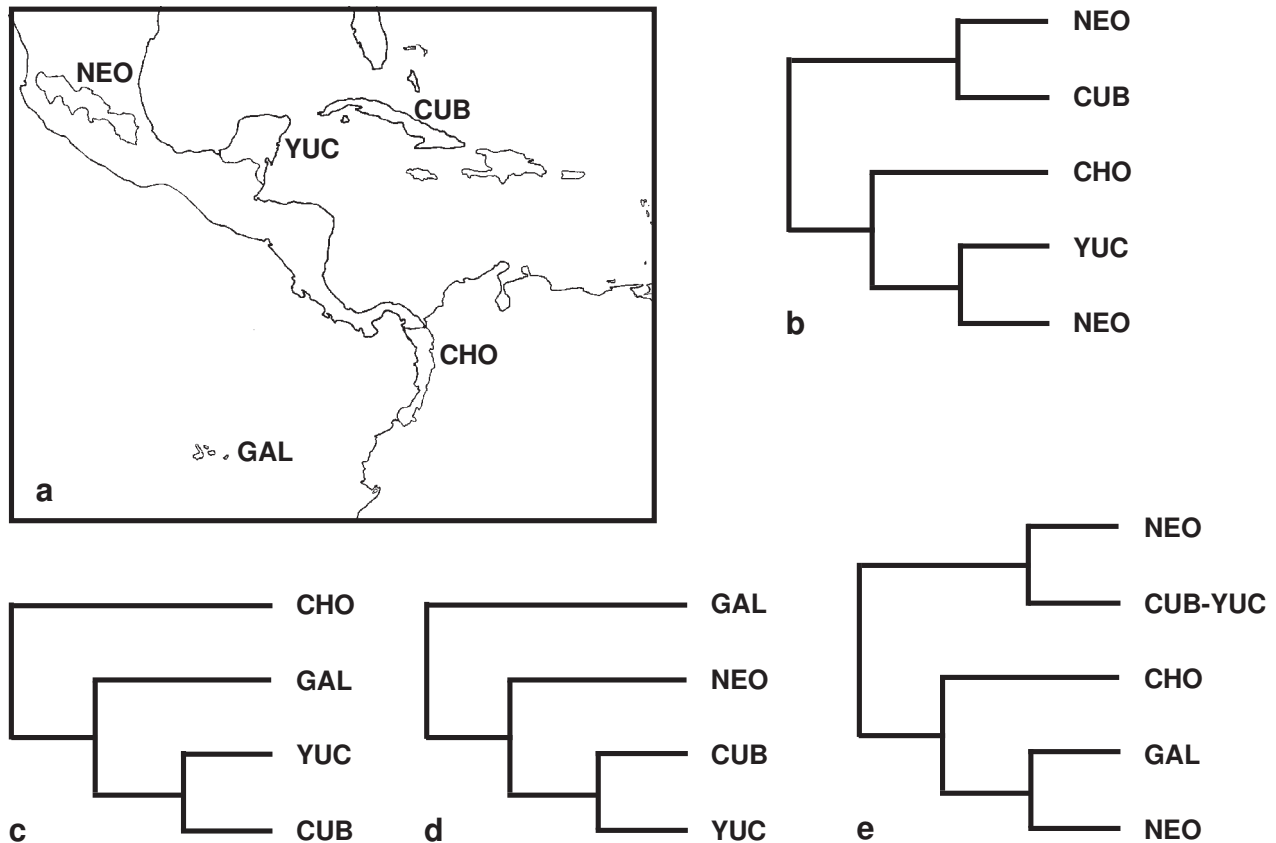


Fig. 89. (a) Subregión Caribeña; (b-e) cladogramas taxonómicos de áreas.
CHO: Chocó; CUB: Cuba; GAL: Islas Galápagos;
NEO: Eje Neovolcánico Transmexicano; YUC: península de Yucatán.

Ejercicio 41

A partir del mapa con algunas de las provincias de la subregión Caribeña (Fig. 89a) y de los cladogramas taxonómicos de áreas de la figura 89b-e, obtenga el cladograma general de áreas aplicando la técnica del análisis de parsimonia de Brooks.

Ejercicio 42

Los dos cladogramas generales de áreas de la figura 90a-b fueron obtenidos a partir de los mismos cladogramas taxonómicos de áreas (Fig. 90c-e). ¿Cuál de ambos es mejor por requerir de un menor número de ítems de error?

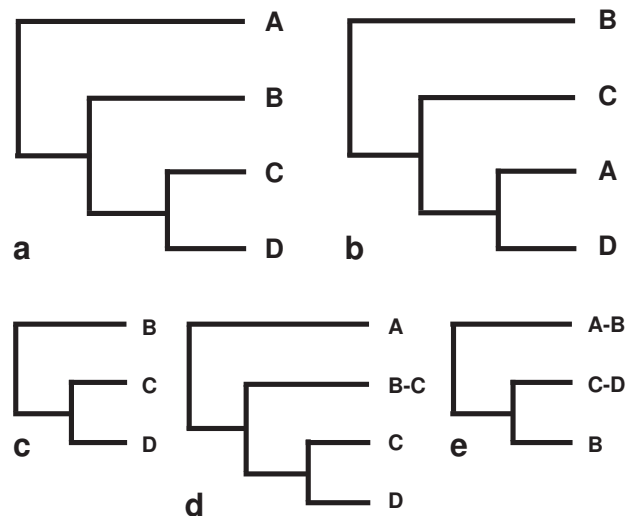


Fig. 90. Cladogramas generales y taxonómicos de áreas.
(a-b) Cladogramas generales de áreas;
(c-e) cladogramas taxonómicos de áreas.

CLADÍSTICA Y CONSERVACIÓN

Con el objeto de permitir una adecuada conservación y uso sustentable de la biodiversidad, es preciso evaluarla y desarrollar programas que documenten los patrones de distribución de los seres vivos a diferentes escalas espaciales. En los últimos años, se han propuesto criterios para elegir áreas prioritarias, teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas exhibidas por las especies que habitan en las mismas (Vane-Wright et al., 1991; Williams et al., 1991, 1993; Morrone y Crisci, 1992; Williams y Humphries, 1994), por lo que la cladística tiene un importante papel que jugar al respecto de la conservación de la biodiversidad.

ÍNDICES DE PESO TAXONÓMICO

Tradicionalmente, la diversidad de un área se ha medido en términos de la riqueza absoluta de especies, considerando así que todas las especies poseen el mismo valor. A partir de la década pasada, se comenzó a considerar además su grado de endemismo y su vulnerabilidad. En la actualidad, también se intenta dar prioridad a las formas taxonómicamente distintas. Así, por ejemplo, si se comparan dos especies amenazadas, una no relacionada estrechamente con ninguna otra especie y la otra perteneciente a un grupo con gran número de especies, sería razonable dar prioridad a la primera (Atkinson, 1989).

Vane-Wright et al. (1991) propusieron índices de peso taxonómico para valorar las especies, los que se obtienen a partir de los cladogramas de las mismas. En el cladograma de la figura 91a, se puede otorgar el mismo peso a los grupos con igual rango. Para ello, se comienza dando el peso '1' a cada una de las especies del grupo menos inclusivo (especies 1 y 2), y luego se da a cada especie el peso que resulte de la suma de los pesos de sus grupos hermanos. Así, el peso de la especie 3 será 2 (1 + 1), el de la especie 4 será 4 (1 + 1 + 2) y el de la 5 será 8 (1 + 1 + 2 + 4).

Vane-Wright et al. (1991) propusieron otro índice, que además del rango taxonómico contempla el número de especies. Este índice tiene en cuenta el número de

enunciados posibles para cada una de las especies (I). Para el cladograma de la figura 91b, podemos contar cuatro enunciados posibles para las especies 1 y 2 (ya que ellas pertenecen a cuatro grupos: 12, 123, 1234 y 12345), tres enunciados para la especie 3 (pertenecen a tres grupos: 123, 1234 y 12345), dos para la especie 4 (pertenecen a dos grupos: 1234 y 12345) y uno para la especie 5 (sólo pertenece al grupo 12345). Para que estos valores reflejen la proporción con que cada especie contribuye al grupo, podemos dividir el valor máximo (4) entre el de cada

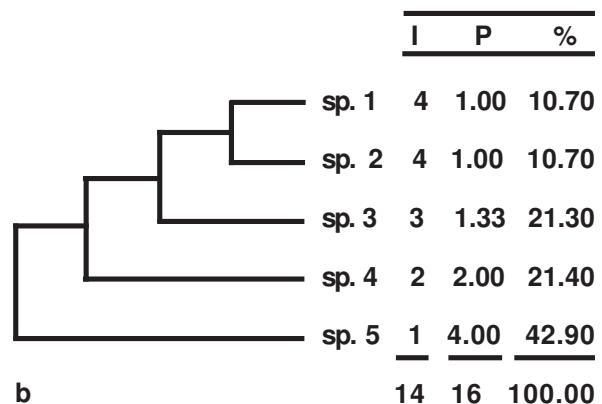
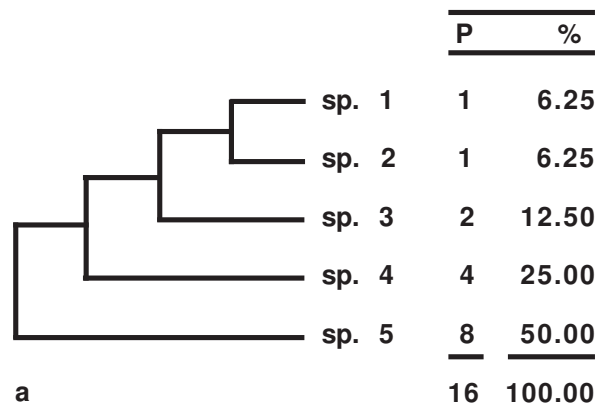


Fig. 91. Cálculo de índices de peso taxonómico.
(a) grupos hermanos con igual peso (P);
(b) grupos hermanos con pesos diferenciales (I).

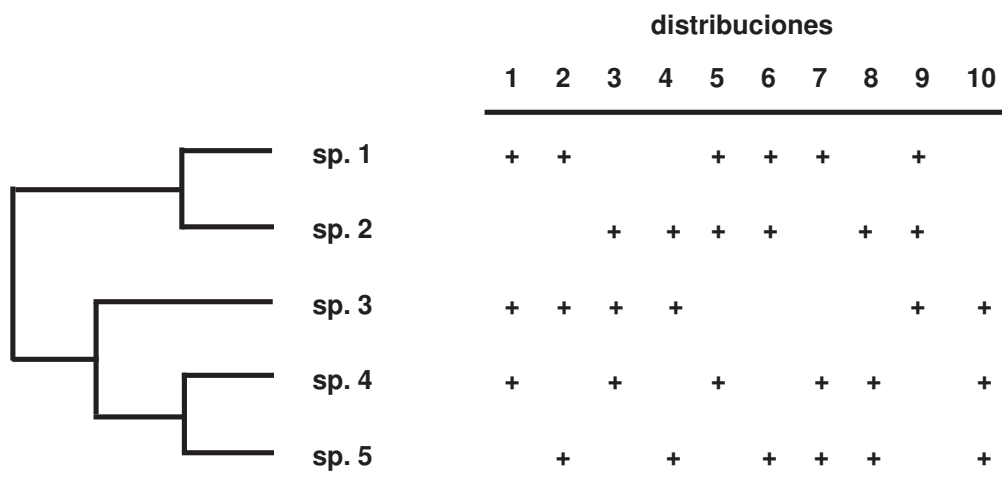


Fig. 92. Complementariedad de cinco especies distribuidas en tres áreas.

una de ellas (por ejemplo $4/4 = 1.00$ para la especie 1) y expresarlos como porcentajes (P).

ÍNDICES DE DIVERGENCIA TAXONÓMICA

Existen otros índices que permiten reflejar la divergencia de las especies en un cladograma (Williams et al., 1991; Morrone y Crisci, 1992). Para comparar dos especies a y b, estos índices consideran el número de nodos compartidos entre ambas (C_{ab}) y el número de nodos únicos para las especies a (U_a) y b (U_b).

Índice C. Es la inversa del número de nodos compartidos por ambas especies.

$$C = 1 / C_{ab}$$

Índice D. Considera el número de nodos únicos para ambas especies.

$$D = U_a + U_b + 1$$

Índice E. Relaciona el número de nodos compartidos por ambas especies con el número total de nodos de cada especie.

$$E = (U_a + U_b + 1) / (2 C_{ab} + U_a + U_b)$$

Índice F. Relaciona el número de nodos que se encuentran más allá del punto de divergencia de ambas especies con el número de nodos que ellas comparten.

$$F = (U_a + U_b + 1) / C_{ab} + 1$$

DISPERSIÓN TAXONÓMICA

Es posible medir la 'dispersión' de las especies en el cladograma, entendiéndose por dispersión el grado en que una muestra de las mismas representa el rango más amplio de tipos de relaciones posibles en el cladograma. Si sólo resulta posible conservar algunas especies, deberían elegirse aquellas que permitan la máxima dispersión en el cladograma (Williams et al., 1991).

Supóngase que se analizan la dispersión de tres especies en el cladograma de la figura 92. Aquí se pueden observar cuatro tipos básicos de dispersión:

1. Cualquier combinación de las especies 1 ó 2 con las especies 4, ó 3 + 5 (distribuciones 1-4).

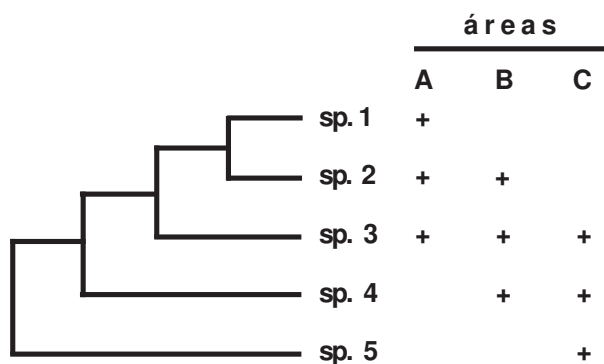


Fig. 93. Dispersión de tres especies en un cladograma de cinco.

2. La combinación de las especies 1 y/o 2 con las especies 4 y/o 5 (distribuciones 5-8).

3. La combinación de las especies 1, 2 y 3 (distribución 9).

4. La combinación de las especies 3, 4 y 5 (distribución 10).

Las distribuciones 1-4 serán las más dispersas en el cladograma, las 5-8 serán intermedias, la 9 será apenas más dispersa que la 10, y esta última será la menos dispersa de todas. En este caso, habría que preferir la elección de las distribuciones 1-4.

COMPLEMENTARIEDAD

El objetivo primario de la conservación consiste en preservar el máximo posible de biodiversidad en un número mínimo de áreas (Ackery y Vane-Wright, 1984). Así, al elaborar una lista de áreas prioritarias para la conservación, una vez elegida un área determinada, la siguiente debería ser la que contuviera el mayor número de especies no representadas en la primera, es decir el 'complemento' (Williams et al., 1991).

Por ejemplo, si se considera el cladograma de la figura 93, que posee cinco especies distribuidas en tres áreas, se advierte que para el área A el complemento residual estará constituido por las especies 4 y 5; para el área B, por las especies 1 y 5; y para el área C, por las especies 1 y 2. Se observa que si se combinan las áreas A y B, el complemento residual sería la especie 5; y si se combinan las áreas B y C el complemento residual sería la especie 1. Sólo si se combinan las áreas A y C, se obtiene el complemento total, es decir la representación completa de todas las especies.

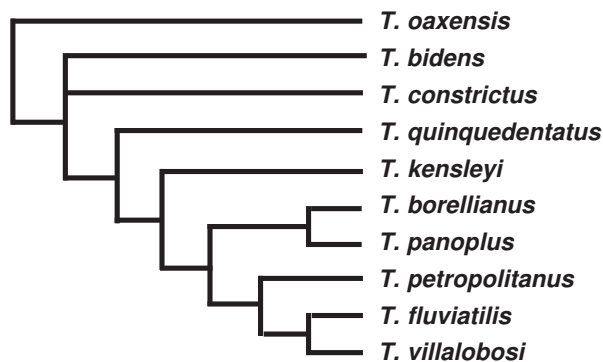


Fig. 94. Cladograma taxonómico de áreas de las especies de *Trichodactylus* (según Morrone y Lopretto, 1996).

EJERCICIOS

Ejercicio 43

A partir del cladograma de las especies del género de cangrejos dulceacuícolas *Trichodactylus* (Fig. 94; según Morrone y Lopretto, 1996), calcule los índices de peso taxonómico con los grupos hermanos recibiendo pesos iguales y pesos diferenciales.

Ejercicio 44

En el cladograma de ocho especies hipotéticas (Fig. 95) se detallan las distribuciones de las mismas en las áreas A-E.

Teniendo en cuenta la dispersión taxonómica en dichas áreas:

a. ¿A cuál área elegiría como prioritaria para la conservación?

b. Una vez elegida la misma, ¿a cuál otra le otorgaría la segunda prioridad de acuerdo con su complementariedad con la primera?

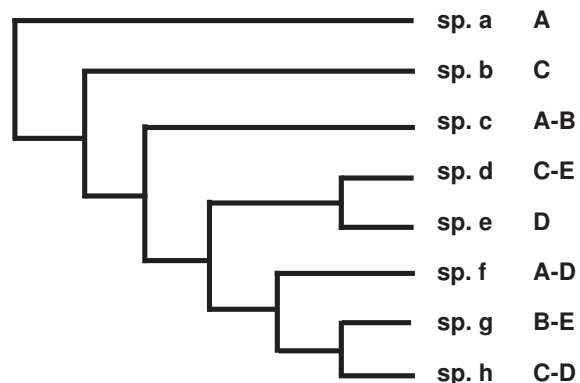


Fig. 95. Cladograma taxonómico de áreas de ocho especies hipotéticas, con su correspondiente distribución en las áreas A-F.

REFERENCIAS

- Ackery, P. R. y R. I. Vane-Wright.** 1984. Milkweed butterflies. Cornell University Press, New York.
- Aczél, M. L.** 1951. Morfología externa y división sistemática de las "Tanypezidiformes" con sinopsis de las especies argentinas de "Tylidae" ("Micropezidae") y "Neriidae" (Dipt.). Acta Zool. Lilloana 11: 483-589.
- Adams, E. N., III.** 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. Syst. Zool. 21: 390-397.
- Alberch, P.** 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. Syst. Zool. 34: 46-58.
- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster y D. B. Wake.** 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology 5: 296-317.
- Amorim, D. de S.** 1994. Elementos básicos de sistemática filogenética. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo.
- Andersen, N. M.** 1995. Cladistic inference and evolutionary scenarios: Locomotory structure, function, and performance in water striders. Cladistics 11: 279-295.
- Anderson, R. S.** 1993. Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). Mem. Ent. Soc. Canada 165: 197-232.
- Anderson, R. S.** 1995. An evolutionary perspective of diversity in Curculionoidea. Mem. Entomol. Soc. Washington 14: 103-114.
- Archie, J. W.** 1989. A randomization test for phylogenetic information in systematics. Syst. Zool. 38: 219-252.
- Ashlock, P. D.** 1972. Monophyly again. Syst. Zool. 20: 63-69.
- Ashlock, P. D.** 1974. The uses of cladistics. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 81-99.
- Ashlock, P. D.** 1984. Monophyly: Its meaning and importance. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history, Columbia University Press, New York, pp. 39-46.
- Atkinson, I.** 1989. Introduced animals and extinctions. En: Western, D. y M. Pearl (eds.), Conservation for the twenty-first century, Oxford University Press, New York, pp. 54-69.
- Ax, P.** 1987. The phylogenetic system. John Wiley, Chichester.
- Bard, J. B. L.** 1977. A unity underlying the different zebra striping patterns. J. Zool. Soc. London 183: 527-539.
- Barrett, M., M. J. Donoghue y E. Sober.** 1991. Against consensus. Syst. Zool. 40: 486-493.
- Baum, D. A. y A. Larson.** 1991. Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. Syst. Zool. 40: 1-18.
- Benton, M. J. y R. Hitchin.** 1996. Testing the quality of the fossil record by groups and by major habitats. Hist. Biol. 12: 111-157.
- Berenbaum, M. R.** 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. Evolution 37: 163-179.
- Blackwelder, R. E.** 1967. Taxonomy: A text and reference book. John Wiley and sons, New York.
- Bowler, P. J.** 1989. The non-darwinian revolution: Reinterpreting a historical myth. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Boyden, A.** 1973. Perspectives in zoology. Pergamon Press, Oxford.
- Brady, R. H.** 1982. Theoretical issues and pattern cladistics. Syst. Zool. 31: 25-34.
- Brady, R. H.** 1983. Parsimony, hierarchy and biological implications. En: Platnick, N. I. y V. Funk (eds.), Advances in Cladistics, 2, New York Botanical Garden, New York, pp. 49-60.
- Brady, R. H.** 1985. On the independence of systematics. Cladistics 1: 113-126.
- Braun, A.** 1919. Wing structure of Lepidoptera and the phylogenetic and taxonomic value of certain persistent trichopterous characters. Ann. Entomol. Soc. Amer. 12: 349-366.
- Bremer, K.** 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. Evolution 42: 795-803.
- Bremer, K.** 1990. Combinable component consensus. Cladistics 6: 369-372.
- Bremer, K.** 1994. Branch support and tree stability. Cladistics 10: 295-304.
- Brochu, C. A.** 1997. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*.

- Syst. Zool. 46: 479-522.
- Brooks, D. R.** 1977. Evolutionary history of some plagiochordoid trematodes of anurans. *Syst. Zool.* 26: 277-289.
- Brooks, D. R.** 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Syst. Zool.* 28: 299-307.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.* 39: 14-30.
- Brooks, D. R., J. N. Caira, T. R. Platt y M. H. Pritchard.** 1984. Principles and methods of cladistic analysis: A workbook. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Spec. Public. 12: 1-92.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan.** 1991. Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology. University of Chicago Press, Chicago.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan.** 1994. Historical ecology as a research programme: Scope, limitations and the future. En: Eggleton, P. y R. I. Vane-Wright (eds.), *Phylogenetics and ecology*, Linnean Society Symposium Series, no. 17, Academic Press, Londres, pp. 1-27.
- Brooks, D. R., R. T. O'Grady y M. A. Mayes.** 1981. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: Testing hypotheses of evolution and coevolution. En: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York, pp. 147-175.
- Brundin, L.** 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. K. Sven. Vetenskap. Handl., Fjärde Ser. 11: 1-472.
- Bryant, H. N.** 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: Role of axiomatic and auxiliary principles. *Syst. Zool.* 40: 433-445.
- Busck, A.** 1909. Notes on Microlepidoptera, with descriptions of new North American species. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 11: 87-103.
- Camin, J. H. y R. R. Sokal.** 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.
- Camp, C. L.** 1923. Classification of the lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 48: 289-491.
- Carolin, R.** 1984. Mitchell's theorem and its impact on biology. En: *Cladistics, Systematics and Phylogeny Symposium*, Canberra, Abstracts, p. 1.
- Carpenter, J. M.** 1987. Cladistics of cladists. *Cladistics* 3: 363-375.
- Carpenter, J. M.** 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4: 291-296.
- Carpenter, J. M.** 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131-144.
- Carpenter, J. M.** 1992a. Incidit in Scyllam qui vult vitare Charybdim. *Cladistics* 8: 100-102.
- Carpenter, J. M.** 1992b. Random cladistics. *Cladistics* 8: 147-153.
- Carpenter, J. M.** 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics* 10: 215-220.
- Carpenter, J. M., P. Goloboff y J. S. Farris.** 1998. PTP is meaningless, T-PTP is contradictory: A reply to Trueman. *Cladistics* 14: 105-116.
- Cavalli-Sforza, L. L. y A. W. F. Edwards.** 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *Evolution* 21: 550-570.
- Cerdeño, E.** 1995. Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *Am. Mus. Novit.* 3143: 1-25.
- Chambers, R.** 1844. Vestiges of the natural history of creation. John Churchill, Londres.
- Christoffersen, M. L.** 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary naming. *Syst. Zool.* 44: 440-454.
- Coddington, J. A.** 1988. Cladistics tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3-22.
- Coddington, J. A.** 1990. Bridges between evolutionary pattern and process. *Cladistics* 6: 379-386.
- Collingwood, R. G.** 1986. Idea de la historia. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Cowley, G.** 1993. The future of AIDS. *Newsweek*, March 22: 47-52.
- Cracraft, J.** 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 116: 494-521.
- Cracraft, J.** 1979. Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology. En: Cracraft, J. y N. Eldredge (eds.), *Phylogenetic analysis and paleontology*, Columbia University Press, New York, pp. 7-39.
- Cracraft, J. y R. O. Prum.** 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Craw, R.** 1992. Margins of cladistics: Identity, difference and place in the emergence of phylogenetic systematics, 1864-1975. En: Griffiths, P. (ed.), *Trees of life*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 65-107.
- Craw, R. y M. Heads.** 1988. Reading Croizat: On the edge of biology. *Riv. Biol.- Biol. Forum* 81(4): 499-532.
- Crisci, J. V.** 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? *J. Theor. Biol.* 97: 35-41.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig-Juñent.** 1991. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.* 40: 152-171.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengol.** 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografías de la OEA, nro. 26, Washington, D. C.
- Croizat, L.** 1952. Manual of phytogeography. Junk, La Haya.
- Croizat, L.** 1958. Panbiogeography. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1964. Space, time, form: The biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1975. Biogeografía analítica y sintética ("panbiogeografía") de las Américas. *Bol. Acad. Cienc. Fis.*

- Mat. Nat. (Caracas) 35: 1-890.
- Croizat, L.** 1978. Hennig (1966) entre Rosa (1918) y Lovtrup (1977): Medio siglo de sistemática filogenética. Bol. Acad. Cienc. Fís. Mat. Nat. (Caracas) 38: 59-147.
- Cronquist, A.** 1988. A botanical critique of cladism. Bot. Rev. 53: 1-52.
- Crowson, R. A.** 1970. Classification and biology. Heinemann Education Books Ltd., Londres.
- Darwin, C. R.** 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. Murray, Londres.
- De Pinna, M.** 1996. Comparative biology and systematics: Some controversies in retrospective. J. Comp. Biol. 1: 3-16.
- De Queiroz, K. de.** 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. Syst. Zool. 34: 280-299.
- De Queiroz, K. y M. J. Donoghue.** 1990. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? Cladistics 6: 61-75.
- Dollo, L.** 1893. Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol. 7: 164-166.
- Donoghue, M. J.** 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. Evolution 43: 1137-1156.
- Donoghue, M. J. y J. W. Kadereit.** 1992. Walter Zimmermann and the growth of phylogenetic theory. Syst. Biol. 41: 74-85.
- Dupuis, C.** 1978. Permanence et actualité de la systématique: La 'systématique phylogénétique' de W. Hennig (historique, discussion, choix de références). Cah. Nat. (Bull. Nat. Paris) (N.S.) 34: 1-69.
- Dupuis, C.** 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15: 1-24.
- Edwards, A. W. F.** 1996. The origin and early development of the method of minimum evolution for the reconstruction of phylogenetic trees. Syst. Zool. 45: 79-91.
- Edwards, A. W. F. y L. L. Cavalli-Sforza.** 1964. Reconstruction of evolutionary trees. En: Heywood, V. H. y J. McNeill (eds.), Phenetic and phylogenetic classification, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 6, Oxford, pp. 67-76.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven.** 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. Evolution 18: 586-608.
- Eldredge, N. y J. Cracraft.** 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
- Engelhoff, H.** 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal, and an algorithm for resolved area cladograms. Cladistics 12: 349-364.
- Estabrook, G. F.** 1984. Phylogenetic trees and character-state trees. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history, Columbia University Press, New York, pp. 135-151.
- Estabrook, G. F.** 1986. Evolutionary classification using convex phenetics. Syst. Zool. 35: 560-570.
- Estabrook, G. F., C. S. Johnson y F. R. McMorris.** 1976. A mathematical foundation for the analysis of cladistic character compatibility. Discr. Math. 16: 141-146.
- Faith, D. P. y J. W. O. Ballard.** 1994. Length differences and topology-dependent tests: A response to Källersjö et al. Cladistics 10: 57-64.
- Farrell, B. D., D. Dussourd y C. Mitter.** 1991. Escalation of plant defense: Do latex/ resin canals spur plant diversification? Am. Nat. 138: 881-900.
- Farrell, B. D., C. Mitter y D. J. Futuyma.** 1992. Diversification at the insect-plant interface: Insights from phylogenetics. Bioscience 42: 34-42.
- Farris, J. S.** 1969. A successive approximations approach to character weighting. Syst. Zool. 18: 374-385.
- Farris, J. S.** 1970. Methods for computing Wagner trees. Syst. Zool. 19: 83-92.
- Farris, J. S.** 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. Syst. Zool. 23: 548-554.
- Farris, J. S.** 1976. Phylogenetic classification of fossils with Recent species. Syst. Zool. 25: 271-282.
- Farris, J. S.** 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's Law. Syst. Zool. 26: 77-88.
- Farris, J. S.** 1979a. On the naturalness of phylogenetic classification. Syst. Zool. 28: 200-213.
- Farris, J. S.** 1979b. The information content of the phylogenetic system. Syst. Zool. 28: 483-519.
- Farris, J. S.** 1980. The efficient diagnoses of the phylogenetic system. Syst. Zool. 29: 386-401.
- Farris, J. S.** 1982a. Outgroups and parsimony. Syst. Zool. 31: 328-334.
- Farris, J. S.** 1982b. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. Syst. Zool. 31: 413-444.
- Farris, J. S.** 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick, N. I. y V. Funk (eds.), Advances in Cladistics, 2, New York Botanical Garden, New York, pp. 7-36.
- Farris, J. S.** 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. Taxon 35: 298-315.
- Farris, J. S.** 1989a. The retention index and the rescaled consistency index. Cladistics 5: 417-419.
- Farris, J. S.** 1989b. Hennig86 version 1.5 manual. Publicado por el autor, Port Jefferson.
- Farris, J. S.** 1991. Hennig defined paraphyly. Cladistics 7: 297-304.
- Farris, J. S., A. G. Kluge y M. F. Mickevich.** 1982. Phylogenetic analysis, the monothetic group method, and myobatrachid frogs. Syst. Zool. 31: 317-327.
- Felsenstein, J.** 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. Quart. Rev. Biol. 57: 379-404.

- Felsenstein, J.** 1983. Statistical inference of phylogenies. *J. Roy. Stat. Soc., A*, 146: 246-272.
- Felsenstein, J.** 1984. The statistical approach to inferring evolutionary tress and what it tells us about parsimony and compatibility. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 169-191.
- Felsenstein, J.** 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Ferrarezzi, H. y E. do A. Gimenez.** 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *J. Comp. Biol.* 1: 75-94.
- Fink, W. L.** 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 8: 254-264.
- Fitch, W. M.** 1971. Toward defining the course of evolution: Minimal change for a specific tree topology. *Syst. Zool.* 20: 406-416.
- Fitch, W. M.** 1977. On the problem of discovering the most parsimonious tree. *Amer. Natur.* 111: 223-257.
- Fitch, W. M. y E. Margoliash.** 1967. Construction of phylogenetic tress. *Science* 155: 279-284.
- Forey, P. L.** 1992a. Fossils and cladistic analysis. En: Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, pp. 124-136.
- Forey, P. L.** 1992b. Formal classification. En: Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, pp. 160-169.
- Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.).** 1992. *Cladistics: A practical course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford.
- Funk, V. A.** 1982. Systematics of *Montanoa* (Asteraceae: Heliantheae). *Mem. New York Bot. Gard.* 36: 1-135.
- Funk, V. A. y D. R. Brooks.** 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithson. Contrib. Bot.* 73: 1-45.
- Futuyma, D. J.** 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: Futuyma, D. J. y M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 207-231.
- Futuyma, D. J.** 1986. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Futuyma, D. J. y M. Slatkin (eds.).** 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Gauthier, J., A. G. Kluge y T. Rowe.** 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Ghiselin, M. T.** 1983. *El triunfo de Darwin*. Ediciones Cátedra, Madrid.
- Ghiselin, M. T.** 1985. Mayr versus Darwin on paraphyletic taxa. *Syst. Zool.* 34: 460-462.
- Glick, T. F. (ed.).** 1988. *The comparative reception of Darwinism*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Glynn, P. W.** 1983. Crustaceans symbionts and the defense of corals: Coevolution on the reef? En: Nitecki, M. H. (de.), *Coevolution*, The University of Chicago Press, Chicago y Londres, pp. 111-178.
- Goloboff, P. A.** 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P. A.** 1995. A revision of the South American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae). Part I: Species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 224: 1-189.
- Goloboff, P. A.** 1996. Pee-Wee, NONA, SPA, and Phast, programs and documentation. Willi Hennig Society Web Site: <http://www.vims.edu/~mes/hennig/hennig.html>.
- Goloboff, P. A.** 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Gould, S. J.** 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gould, S. J. y R. C. Lewontin.** 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 205: 581-598.
- Gould, S. J. y E. S. Vrba.** 1982. Exaptation -a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Grande, L.** 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography and a time control refinement for historical biogeography. *Paleobiology* 11: 234-243.
- Grant, V.** 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press, New York.
- Griffiths, G. C. D.** 1974. Some fundamental problems in biological classification. *Syst. Zool.* 22: 338-343.
- Harper, C. W. Jr.** 1976. Phylogenetic inference in paleontology. *J. Paleontol.* 50: 180-193.
- Harshman, J.** 1994. The effect of irrelevant characters on bootstrap values. *Syst. Zool.* 43: 419-424.
- Häckel, E.** 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. G. Reimer, Berlín.
- Hennig, W.** 1936. *Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und systematischer Gliederung bei einigen Dipterenfamilien: Ein Beitrag zum Problem der Gliederung systematischer Kategorien höheren Ordnung*. *Zool. Anz.* 116: 161-175.
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlín.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filo-*

- genética. Eudeba, Buenos Aires.
- Hennig, W.** 1969. Die Stammesgeschichte der Insekten. Seckenberg-Buch, Frankfurt am Main.
- Hertwig, R.** 1914. Die Abstammungslehre. Kult. Gegenw. 3: 1-91.
- Hillis, D. M.** 1985. Evolutionary genetics of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Gymnophthalmidae): Phylogeny, biogeography, and a comparison of tree construction techniques. *Syst. Zool.* 34: 109-126.
- Hillis, D. M.** 1995. Approaches for assessing phylogenetic accuracy. *Syst. Biol.* 44: 3-16.
- Hillis, D. M. y D. M. Green.** 1990. Evolutionary change of heterogametic sex in the phylogenetic history of amphibians. *J. Evol. Biol.* 3:49-64.
- Hitchin, R. y M. J. Benton.** 1997a. Congruence between parsimony and stratigraphy: Comparison of three indices. *Paleobiology* 23: 20-32.
- Hitchin, R. y M. J. Benton.** 1997b. Stratigraphic indices and tree balance. *Syst. Biol.* 46: 563-569.
- Howden, A. T.** 1995. Structures related to oviposition in Curculionidae. *Mem. Entomol. Soc. Washington* 14: 53-100.
- Humphries, C. J.** 1979. A revision of the genus *Anacyclus* L. (Compositae: Anthemideae). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.)* 7: 83-142.
- Humphries, C. J.** 1989. Any advance on assumption 2? *J. Biogeogr.* 16: 101-102.
- Humphries, C. J.** 1992. Cladistic biogeography. En: Forey, P. L. et al. (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*, The Systematics Association Publication 10, Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford, pp. 137-159.
- Humphries, C. J., Ladiges, P. Y., Roos, M. y Zandee, M.** 1988. Cladistic biogeography. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres y New York, pp. 371-404.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography: second edition. Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press, Oxford.
- Jermey, T.** 1976. Insect-plant relationships: Coevolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.* 16: 109-113.
- Jermey, T.** 1984. Evolution of insect/ host plant relationships. *Amer. Natur.* 124: 609-630.
- Källersjö, M., J. S. Farris, A. G. Kluge y C. Bult.** 1992. Skewness and permutation. *Cladistics* 8: 275-287.
- Kiriakoff, S. G.** 1959. Phylogenetic systematics versus topology. *Syst. Zool.* 8: 117-118.
- Kiriakoff, S. G.** 1962. On the neo-Adansonian school. *Syst. Zool.* 11: 180-185.
- Kiriakoff, S. G.** 1963. Comments on James' letter. *Syst. Zool.* 12: 93-94.
- Kitcing, I. J.** 1992. The determination of character polarity. En: Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitcing, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, pp. 22-43.
- Kluge, A. G.** 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 24-38.
- Kluge, A. G.** 1988. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example. *Syst. Zool.* 37: 315-328.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris.** 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- Kuschel, G.** 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Mem. Entomol. Soc. Washington* 14: 5-33.
- Kusnezov, N.** 1951. El género "*Pogonomymex*" Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zool. Lilloana* 11: 227-333.
- Lam, H. J.** 1936. Phylogenetic symbols, past and present (being an apology for genealogical trees). *Acta Biotheoretica* 2: 153-194.
- Lamarck, J. B.** 1809. *Philosophie zoologique*. París.
- Lanyon, S. M.** 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Syst. Zool.* 34: 397-403.
- Lauder, G. V.** 1990. Functional morphology and systematics: Studying functional patterns in an historical context. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 317-340.
- Lewontin, R. C.** 1978. Adaptation. *Sci. Amer.* 239: 212-230.
- Li, W.-H. y A. Zharkikh.** 1994. What is the bootstrap technique? *Syst. Zool.* 43: 424-430.
- Lipscomb, D.** 1998. *Basics of cladistic analysis*. George Washington University, Washington D.C. Disponible en www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf.
- Llorente, J.** 1990. La búsqueda del método natural. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Llorente, J. y D. Espinosa.** 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia (México)* 42: 295-312.
- Llorente, J., N. Papavero y M. G. Simões.** 1996. La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra. La ciencia desde México, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Løvtrup, S.** 1977. *Phylogeny of Vertebrata*. John Wiley and Sons, New York.
- Lynch, J. D.** 1982. Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Syst. Zool.* 31: 166-179.
- Maddison, W. P.** 1996. Molecular approaches and the

- growth of phylogenetic biology. En: Ferraris, D. y S. R. Palumbi (eds.), *Molecular zoology: Advances, strategies, and protocols*, Wiley Liss Inc., pp. 47-63.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue y D. R. Maddison.** 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.
- Margush, T. y F. R. McMorris.** 1981. Consensus n-trees. *Bull. Math. Biol.* 43: 239-44.
- Mayden, R. L.** 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Syst. Zool.* 37: 329-355.
- Maynard-Smith, J., R. Burian, S. Kauffman, P. Alberch, J. Campbell, B. Goodwin, R. Lande, D. Raup y L. Wolpert.** 1985. Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. *Quart. Rev. Biol.* 60: 265-287.
- Mayr, E.** 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E.** 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.* 12: 94-128.
- Mayr, E.** 1985. Darwin and the definition of phylogeny. *Syst. Zool.* 34: 97-98.
- McDade, L.** 1990. Hybrids and phylogenetic systematics I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. *Evolution* 44: 1685-1700.
- McDade, L.** 1992. Hybrids and phylogenetic systematics II. The impact of hybrids on cladistic analysis. *Evolution* 46: 1329-1346.
- McKenna, M. C.** 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: Luckett y Szalay (eds.), *Phylogeny of the primates*, Plenum Press, New York, pp. 21-46.
- McKittrick, M. C.** 1993. Phylogenetic constraint in evolutionary theory: Has it any explanatory power? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 307-330.
- McLennan, D. A.** 1991. Integrating phylogeny and experimental ethology: From pattern to process. *Evolution* 45: 1773-1789.
- McLennan, D. A., D. R. Brooks y J. D. McPhail.** 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: A case study using gasterosteid fishes. *Can. J. Zool.* 62: 2177-2190.
- Meacham, C. A.** 1984. Evaluating characters by character compatibility analysis En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 152-165.
- Meacham, C. A. y G. F. Estabrook.** 1985. Compatibility methods in systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 431-446.
- Mickevich, M. F. y J. S. Farris.** 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Syst. Zool.* 30: 351-370.
- Mickevich, M. F. y S. J. Weller.** 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics* 6: 137-170.
- Miles, D. B. y A. E. Dunham.** 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: The use of phylogenetic comparative analyses. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 587-619.
- Mindell, D. P., J. W. Schultz y P. W. Ewald.** 1995. The AIDS pandemic is new, but is HIV new? *Syst. Biol.* 44: 77-92.
- Mitchell, P. C.** 1901. On the intestinal tract of birds, with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linn. Soc. London, Ser. II, Zool.* 8: 173-275.
- Mitter, C., B. Farrell y D. J. Futuyma.** 1991. Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *TREE* 6: 290-293.
- Mitter, C., B. D. Farrell y B. Wiegmann.** 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: Has phytophagy promoted insect diversification? *Am. Nat.* 132: 107-128.
- Miyamoto, M. M.** 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics* 1: 186-189.
- Monrós, F.** 1959. Los géneros de Chrysomelidae (Coleoptera). *Opera Lilloana* 3: 1-337.
- Montgomery, W. M.** 1988. Germany. En: Glick, T. F. (ed.), *The comparative reception of Darwinism*, The University of Chicago Press, Chicago y Londres, pp. 81-116.
- Moody, S. M.** 1985. Charles L. Camp and his 1923 classification of lizards: An early cladist? *Syst. Zool.* 34: 216-222.
- Morrone, J. J.** 1993. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics* 9(4): 397-411.
- Morrone, J. J.** 1995. Asociaciones históricas en biología comparada. *Ciencia (México)* 46: 229-235.
- Morrone, J. J.** 1997. Biogeografía cladística: Conceptos básicos. *Arbor* 158: 373-388.
- Morrone, J. J. y J. M. Carpenter.** 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10: 99-153.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol. (Bogotá)* 4: 119-140.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol. (Bogotá)* 6: 53-66.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995a. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.

- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995b. El cladismo y la transformación de las estrategias biogeográficas históricas. *Innovación y Ciencia* (Bogotá) 4: 88-94.
- Morrone, J. J., J. V. Crisci y R. Dewey.** 1997. El pasado del HIV. *Ciencia Hoy* 7: 54-59.
- Morrone, J. J. y E. C. Lopretto.** 1996. Cladistics of the family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): A reappraisal. *J. Comp. Biol.* 1: 65-72.
- Morton, E.** 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Natur.* 109: 17-34.
- Müller, F.** 1869. Facts and arguments for Darwin. John Murray, Londres.
- Nelson, G.** 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* 19: 373-384.
- Nelson, G.** 1972a. Comments on Hennig's "Phylogenetic Systematics" and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.* 21: 364-374.
- Nelson, G.** 1972b. Phylogenetic relationships and classification. *Syst. Zool.* 21:227-231.
- Nelson, G.** 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.* 22:344-359.
- Nelson, G.** 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.* 27: 324-345.
- Nelson, G.** 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions with a historical note on Adanson's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Syst. Zool.* 28: 1-21.
- Nelson, G.** 1984. Cladistics and biogeography. En: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York, pp. 273-293.
- Nelson, G.** 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics* 1: 29-45.
- Nelson, G.** 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5: 275-289.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991a. Standard assumptions for biogeographic analyses. *Aust. Syst. Bot.* 4: 41-58.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991b. Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Syst. Zool.* 40: 470-485.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991c. TAS (MSDos computer program). Publicado por los autores, New York y Melbourne.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1992. TAS (MSDos computer program). Publicado por los autores, New York y Melbourne.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Am. Mus. Novit.*, 3157:1-58.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *Bioscience* 30: 339-343.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1984. Systematics and evolution. En: Ho, M. W. y P. T. Sanders (eds.), *Beyond neodarwinism*, Academic Press, Londres, pp. 143-158.
- Nelson, G. y D. E. Rosen.** 1980. Vicariance biogeography: A critique. Columbia University Press, New York.
- Newell, N. D.** 1959. The nature of the fossil record. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 103: 264-285.
- Nielsen, C.** 1995. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. Oxford University Press, New York.
- Nitecki, M. H. (ed.).** 1983. Coevolution. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter.** 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter.** 1996. On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* 12: 305-321.
- O'Connor, B. M.** 1988. Host associations and coevolutionary relationships of astigmatid mite parasites of New World primates. I. Families Psoroptidae and Audycptidae. *Fieldiana, Zool.* 39: 345-260.
- Ornelas, J. F.** 1994. Serrate tomia: An adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *The Auk* 111: 703-710.
- Ornelas, J. F.** 1998. Filogenias y método comparativo: Identificación y evaluación de hipótesis evolutivas y establecimiento de criterios para conservar especies en riesgo. *Acta Zool. Mex. (N. S.)* 74: 5-42.
- Padian, K.** 1999. Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Syst. Biol.* 48: 352-364.
- Padian, K., D. R. Lindberg y P. D. Polly.** 1994. Cladistics and the fossil record: The uses of history. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 22: 63-91.
- Page, R. D. M.** 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.* 37: 254-270.
- Page, R. D. M.** 1989a. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 5: 167-182.
- Page, R. D. M.** 1989b. COMPONENT user's manual. Release 1.5. Publicado por el autor, Auckland.
- Page, R. D. M.** 1990a. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
- Page, R. D. M.** 1990b. Temporal congruence in biogeography and cospeciation. *Syst. Zool.* 39: 205-226.
- Page, R. D. M.** 1993a. COMPONENT user's manual. Release 2.0. Publicado por el autor, Londres.
- Page, R. D. M.** 1993b. Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Syst. Biol.* 42: 77-84.
- Page, R. D. M.** 1994a. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10: 155-173.
- Page, R. D. M.** 1994b. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.* 43: 58-77.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1993a. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática II:

- Filogenias con fusión de especies. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 6: 1-28.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1993b. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática III: La cuestión de los híbridos. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 6: 29-42.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1993c. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática IV: Especies polipátridas y especies fósiles. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 6: 43-59.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1993d. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática V: 'Las categorías supraespecíficas'. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 7: 1-45.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1993e. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática VI: La cuestión de los 'subgéneros'. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 7: 47-62.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1994a. *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen IV. El Sistema Natural y otros sistemas, reglas, mapas de afinidades y el advenimiento del tiempo en las clasificaciones: Buffon, Adanson, Maupertuis, Lamarck y Cuvier.* UNAM y Conabio, México D.F.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1994b. *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen V. Wallace y Darwin.* UNAM y Conabio, México D.F.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1996a. *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VII. La taxonomía evolutiva.* UNAM y Conabio, México D.F.
- Papavero, N. y J. Llorente.** 1996b. *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VIII. Los sistemas filogenéticos del siglo XX.* UNAM y Conabio, México D.F.
- Papavero, N., J. Llorente y J. M. Abe.** 1992. Propuesta de un nuevo sistema de nomenclatura para la sistemática I. *Public. Espec. Mus. Zool., Fac. Ciencias, UNAM* 5: 1-20.
- Papavero, N., J. Llorente y J. M. Abe.** 1993. El semaforonte, base de la sistemática biológica. En: Papavero, N. y J. Llorente (dirs.), *Principia Taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica. Volumen VI. Conceptos básicos de la taxonomía: Una formalización*, UNAM y Conabio, México D.F., pp. 29-33.
- Patterson, A. M., G. P. Wallis y R. D. Gray.** 1995. Penguins, petrels, and parsimony: Does cladistic analysis of behavior reflect seabird phylogeny? *Evolution* 49: 974-989.
- Patterson, C.** 1980. *Cladistics. Biologist* 27: 234-240.
- Patterson, C.** 1982. *Cladistics and classification. New Sci.*, April 29: 303-306.
- Patterson, C. y D. E. Rosen.** 1977. Review of ichthyodeciform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 158: 172.
- Petriella, B. y J. V. Crisci.** 1977. Estudios numéricos en Cycadales actuales I: Simulación de árboles evolutivos. *Obra Cent. Mus. La Plata* 3: 151-159.
- Platnick, N. I.** 1977. Paraphyletic and polyphyletic groups. *Syst. Zool.* 26: 195-200.
- Platnick, N. I.** 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.* 28: 537-546.
- Platnick, N. I.** 1982. Defining characters and evolutionary groups. *Syst. Zool.* 31: 282-284.
- Platnick, N. I.** 1985. Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics* 1: 87-94.
- Platnick, N. I.** 1986. Evolutionary cladistics or evolutionary systematics? *Cladistics* 2: 288-296.
- Platnick, N. I.** 1988. Systematics, evolution and biogeography: A Dutch treat. *Cladistics* 4: 308-313.
- Platnick, N. I. y H. D. Cameron.** 1977. Cladistic methods in textual, linguistic, and phylogenetic analysis. *Syst. Zool.* 26: 38-385.
- Popper, K. R.** 1983. *Conjeturas y refutaciones: El desarrollo del conocimiento científico.* Paidós Estudio, Báscia, Barcelona.
- Popper, K. R.** 1985. *La lógica de la investigación científica.* Tecnos, Colección Estructura y Función, Madrid.
- Ramsey, M. A. y R. L. Dunbrack.** 1986. Physiological constraints on life history phenomena: The example of small bear cubs at birth. *Am. Natur.* 127: 735-743.
- Richter, S. y R. Meier.** 1994. The development of phylogenetic concepts in Hennig's early theoretical publications (1947-1966). *Syst. Biol.* 43: 212-221.
- Ronquist, F.** 1995. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalized parsimony. *Cladistics* 11: 73-89.
- Ronquist, F. y S. Nylin.** 1990. Process and pattern in the evolution of species associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Zool.* 39: 323-344.
- Rosa, D.** 1918. *Ologenesi: Nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi.* R. Bemporad e Figlio, Firenze.
- Rosen, D. E.** 1974. Cladism or gradism?: A reply to Ernst Mayr. *Syst. Zool.* 23: 446-451.
- Rosen, D. E.** 1984. Hierarchies and history. En: Pöllard, J. W. (ed.), *Evolutionary theory: Paths into the future*, John Wiley and sons, New York, pp. 77-97.
- Ross, H. H.** 1937. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Illinois Bio-*

- logical Monographs, no. 15(2).
- Ryan, M. J.** 1986. Neuroanatomy influences speciation rates among anurans. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 83: 1379-1382.
- Ryan, M. J. y E. A. Brenowitz.** 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *Am. Natur.* 126: 97-100.
- Ryan, M. J. y A. S. Rand.** 1995. Female responses to ancestral advertisement calls in túngara frogs. *Science* 269: 390-392.
- Sanderson, M. J.** 1989. Confidence limits of phylogenies: The bootstrap revisited. *Cladistics* 5: 113-129.
- Sanderson, M. J., B. G. Baldwin, G. Bharathan, C. S. Campbell, C. von Dohlen, D. Ferguson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski y M. J. Donoghue.** 1993. The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic data base. *Syst. Zool.* 42: 562-568.
- Schoch, R. R.** 1986. Phylogeny reconstruction in paleontology. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- Schuh, R. T. y L. H. Herman.** 1988. Biography and bibliography: Petr Wolfgang Wygodzinsky (1916-1987). *J. New York Entomol. Soc.* 96: 227-244.
- Schwartz, J. H., I. Tattersall y N. Eldredge.** 1978. Phylogeny and classification of the primates revisited. *Yearbook Phys. Anthropol.* 21: 95-133.
- Scotland, R. W.** 1992. Cladistic theory. En: Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, pp. 3-13.
- Scrocchi, G. J. y E. Domínguez.** 1992. Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía. *Opera Lilloana* 40: 1-120.
- Siddall, M. E.** 1995. Another monophyly index: Revisiting the jackknife. *Cladistics* 11: 33-56.
- Siddall, M. E.** 1997. The AIDS pandemic is new, but is HIV not new? *Cladistics* 13: 267-273.
- Siddall, M. E.** 1998a. Success of parsimony in the four-taxon case: Long-branch repulsion by likelihood in the Farris zone. *Cladistics* 14: 209-220.
- Siddall, M. E.** 1998b. Stratigraphic fit to phylogenies: A proposed solution. *Cladistics* 14: 201-208.
- Siddall, M. E. y A. G. Kluge.** 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 13: 313-336.
- Siddall, M. E. y M. E. Whiting.** 1999. Long-branch abstractions. *Cladistics* 15: 9-24.
- Siebert, D. J.** 1992. Tree statistics; tree and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, pp. 72-88.
- Simpson, G. G.** 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85: 1-350.
- Simpson, G. G.** 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
- Skála, Z. Y J. Zrzavý.** 1994. Phylogenetic reticulations and cladistics: Discussion of methodological concepts. *Cladistics* 10: 305-313.
- Slater, J. A. y J. T. Polhemus.** 1990. Obituary: Peter D. Ashlock (1929-1989). *J. New York Entomol. Soc.* 98: 113-122.
- Slowinski, J. B. y B. I. Crother.** 1998. Is the PTP test useful? *Cladistics* 14: 297-302.
- Smith, A. B.** 1984. Echinoid paleobiology. Gorge Allen and Unwin, Londres.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal.** 1973. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf.** 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. *Syst. Zool.* 30: 309-325.
- Stuessy, T. F.** 1987. Explicit approaches for evolutionary classification. *Syst. Bot.* 12: 251-262.
- Swofford, D. L.** 1999. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0. Saunders, Champaign, Illinois.
- Tinbergen, N.** 1953. Social behavior in animals: With special reference to vertebrates. Oxford University Press, Londres.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams.** 1991. What to protect?: Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* 55: 235-254.
- Villaseñor, J. L. y P. Dávila.** 1992. Breve introducción a la metodología cladística. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Wagner, W. H. Jr.** 1961. Problems in the classification of ferns. *Rec. Adv. Bot.* 1: 841-844.
- Wagner, W. H. Jr.** 1983. Reticulistics: The recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. En: Platnick, N. I. y V. Funk (eds.), *Advances in Cladistics*, 2, New York Botanical Garden, New York, pp. 63-79.
- Wallace, A. R.** 1876. The geographical distribution of animals. Hafner, New York.
- Wanntorp, H. E.** 1983a. Reticulated cladograms and the identification of hybrid taxa. En: Platnick, N. I. y V. Funk (eds.), *Advances in Cladistics*, 2, New York Botanical Garden, New York, pp. 81-88.
- Wanntorp, H. E.** 1983b. Historical constraints in adaptation theory: Traits and non-traits. *Oikos* 41: 157-159.
- Wanntorp, H. E., D. R. Brooks, T. Nilson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns y N. Wedell.** 1990. Phyloge-

- netic approaches in ecology. *Oikos* 41: 119-132.
- Watrous, L. E. y Q. D. Wheeler.** 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Wenzel, J. W. y J. M. Carpenter.** 1994. Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. En: Eggleton, P. y R. I. Vane-Wright (eds.), *Phylogenetics and Ecology*, Linnean Society Symposium Series, no. 17, London Academic Press, Londres, pp. 79-101.
- West-Eberhard, M. J.** 1978. Polygyny and the evolution of social behavior in wasps. *J. Kansas Entomol. Soc.* 51: 832-856.
- Wheeler, Q. D.** 1981. The ins and outs of character analysis: A response to Crisci and Stuessy. *Syst. Bot.* 6: 297-306.
- Wheeler, Q. D.** 1986. Character weighting and cladistic analysis. *Syst. Zool.* 35: 102-109.
- Wiens, J.** 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44: 482-500.
- Wiley, E. O.** 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.* 28: 308-337.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.
- Wiley, E. O.** 1987. Methods in vicariance biogeography. En: Hovenkamp, P. et al. (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht, pp. 283-306.
- Wiley, E. O.** 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 37: 271-290.
- Wiley, E. O.** 1988b. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk.** 1991. The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Spec. Public.* 19: 1-158.
- Wilkinson, M.** 1994. Common cladistic information and its consensus representation: Reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Syst. Zool.* 43: 343-368.
- Williams, P. H., and C. J. Humphries.** 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation. En: Forey, P. L., C. J. Humphries y R. L. Vane-Wright (eds.), *Systematics and Conservation Evaluation* Systematics Association, Special Volume 50, Oxford, pp. 269-287.
- Williams, P. H., C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright.** 1991. Measuring biodiversity: Taxonomic relatedness for conservation priorities. *Austr. Syst. Bot.* 4: 665-679.
- Williams, P. H., R. I. Vane-Wright y C. J. Humphries.** 1993. Measuring biodiversity for choosing conservation areas. En: La Salle, J. e I. D. Gauld (eds.), *Hymenoptera and biodiversity*, CAB International, Wallingford, pp. 309-328.
- Wilson, M. V. H.** 1992. Importance for phylogeny of single and multiple stem-group fossil species with examples from freshwater fishes. *Syst. Zool.* 41: 462-470.
- Wygodzinsky, P. y S. Coscarón.** 1962. On the relationships and zoogeographical significance of *Austrosimulium anthracinum* (Bigot), a blackfly from southern South America (Diptera: Simuliidae). *Pac. Ins.* 4(1): 235-244.
- Yang, Z.** 1994. Statistical properties of the maximum likelihood method of phylogenetic estimation and comparison with distance matrix methods. *Syst. Biol.* 43: 329-342.
- Yeates, D. K.** 1995. Groundplans and exemplars: Paths to the tree of life. *Cladistics* 11: 343-357.
- Zandee, M. y M. C. Roos.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.
- Zimmermann, W.** 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. En: Abderhalden, E. (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. IX, 3, pp. 941-1053.