

---

**SISTEMÁTICA, BIOGEOGRAFÍA, EVOLUCIÓN**  
Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio

Juan J. Morrone

Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera',  
Facultad de Ciencias, UNAM

México, 2000

---

## **Sistemática, biogeografía, evolución**

Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio

1ª edición 2001

Diseño de portada: Miguel Marín y Elizabeth García

Diseño de interiores: Adrián Fortino

© D.R. 2001. Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias. Ciudad Universitaria. Delegación

Coyoacán, C.P.04510, México Distrito Federal.

[editoriales@ciencias.unam.mx](mailto:editoriales@ciencias.unam.mx)

ISBN: 978-968-36-8600-8

Prohibida la reproducción parcial o total de la obra por cualquier medio sin la autorización por escrito del titular de los derechos patrimoniales.

Hecho en México.

---

*Si el milagro se produce, como ocurre a veces; si de ambos lados de la secreta rajadura surgen una junto a otra dos plantas verdes de especies diferentes, de las cuales cada una ha elegido el suelo más propicio; y si en el mismo momento se adivinan en la roca dos amonites con involuciones desigualmente complicadas, que señalan a su modo una distancia de algunas decenas de milenios; entonces, de repente, el espacio y el tiempo se confunden; la diversidad viviente del instante juxtapone y perpetúa las edades. El pensamiento y la sensibilidad acceden a una dimensión nueva, donde cada gota de sudor, cada flexión muscular, cada jadeo, se vuelven otros tantos símbolos de una historia cuyo movimiento propio mi cuerpo reproduce, al mismo tiempo que su significación es abrazada por mi pensamiento. Me siento bañado por una inteligibilidad más densa, en cuyo seno los siglos y los lugares se responden y hablan lenguajes finalmente reconciliados.*

Claude Lévi-Strauss,  
*Tristes trópicos* (1976: 44-45)

---

## Prefacio

■ La evolución de los seres vivos, definida por Charles Darwin hace un siglo y medio como ‘descendencia con modificación’, es el principio unificador de la biología. Sin el concepto de evolución, zoólogos, botánicos, paleontólogos, embriólogos, ecólogos y genetistas trabajarían aisladamente. El conocimiento de la evolución como un hecho —y no simplemente como una teoría— ha sido fundamental en la historia de la biología, constituyendo una revolución científica que incluso se extendió hacia otros campos del saber humano, como la astronomía, la antropología, la historia, la sociología y la economía, pudiéndose llegar a afirmar que no existen disciplinas científicas, actitudes humanas ni poderes institucionales que no hayan sido afectados por las ideas que Darwin propuso en 1859 en *El origen de las especies*. En 1910, el filósofo John Dewey llegó a afirmar que Darwin transformó la lógica misma del pensamiento occidental, al cuestionar razonamientos teleológicos e introducir la noción de cambio evolutivo.

Los estudios evolutivos pueden organizarse en dos campos básicos. Por un lado, tenemos el estudio de los procesos que han conducido a la aparición de nuevas formas de vida, y por otro, el estudio de los patrones de la biodiversidad, es decir el resultado de la evolución. Genetistas, fisiólogos y ecólogos de poblaciones, entre otros, se dedican a estudiar los procesos evolutivos. Taxónomos, biogeógrafos, paleontólogos y embriólogos, entre otros, analizan los patrones de la biodiversidad.

A partir de la publicación del *El origen de las especies*, el estudio de los procesos evolutivos ha ocupado a un buen número de biólogos. El estudio de los patrones de la biodiversidad, sin embargo, habría de esperar un siglo más para comenzar a desarrollarse con mayor intensidad, a través de la sistemática filogenética, propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig en 1950, y la panbiogeografía, propuesta por el botánico italiano León Croizat en 1964.

Mi objetivo es presentar una breve introducción al estudio de los patrones de la biodiversidad, a través de las herramientas brindadas por la sistemática, la biogeografía y la evolución. Intento mostrar cómo el lenguaje común de la sistemática filogenética, la panbiogeografía y la

biogeografía cladística es —parafraseando a Gregory Bateson (1980)— la «pauta que conecta» a estas disciplinas. La obra está dirigida básicamente a estudiantes de grado de las materias Sistemática, Biogeografía y Evolución.

Agradezco a Ana Barahona, Adrián Fortino, Isolda Luna, Layla Michán, Adolfo Navarro, Adrián Nieto y Edna Suárez por la lectura crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias. Asimismo, agradezco a Adrián Fortino por el diseño gráfico del libro. La publicación de esta obra fue posible gracias al apoyo económico del proyecto PAPIME-MI208199 de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

# Contenido

---

<b>Introducción</b> .....	1
La revolución darwiniana.....	3
Sistemática filogenética.....	6
La revolución croizatiana.....	9
Panbiogeografía y biogeografía cladística.....	13
Referencias seleccionadas.....	14

<b>Sistemática</b> .....	17
Métodos clasificatorios.....	19
Análisis cladístico.....	23
Los caracteres en la cladística.....	25
Identificación de estados plesiomórficos y apomórficos.....	27
Matrices de datos y cladogramas.....	29
Clados y grados.....	31
Construcción de cladogramas.....	31
Clasificación filogenética.....	34
Referencias seleccionadas.....	36

<b>Biogeografía</b> .....	39
Descripción de patrones biogeográficos.....	43
Determinación de homología espaciales.....	44
Trazos y nodos.....	46
Métodos panbiogeográficos cuantitativos.....	49
Relación entre biogeografía cladística y panbiogeografía.....	52
Identificación de áreas de endemismos.....	55
Determinación de relaciones cladísticas entre áreas.....	60
Cladogramas taxonómicos de áreas.....	60
Cladogramas resueltos de áreas.....	60
Cladogramas generales de áreas.....	65
Referencias seleccionadas.....	68

<b>Evolución.....</b>	<b>71</b>
Especiación.....	71
Especiación alopátrida.....	75
Especiación peripátrida.....	76
Especiación simpátrida.....	76
Adaptación.....	78
¿Cómo se originan los caracteres adaptativos?.....	78
Diversificación adaptativa.....	79
Convergencia adaptativa.....	82
Coevolución.....	83
Coespeciación.....	83
Coadaptación.....	86
Referencias seleccionadas.....	88

<b>Hacia una nueva visión de los patrones de la biodiversidad..</b>	<b>91</b>
Referencias seleccionadas.....	95

<b>Ejercicios.....</b>	<b>97</b>
------------------------	-----------

# Introducción

---



■ El filósofo de la ciencia Thomas Kuhn (1971) propuso que la historia de la ciencia posee un carácter básicamente episódico, en que se alternan prolongados periodos de ‘ciencia normal’ con breves periodos ‘revolucionarios’. Durante los primeros, el conocimiento se acumula dentro de los cauces aceptados por la comunidad científica, mientras que durante los segundos —también conocidos como rupturas epistémicas— se reestructuran las prácticas y los discursos, estableciéndose nuevas concepciones teóricas y cambiando drásticamente el modo en que los científicos practican una determinada disciplina.

En 1859, Charles Darwin publicó *El origen de las especies*, obra que sin duda alguna constituye la ruptura epistémica más importante en la historia de la biología. Poco más de un siglo después, en 1964, Léon Croizat publicó *Espacio, tiempo, forma*, obra comparable en importancia a la de Darwin, si bien sus consecuencias no parecerían ser tan espectaculares. Ambos autores, a su manera, dieron un sentido nuevo al estudio de los patrones de la biodiversidad: Darwin, incorporando la dimensión temporal, y Croizat, haciendo lo propio con la dimensión espacial.

### **La revolución darwiniana**

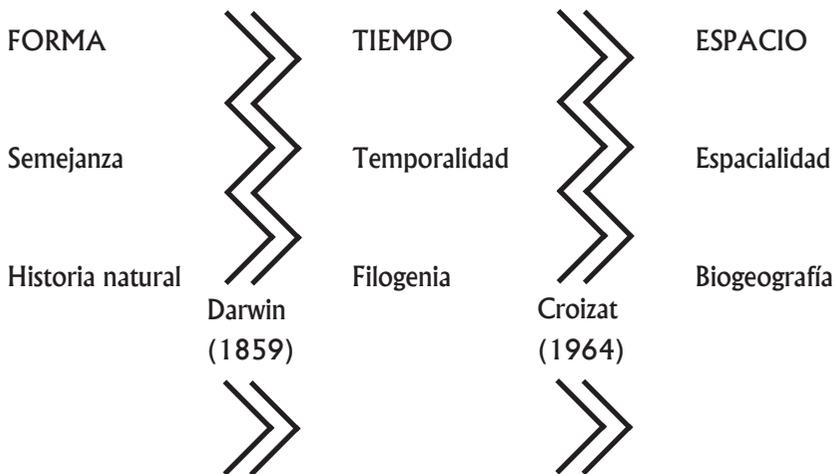
Durante la Edad Media y el Renacimiento, el conocimiento acerca de los seres vivos se desarrolló simplemente descubriendo semejanzas entre los mismos e incluso con otros componentes de la naturaleza. La naturaleza era un texto y la historia natural se dedicaba a leerlo y descifrarlo, buscando descubrir esencias ocultas. A partir del siglo XVIII, el objetivo de la historia natural fue descubrir las semejanzas constantes en los seres vivos, los llamados ‘arquetipos básicos’.

Pese a que varios autores anteriores a Darwin —como Buffon, Maupeituis, Lamarck y Chambers— plantearon ideas cercanas a las evolucionistas, la noción de cambio evolutivo era ajena a las prácticas de la historia natural. La publicación de *El origen de las especies* constituyó un quiebre epistémico, a partir del cual se estableció firmemente la idea que los seres vivos evolucionan a partir de ancestros comunes. A partir de Darwin se reinterpretaron los arquetipos como ancestros comunes y las

relaciones de similitud como relaciones genealógicas. Con ello, se reestructuraron las prácticas y los discursos relacionados con el estudio de los seres vivos, los que pasaron del ámbito de la historia natural al de la biología (Fig. 1).

La ‘teoría de la evolución’ de Darwin es una teoría compleja, que comprende al menos ocho ideas diferentes:

- Origen común: cada grupo de seres vivos desciende de un antepasado común y todos los seres vivos (animales, plantas, hongos, algas, microorganismos, etc.) a su vez se remontan a un origen único de la vida en nuestro planeta.
- Transformismo: los seres vivos no son inmutables, sino que cambian constantemente.
- Diversificación: los seres vivos se diversifican, multiplicándose el número de especies, a partir de especies preexistentes.
- Selección natural: en cada generación hay superproducción de organismos, por lo que solo sobreviven y dejan descendientes los que poseen una combinación bien adaptada de caracteres heredables.



**Fig. 1.** Principales rupturas epistemológicas en el estudio de los patrones de la biodiversidad.

- Leyes de crecimiento: existe una serie de tipos estructurales básicos, los que no se modifican por la acción de la selección natural.
- Pangénesis: mecanismo de herencia de los caracteres adquiridos, en que en determinadas condiciones los organismos transmiten a su descendencia caracteres que les resultan ‘útiles’, mediante partículas denominadas gémulas.
- Gradualismo: el cambio evolutivo es un proceso gradual de las poblaciones, no hay ‘saltos’ repentinos que llevan a la aparición de organismos completamente diferentes.
- Centros de origen: las especies nuevas evolucionan en áreas restringidas, desde donde se dispersan hasta sus áreas de distribución actuales.

Pese a que Darwin presentó estas ideas como una unidad coherente en *El origen de las especies*, resulta notable que casi ningún autor las haya aceptado a todas ellas simultáneamente. Muy pronto, los seguidores de las ideas darwinistas dejaron de lado la idea de la pangénesis, y algo más tarde, los autores de la ‘síntesis moderna’ hicieron lo propio con la leyes de crecimiento. Autores más recientes han dudado de la naturaleza gradual del cambio evolutivo y la relevancia que posee la selección natural para explicar el surgimiento de especies nuevas. En las últimas décadas del siglo XX, sin embargo, ha comenzado a emerger una concepción más plural del darwinismo, con lo que podemos decir que en última instancia todos los biólogos —a menos que sean partidarios del creacionismo— son, de hecho, ‘darwinistas’.

Ahora bien, si nos referimos específicamente al análisis de los patrones que resultan de la evolución, la principal contribución de Darwin fue la de agregarle la dimensión temporal, a través de la cual cambian los seres vivos. A partir de la contribución de Darwin, no hay más esencias estáticas, la vida evoluciona constantemente a lo largo del tiempo. Con el objeto de representar este cambio evolutivo en función del tiempo, Darwin utilizó un árbol filogenético (Fig. 2), en que algunas ramas representan especies extintas en épocas geológicas anteriores y otras llegan hasta la actualidad. Notablemente, este árbol filogenético constituye la única ilustración de *El origen de las especies*.

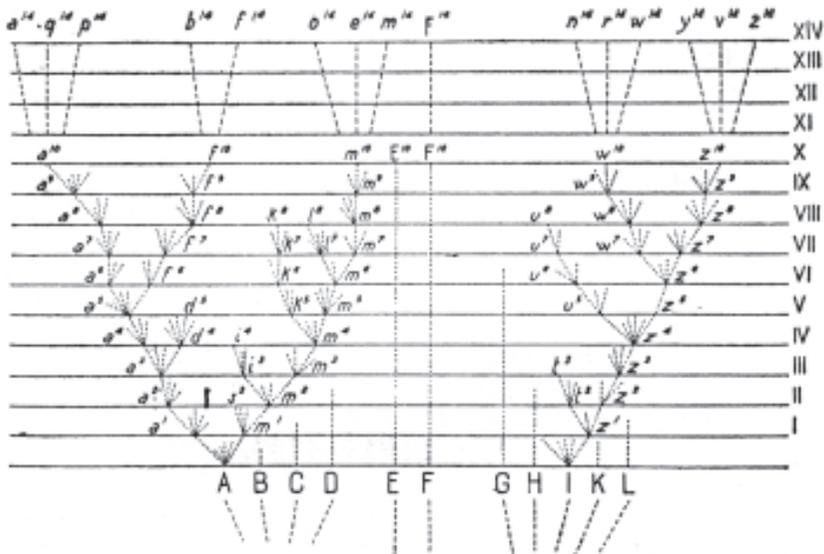


Fig. 2. Árbol filogenético presentado por Darwin (1859) en el *Origen de las especies*.

### Sistemática filogenética

Si bien no existe unanimidad al respecto, algunos autores han sostenido que es posible trazar el desarrollo de la sistemática filogenética a partir de las ideas de Darwin. La sistemática filogenética o cladística, el paradigma actual de la taxonomía, considera que una clasificación ‘natural’ es aquella basada en las relaciones genealógicas. Es muy interesante cómo esta idea se desarrolló a partir de las ideas de Darwin, de modo paralelo en diferentes países de Europa y las Américas.

Varios autores alemanes fueron los primeros y más entusiastas seguidores de Darwin. En 1866, Ernst Haeckel propuso árboles filogenéticos para los reinos de seres vivos, plantas, cnidarios, equinodermos, articulados, moluscos, vertebrados y mamíferos. Tres años más tarde, Fritz Müller aplicó las ideas evolucionistas al estudio sistemático de los crustáceos y analizó el problema planteado por el conflicto entre caracteres que sus-

intentan hipótesis filogenéticas diferentes, la distinción entre caracteres primitivos y derivados, y el uso de la ontogenia para polarizar caracteres. Müller fue el primer autor en proponer filogenias basadas en caracteres y no tan solo especulativas como las propuestas por Häckel. A partir de la quinta edición de *El origen de las especies*, Darwin adoptó el descubrimiento de Müller de la incongruencia existente entre caracteres larvales y adultos, como una demostración de que similitud y genealogía no coinciden siempre. Zimmermann (1931) definió claramente las relaciones filogenéticas, siendo citado por Hennig (1950) como una de las fuentes de su concepto de 'monofilia'.

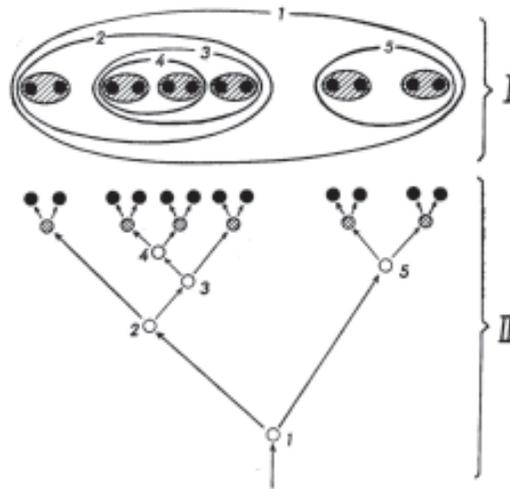
En Italia, a partir de la última década del siglo XIX, se desarrolló otro núcleo de autores que contribuyeron con las ideas evolucionistas. El más relevante de estos autores es el anelidólogo Daniele Rosa, quien en su *Hologénesis* (1918) anticipó algunos de los planteamientos filogenéticos hennigianos.

El británico Mitchell, secretario de la Sociedad Zoológica de Londres a comienzos del siglo XIX, podría considerarse como el autor del axioma de acuerdo con el cual los grupos monofiléticos solo pueden reconocerse a través de caracteres derivados compartidos o sinapomorfías. Mitchell llamó a los caracteres primitivos 'arqueocéntricos' y a los evolucionados 'apocéntricos', considerando que solamente los segundos podían brindar evidencia acerca de relaciones genealógicas. Este autor propuso varios agrupamientos de aves basados en sus relaciones genealógicas, pero no llegó a elaborar un método clasificatorio coherente.

En los Estados Unidos, desde fines del siglo XIX, varios darwinistas contribuyeron con discusiones de índole filogenética. Busck (1909) reconoció que la similitud y el nivel de organización no necesariamente reflejaban relaciones filogenéticas. Braun (1919) distinguió entre caracteres primitivos, derivados y únicos al establecer la posición filogenética de una familia de mariposas.

Pese a estos y otros desarrollos de la sistemática filogenética, fue con la publicación de la obra *Elementos de una sistemática filogenética*, del entomólogo alemán Willi Hennig (1950; hay traducción al español de 1968) que tuvo lugar la sistematización más completa y coherente de los

principios de la sistemática filogenética. Hennig se refirió a la ubicación de la sistemática en el conjunto de otras disciplinas de la biología, y discutió la falta de sustento teórico de la misma, defendiendo claramente la idea que es una ciencia y no un arte. Como parte de su sistematización, Hennig propuso el concepto de ‘holomorfoloía’ para referirse al conjunto de los caracteres provenientes de todos los estadios del desarrollo por los que pasa un organismo desde la fertilización hasta la muerte, a los cuales denominó semaforontes. La importancia de este concepto radica en que permite integrar la variabilidad total de un individuo a lo largo del tiempo de su vida. Hennig presentó dos formas equivalentes de representar sistemas jerárquicos: diagramas de conjuntos y árboles filogenéticos, hoy conocidos como cladogramas (Fig. 3). En este cladograma vemos puntos de ramificación (donde se situarían las especies ancestrales) y especies terminales. Los grupos de especies que descienden de un ancestro común, llamados monofiléticos, se reflejan en los subconjuntos del diagrama de la parte superior.



**Fig. 3.** Diagramas de conjuntos (I) y cladograma (II) presentados por Hennig (1968).

En el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York se constituyó uno de los grupos más activos de seguidores de las ideas hennigianas, conocidos como ‘cladistas’. Donn E. Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick se encuentran entre sus figuras más destacadas. La obra de Nelson y Platnick (1981), *Sistemática y biogeografía: Cladística y vicarianza*, representa una síntesis de la sistemática filogenética de Hennig con la panbiogeografía de Croizat, a la luz de los principios epistemológicos de Karl Popper. Resulta notable cómo a partir de estos autores la cladística pasó por una transformación que la hizo independiente de toda consideración preliminar acerca de la filogenia. De acuerdo con esta concepción, si se pretende que la explicación causal de un patrón evolutivo sea realmente eficiente, es preferible no percibirlo en términos del proceso que lo ha producido. Es decir que la construcción del cladograma debe ser lo más independiente posible del análisis de los procesos evolutivos —para no caer en razonamientos circulares— y una clasificación natural debe preceder a las propuestas filogenéticas. De este modo, la cladística no es vista como una ruptura epistémica con la sistemática prehennigiana, sino como un modo explícito y lógico de estudiar caracteres y emplearlos para construir clasificaciones naturales.

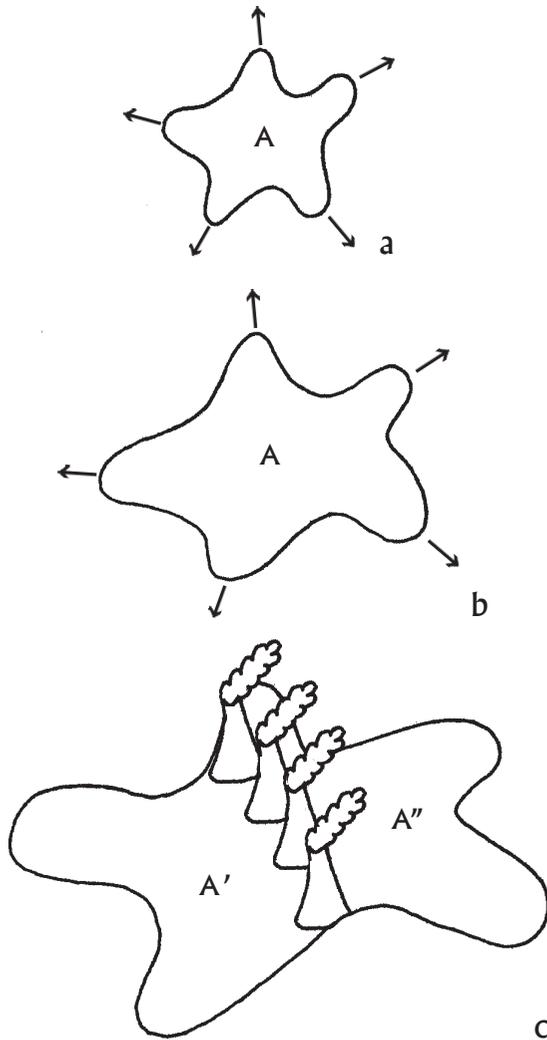
### **La revolución croizatina**

En 1964, Léon Croizat publicó *Espacio, tiempo, forma*, donde se enfatizó el papel primordial del espacio en los estudios evolutivos. La panbiogeografía de Croizat supone que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas, lo que se resume en dos metáforas: «espacio, tiempo y forma = síntesis biológica» y «Tierra y vida evolucionan juntas». De acuerdo con Croizat, la evolución es función del espacio, el tiempo y la forma, existiendo diferentes disciplinas que enfatizan algunas de estas dimensiones: la ecología (forma / espacio), la sistemática (forma / tiempo) y la biogeografía (espacio / tiempo).

Con el objeto de comprender apropiadamente la relevancia de la panbiogeografía de Croizat, es preciso contrastarla con las ideas biogeográficas desarrolladas en *El origen de las especies*. Como parte de la presentación

de su teoría evolutiva, Darwin examinó uno de los problemas biogeográficos más interesantes: el de las distribuciones disyuntas, es decir las que poseen los taxones emparentados que se encuentran en dos o más áreas ampliamente separadas entre sí. Los autores predarwinianos habían postulado la existencia de ‘centros de creación’, mientras que Darwin (1859) interpretó que las distribuciones disyuntas eran resultado de la descendencia con modificación. Luego de evolucionar a partir de especies preexistentes en ‘centros de origen’, los organismos se dispersaban al azar por sus diferentes medios, atravesando barreras preexistentes, para llegar a ocupar nuevas áreas. Las ideas de Darwin originaron el paradigma biogeográfico dispersalista, desarrollado principalmente durante el siglo XX. La identificación del centro de origen de un taxón constituye el punto de partida de todo análisis dispersalista. Una vez identificado dicho centro, los autores dispersalistas buscan reconstruir la historia biogeográfica del taxón, postulando rutas de dispersión a través de las cuales las especies se han dispersado en el pasado. Ya que los medios de dispersión que posee cada taxón son diferentes y la dispersión es un fenómeno que se da al azar, sus historias biogeográficas deberían ser diferentes.

Croizat propuso una alternativa a la biogeografía dispersalista, de acuerdo con la cual existen dos fases o etapas en la evolución de la distribución espacial de los seres vivos. Inicialmente, los organismos expanden activamente su área de distribución, para ocupar el mayor espacio geográfico posible. En una segunda fase, la distribución se estabiliza, por lo que al surgir barreras a la dispersión (como ríos o montañas), la distribución se fragmenta, fenómeno conocido como ‘vicarianza’ (Fig. 4a-c). A diferencia de la explicación por dispersiones azarosas, la explicación por vicarianza debida al surgimiento de barreras es más general, ya que la aparición de una barrera necesariamente afecta a muchos organismos a la vez, por lo que los patrones de distribución de diferentes taxones deberían ser repetitivos y no únicos. Esta es la idea básica que Croizat contrastó a lo largo de su extensa obra biogeográfica, descubriendo que los patrones biogeográficos repetidos o trazos generalizados principales en muchos casos no correspondían con las configuraciones actuales de los continentes, conectando áreas hoy separadas por enormes distancias.



**Fig. 4.** Fases de la vicarianza: a-b, una especie se origina en un sitio determinado y se dispersa en ausencia de barreras; c, surge una barrera —en este caso, una cadena de volcanes— que interrumpe el flujo génico y permite el surgimiento de dos especies nuevas.

Por ello, consideró que varias de las regiones biogeográficas clásicas no representaban unidades naturales, sino que estaban 'compuestas' por elementos bióticos heterogéneos.

Por otra parte, Croizat (1964) reexaminó la relación entre los estudios biogeográficos y evolutivos. De acuerdo con esta autor, en la evolución es posible distinguir claramente la existencia de dos etapas: una es principalmente direccional, resultando de premisas estructurales que, una vez que se establecen, determinan el curso de la evolución a lo largo de secuencias irreversibles; y la otra involucra adaptación y selección natural, pero siempre en función de la dirección primaria. El proceso básico de diferenciación morfológica está dado por la fragmentación de una población ancestral en grupos subordinados, requiriendo que exista la capacidad potencial de cambio durante el periodo de aislamiento, ya que la adaptación solo opera secundariamente sobre un componente primario provisto por la evolución dirigida. Consistiendo esencialmente en la fragmentación de una población ancestral en poblaciones subordinadas en espacio y tiempo, debido a modificaciones de la forma, el proceso de diferenciación morfológica conlleva a la vicarianza geográfica, taxonómica y ecológica. Algunas 'fórmulas' que Croizat empleó para representar las interrelaciones entre biogeografía y evolución son las siguientes:

- evolución = espacio + tiempo + forma.
- dispersión (en general) = translación en espacio + diferenciación morfológica.
- dispersión (en el tiempo de la diferenciación morfológica vicariante o inmovilidad) = diferenciación morfológica + translación en espacio.
- dispersión (en el tiempo de la radiación activa o movilidad) = translación en espacio + diferenciación morfológica.

Dado que la diferenciación morfológica en la etapa de inmovilidad es un proceso fundamental de la evolución, el que un taxón en un área excluya a otro taxón afín es un hecho de gran importancia, pues es la prueba de que ambos han evolucionado separadamente. Para Croizat, además, esto demuestra que las teorías que postulan *a priori* 'migraciones', 'centros de origen' y 'medios casuales' como medios biogeográficos esenciales son erróneas. Los patrones de distribución de los seres vivos,

cualesquiera sean sus medios de dispersión, son absolutamente congruentes en un mínimo de trazos y centros. No existe nada casual en la naturaleza, todo obedece a leyes inflexibles, aun si sus manifestaciones son diferentes en detalle. La forma, en sus aspectos técnicos, puede llevarnos a consideraciones diferentes si el objeto de nuestro estudio es una margarita o una ballena, pero la diferenciación morfológica como proceso en espacio y tiempo es la misma para ambas.

### **Panbiogeografía y biogeografía cladística**

Si bien algunos darwinistas conocieron la obra de Croizat, deliberadamente evitaron mencionarla en sus escritos. Croizat, por su parte, expresó siempre del modo más franco (a veces brutal) su inconformidad con los autores dispersalistas. Por otra parte, el grupo de cladistas del Museo Americano de Historia Natural —Nelson, Rosen y Platnick— asoció el concepto de trazo de Croizat con el método de la sistemática filogenética de W. Hennig, creando la biogeografía cladística o de la vicarianza. La obra más importante de la biogeografía cladística es *Sistemática y biogeografía: Cladística y vicarianza* (Nelson y Platnick, 1981). De acuerdo con sus autores, Hennig y Croizat realizaron contribuciones sustanciales similares, al señalar las insuficiencias de algunos métodos convencionales de la taxonomía y la biogeografía, respectivamente, y al sugerir métodos significativamente mejorados para esos campos.

La aparición del libro de Nelson y Platnick (1981), sin embargo, marcó el distanciamiento definitivo entre Croizat y los cladistas del Museo Americano de Historia Natural, ya que la asociación de sus ideas biogeográficas con la sistemática filogenética de Hennig era algo que a aquel le resultaba inaceptable. Por otra parte, varios biólogos neozelandeses, como Robin Craw, John Grehan, Michael Heads y Rod Page, retomaron las ideas originales de Croizat, considerando que las mismas constituían una metodología más apropiada que la de la biogeografía cladística. No habría de pasar mucho tiempo para que los partidarios de la panbiogeografía y los de la biogeografía cladística iniciaran un amplio debate acerca de los valores relativos de ambos enfo-

ques. Sin embargo, para algunos autores más recientes, la panbiogeografía y la biogeografía cladística no son irreconciliables, sino que representan enfoques complementarios, destinados a responder preguntas diferentes.

### Referencias seleccionadas

- **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.
- **Busck, A.** 1909. Notes on Microlepidoptera, with descriptions of new North American species. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 11: 87-103.
- **Carolin, R.** 1984. Mitchell's theorem and its impact on biology. En: *Cladistics, Systematics and Phylogeny Symposium*, Canberra, Abstracts, p. 1.
- **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.
- **Croizat, L.** 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- **Darwin, C. R.** 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, Londres.
- **Dupuis, C.** 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 1-24.
- **Eldredge, N.** 1997. *Síntesis inacabada: Jerarquías biológicas y pensamiento evolutivo moderno*. Ciencia y Tecnología, Fondo de Cultura Econó-

- mica, México, D.F.
- **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.
  - **Häckel, E.** 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. G. Reimer, Berlín.
  - **Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlín.
  - **Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
  - **Hull, D. L.** 1988. *Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago.
  - **Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography- Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography series 12, Oxford University Press, Oxford.
  - **Kuhn, T. S.** 1971. *La estructura de las revoluciones científicas*. Breviarios, nro. 213, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
  - **Llorente, J.** 1990. *La búsqueda del método natural*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
  - **Martínez, S. y A. Barahona (eds.).** 1998. *Historia y explicación en biología*. Ediciones Científicas Universitarias, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
  - **Mayr, E.** 1992. *Una larga controversia: Darwin y el darwinismo*. Drakonotos, Barcelona.
  - **Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
  - **Nelson, G.** 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* 19: 373-384.
  - **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.

- **Platnick, N. I.** 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Syst. Zool.* 28: 537-546.
- **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.
- **Popper, K. R.** 1983. *Conjeturas y refutaciones: El desarrollo del conocimiento científico.* Paidós Estudio, Básica, Barcelona.
- **Popper, K. R.** 1985. *La lógica de la investigación científica.* Tecnos, Colección Estructura y Función, Madrid.
- **Rosa, D.** 1918. *Ologenesi: Nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi.* R. Bemporad e Figlio, Florencia.
- **Ruiz, R. y F. J. Ayala.** 1998. *El método en la ciencias: Epistemología y darwinismo.* Sección de Obras de Ciencias y Tecnología, Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- **Salthe, S. N.** 1985. *Evolving hierarchical systems.* Columbia University Press, New York .
- **Zimmermann, W.** 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. En: Abderhalden, E. (ed.), *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, Abt. IX, 3, pp. 941-1053.

# Sistemática

---



■ La sistemática es la disciplina que estudia la clasificación de los seres vivos. También se la conoce como taxonomía, aunque algunos autores prefieren reservar este último término para cuestiones teóricas, referidas a los principios y procedimientos clasificatorios, y emplear el nombre de sistemática para un campo del conocimiento más amplio.

El objetivo principal de la investigación sistemática es obtener una clasificación de los seres vivos estudiados. Pero, ¿para qué construimos clasificaciones? Básicamente, porque ellas nos permiten manejar una gran cantidad de información y recuperarla fácilmente. Cuando decimos que una determinada especie pertenece a la clase *Mammalia* —como se denomina científicamente al grupo de los mamíferos— automáticamente estamos asumiendo que tendrá glándulas mamarias, pelos y algunas características óseas particulares, sin necesidad de detallarlas. Además, las clasificaciones permiten predecir información desconocida. Por ejemplo, si descubrimos una nueva especie de mamíferos, aunque solo podamos analizar algunos de sus caracteres, podemos predecir que esa especie también tendrá algunos caracteres no observados.

Las clasificaciones no son meros archivos de información, sino que son hipótesis acerca de los patrones de la biodiversidad. Esto tiene relación con las ideas acerca del conocimiento científico del filósofo Karl Popper, según el cual todo conocimiento científico es conjetural y especulativo, consistiendo en hipótesis que nunca pueden ser verificadas, solo contrastadas. Es decir, que nunca estaremos seguros de que cierto conocimiento es cierto, sino que representa una conjetura acerca de la realidad. Los científicos analizan problemas particulares, proponen soluciones y las contrastan, tratando de detectar y desechar las que estaban equivocadas.

## **Métodos clasificatorios**

En la historia de la sistemática se han desarrollado varios métodos clasificatorios. Los principales son la taxonomía gradista, la fenética y la cladística.

La taxonomía gradista o evolucionista se basa en la idea de agrupar taxones considerando, a la vez, las relaciones genealógicas y el grado de diferencia entre los mismos. Los taxónomos gradistas admiten grupos

## Etapas de un estudio sistemático

1. Tareas preliminares
  - 1.1. Búsqueda bibliográfica.
  - 1.2. Selección de los taxones.
  - 1.3. Planteamiento de hipótesis iniciales.
  - 1.4. Planteamiento del protocolo a seguir en el estudio.
2. Desarrollo del estudio
  - 2.1. Análisis de los caracteres.
  - 2.2. Registro de la evidencia obtenida.
  - 2.3. Procesamiento de los caracteres.
  - 2.4. Reconocimiento y nominación de los taxones.
3. Publicación de los resultados.

parafiléticos o 'grados' (Fig. 5) en sus clasificaciones: (a) si hay un intervalo morfológico notorio entre un grupo monofilético y la serie de taxones que lo anteceden, (b) si el grupo monofilético ocupa una 'zona adaptativa'

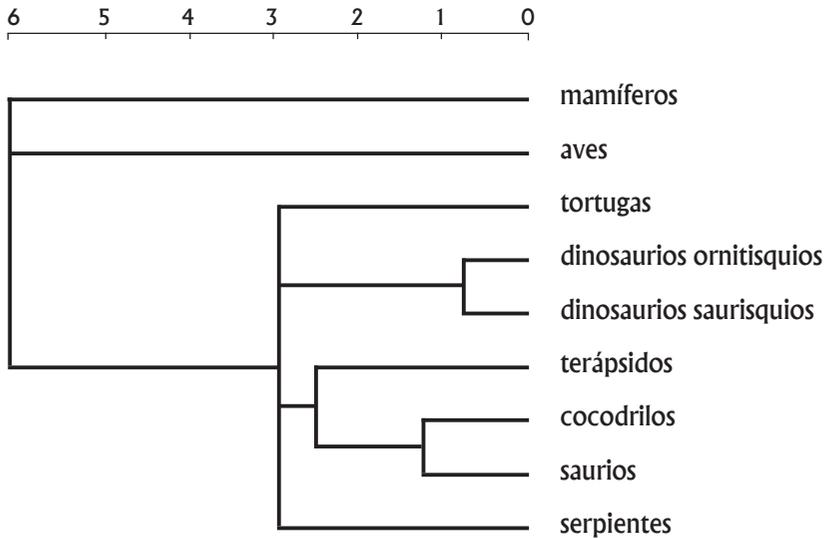


**Fig. 5.** Árbol filogenético de reptiles, aves y mamíferos, ilustrando el concepto de grado.

diferente que la serie de taxones que lo anteceden, o (c) si hay una mayor riqueza de especies en el grupo monofilético, en relación con la relativa pobreza de la serie de taxones que lo anteceden. Uno de los casos más conocidos es el de los reptiles. Aunque este taxón es parafilético, pues no incluye todos los descendientes de su ancestro común (Fig. 5), los gradistas consideran que el grado de diferencia que poseen con las aves y los mamíferos justifica que se los mantenga como tres taxones separados.

La metodología gradista es muy heterogénea. En 1961, George G. Simpson resumió la práctica taxonómica gradista en su obra *Principios de taxonomía animal*, aunque desafortunadamente no detalló procedimientos analíticos precisos. Podemos decir que dado, que más que en principios científicos explícitos, se basa en el criterio de autoridad, difícilmente permite repetir los resultados de los análisis. Además, el excesivo interés en el proceso de especiación hizo que muchos taxónomos enfatizaran el estudio de problemas a nivel específico, lo que contribuyó al retraso en la aceptación de la cladística.

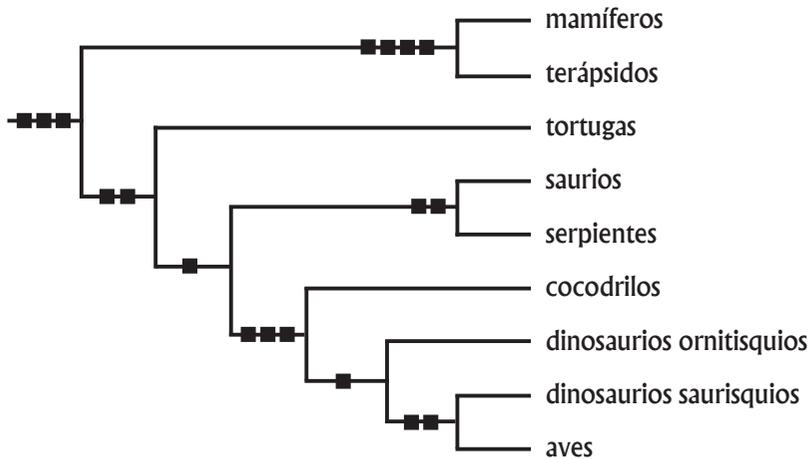
La taxonomía fenética o numérica se basa en la idea de agrupar taxones por su similitud global. Luego de analizar un gran número de caracteres y evaluar su distribución en los taxones analizados, se obtienen coeficientes que expresan las relaciones entre estos últimos y se construye un fenograma (Fig. 6). En este diagrama los taxones se agrupan según su parecido global (compárese con el árbol filogenético presentado antes para los mismos taxones). Una desventaja de la fenética es que las estimaciones basadas en similitud global pueden ‘mezclar’ caracteres que se aplican a diferentes niveles de universalidad del problema examinado. Otro inconveniente es que es posible obtener diferentes agrupamientos a partir de la misma matriz de datos, si se emplean distintos algoritmos, por lo que no se logran la objetividad y la estabilidad buscadas. Pese a sus deficiencias, la taxonomía fenética constituyó una evidente mejora en relación con la taxonomía gradista, al disminuir las decisiones subjetivas y proponer métodos explícitos. Actualmente la taxonomía fenética ha sido abandonada casi por completo, salvo por su uso para resolver problemas taxonómicos por debajo del nivel de la especie.



**Fig. 6.** Fenograma de reptiles, aves y mamíferos. La escala de la parte superior cuantifica el parecido global entre los diferentes taxones.

La sistemática filogenética o cladística considera que la clasificación de los seres vivos debe basarse en el reconocimiento de sus relaciones genealógicas, a través de un cladograma (Fig. 7). En éste se detallan los caracteres que justifican cada uno de los agrupamientos taxonómicos, denominados clados o grupos monofiléticos. Los clados son los únicos grupos que reconocen como válidos los taxónomos cladistas. Así, por ejemplo, tiene sentido reconocer a la clase Insecta como un grupo monofilético natural, pero no podemos reconocer un grupo que reúna a todos los insectos carentes de alas, ya que las alas se han perdido varias veces independientemente en varios clados del grupo.

En un comienzo la cladística produjo innumerables y acaloradas discusiones, sobre todo por el énfasis en aceptar solamente grupos monofiléticos. Hoy en día las discusiones han mermado y existe un amplio consenso en aceptar la superioridad de este enfoque clasificatorio sobre los demás.



**Fig. 7.** Cladograma de reptiles, aves y mamíferos. Los cuadrados negros representan los caracteres propios de cada clado.

Entre las funciones más importantes de la cladística, podemos destacar las siguientes:

- Proveer el marco mediante el cual los biólogos pueden comunicar información acerca de los seres vivos.
- Proporcionar las bases para diferentes interpretaciones evolutivas.
- Predecir caracteres de organismos recién descubiertos o poco conocidos.

### **Análisis cladístico**

El fin fundamental de un análisis cladístico es obtener un cladograma. Para ello, debemos seguir los siguientes pasos:

- Seleccionar los taxones que serán las unidades de nuestro estudio.
- Elegir los caracteres que brindarán la evidencia sobre las relaciones genealógicas de los taxones estudiados.
- Descubrir las relaciones genealógicas de los taxones analizados y representarlas en un cladograma.

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

Un taxón es un grupo de seres vivos considerado como una unidad de cualquier categoría en una clasificación. Por ejemplo, *Homo sapiens*, Primates o el reino Animal. No debemos confundir un taxón con la categoría que se le asigna, es decir el rango o nivel en una clasificación jerárquica, ya que a un mismo taxón se le pueden asignar categorías diferentes, de acuerdo con el criterio del autor que lo analice. Por ejemplo, un mismo grupo de especies puede ser considerado como un género por un autor, como una tribu por otro y como una familia por un tercero.

Un carácter es cualquier atributo observable en un taxón, que permite distinguirlo de otro. Cabe aclarar que no toda la variación que encontramos en los seres vivos posee valor taxonómico. Algunos ejemplos de variación carente de valor taxonómico son los siguientes:

- Variación individual en el tiempo: organismos que varían con la edad o con las estaciones del año.
- Variación social: en los insectos sociales, como las abejas, las hormigas y las termitas, en que hay sistemas de castas (reinas, obreras, soldados).
- Variación ecológica: organismos que cambian algunas de sus características en relación con el ambiente, como algunas plantas que crecen más achaparradas en climas áridos, o los parásitos que cambian su aspecto según el huésped.
- Variación traumática: variaciones en la morfología debidas a accidentes o inducidas por la acción de parásitos.
- Variación asociada al sexo: cuando existen diferencias morfológicas apreciables entre los organismos masculinos y femeninos de una misma especie.

En relación con los tipos de caracteres taxonómicos, existen diferencias obvias entre distintos tipos de organismos. No serán los mismos caracteres los que emplee un botánico o un zoólogo, e incluso los que este último emplee también variarán dependiendo del taxón estudiado, ya que no es lo mismo estudiar mamíferos que insectos. A pesar de esta enorme diversidad, podemos ensayar una clasificación de los tipos de caracteres:

- Caracteres morfológicos: externos, anatómicos, embriológicos, palinológicos (caracteres de los granos del polen), citológicos o celulares, y ultraestructurales.
- Caracteres fisiológicos: constantes de crecimiento, regulación de la temperatura, entre otros.
- Caracteres químicos: primarios (ácidos nucleicos y proteínas) y secundarios (pigmentos y alcaloides).
- Caracteres etológicos: pautas de comportamiento durante el cortejo, canto, etc.
- Caracteres ecológicos: hábitat, parásitos, alimentación, etc.
- Caracteres genéticos: esterilidad entre especies afines.
- Caracteres geográficos: referidos al área de distribución, a la distribución altitudinal, etc.

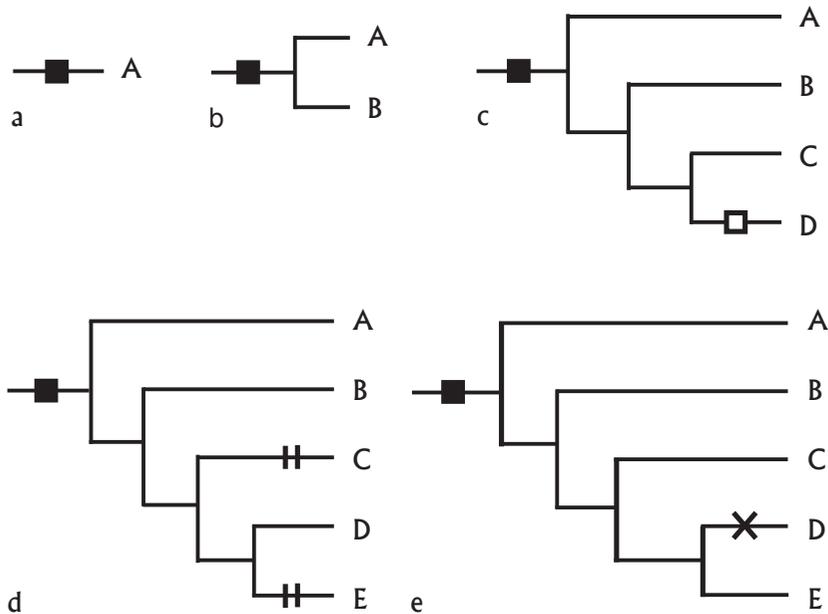
Las diferentes alternativas de un carácter taxonómico se denominan estados. Por ejemplo, para el carácter 'presencia de pelo', los estados pueden ser 'presencia' o 'ausencia', mientras que para el carácter 'número de manchas', los estados pueden ser 'dos manchas', 'cuatro manchas' o 'seis manchas'.

**Los caracteres en la cladística.** Con el objeto de lograr una mayor precisión, en la cladística se han propuesto diferentes términos para referirse a los estados de carácter:

- Estado plesiomórfico: Es aquel estado de carácter que surge primero en el tiempo, ya que se halla o se infiere que se encontraba en el antecesor del grupo en estudio.
- Estado apomórfico: Es aquel estado de carácter que surge a partir del estado plesiomórfico, es decir que resulta de una transformación dentro del grupo en estudio.
- Simplesiomorfía: Es un estado de carácter plesiomórfico que se presenta en dos o más taxones.
- Autapomorfía: Es un estado de carácter apomórfico o novedad evolutiva que se presenta en un único taxón.
- Sinapomorfía: Es un estado de carácter apomórfico que se presenta en dos o más taxones.

Estos términos son relativos: cuando un estado surge en una especie es una autapomorfía (Fig. 8a), si luego se produce especiación se convierte en una sinapomorfía (Fig. 8b), y si más tarde cambia a otro estado (una nueva autapomorfía) pasa a ser plesiomórfico en relación con el nuevo estado (Fig. 8c).

Cuando un carácter se desarrolla independientemente a partir de ancestros diferentes hablamos de homoplasias. Si el estado homoplástico proviene del mismo estado ancestral, hablamos de un paralelismo (Fig. 8d). ¿Por qué ocurren los paralelismos? Porque en el curso de la evolución muchas veces actúa se producen estructuras independientemente, quizá como adaptación a condiciones ambientales semejantes a las que se ven sometidos taxones diferentes. Un caso notable lo constituyen los



**Fig. 8.** a, Autapomorfía; b, sinapomorfía; c, simplesiomorfía; d, paralelismo; e, reversión.

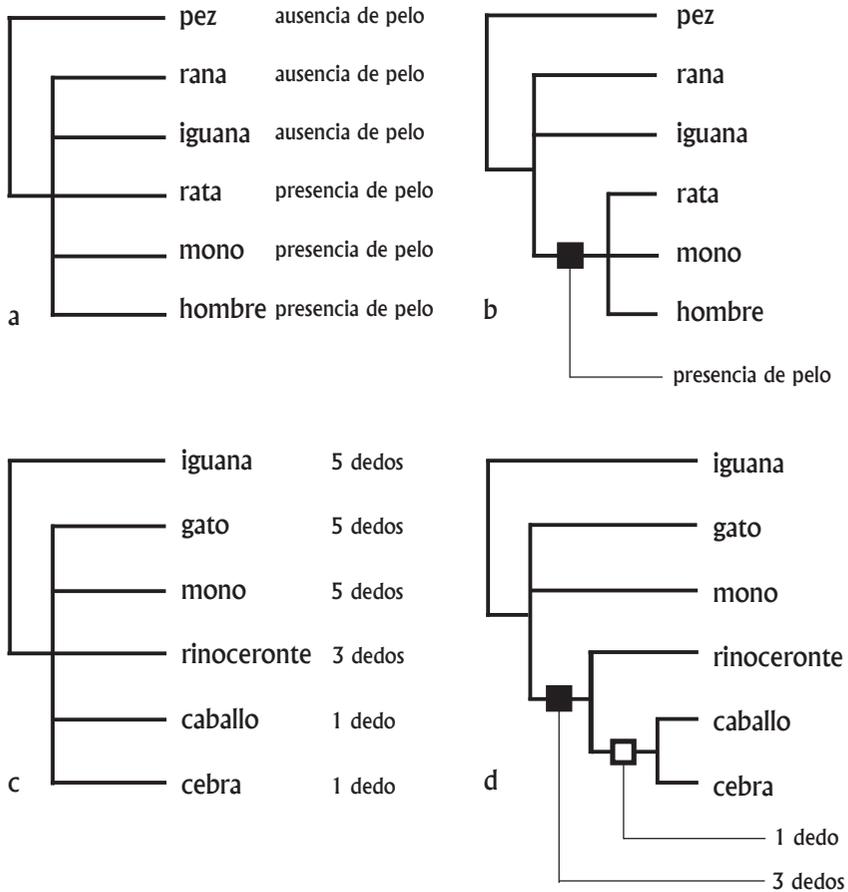
mamíferos marsupiales y los placentarios, en los que existen muchas formas semejantes en Australia y el Viejo Mundo, como ‘lobos’, ‘topos’ y ‘ratones’, entre otros.

Las sinapomorfias de un grupo se pueden perder en algunos de sus miembros, los que entonces poseen el estado plesiomórfico. En este caso hablamos de reversiones (Fig. 8e). Las reversiones se dan porque a veces una estructura pierde su función adaptativa y así puede ser ‘perdida’ en el curso de la evolución. Por ejemplo, las ballenas han perdido sus miembros posteriores, aunque su cintura pélvica aún señala que alguna vez los tuvieron.

**Identificación de estados plesiomórficos y apomórficos.** A lo largo de la historia de la sistemática filogenética se han propuesto numerosos criterios para determinar cuáles estados son plesiomórficos y cuáles apomórficos, como por ejemplo, el registro fósil y la distribución geográfica, aunque los únicos aceptados en la actualidad son el criterio ontogénético y el de comparación con el grupo externo.

El criterio ontogénético asume que el estado plesiomórfico de un carácter aparece en etapas más tempranas del desarrollo ontogénético de los organismos del grupo en estudio, mientras que el estado apomórfico lo hace en etapas más avanzadas. Es decir que si analizamos el tejido del esqueleto de los vertebrados, vemos que en los que poseen huesos, los embriones han poseído cartílago en alguna etapa de su desarrollo. Por esta razón, el cartílago es plesiomórfico y el hueso es apomórfico.

El criterio de comparación con el grupo externo asume que los estados plesiomórficos son aquellos presentes en algunos de los integrantes del grupo en estudio y en los del grupo externo, mientras que los apomórficos solo se hallan dentro del grupo en estudio. Esto supone que si un estado se encuentra en ambos grupos es porque fue heredado de un ancestro más antiguo que el ancestro del grupo en estudio, mientras que si se restringe solo al grupo en estudio es porque fue heredado de un ancestro más reciente. Supongamos (Fig. 9a) que estamos estudiando cinco especies (rana, iguana, rata, mono y hombre) y analizamos la presencia de pelo, con los estados ‘presencia’ (en rata, mono y hombre) y



**Fig. 9.** Determinación de estados plesiomórficos y apomórficos mediante el criterio de comparación con el grupo externo. a-b, Carácter binario; c-d, carácter multiestado.

'ausencia' (en rana e iguana). Al comparar con un grupo externo, un pez, resulta que 'ausencia de pelo' se halla tanto en el grupo interno (rana e iguana) como en el grupo externo, por lo que 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. 9b). Para un carácter binario, el estado plesiomórfico se designa usualmente con '0' y el apomórfico con '1'; cuando un estado de carácter está ausente o es inaplicable, se lo puede representar con '?'.  
 También podría ocurrir que el carácter analizado tuviera tres o más estados, es decir ser un carácter multiestado. Si los estados pueden ordenarse de acuerdo con una secuencia lógica, por ejemplo '1 dedo' (en caballo y cebra) → '3 dedos' (en rinoceronte) → '5 dedos' (en gato y mono) (Fig. 9c), 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 '5 dedos' (en iguana), por lo que la secuencia será '5 dedos' → '3 dedos' → '1 dedo'. De este modo, '3 dedos' es una sinapomorfía para del grupo conformado por el rinoceronte, el caballo y la cebra, y luego '1 dedo' es una sinapomorfía para el grupo del caballo y la cebra (Fig. 9d). Por convención, para un carácter multiestado, el estado plesiomórfico se designa con '0' y los estados apomórficos con '1', '2', '3', etc.

Si los estados de un carácter multiestado no puede ordenarse de acuerdo con una secuencia lógica, la comparación con el grupo externo solo nos permitirá determinar cuál es el estado plesiomórfico, pero no nos permite ordenar a los distintos estados apomórficos.

**Matrices de datos y cladogramas.** Una vez que poseemos toda la información referida a los estados que están presentes en las unidades de nuestro estudio, podemos volcarla en una matriz de datos. Usualmente, los taxones se ubican en las filas y los caracteres en las columnas. Un ejemplo de matriz de datos es la siguiente:

	caracteres					
	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	2
Sp. D	1	1	1	1	1	2

A partir de esta matriz de datos se obtiene el cladograma. Un cladograma es un diagrama arborescente que refleja las relaciones genealógicas de los taxones terminales, es decir el patrón resultante del proceso evolutivo. Hay varios términos que podemos emplear para describir las partes de un cladograma (Fig. 10):

- 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 nodos internos y taxones terminales.
- Taxones terminales: Son los taxones situados en los extremos de las ramas terminales, es decir que están conectados por un solo nodo interno (o con la raíz).

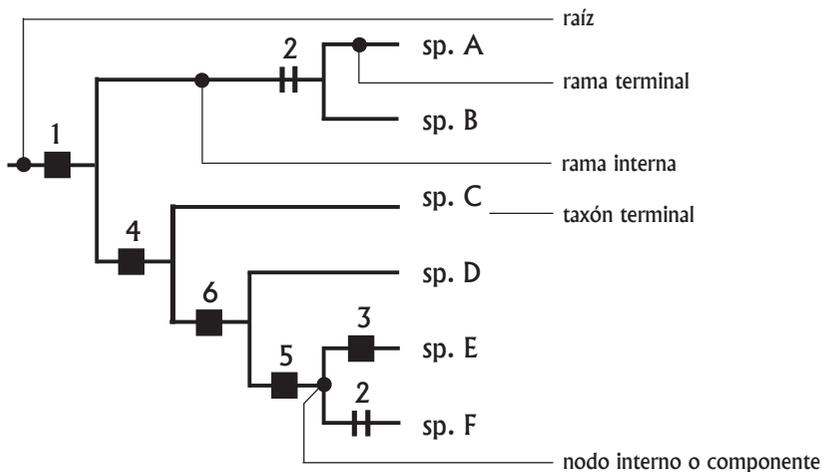


Fig. 10. Partes de un cladograma.

**Clados y grados.** En un cladograma podemos reconocer tres tipos de grupos diferentes: monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos.

Los grupos monofiléticos o clados son aquellos que incluyen todos los descendientes de un ancestro común, es decir que poseen existencia real como resultado de la evolución, y pueden ser reconocidos por compartir una o más sinapomorfías o una combinación particular de caracteres. En el cladograma del ejemplo (Fig. 10), los grupos AB, CDEF, DEF y EF son monofiléticos.

Los grupos parafiléticos o grados son aquellos que excluyen algunos de los descendientes del ancestro común, y están basados en simplesiomorfías. En el cladograma del ejemplo (Fig. 10), el grupo ABCDF, definido por carecer de la sinapomorfía 3, es un grupo parafilético.

Los grupos polifiléticos son aquellos que incluyen descendientes de ancestros distintos, y están basados en paralelismos o convergencias. En el cladograma del ejemplo (Fig. 10), el grupo ABF (basado en el paralelismo 2) es polifilético.

En el sistema filogenético, los únicos grupos que se aceptan como válidos son los monofiléticos, considerándose que los parafiléticos y polifiléticos son artificiales.

**Construcción de cladogramas.** Existen diferentes procedimientos para construir cladogramas. Los más simples pueden aplicarse manualmente, mientras que los más sofisticados requieren del uso de programas de cómputo especiales. En todos los casos, su construcción está guiada por el principio metodológico de la parsimonia o simplicidad, el cual asume que entre hipótesis alternativas hay que elegir la que requiera un menor número de homoplasias.

El procedimiento más sencillo para construir cladogramas es el propuesto inicialmente por Hennig. Su aplicación resulta relativamente simple cuando trabajamos con un reducido número de taxones. Una vez que hemos determinado cuáles son los estados apomórficos para todos los caracteres, podemos analizar los agrupamientos que cada uno de ellos justifica. Por ejemplo, si tenemos cinco taxones y seis caracteres de acuerdo con la siguiente matriz de datos:

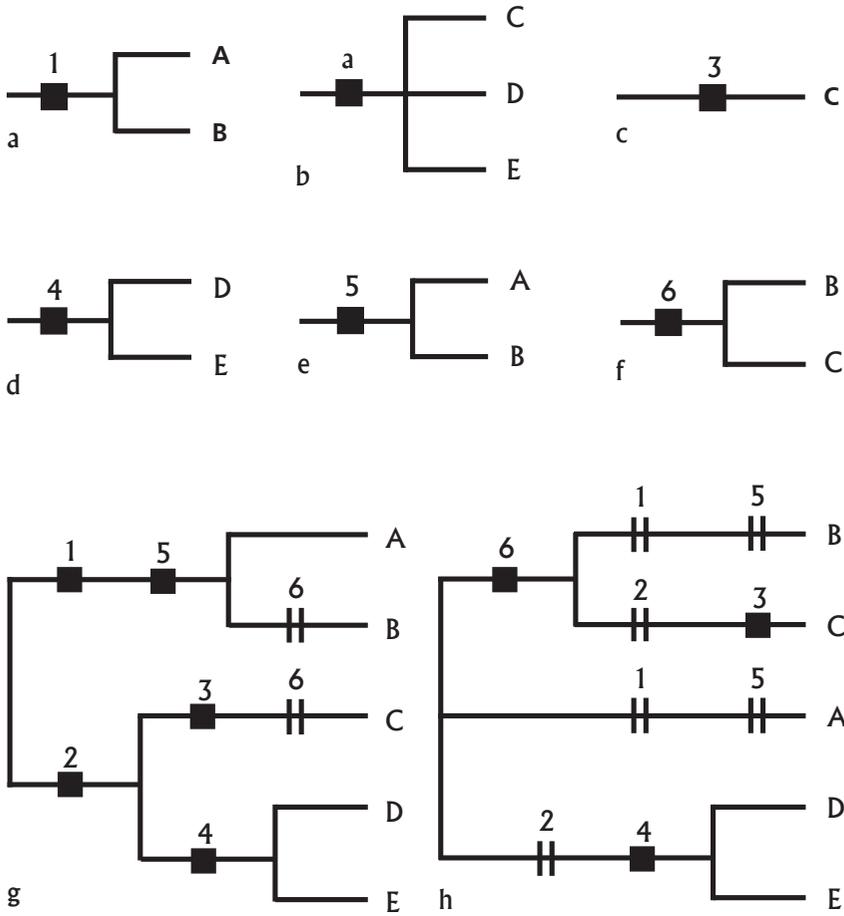
	1	2	3	4	5	6
A	1	0	0	0	1	0
B	1	0	0	0	1	1
C	0	1	1	0	0	1
D	0	1	0	1	0	0
E	0	1	0	1	0	0

A partir de ellos, podremos construir seis subcladogramas diferentes, correspondientes a la información brindada por cada uno de ellos. El carácter 1 justificará al grupo AB (Fig. 11a), el carácter 2 a CDE (Fig. 11b), el carácter 3 será una autapomorfía de C (Fig. 11c), el carácter 4 justificará al grupo DE (Fig. 11d), el carácter 5 a AB (Fig. 11e) y el carácter 6 a BC (Fig. 11f).

Luego, debemos tratar de combinar los subcladogramas. Al analizarlos, 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 queelijamos obtendremos un cladograma diferente. En el primer cladograma (Fig. 11g), 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. 11h), 6 justifica el grupo BC, mientras que 1, 2 y 5 constituyen paralelismos.

Cuando obtenemos más de un cladograma debemos aplicar el principio de la parsimonia. En este caso, éste nos lleva a preferir el primer cladograma (7 pasos) sobre el segundo (9 pasos). Usualmente, existe conflicto entre distintos caracteres, por lo que el método de la argumentación hennigiana solo puede ser aplicado a matrices de datos pequeñas y relativamente simples.

Además del procedimiento de Hennig, en las últimas décadas del siglo XX se desarrollaron varios métodos numéricos, como el algoritmo de Wagner, la búsqueda 'branch and bound' y la búsqueda por permutación de ramas. En la actualidad, varios programas de computación permiten analizar en poco tiempo grandes matrices de datos para obtener los cladogramas respectivos, como *Hennig86* de S. Farris, *PAUP* de D. Swofford, y *NONA* y *Pee-Wee* de P. Goloboff.



**Fig. 11.** Construcción de un cladograma. a-f, Subcladogramas correspondientes a cada uno de los caracteres; g-h, cladogramas alternativos resultantes.

En algunas ocasiones, un mismo conjunto de datos puede resultar en dos o más cladogramas igualmente parsimoniosos, es decir con la misma longitud. En esos casos, podríamos estar interesados en los grupos

monofiléticos que se repiten consistentemente en los mismos, para lo cual podemos construir cladogramas de consenso. Un cladograma de consenso estricto incluye los componentes totalmente no ambiguos de todos los cladogramas en los que se basa. Existen otros métodos de consenso que incluyen algunos grupos no totalmente sustentados o sustentados ambiguamente, también llamados cladogramas de compromiso.

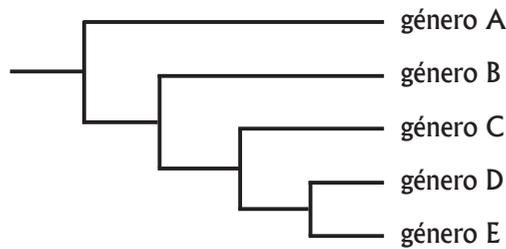
**Clasificación filogenética.** La clasificación biológica es la organización de los taxones estudiados en un sistema jerárquico. En un contexto filogenético, los distintos grupos reconocidos en una clasificación deben reflejar relaciones genealógicas, es decir que todos los taxones habrán de ser grupos monofiléticos. Además, la clasificación biológica debe resumir del modo más eficiente y completo posible la información sobre las características de los organismos, es decir tener un alto contenido informativo.

En el siglo XVIII, el botánico sueco C. Linneo desarrolló un sistema clasificatorio, de acuerdo con el cual se nombran los taxones con rangos o categorías que reflejan su nivel relativo en la jerarquía. Las siete categorías básicas empleadas por los taxónomos son las siguientes: reino, phylum (en zoología) o división (en botánica), clase, orden, familia, género y especie. Cuando es necesario reconocer un mayor número de grupos, a dichas categorías podemos agregarles prefijos (por ejemplo, superclase, superorden, suborden, infraorden, superfamilia, subfamilia, subespecie, etc.) e incluso podemos incorporarles otras categorías (por ejemplo, tribu, cohorte, etc.). Algunas categorías poseen terminaciones específicas, que permiten reconocer su rango de inmediato. Por ejemplo, en botánica, las terminaciones *phyta* y *mycota* denotan una división, y *aceae* denota una familia, mientras que en zoología, *oidea* se emplea como terminación de superfamilia, *idae* de familia, *inae* de subfamilia, *ini* de tribu e *ina* de subtribu.

Con el desarrollo de la sistemática filogenética, surgió la necesidad de que la clasificación reflejara fielmente la filogenia. Para ello, se ha propuesto una serie de convenciones que permiten adaptar el sistema linneano a una clasificación filogenética. Entre ellas, las más empleadas

son la subordinación y la secuenciación.

La subordinación consiste en nominar todos los grupos monofiléticos, asignando a cada uno de ellos la misma categoría que su grupo hermano. Por ejemplo, supongamos que tenemos varias especies asignadas a cinco géneros. Si el cladograma de los géneros es como el de la figura 12, aplicando el principio de subordinación deberíamos reconocer una familia con dos subfamilias, dentro de una de ellas dos tribus y dentro de una de



**Clasificación por subordinación**

- familia ABCDE-idae
- subfamilia A-inae
- género A
- subfamilia BCDE-inae
- tribu B-ini
- género B
- tribu CDE-ini
- subtribu C-ina
- género C
- subtribu DE-ina
- género D
- género E

**Clasificación por secuenciación**

- familia ABCDE-idae
- género A
- género B
- género C
- género D
- género E

**Fig. 12.** Cladograma y clasificaciones por subordinación y secuenciación derivadas del mismo.

estas últimas dos subtribus (Fig. 12).

Cuando un cladograma es totalmente asimétrico, resulta innecesario nominar a todos los grupos monofiléticos y podemos aplicar el principio de la secuenciación, según el cual damos a los diferentes grupos la misma categoría y los listamos 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 clasificar los taxones del ejemplo (Fig. 12), la clasificación por secuenciación solo requeriría de las categorías familia y género. Las ventajas de la secuenciación son obvias, ya que las clasificaciones son más breves. Otra importante ventaja es la de minimizar los cambios necesarios al convertir una clasificación tradicional en una clasificación filogenética. Si el cladograma es asimétrico solo en parte, podremos combinar ambas convenciones.

### Referencias seleccionadas

- **Amorim, D. de S.** 1994. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo.
- **Ax, P.** 1987. *The phylogenetic system*. John Wiley, Chichester.
- **Blackwelder, R. E.** 1967. *Taxonomy: A text and reference book*. John Wiley and Sons, New York.
- **Eldredge, N. y J. Cracraft.** 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.
- **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.** 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Syst. Zool.* 31: 413-444.
- **Farris, J. S.** 1989. *Hennig86 version 1.5 manual*. Publicado por el autor, Port Jefferson.
- **Farris, J. S.** 1991. Hennig defined paraphyly. *Cladistics* 7: 297-304.

- **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.
- **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.
- **Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- **Lipscomb, D.** 1998. *Basics of cladistic analysis*. George Washington University, Washington D.C. Disponible en [www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf](http://www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf).
- **Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- **Simpson, G. G.** 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- **Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal.** 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman, San Francisco.
- **Swofford, D. L.** 1999. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- **Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.



# Biogeografía

---



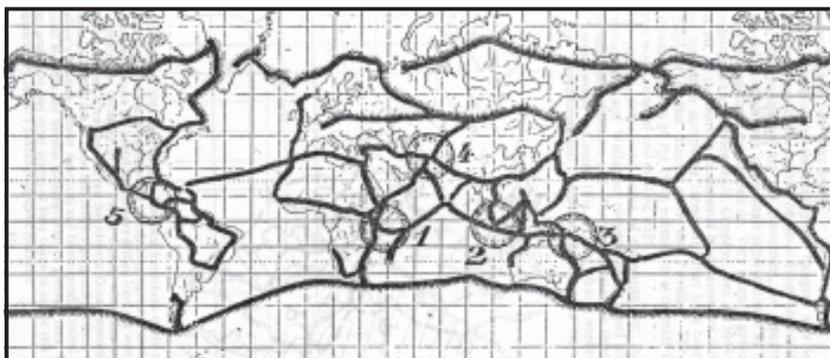
■ La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y a través del tiempo, siendo sus objetivos principales el describir y comprender los patrones de distribución geográfica de las especies y taxones supraespecíficos. Por ejemplo, si representamos en un mapa la distribución de un taxón, como el grupo de las aves Ratites (Fig. 13) podemos, en principio, describir el patrón observado, y luego preguntarnos a qué se deberá. A partir del trabajo del botánico suizo A. P. de Candolle (1820) se acostumbra distinguir entre la biogeografía ecológica, que analiza la distribución de los seres vivos en función de sus adaptaciones a condiciones actuales del medio, y la biogeografía histórica, que explica dichas distribuciones en función de factores históricos, es decir aquéllos que ya no intervienen en la actualidad. Dada la existencia de un gradiente espaciotemporal, con la biogeografía ecológica en el extremo en que las escalas espaciales y temporales son pequeñas, y la biogeografía histórica en el extremo en que las mismas son mayores, podemos asumir que la distinción entre ambas biogeografías no es natural.



**Fig. 13.** La distribución del grupo de aves Ratites (ñandúes, avestruces, casuarios y kiwis, entre otras) representada en un mapa nos induce a formular alguna hipótesis para explicarla.

Durante buena parte de los siglos XIX y XX, la biogeografía histórica estuvo enmarcada en la tradición dispersalista iniciada por Darwin (1859) y Wallace (1876), y continuada, entre otros, por Matthew (1915), Simpson (1940), Mayr (1946) y Darlington (1957). Esta visión suponía básicamente que a partir de centros de origen las especies se dispersaban atravesando barreras preexistentes. En la década de 1950, L. Croizat propuso que “la vida y la Tierra evolucionan juntas», es decir que las barreras evolucionan conjuntamente con las biotas.

El nuevo paradigma biogeográfico propuesto por Croizat se denominó panbiogeografía. El método de la panbiogeografía fundamentalmente consiste en marcar en un mapa las localidades donde se distribuye un taxón determinado, conectando los puntos marcados mediante la línea de menor distancia, denominada trazo individual. En los sitios donde se superponen varios trazos individuales se delinean los trazos generalizados. Croizat consideró que los trazos generalizados indicaban una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado, la cual fue posteriormente fragmentada por eventos físicos (tectónicos, climáticos, cambios del nivel del mar). Los trazos generalizados principales hallados por Croizat (Fig. 14) no se



**Fig. 14.** Principales trazos generalizados y nodos, según Croizat (1958). Los trazos conectan distintas partes de los continentes a través de los océanos. América está representada dos veces para mostrar la importancia del Atlántico y Pacífico en la conformación de su biota.

## **Etapas de un estudio biogeográfico**

1. Tareas preliminares
  - 1.1. Búsqueda bibliográfica.
  - 1.2. Selección de las áreas.
  - 1.3. Selección de los taxones.
  - 1.4. Planteamiento de hipótesis iniciales.
  - 1.5. Diseño conceptual del proyecto.
2. Desarrollo del estudio
  - 2.1. Registro de la evidencia obtenida.
  - 2.2. Procesamiento de los datos.
  - 2.3. Formulación de hipótesis.
  - 2.4. Elaboración de mapas.
3. Publicación de los resultados.

circunscriben a los masas continentales, sino que cruzan los océanos, uniendo entre sí áreas ampliamente separadas.

## **Descripción de patrones biogeográficos**

Debido a la existencia de ciclos de vicarianza y dispersión de los taxones que habitan determinadas áreas, éstas pierden su integridad y frecuentemente se tornan híbridas. Por ello, al reconstruir las relaciones de las mismas usualmente emergen patrones generales en conflicto con respecto a su historia. Dada la posibilidad que ofrece la panbiogeografía para reconocer si determinadas áreas en realidad poseen un origen complejo, y teniendo en cuenta, además, la capacidad de la biogeografía cladística de proponer hipótesis sobre la secuencia de separación de un conjunto de áreas, surge una posible forma de integrar ambas metodologías en un mismo análisis. De este modo, los métodos panbiogeográficos y cladísticos son complementarios, y pueden aplicarse en etapas diferentes de un mismo análisis.

En principio, los métodos panbiogeográficos permiten reconocer la homología espacial (biotas ancestrales), ‘ordenando’ los taxones analizados de acuerdo con sus diferentes orígenes bióticos. Luego se aplican los

métodos cladísticos, con el objeto de determinar la secuencia de separación histórica de las áreas involucradas en cada una de las biotas ancestrales. Si a lo anterior le sumamos la problemática del reconocimiento de las áreas de endemismos, resulta que un análisis biogeográfico histórico idealmente consta de tres etapas, cada una con su propia metodología (Fig. 15):

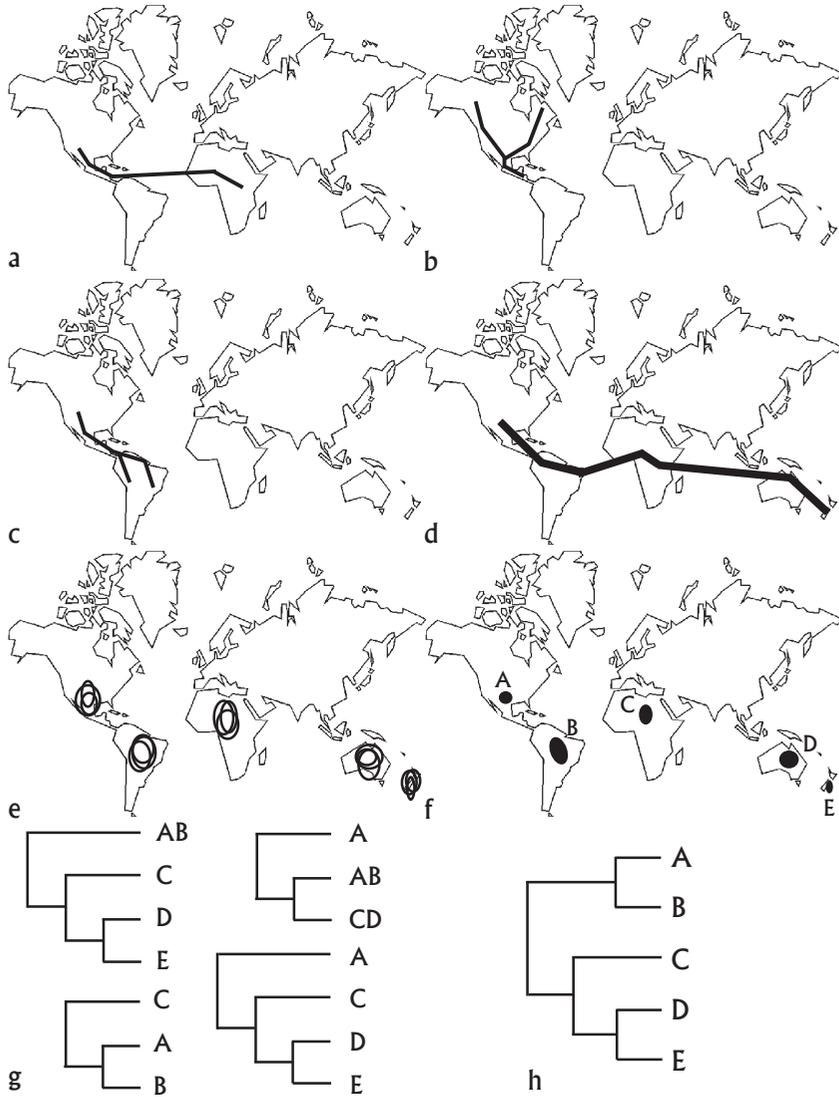
- Determinación de homologías espaciales: Mediante la aplicación de la metodología panbiogeográfica, se determinan trazos generalizados (Fig. 15a-d), los que indican biotas ancestrales, compuestas por taxones espacialmente homólogos, es decir con una historia común.
- Identificación de áreas de endemismos: Manualmente o mediante la aplicación del análisis de parsimonia de endemismos, se identifican las áreas de endemismos involucradas en cada uno de los trazos generalizados (Fig. 15e-f).
- Determinación de relaciones cladísticas entre áreas: La aplicación de la metodología de la biogeografía cladística permitirá determinar las relaciones entre las áreas de endemismos involucradas (Fig. 15g-h).

### **Determinación de homologías espaciales**

La panbiogeografía fue considerada por Croizat como una “síntesis introductoria de fitogeografía, zoogeografía y geología”. El interés de Croizat se centraba en la similitud que mostraban los patrones de distribución de distintos taxones, más que en la similitud global entre biotas disyuntas. Asimismo, Croizat pretendía que los resultados de los análisis biogeográficos se integraran con los de los análisis geológicos, independientemente de cualquier modelo geológico particular. La panbiogeografía pretende enfatizar la relevancia que posee la dimensión espacial para permitir una cabal comprensión de los patrones y procesos evolutivos.

En lugar de la idea tradicional de centros de origen y de dispersiones aleatorias a partir de ellos, el enfoque panbiogeográfico considera que las distribuciones de los taxones evolucionan en dos fases:

- Cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos están en estado de ‘movilidad’, por lo que su área de dis-



**Fig. 15.** Pasos de un análisis biogeográfico histórico. a-d, obtención de trazos generalizados; e-f, delimitación de las áreas de endemismos; g-h, obtención de los cladogramas generales de áreas.

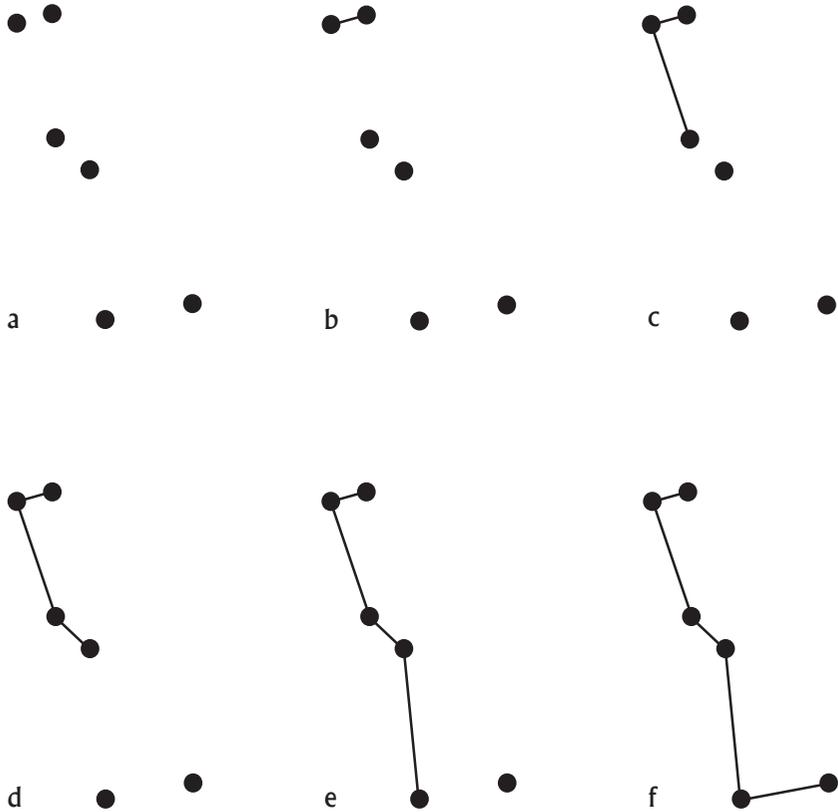
tribución geográfica se expande activamente, adquiriendo así los taxones su distribución ancestral máxima.

- Cuando los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza. Este periodo de ‘inmovilidad’ permite el aislamiento espacial de las poblaciones en distintos sectores del área, mediante el surgimiento de las barreras geográficas, y la consecuente diferenciación de nuevos taxones.

Vemos así que la fase de ‘movilidad’ corresponde a la dispersión, pero —a diferencia del dispersalismo— antes de que se establezcan las barreras, mientras que la fase de ‘inmovilidad’ corresponde a la vicarianza, que conduce a la aparición de nuevas especies.

**Trazos y nodos.** La panbiogeografía se sustenta en los conceptos básicos de trazo individual, trazo generalizado y nodo. El trazo individual representa las coordenadas espaciales del taxón, es decir el sector geográfico en el cual la evolución del mismo ha tenido (y sigue teniendo) lugar. Operativamente, un trazo individual consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribución disyuntas de un taxón o de un grupo de taxones relacionados, tal que la suma de los segmentos que las conectan sea mínima (Fig. 16). Luego de delimitado, generalmente se determina la dirección del trazo individual, es decir se lo orienta. Para ello, podremos emplear tres procedimientos diferentes:

- Línea de base (*baseline*): Consiste en correlacionar espacialmente el trazo individual con algún rasgo tectónico o geológico mayor que el mismo atraviese (Fig. 17a), tal como una plataforma oceánica o una cordillera. La línea de base no provee en sí misma la asociación causal entre el trazo y la geografía, aunque proporciona una hipótesis que podrá ser luego contrastada mediante su comparación con las distribuciones de otros taxones.
- Centro de masas (*main massing*): Es un centro de mayor diversidad taxonómica del taxón considerado (Fig. 17b), medida por el número de especies o taxones supraespecíficos, o de características genéticas, fenotípicas o comportamentales. Cuando un taxón ampliamente dis-



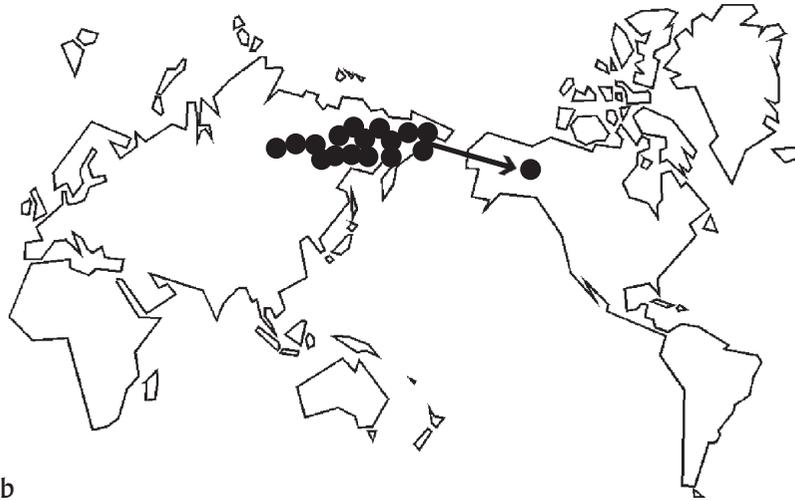
**Fig. 16.** Etapas en el delineado de un trazo individual.

tribuido posee una distribución disyunta sobre más de un rasgo tectónico, se elige como línea de base el rasgo que se encuentre adyacente o más cercano al centro de masas, ya que se supone que los rasgos coincidentes con los centros de masas se encuentran más estrechamente relacionados con la evolución de los taxones que aquellos correlacionados con una menor diversidad.

- Información cladística: También es posible orientar un trazo individual utilizando la información filogenética disponible, uniendo su-



a



b

**Fig. 17.** Orientación de un trazo individual. a, línea de base; b, centro de masas.

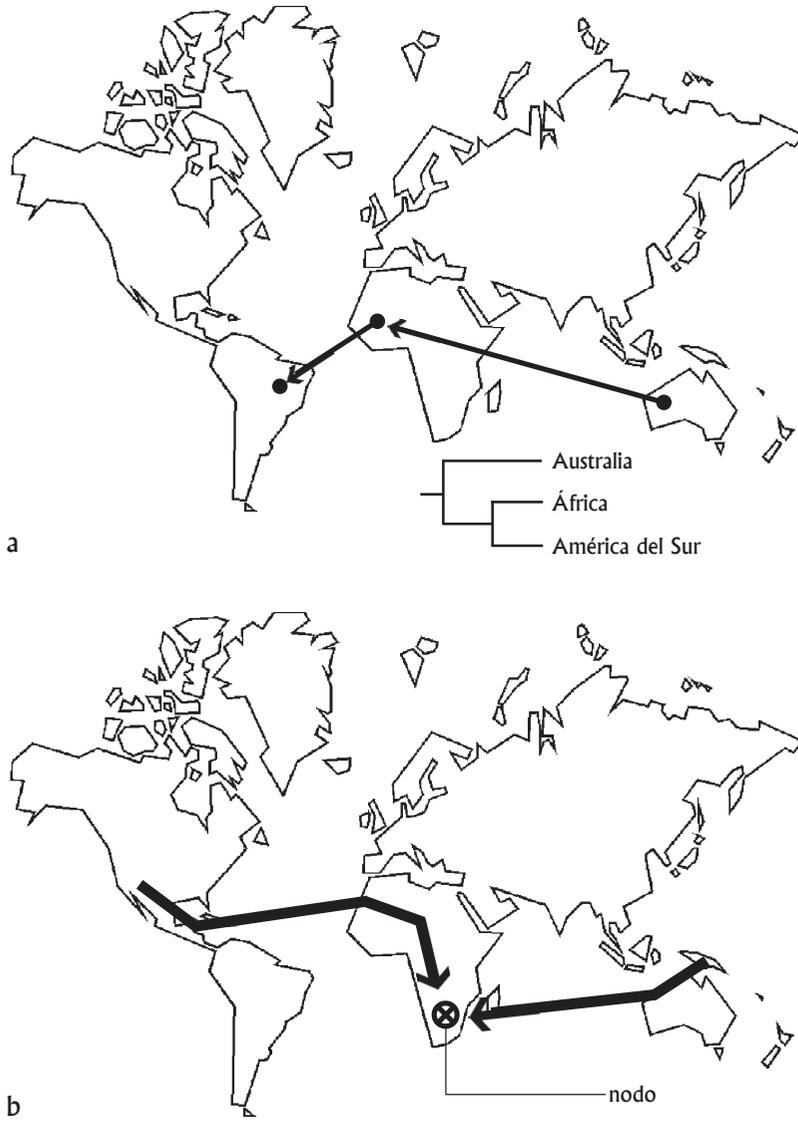
cesivamente las distintas localidades de los taxones con las de sus respectivos grupos hermanos (Fig. 18a).

La coincidencia de varios trazos individuales determina un trazo generalizado o estándar (Fig. 18b). El trazo generalizado, delimitado por lo que se ha calificado como 'homología geográfica', representa una biota ancestral, fragmentada por eventos físicos o geológicos.

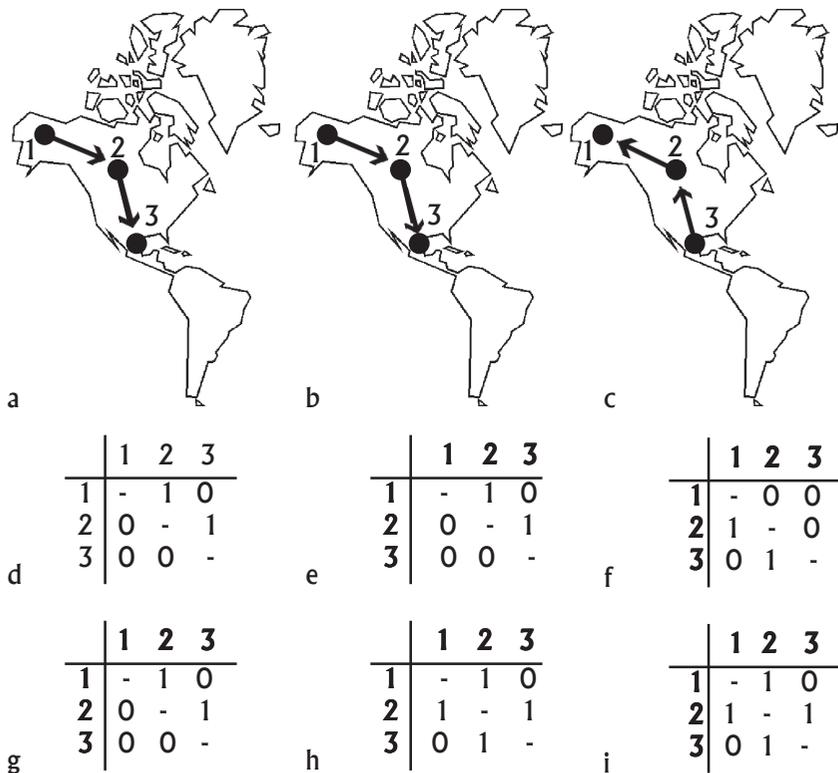
Las localidades o áreas particularmente complejas, en donde dos o más trazos generalizados se superponen (Fig. 18b), se denominan nodos. Los nodos representan fragmentos bióticos y geológicos ancestrales diferentes que se relacionan en espacio-tiempo, en respuesta a algún cambio tectónico, como por ejemplo la colisión de dos masas continentales para formar una área compuesta.

**Métodos panbiogeográficos cuantitativos.** Existen dos métodos panbiogeográficos cuantitativos, los que están basados, respectivamente, en la teoría de grafos y en la compatibilidad de trazos.

El método propuesto por Page se fundamenta en la teoría de grafos. Una vez delineados en el mapa los trazos individuales, se vuelca la información que contienen en matrices de conectividad y de incidencia. Las matrices de conectividad son matrices 'n x n', donde 'n' es el número de puntos (localidades o áreas de distribución). Para cada par de puntos, '1' en la matriz indica que la dirección de la línea va desde el primero (fila) al segundo punto (columna). Dados los trazos individuales de tres taxones hipotéticos (Fig. 19), las matrices de conectividad correspondientes se presentan en la figura 19d-f. Las matrices de conectividad permiten comparar cuantitativamente los trazos individuales entre sí. Si las matrices correspondientes a los taxones a y b se reúnen en una matriz de conectividad global (Fig. 19g), vemos números '1' a un lado de la diagonal principal, ya que no hay información contradictoria, es decir, los trazos individuales son homólogos. En cambio, si se reúnen las matrices de los taxones b y c (Fig. 19h), los '1' a ambos lados de la diagonal muestran incongruencia, es decir que los trazos no son homólogos. Idéntico resultado se obtiene al reunir las matrices de los tres taxones (Fig. 19i). A partir de estas matrices es posible obtener índices de conectividad, en



**Fig. 18.** a, Orientación de un trazo individual con información filogenética; b, trazos generalizados y nodo.



**Fig. 19.** Construcción de matrices de conectividad. a-c, Distribuciones de tres taxones hipotéticos; d-f, matrices de conectividad correspondientes a cada uno de ellos; g, matriz de conectividad global correspondiente a los trazos de las figuras a y b reunidos; h, matriz de conectividad global correspondiente a los trazos de las figuras a y c reunidos; i, matriz de conectividad global correspondiente a los trazos de las figuras a-c reunidos.

donde las áreas comunes a varios trazos individuales poseen índices altos y son identificadas como probables nodos, es decir sitios de origen compuesto. También las matrices de conectividad permitirían identificar hipótesis cladísticas incorrectas y áreas compuestas, tomadas *a priori* como únicas.

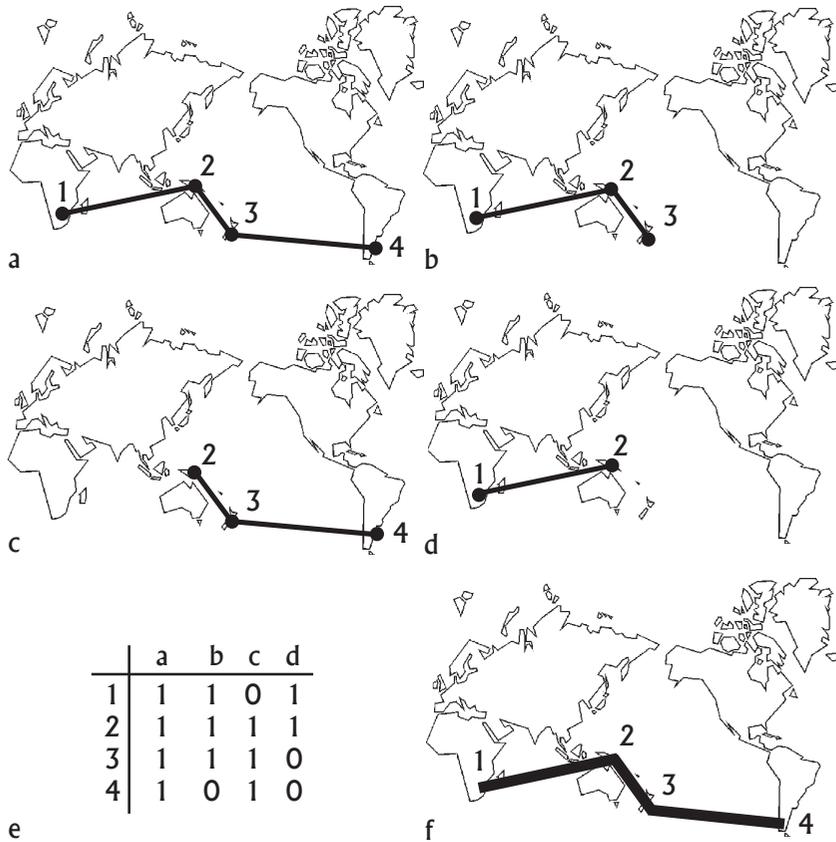
### **Pasos del análisis panbiogeográfico basado en la teoría de grafos**

1. Construir trazos individuales para grupos monofiléticos de seres vivos, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol valuado mínimo.
2. Orientar los trazos individuales a partir de líneas de base previamente reconocidas, hipótesis cladísticas o uniones entre centros de masa.
3. Construir matrices de conectividad para los trazos individuales y una matriz de conectividad global para todos ellos reunidos.
4. Evaluar estadísticamente la congruencia entre los trazos a partir de las matrices de conectividad.
5. Las localidades con índices de conectividad altos representan nodos. Los circuitos con trazos incongruentes se deben a hipótesis cladísticas incorrectas o a la presencia de áreas compuestas.
6. Indicar en un mapa los trazos generalizados, las líneas de base y los nodos obtenidos.

Craw formalizó otro método cuantitativo de la panbiogeografía, basado en la compatibilidad de caracteres. En este método los trazos individuales (Fig. 20a-d) son codificados y volcados en una matriz de áreas por trazos, en que la presencia de un trazo en un área se indica con '1' y la ausencia con '0' (Fig. 20e). Esta matriz se analiza en busca de compatibilidad entre los trazos. El conjunto de trazos compatibles entre sí representa un *clique*, el que se emplea para construir el trazo generalizado que conecta las áreas, el cual se dibuja sobre un mapa (Fig. 20f).

Para permitir la evaluación estadística del trazo generalizado se generan al azar matrices del mismo tamaño que la matriz real. Cuanto mayor sea el número de matrices generadas al azar que presenten *cliques* iguales o mayores que los obtenidos a partir de los datos reales, menor será la significación estadística del trazo generalizado.

**Relación entre biogeografía cladística y panbiogeografía.** Existen algunas equivalencias conceptuales entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística. Los trazos individuales podrían ser considerados



**Fig. 20.** Método de compatibilidad de trazos. a-d, Trazos individuales de cuatro taxones hipotéticos; e; matriz de áreas x trazos; f, trazo generalizado obtenido a partir de dicha matriz.

equivalentes a cladogramas de áreas particulares, los trazos generalizados a cladogramas generales de áreas y las líneas de base a los puntos de bifurcación del cladograma general de áreas. A pesar de dichas similitudes, la relación entre la biogeografía cladística y la panbiogeografía ha sido bastante conflictiva. Los biogeógrafos cladistas tradicionalmente han

### **Pasos del análisis panbiogeográfico basado en la teoría de grafos**

1. Construir trazos individuales para grupos monofiléticos de seres vivos, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol valuado mínimo.
2. Construir una matriz de áreas por trazos individuales, en la que la presencia de un trazo en un área se representa con '1' y la ausencia con '0'.
3. Hallar el mayor *clique* de trazos individuales compatibles, que será considerado como un trazo generalizado.
4. Evaluar estadísticamente el trazo generalizado.
5. Identificar las líneas de base.
6. Indicar en un mapa los trazos generalizados, las líneas de base y los nodos obtenidos.

considerado a la panbiogeografía como la precursora de la biogeografía cladística o como una variedad de la misma. Los panbiogeógrafos han discutido enfáticamente las diferencias metodológicas y epistemológicas entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

Con respecto a las diferencias metodológicas, Craw considera que el enfoque panbiogeográfico es el único que permite identificar la naturaleza compuesta de un área, mostrando sus diferentes orígenes bióticos. Además su aplicación es más general que la de la biogeografía cladística, ya que puede detectar un gran número de patrones aun cuando éstos se hallen en conflicto. Para Page un análisis panbiogeográfico no depende en forma estricta de la información sistemática y puede incorporar directamente la información espacial como parte del análisis.

En relación con las diferencias epistemológicas, Craw y Weston (1984) han sostenido —siguiendo la idea de los 'programas de investigación' de Lakatos— que la biogeografía cladística y la panbiogeografía son programas de investigación progresivos rivales. De acuerdo con estos autores, la diferencia básica entre ambos programas se halla en sus respectivos núcleos fuertes (conjunto de postulados, explícitos o implícitos, irrefutables por decisiones metodológicas de quienes los proponen). La biogeografía cladística acepta la posibilidad de que existan patrones de distribución al azar, investigando si varios cladogramas de área muestran

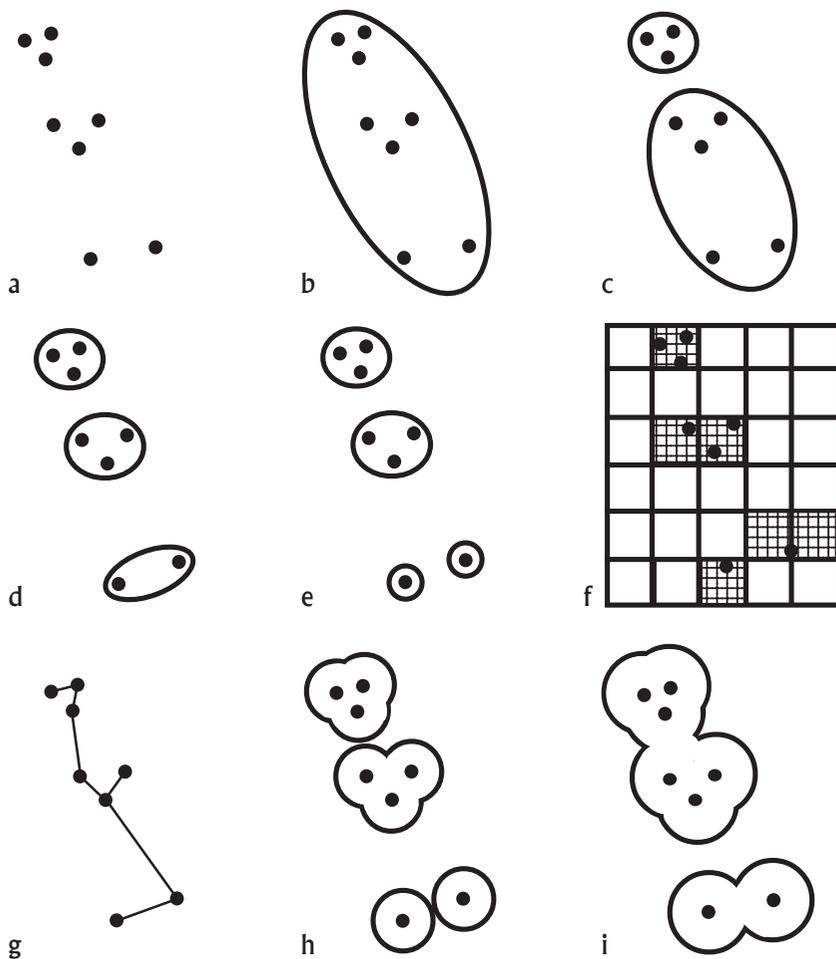
patrones repetidos (= una historia en común), pero no incluye supuestos sobre los procesos que originaron la distribución geográfica (vicarianza o dispersión). La panbiogeografía supone que existe congruencia entre los patrones de distribución dentro de un mínimo de trazos y nodos, con mayor énfasis en la vicarianza como proceso que origina la distribución. Los cladogramas empleados por la biogeografía cladística resultan de análisis que reconocen taxones naturales (= monofiléticos), agrupados por homologías de forma. En la panbiogeografía, los trazos generalizados resultan de la distribución geográfica de los taxones, y permiten delimitar biotas ancestrales sobre la base de homologías biogeográficas. Craw y Weston (1984) comentan varias predicciones geológicas efectuadas por Croizat, con la intención de demostrar que la panbiogeografía es el más exitoso de los programas de investigación de la biogeografía histórica.

Los biogeógrafos cladistas han criticado determinados procedimientos de la panbiogeografía; por ejemplo, la orientación de los trazos por cercanía geográfica, ya que para ellos los estudios sistemáticos deben preceder a los biogeográficos y la información cladística proporcionada por la sistemática debe ser la que oriente los trazos. Su crítica en consecuencia invalida la construcción de árboles valuados mínimos basados solo en distancias geográficas. Además, algunos biogeógrafos cladistas consideraron el concepto de centro de masa similar al de centro de origen.

## **Identificación de áreas de endemismos**

Una vez que hemos identificado los distintos componentes bióticos a través del análisis panbiogeográfico, podemos delimitar las áreas de endemismos que cada uno de ellos comprende. Para ello, primero deberemos delimitar las áreas de distribución de los taxones a analizar y luego superponerlas.

El área de distribución de un taxón es el área geográfica que el mismo ocupa. Los datos a partir de los cuales reconocemos un área de distribución son las localidades donde la especie ha sido coleccionada (Fig. 21a). Para delinearla, entonces, debemos encerrar dichas localidades de colección mediante una línea (Fig. 21b), para lo cual podemos utilizar cartografía digitalizada y sistemas de información geográfica (SIG).



**Fig. 21.** Ilustración de algunos métodos para dibujar áreas de distribución. a, Localidades conocidas; b-e, delineados alternativos 'a mano'; f, empleo de mapa cuadrículado; g-i, método de la propincuidad media; g, medición de la distancia entre vecinos más próximos; h, trazado de círculos con el valor medio como radio; i, trazado de círculos con dos veces la desviación estándar como radio.

Delinear el área de distribución de un taxón no es siempre una tarea sencilla. Cuando las localidades son escasas o están separadas entre sí por distancias apreciables, esta tarea puede ser relativamente compleja y subjetiva. Comparemos en la figura 21a-e los diferentes modos en que podríamos haber delineado las áreas de distribución a partir de un mismo conjunto de datos, donde, según el criterio que empleemos, podremos llegar a reconocer entre una y cuatro áreas de distribución.

Rapoport (1975) sugirió el empleo de mapas cuadriculados, en los que se rellenan todas las cuadrículas donde hay alguna localidad del taxón analizado (Fig. 21f). En este caso, si bien se lograría una mayor objetividad, la determinación *a priori* del tamaño de las cuadrículas será decisiva en cuanto a la forma y número de áreas que llegaremos a reconocer. Otro método alternativo sugerido por Rapoport es el de la 'propinquidad media', que 'compacta' las localidades del taxón de acuerdo con círculos concéntricos trazados a partir de ellas, tomando como radios distintas medidas de dispersión de los datos, como la media o la desviación estándar (Fig. 21g-i).

Una vez que hemos delineado las áreas de distribución de los taxones en estudio, podemos pasar a la determinación de las áreas de endemismos.

### **Pasos del método de la propinquidad media para delinear áreas de distribución (Fig. 21g-i)**

1. Numerar en el mapa las localidades donde la especie ha sido registrada.
2. Si hay un número elevado de localidades, sortear un número menor de ellas mediante una tabla de números aleatorios o de algún algoritmo computarizado.
3. Medir la distancia que separa cada localidad de su vecina más cercana.
4. Ordenar los valores obtenidos en orden decreciente y buscar su valor medio.
5. Trazar un círculo alrededor de cada localidad, empleando dicho valor medio como radio.
6. Repetir el paso anterior, pero empleando como radio del círculo dos veces la desviación estándar.
7. Seleccionar la representación más adecuada.

Un área de endemismos se define a partir de la superposición de las áreas de distribución de dos o más taxones diferentes. Müller (1973) consideró que deberían darse tres condiciones para la identificación de áreas de endemismos:

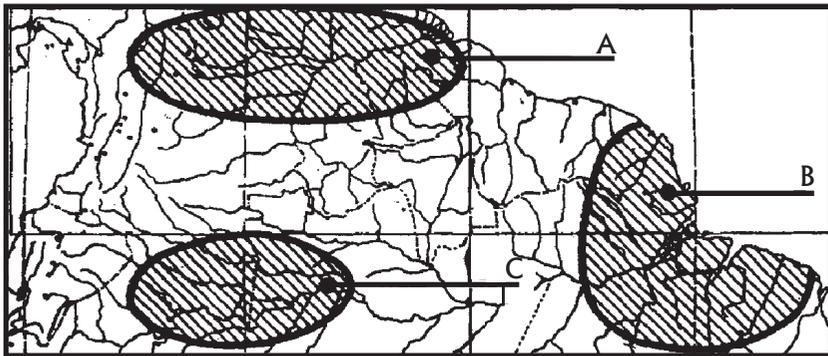
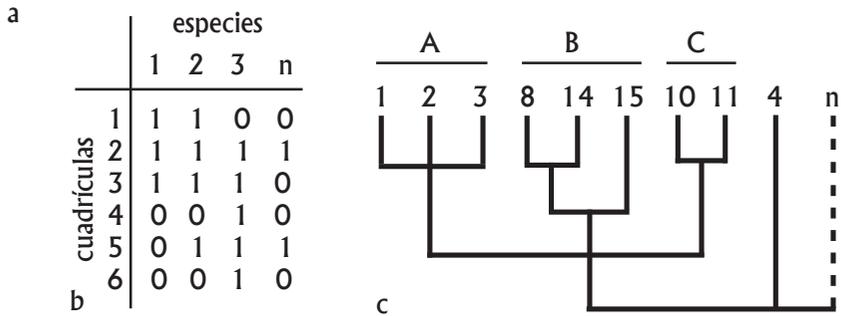
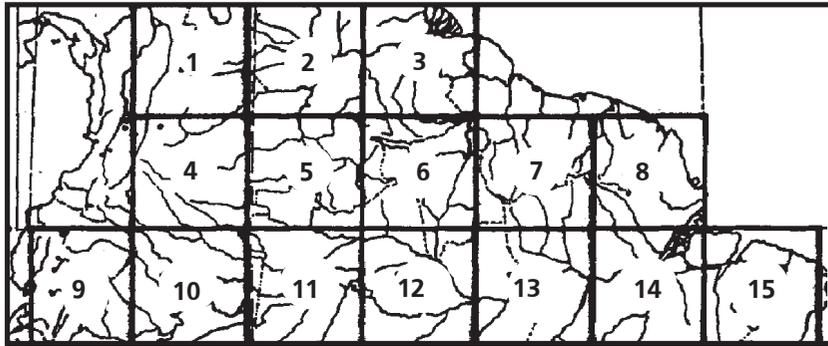
- Las áreas de distribución de las especies analizadas deben ser relativamente menores en relación con el área en estudio.
- Las áreas de distribución deben ser apropiadamente conocidas.
- La validez taxonómica de las especies analizadas no debería estar cuestionada.

Si se cumplen estas condiciones, las áreas de endemismos simplemente se encuentran superponiendo las áreas de distribución de los taxones analizados.

Existe un método cuantitativo para identificar áreas de endemismos, el cual se basa en el análisis de parsimonia de endemismos (*PAE*). Este método emplea grupos monofiléticos de cuadrículas para elegir las especies que van a ser superpuestas en la determinación de las áreas de endemismos (Fig. 22a-d).

### **Pasos del análisis de parsimonia de endemismos (*PAE*) para identificar áreas de endemismos (Fig. 22a-d)**

1. Dibujar cuadrículas en el mapa del área a estudiar.
2. Construir una matriz ' $r \times c$ ', donde ' $r$ ' representen las cuadrículas y ' $c$ ' las especies, y la entrada sea ' $1$ ' si la especie está presente en la cuadrícula y ' $0$ ' si está ausente en la misma; un área codificada con todos ' $0$ ' se emplea para enraizar el cladograma.
3. Aplicar un programa de parsimonia a la matriz de datos y obtener el cladograma correspondiente. Si se obtuviera más de un cladograma, obtener el árbol de consenso estricto.
4. Definir en el cladograma los grupos de cuadrículas que estén definidos por la presencia compartida de al menos dos especies en cada uno de los mismos.
5. Superponer las distribuciones de las especies que definen cada grupo de cuadrículas, con el fin de delinear los límites de cada área de endemismos.



d

**Fig. 22.** Análisis de parsimonia de endemismos. a, Mapa con cuadrículas; b, matriz de cuadrículas x especies; c, cladograma de consenso obtenido a partir de la matriz; d, superposición de las distribuciones de las especies de cada clado.

## **Determinación de relaciones cladísticas entre áreas**

La biogeografía cladística supone que existe una correspondencia entre las relaciones entre los taxones y las relaciones entre las áreas que ellos habitan. Así, emplea la información sobre relaciones cladísticas entre organismos y su distribución geográfica para proponer hipótesis sobre relaciones entre áreas.

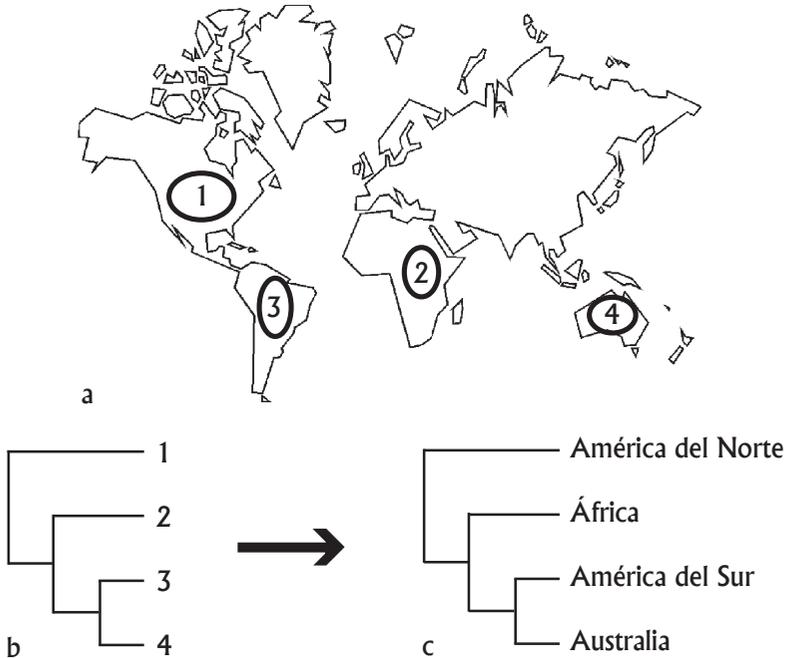
Un análisis biogeográfico cladístico básicamente comprende tres pasos sucesivos:

- La construcción de cladogramas taxonómicos de áreas, a partir de los cladogramas de dos o más taxones diferentes.
- La obtención de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas.
- La 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 simplemente reemplazando en los cladogramas de los distintos taxones analizados, el nombre de cada taxón terminal por el área de endemismos donde éste se distribuye. Por ejemplo, supongamos un taxón con una especie distribuida en América del Norte, otra en África, una tercera en América del Sur y una cuarta en Australia (Fig. 23a). Reemplazando los nombres de las especies 1-4 (Fig. 23b) por las áreas donde se encuentran distribuidas, obtendremos el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 23c).

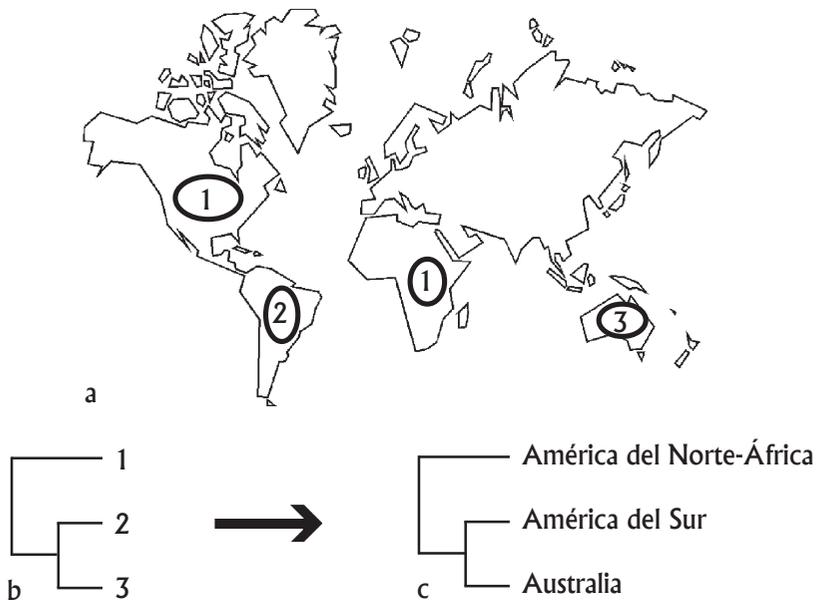
**Cladogramas resueltos de áreas.** La construcción de cladogramas taxonómicos de áreas es simple cuando cada taxón es endémico de una única área y cada área posee un único taxón, pero se complica cuando los cladogramas incluyen taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes. En estos casos, los cladogramas taxonómicos de áreas deben ser convertidos en cladogramas resueltos de áreas, aplicando los supuestos 0, 1 y 2.

Cuando alguno de los taxones terminales de un cladograma taxonómico de áreas se encuentra en dos o más de las áreas en estudio,



**Fig. 23.** Obtención de un cladograma taxonómico de áreas. a, Distribución geográfica; b, cladograma taxonómico; c, cladograma taxonómico de áreas.

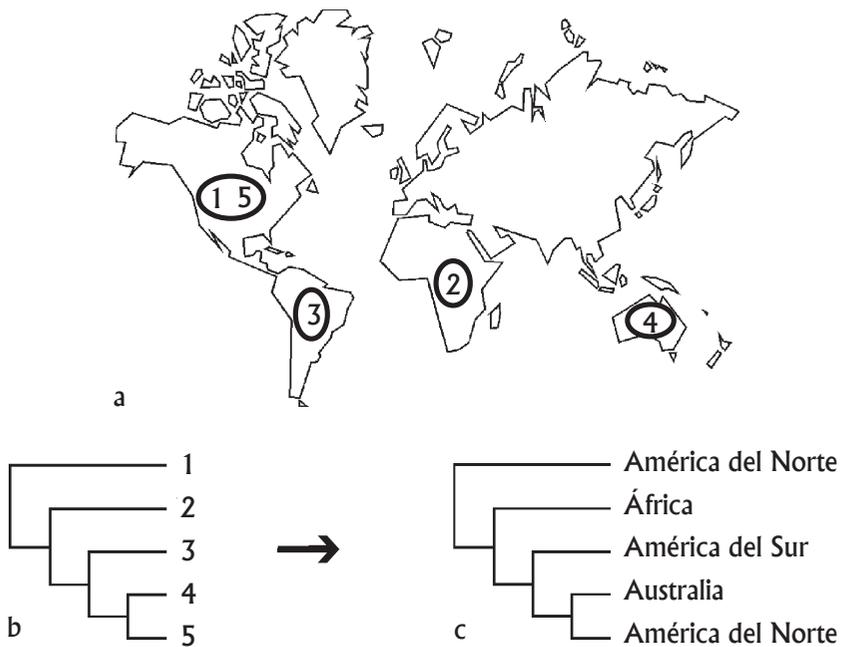
hablamos de taxones ampliamente distribuidos. En el taxón de la figura 24a, tenemos que la especie 1 se halla en América del Norte y en África, por lo que cuando los nombres de las especies son reemplazadas por las áreas en el cladograma (Fig. 24b), ambas áreas aparecen reunidas en el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 24c). Bajo el supuesto 0, 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. Bajo el supuesto 1, «lo que es verdadero para una de las ocurrencias es también verdadero para la otra», por lo que el taxón ampliamente distribuido no



**Fig. 24.** Cladograma taxonómico de áreas para un taxón ampliamente distribuido. a, Distribución geográfica; b, cladograma taxonómico; c, cladograma taxonómico de áreas.

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 aplicando el supuesto 1. Bajo el supuesto 2, «lo que es verdadero para una de las ocurrencias podría no serlo para la otra», es decir que solo una de las ocurrencias es considerada como evidencia, mientras que la otra puede ‘flotar’ en los cladogramas resueltos de áreas, constituyendo así las áreas un grupo mono, para o polifilético. 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.

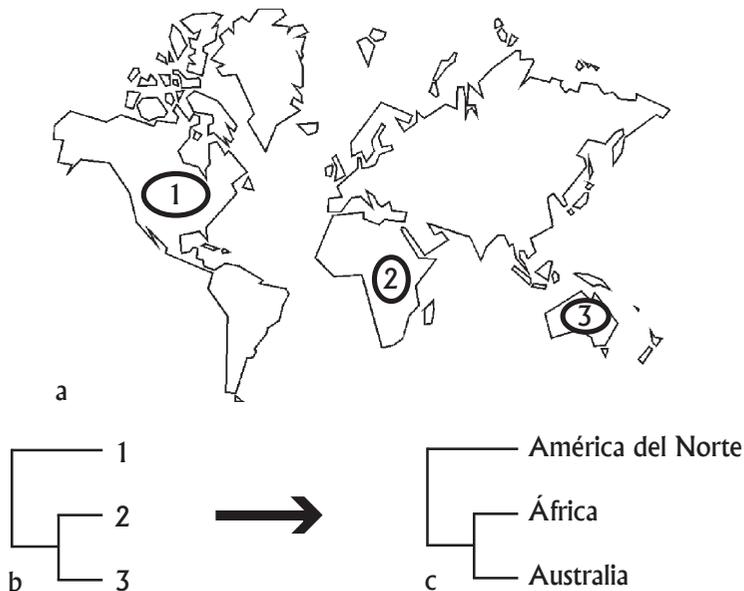
Las distribuciones redundantes, también conocidas como áreas de simpatría, aparecen cuando una misma área aparece más de una vez en un cladograma taxonómico de áreas, debido a que en la misma se encuentran dos o más especies terminales del cladograma taxonómico. En el taxón de la figura 25a, las especies 1 y 5 se encuentran en el América del Norte, por lo que cuando las especies son reemplazadas por las áreas en el cladograma (Fig. 25b), esta área aparece dos veces en el cladograma taxonómico de áreas (Fig. 25c). 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, hay que aplicar los supuestos. No existe un tratamiento especial para las distribuciones



**Fig. 25.** Cladograma taxonómico de áreas para un taxón con distribución redundante. a, Distribución geográfica; b, cladograma taxonómico; c, cladograma taxonómico de áreas.

redundantes bajo el supuesto 0, aunque Kluge (1988) propuso un esquema de pesado 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 simpatria se deba a dispersión. La mayor parte de los autores prefiere el supuesto 2 para tratar las distribuciones redundantes.

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 taxón de la figura 26a, no existe especie alguna en América del Sur, por lo que al reemplazar las especies por las áreas en el cladograma (Fig. 26b), la misma no aparece en el

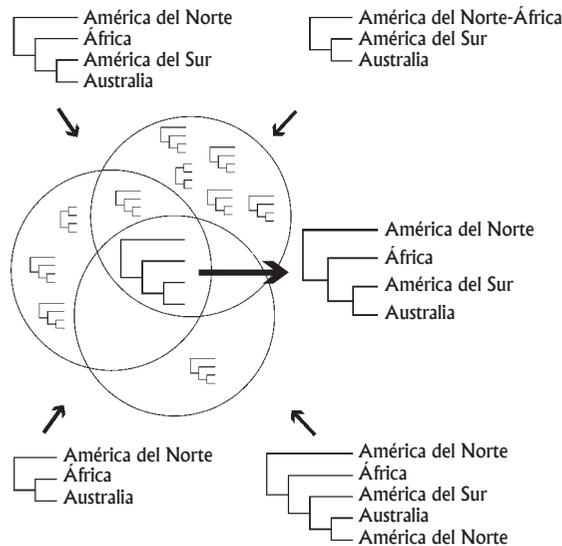


**Fig. 26.** Cladograma taxonómico de áreas para un taxón con áreas ausentes. a, Distribución geográfica; b, cladograma taxonómico; c, cladograma taxonómico de áreas.

cladograma taxonómico de áreas (Fig. 26c). Los tres supuestos tratan a las áreas ausentes como no informativas, por lo que las mismas se ubican en todas las posiciones posibles en los cladogramas resueltos de áreas.

**Cladogramas generales de áreas.** A partir de la información contenida en los cladogramas resueltos de áreas de los taxones analizados, se derivan los cladogramas generales de áreas, que permiten formular una hipótesis acerca de la historia biogeográfica del conjunto de taxones y, por consiguiente, de las áreas donde se distribuyen. Aunque existen varios procedimientos, su tratamiento exhaustivo estaría más allá del propósito introductorio de esta obra, por lo que trataré brevemente los más importantes.

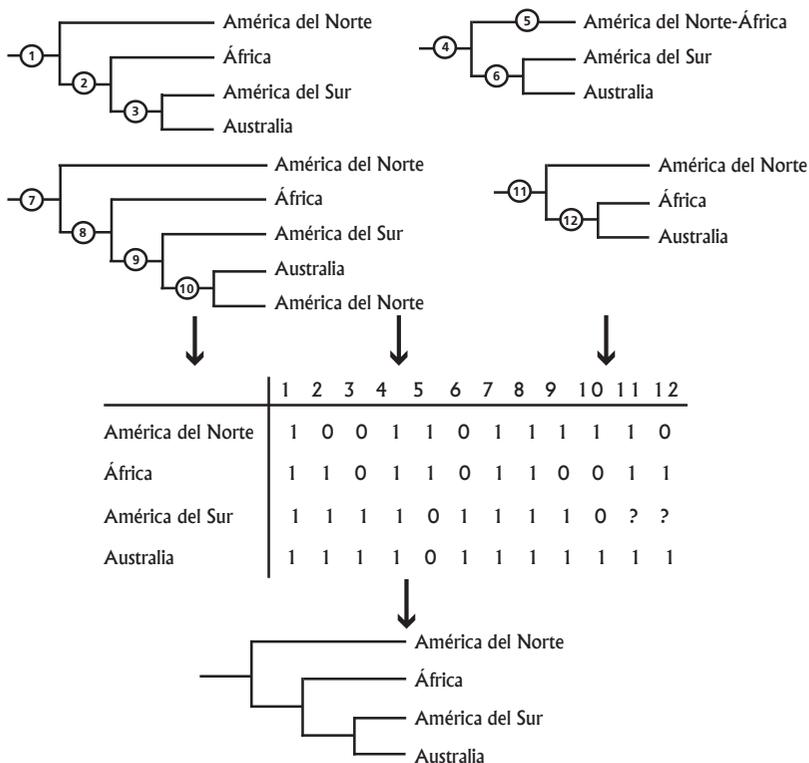
El análisis de los componentes (Fig. 27) consiste en buscar el o los cladogramas comunes a todos los cladogramas resueltos de áreas. Para ello, simplemente se comparan los conjuntos de cladogramas resueltos de áreas obtenidos a partir de los distintos cladogramas taxonómicos de



**Fig. 27.** Obtención de cladogramas generales de áreas mediante el análisis de los componentes.

áreas y se determina su intersección. En el ejemplo analizado en la figura 27, vemos que a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes a los cuatro taxones analizados, determinamos que el cladograma (América del Norte, (África, (América del Sur, Australia))) 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 o construir un cladograma de consenso.

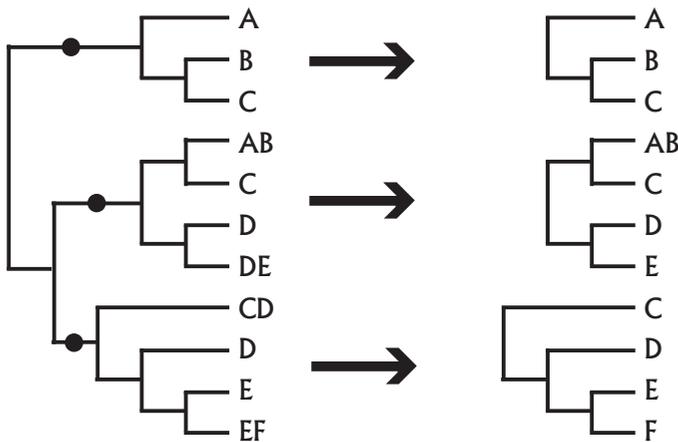
Otros métodos biogeográficos cladísticos emplean un algoritmo de parsimonia para obtener cladogramas generales de áreas (Fig. 28). El pri-



**Fig. 28.** Obtención de cladogramas generales de áreas mediante el análisis de parsimonia de Brooks.

mer método de parsimonia propuesto se conoce como *análisis de parsimonia de Brooks*. Para aplicarlo, se construye una matriz de datos basada en los cladogramas taxonómicos de áreas, basándose en el supuesto 0, la cual es luego analizada con un algoritmo de parsimonia, mediante un programa apropiado. Para el ejemplo analizado en la figura 28, 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 (América del Norte, (África, (América del Sur, Australia))).

Finalmente, Nelson y Ladiges (1996) han propuesto un método para derivar subárboles ‘libres de paralogía’ a partir del cladograma taxonómico de áreas original (Fig. 29). En biogeografía, se habla de paralogía cuando en un cladograma taxonómico de áreas se repite alguna área, presentándose entonces las distribuciones redundantes. La propuesta de Nelson y Ladiges consiste en reducir el cladograma taxonómico de áreas complejo (Fig. 29) a los subárboles derivados de sus componentes sin paralogía, con lo que se eliminan las incongruencias.



**Fig. 29.** Derivando subárboles libres de paralogía a partir de un cladograma taxonómico de áreas.

## Referencias seleccionadas

- Bueno, A. A., J. J. Morrone, M. de las M. Luna-Reyes y C. Pérez-Malvárez. 1999. Raíces históricas del concepto de centro de origen en la biogeografía dispersionista: Del Edén Bíblico al modelo de Darwin-Wallace. *Sci. Techn. Persp.* 3(1): 27-45.
- Colacino, C. 1997. Léon Croizat's biogeography and macroevolution, or ... 'out of nothing, nothing comes'. *Philipp. Scient.* 34: 73-88.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series 11, Oxford University Press, New York.
- Craw, R. C. y P. Weston. 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.* 33: 1-33.
- 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*. Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas.
- Croizat, L., G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- Darlington, P. J. Jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Murray, Londres.
- Espinosa, D. y J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography- Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography series 12, Oxford University Press, Oxford.
- Kluge, A. G. 1988. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a Greater Antillean example. *Syst. Zool.* 37: 315-328.
- Llorente, J., N. Papavero y M. G. Simoes. 1996. *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*. La ciencia desde México, Fondo de

- Cultura Económica, México, D.F.
- Matthew, W. D. 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.* 24: 171-318.
  - Mayr, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3-41.
  - 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. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
  - Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
  - Nelson, G. y P. Y. Ladiges. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Amer. Mus. Novit.* 3167: 1-58.
  - Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
  - Page, R. D. M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.* 37: 254-270.
  - Page, R. D. M. 1989. *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Publicado por el autor, Auckland.
  - Page, R. D. M. 1990. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
  - 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.

- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Simpson, G. G. 1940. Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.* 30: 137-163.
- Zunino, M. y A. Zullini. 1995. *Biogeografía: La dimenzione spaziale dell'evoluzione*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Hafner, New York.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.
- 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.

# Evolución

---



■ La biología evolutiva comprende una serie de estudios relacionados básicamente con el modo en que se originan, mantienen y modifican los caracteres de cualquier tipo, a través de mutaciones, deriva génica, selección natural, adaptación, especiación y otros procesos evolutivos. Sobre todo a partir de la segunda mitad del siglo XX, los estudios evolutivos florecieron y se desarrollaron en diferentes disciplinas, como la ecología de poblaciones, la fisiología y la biología molecular. En su conjunto, la biología evolutiva intenta descubrir los procesos que han producido la biodiversidad.

El desarrollo de la sistemática filogenética, la panbiogeografía y la biogeografía cladística, especialmente en las dos últimas décadas del siglo XX, impuso algunos desafíos teóricos y metodológicos a los estudios evolutivos. Autores como Gareth Nelson, Norman Platnick, Donn E. Rosen y Colin Patterson cuestionaron algunos de los supuestos básicos de estos estudios y enfatizaron la necesidad de analizar los patrones evolutivos del modo más independiente posible de los procesos que los produjeron. Una vez superadas las acaloradas discusiones entre estos 'cladistas de patrón' y los autores más tradicionales, parecería haber un acuerdo acerca de la importancia de analizar los patrones evolutivos antes de los procesos. En este sentido, la existencia de hipótesis filogenéticas nos permitirá estudiar diferentes tipos de patrones evolutivos.

En este capítulo veremos algunos de los problemas más frecuentes en los estudios evolutivos, como la especiación, la adaptación y la coevolución, enfatizando los aspectos relacionados con las hipótesis sobre patrones evolutivos.

## **Especiación**

Hasta la fecha, los taxónomos han descrito aproximadamente dos millones de especies de seres vivos. Las estimaciones del número total de las especies de animales, plantas, protistas, hongos, algas y microorganismos que existirían en el planeta varían entre 10 y 80 millones, por lo que la tarea de describir especies nuevas es inmensa y ocupará sin dudas a varias generaciones de taxónomos. Sin embargo, pese a todo lo hecho y lo

que aún falta por hacer, hay una cuestión que todavía no ha recibido una respuesta razonable: ¿qué es una especie?

En principio, habría que aclarar que existe una cierta ambigüedad, ya que con el término 'especie' nos estamos refiriendo tanto a una categoría taxonómica como a una entidad biológica. Esta entidad biológica, la unidad de muchos estudios evolutivos, ha sido definida a lo largo de la historia de muy diversos modos. Algunos conceptos de especie son los siguientes:

- Concepto biológico: una especie es un grupo de poblaciones naturales, genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos semejantes.
- Concepto evolutivo: una especie es un linaje de poblaciones que evolucionó separadamente de otros linajes y que posee papeles y tendencias evolutivas propias.
- Concepto de selección: una especie es un sistema de individuos que se mantiene como una unidad cohesiva a causa de un conjunto de presiones de la selección natural, que balancean las fuerzas desorganizadoras de las mutaciones y recombinación génica.
- Concepto ecológico: una especie es un linaje que evoluciona separadamente de otros linajes y que posee su propio nicho ecológico.
- Concepto cladístico o filogenético: una especie es la muestra menor de organismos que se autoperpetúan, la cual se detecta por uno o más caracteres apomórficos.

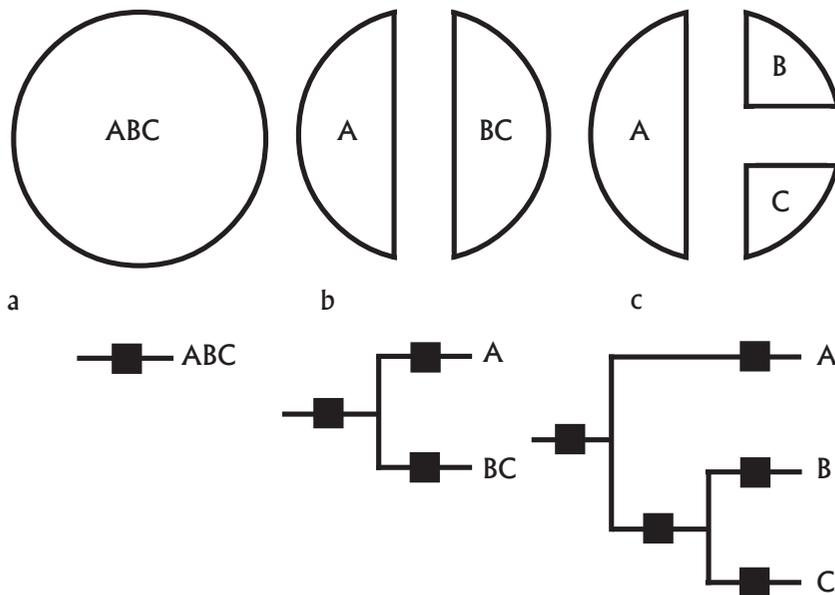
En la actualidad, este problema no ha sido resuelto de un modo totalmente satisfactorio, aunque el consenso parece inclinarse por la aplicación del concepto cladístico.

La especiación es el conjunto de procesos que llevan a la aparición de un nuevo linaje evolutivo a partir de una especie ancestral. Podemos estudiar la especiación teniendo en cuenta dos tipos básicos de factores: (1) extrínsecos: las condiciones en que la especiación ocurre; y (2) intrínsecos: los cambios genéticos, ecológicos, etológicos y reproductivos que caracterizan y mantienen aisladas a las nuevas especies. Existen varios modos diferentes 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 cuál fue el tipo de especiación que ocurrió.

**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 en dos subpoblaciones (debido al surgimiento de una barrera que impide la dispersión), las cuales evolucionan independientemente. En la figura 30a tenemos una po-



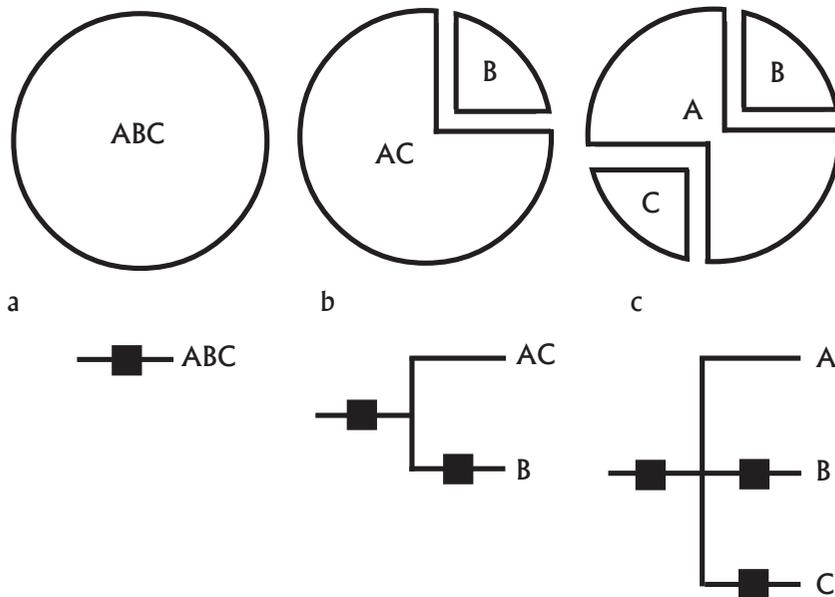
**Fig. 30.** Modelo de especiación alopátrida I. Arriba= poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras; abajo= patrones filogenéticos resultantes.

blación ancestral ABC, que por la aparición de una barrera se fragmenta en las subpoblaciones A y BC (Fig. 30b). Más tarde, la subpoblación BC se fragmenta por la aparición de otra barrera en las subpoblaciones B y C (Fig. 30c). De este modo, se originan las especies A, B y C.

De acuerdo con el modelo de especiación alopátrida, podemos deducir que dada cierta variabilidad geográfica inicial en una especie, la disyunción física resultará en diferenciación por interrupción del flujo génico. Esto significa que originalmente la especie será variable en algún carácter (por ejemplo, habrá algunos organismos blancos y otros negros), y el surgimiento de la barrera será el factor extrínseco que interrumpirá el flujo génico que le daba cohesión. Por ello, las variantes aisladas podrán diferenciarse y evolucionar separadamente. Si una especie carece de variabilidad geográfica, una vez que se produzca la disyunción, habrá que aguardar a que una o ambas subpoblaciones adquieran alguna novedad evolutiva y la fijen. El cladograma de un taxón cuyas especies se originaron mediante especiación alopátrida mostrará una secuencia de separaciones geográficas (vicarianza). Ya que varios grupos monofiléticos que habitan la misma área geográfica serán afectados por las mismas barreras, ellos mostrarán patrones biogeográficos congruentes.

**Especiación peripátrida.** Es una variedad del modelo alopátrido, en que la nueva especie se origina en un hábitat marginal de la población ancestral. En la figura 31 vemos la manera en que una población ancestral ABC originará las especies A, B y C siguiendo el modelo de especiación peripátrida. De acuerdo con este modelo, podemos predecir que las nuevas especies aparecerán en hábitats marginales, en los márgenes de la especie ancestral, y serán más apomórficas que la especie ancestral. En este caso, debido a las distintas capacidades de dispersión, el patrón biogeográfico exhibido en distintos grupos de especies que sigan este modelo no será necesariamente congruente.

**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



**Fig. 31.** Modelo de especiación peripátrida I. Arriba= poblaciones ancestrales y sus disyunciones a través del surgimiento de barreras; abajo= patrones filogenéticos resultantes.

asexual (apomixis), poliploidía o segregación de hábitats. Cualesquiera que sean los procesos involucrados, no se esperarán patrones biogeográficos congruentes entre los diferentes grupos monofiléticos que habitan una misma área geográfica.

En el caso que el proceso involucrado sea la hibridación, la presencia de caracteres provenientes de linajes ancestrales diferentes en una misma especie se dificultará la obtención del cladograma respectivo. Una especie 'problemática', que muestre caracteres intermedios, podrá considerarse como de posible origen híbrido. 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.

## **Adaptación**

Cuando descubrimos la función de alguna estructura, es frecuente que asumamos que esta función ha sido modelada por la selección natural y constituye una 'adaptación'. Cuanto más compleja o 'extraña' pueda parecer una estructura, es más probable que supongamos que la misma surgió por selección natural. Incluso puede haber adaptaciones fisiológicas, destinadas a ajustar el metabolismo del organismo para que sus procesos internos respondan mejor a las demandas del ambiente. Esta búsqueda de un ajuste funcional entre un organismo y su ambiente, conocido como adaptación, es uno de los temas que quizá más han apasionado a los evolucionistas.

Aquí sería apropiado aclarar que existe una concepción ingenua de la adaptación, emparentada con la idea metafísica de 'perfección'. Esta idea postula que los seres vivos están 'perfectamente adaptados' a su ambiente. Si esto fuera así, cualquier cambio sería negativo, ya que implicaría una suerte de desajuste. La adaptación no conduce a la perfección, ya que la selección natural no actúa direccionalmente hacia una meta determinada.

Ahora bien, si pretendemos analizar la adaptación en detalle, podemos considerar que posee tres componentes: el origen, la diversificación y el mantenimiento de los caracteres. En el pasado, los estudios evolutivos se concentraron en el primero de ellos, pero recientemente se ha comenzado a desarrollar pruebas cladísticas para contrastar hipótesis adaptacionistas en relación con la diversificación y el mantenimiento de los caracteres. Con ello, comienza a desaparecer la ambigüedad que existe cuando afirmamos que cualquier estructura o función puede ser 'adaptativa', sin importarnos el contexto genealógico en el cual la misma surgió.

La obtención de cladogramas independientemente de las hipótesis sobre los procesos evolutivos hacen que sea posible contrastar dichas hipótesis. Los patrones predichos por las hipótesis de procesos pueden ser contrastados con los patrones generales de los cladogramas, que compendian la evidencia genealógica.

**¿Cómo se originan los caracteres adaptativos?** Éstos son aquellos que poseen una utilidad en la actualidad, es decir que proveen de

alguna ventaja a las especies que los poseen, y que han sido generados históricamente mediante la selección natural para dicho uso. Un protocolo general para determinar el modo en que se originan las adaptaciones consta de tres pasos:

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

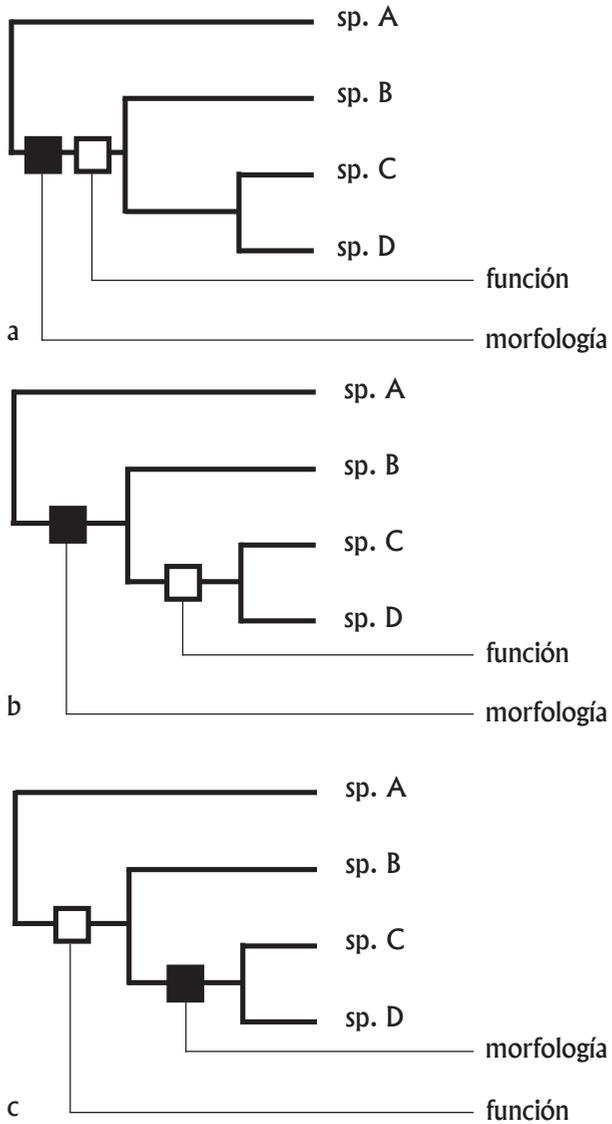
De este modo, podemos identificar la existencia de un cambio en el régimen selectivo, el sitio en que éste cambió en la filogenia y si existe concordancia entre la transformación del carácter y su función. Por ejemplo, si analizamos en un cladograma la correlación entre un determinado carácter morfológico y su función, podremos encontrar tres situaciones diferentes:

- El carácter morfológico y su función aparecen a la vez (Fig. 32a).
- El carácter morfológico aparece primero y su nueva función se desarrolla posteriormente (Fig. 32b).
- La función aparece antes y el carácter morfológico asociado con ella aparece después (Fig. 32c).

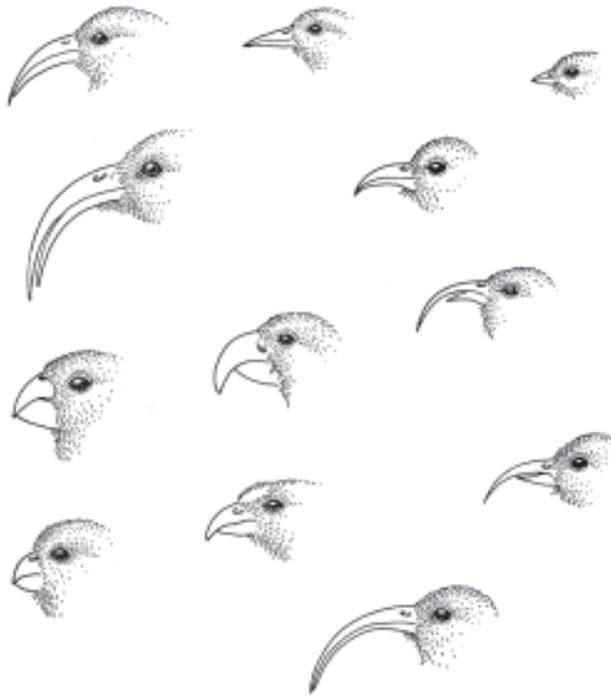
Solo en el primero de estos casos podríamos interpretar al carácter como adaptativo.

**Diversificación adaptativa.** Consiste en la diversificación en diferentes nichos ecológicos de un conjunto de especies descendientes de un ancestro común. Un ejemplo clásico lo constituyen los pájaros mieleros (Drepanididae) de las islas Hawaii (Fig. 33), en que un grupo monofilético de especies se ha diversificado en sus hábitos alimenticios, mostrando una gran variedad en las formas de sus picos.

Dan Brooks y Barbara 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 inusualmente alta. El resultado de este proceso sería la existencia de un clado especialmente rico en especies, cuyos miem-



**Fig. 32.** Identificación de adaptaciones a través de la correlación entre morfología y función. a, Adaptación; b, exaptación; c, es irrelevante.



**Fig. 33.** Algunas especies de Drepanididae de Hawaii, mostrando la diversificación adaptativa en la forma de sus picos.

bros poseen 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 ha propuesto un método basado en comparaciones entre grupos hermanos, que consta de los siguientes pasos:

- Identificar los grupos monofiléticos en que ha aparecido independientemente el nuevo carácter.
- Determinar los grupos hermanos que carecen de dicho carácter.
- Comparar la riqueza de especies o alguna otra medida de la diversificación entre grupos hermanos.



Mesoamérica, Venezuela y Colombia. Mientras que la mayoría de las mismas son arbustivas, cinco son árboles de 20 m de altura. La botánica estadounidense Vicki Funk realizó un análisis cladístico del género, basado en caracteres morfológicos, y luego optimizó los caracteres de hábito en el cladograma (Fig. 34), 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 mesófilos, mientras que las arbustivas viven en tierras bajas, por lo que el hábito arbóreo podría ser una adaptación a las selvas nubladas. Sin embargo, el análisis del nivel de ploidía de estas especies (Fig. 34) nos muestra que los árboles son poliploides y los arbustos son diploides. Estudios sobre desarrollo en otras plantas, sin embargo, han mostrado que las especies poliploides son generalmente de mayor tamaño, por lo que el hábito arbóreo sería consecuencia de la poliploidía. La segregación entre ambos hábitats se debería aparentemente a que estas especies son ineficaces conductores de agua, por lo que las formas arbóreas serían incapaces de sobrevivir fuera de sitios húmedos como las selvas nubladas.

## **Coevolución**

El término ‘coevolución’, originalmente acuñado por Paul Ehrlich y Peter Raven en 1964, se refiere a las respuestas adaptativas recíprocas entre linajes diferentes que interactúan ecológicamente. De acuerdo con Brooks y McLennan (1991), la coevolución involucra tanto el grado de adaptación filogenética mutua (coespeciación) como el grado de modificación mutua (coadaptación).

La aplicación de la metodología cladística permite integrar datos sistemáticos y ecológicos, con el objeto de responder dos preguntas:

- ¿Cómo llegaron las especies al área donde se encuentran y cómo se asociaron entre sí? (coespeciación).
- ¿Cómo interactúan las especies entre sí en la actualidad? (coadaptación).

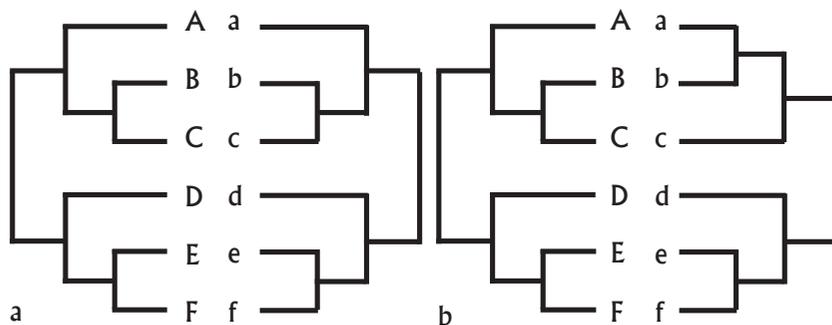
**Coespeciación.** Los estudios de coespeciación pretenden descubrir los patrones de asociación geográfica y/o ecológica entre clados. En ge-

neral, podemos decir que la coespeciación entre dos taxones se puede deber a dos procesos (Fig. 35):

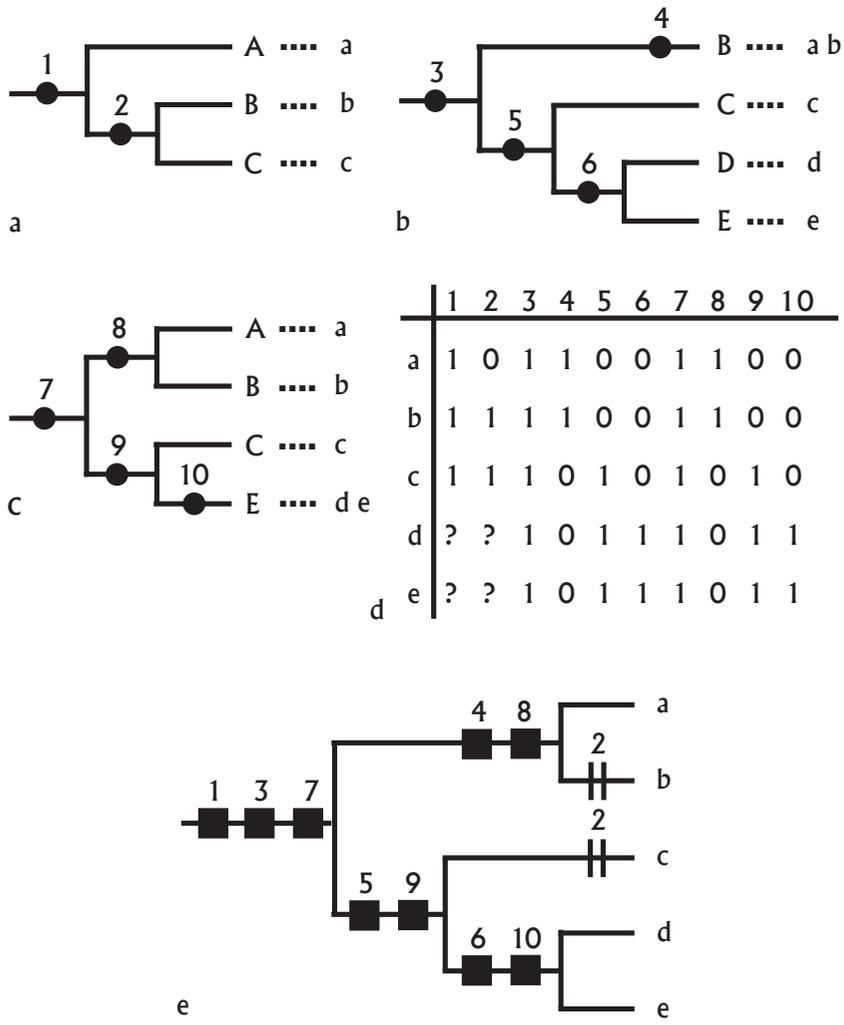
- Descendencia: sus ancestros se asociaron entre sí en el pasado y las especies heredaron dicha asociación (Fig. 35a).
- Colonización: una de las especies se originó en otro huésped y subsecuentemente se relacionaron por transferencia o dispersión (Fig. 35b).

Con el objeto de analizar los fenómenos de coespeciación básicamente existen dos métodos: el *análisis de parsimonia de Brooks* y los *árboles reconciliados*. El *análisis de parsimonia de Brooks* es un método propuesto por Brooks (1979, 1990) para analizar la coespeciación entre dos o más taxones diferentes (Fig. 36a-e), que ya fue tratado brevemente en el capítulo 'Biogeografía'.

Un método alternativo fue propuesto por el neozelandés Rod Page, basado en la idea de 'reconciliar' los cladogramas taxonómicos de diferentes taxones. 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 independientes de las áreas). Para aplicarlo, a partir de observar incongruencia entre los cladogramas del huésped y el asociado,



**Fig. 35.** Tipos de asociación histórica entre huéspedes (cladogramas de la izquierda) y asociados (cladogramas de la derecha). a, Descendencia; b, colonización.



**Fig. 36.** Pasos del análisis de parsimonia de Brooks. a-c, Cladograma de tres géneros de parásitos, con indicación de los huéspedes de cada una de sus especies; d, matriz de datos de huéspedes x nodos de los cladogramas de los parásitos; e, cladograma de huéspedes obtenido a partir de la matriz.

### **Pasos del análisis de parsimonia de Brooks (Fig. 36a-e)**

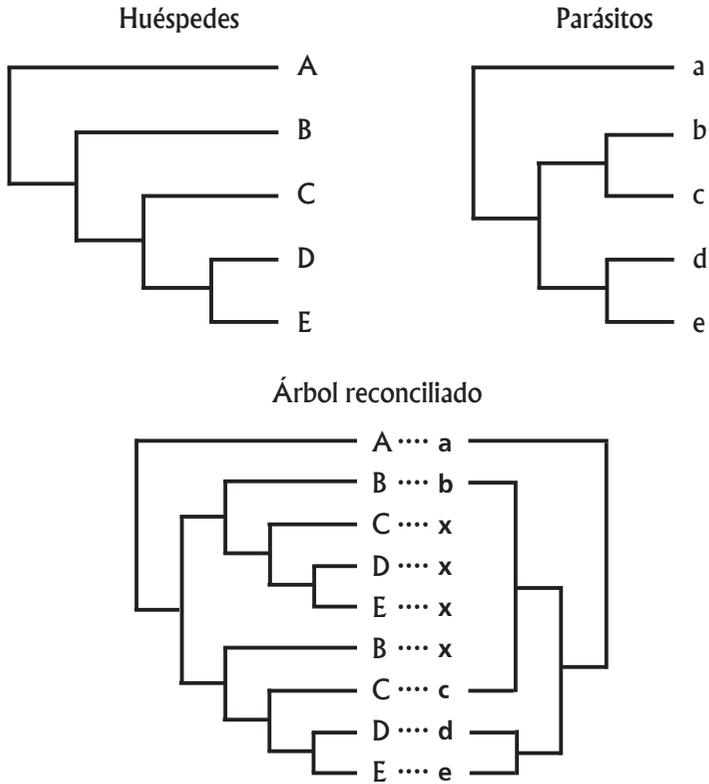
1. Se marcan los nodos en los cladogramas de los asociados con un determinado huésped; en este ejemplo, tres géneros de parásitos. Si una de las especies terminales posee más de una especie de huéspedes, también se la marca como un nodo ('supuesto O').
2. Se construye una matriz de datos, en que las filas representen las especies de huéspedes, y en cada columna se vuelca la información de cada uno de los nodos, donde se colocará '1' si la especie de huésped está presente en el nodo, 'O' si está ausente y '?' si no está presente en el cladograma.
3. Se construye el cladograma respectivo.

construimos un cladograma en que a través de duplicaciones y pérdidas nos permita 'reconciliar' ambos cladogramas (Fig. 37).

**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 han afectado ecológicamente. Básicamente, existen tres modelos para explicar la coadaptación: la coespeciación alopátrida, la colonización y la exclusión.

La coespeciación alopátrida constituye la hipótesis nula para los estudios de coadaptación, prediciendo que habrá congruencia entre las filogenias de huéspedes y asociados. 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 proveerlos de algún medio de defensa ante sus depredadores.

La colonización se basa en la idea que los huéspedes representan recursos que los asociados han rastreado en el curso de la evolución. Por ejemplo, se ha postulado que la coevolución planta-insecto fitófago se explicaría por varios eventos de colonización de los insectos, luego de la radiación de las angiospermas. En este modelo, ya sea porque el recurso estaba am-



**Fig. 37.** Obtención de un árbol reconciliado para explicar la asociación entre un huésped y un parásito.

pliamente distribuido plesiomórfica o convergentemente, no habrá congruencia entre los patrones filogenéticos de huéspedes y asociados.

La exclusión consiste en que la asociación se mantiene por respuestas adaptativas recíprocas, en que algún carácter del huésped lo protege de los efectos del asociado. Por ejemplo, la 'guerra química' entre insectos y plantas que se produce cuando los insectos reducen la adecuación de las plantas y ellas adquieren mecanismos de defensa que las hacen ser

poco apetecibles a los mismos. Eventualmente, algunos insectos adquieren mecanismos para alimentarse de ellas, lo que les puede resultar ventajoso, ya que les permite evitar la competencia contra otros insectos fitófagos. En ausencia de competidores, el linaje de insectos se diversificará para explotar el linaje de plantas. De este modo, se produce una especie de 'competencia' entre plantas e insectos, en que la asociación se mantiene por respuestas adaptativas mutuas entre ambas.

### **Referencias seleccionadas**

- Baum, D. A. y A. Larson. 1991. Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Syst. Zool.* 40: 1-18.
- Brooks, D. R. 1977. Evolutionary history of some plagiogorchioid 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. 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.
- Carpenter, J. M. 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131-144.

- 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.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- 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. 1986. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- 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.
- Piñero, D. 1998. *De las bacterias al hombre: La evolución*. La ciencia para todos, Fondo de Cultura Económica, México, D. F.



# Hacia una nueva visión de los patrones de la biodiversidad

---



■ Pese a la visión presentada en esta obra, con frecuencia no hay acuerdo entre los partidarios de los enfoques panbiogeográfico y cladístico, siendo evidencia de ello algunos acalorados debates de las últimas décadas. Una de las principales polémicas que aún persiste entre los panbiogeógrafos y los cladistas se refiere a la relación entre el espacio y la forma. Los panbiogeógrafos asumen que la vicarianza —el cambio en el espacio— es el proceso fundamental que conduce a la evolución de la forma, por lo que los análisis biogeográficos deberían preceder a los taxonómicos. Los cladistas, por el contrario, invierten esta relación, y consideran que las hipótesis sobre la forma —expresadas mediante cladogramas taxonómicos— deben siempre preceder a los planteamientos sobre el espacio. ¿Cómo se podría resolver esta polémica?

Una posible compatibilidad se produciría al aplicar la noción de ‘iluminación recíproca’ de Hennig (1950) al esquema espacio-tiempo-forma de Croizat (1964). Esto significa aceptar que las hipótesis de forma / tiempo (sistemática), espacio / tiempo (biogeografía) y forma / espacio (ecología) muestran aspectos complementarios —no excluyentes— de la evolución. Por ello, podremos comenzar nuestros estudios con cualquiera de ellas, ya que ésta puede ‘iluminar’ a las otras. Así, las hipótesis de un taxónomo pueden proveer nuevas perspectivas a las de un ecólogo o un biogeógrafo, y viceversa. Si las diferentes hipótesis luego son consistentes entre sí, la coincidencia entre evidencia de distinto origen incrementará la confianza que podemos depositar en las mismas. Si, por el contrario, hay conflicto entre las hipótesis, deberíamos evaluarlas en término de su soporte relativo y aceptar la mejor sustentada. Esta suerte de unidad entre disciplinas diferentes, entonces, nos permitirá una mejor comprensión de los patrones de la biodiversidad.

Durante el siglo XX varios autores reflexionaron ampliamente sobre la pérdida del sentido de la unidad interdisciplinaria; recordemos, entre otros, a A. O. Lovejoy, G. Bateson y E. O. Wilson. La idea de la unidad, sin embargo, se remonta a Grecia, varios siglos antes de nuestra era, cuando algunos filósofos comenzaron a reflexionar sobre

este concepto. Entre estos filósofos se encontraba Tales de Mileto, quien poseía la convicción que el mundo es ordenado y puede ser explicado mediante un reducido número de leyes naturales. Si ello es así —como ha sostenido recientemente Edward Wilson— la unificación de todo el conocimiento acerca de los seres vivos resultaría una empresa bastante razonable. Para ello, en lugar de enfatizar las diferencias que existen entre las posturas aquí analizadas, deberíamos tratar de integrarlas como partes de una visión unificada. Sin duda, los seres vivos constituyen los sistemas más complejos conocidos. Al respecto, podríamos considerar la ‘teoría de la complejidad’ de Kauffman, que pretende explicar el modo en que los sistemas complejos se autoconstruyen, persisten por un tiempo y luego desaparecen. El descubrimiento de las leyes que rigen la evolución de los patrones de la biodiversidad en espacio-tiempo-forma será entonces uno de los desafíos de la biología del nuevo milenio.

El núcleo central de estas ideas —la consiliencia (*consilience*)— representa una visión del mundo en que todos los fenómenos tangibles, desde el crecimiento del universo hasta el desarrollo de las instituciones sociales, se basan en procesos materiales, los cuales en última instancia son reducibles a las leyes de la física. Esta consiliencia implica la existencia de una interrelación entre explicaciones causales a lo largo de disciplinas muy diferentes entre sí. De este modo, la cultura y otras cualidades únicas de nuestra especie adquirirán sentido completo solo cuando se conecten causalmente con las ciencias naturales, dentro de las cuales la biología es quizá la más relevante. A pesar de que esta visión ‘reduccionista’ resulta impopular fuera de las ciencias naturales, no conozco razones para suponer que la estrategia de detectar patrones complejos para luego buscar explicaciones causales —lo que está siendo cada vez más aceptado en los estudios evolutivos— no pueda extenderse hacia la unión de las ciencias sociales y las naturales. Según Wilson, si la condición humana es la frontera de las ciencias naturales, y el mundo material es la frontera de las ciencias sociales y las humanidades, podríamos fundir ambas fronteras en una sola. ¿Será tan lejano el día en que este proyecto se consolide?

## Referencias seleccionadas

- Bateson, G. 1980. *Espíritu y naturaleza*. Amorrortu editores, Buenos Aires.
- Colacino, C. 1997. Léon Croizat's biogeography and macroevolution, or ... "out of nothing, nothing comes". *Philipp. Scient.* 34: 73-88.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlín.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- Kauffman, S. A. 1993. *The origins of order*. Oxford University Press, Oxford.
- Lovejoy, A. O. 1936. *The great chain of being: A study of the idea*. Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson, E. O. 1998. *Consilience: The unity of knowledge*. Alfred A. Knopf, New York.



# Ejercicios

---



## Ejercicio 1

Supongamos un carácter multiestado aditivo, cuyos estados siguen la siguiente secuencia:

$$0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4$$

Si estos estados de carácter se distribuyen en las siguientes especies como sigue:

Especie A: 0

Especie B: 4

Especie C: 2

Especie D: 4

Especie E: 3

Especie F: 2

Especie G: 1

¿Cuál es el cladograma resultante que representa las relaciones entre estas especies?

## Ejercicio 2

A partir de la siguiente matriz de datos:

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

Construya el cladograma más parsimonioso que represente la relaciones entre estos géneros.

### Ejercicio 3

El phylum Cnidaria comprende cuatro clases: Anthozoa, Cubozoa, Hydrozoa y Sciphozoa. A partir de las siguiente lista de estados apomórficos y matriz de datos (modificadas de Brusca y Brusca, 1990), obtenga el cladograma más parsimonioso.

	Ant.	Cub.	Hydr.	Scip.
1. Boca rodeada por tentáculos	1	1	1	1
2. Septos dividiendo el celenterón	1	1	0	1
3. Fase pólipo bien desarrollada	1	0	1	0
4. Ropalio	0	1	0	1
5. Gónadas en gastrodermis	1	1	0	1
6. Larva plánula	1	1	1	1

■ **Brusca, R. C. y G. J. Brusca.** 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachussets.

#### Ejercicio 4

El phylum Mollusca comprende las clases Aplacophora, Bivalvia, Caudofoveata, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda. A partir de lista de estados apomórficos y matriz de datos (modificadas de Brusca y Brusca, 1990), obtenga el cladograma más parsimonioso.

	Apl.	Biv.	Cau.	Cep.	Gas.	Mon.	Pol.	Sca.
1. Rádula	1	0	1	1	1	1	1	1
2. Manto	1	1	1	1	1	1	1	1
3. Pie locomotor	0	1	0	1	1	1	1	1
4. Tentáculos perórales	0	1	0	1	1	1	1	1
5. Concha triestratificada	0	1	0	1	1	1	0	1
6. Estatocistos	0	1	0	1	1	1	0	1
7. Vísceras concentradas dorsalm.	0	0	0	1	1	0	0	0
8. Cabeza bien demarcada	0	0	0	1	1	0	0	0
9. Sistema nervioso descentralizado	0	1	0	0	0	0	0	1

■ **Brusca, R. C. y G. J. Brusca.** 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

## Ejercicio 5

La siguiente clasificación de los taxones supragenéricos de primates antropoideos actuales (modificada de Schwartz *et al.*, 1978) está basada en las relaciones filogenéticas de los mismos y ha sido realizada combinando las convenciones de subordinación y secuenciación:

- Infraorden Anthroidea
  - Superfamilia Platyrrhinoidea
    - Familia Cebidae
    - Familia Callitrichidae
  - Superfamilia Catarrhinoidea
    - Familia Cercopithecidae
      - Subfamilia Colobinae
      - Subfamilia Cercopithecinae
        - Tribu Papionini
        - Tribu Cercopithecini
  - Superfamilia Hominoidea
    - Familia Hylobatidae
    - Familia Hominidae
      - Tribu Pongini
      - Tribu Panini
      - Tribu Hominini

Reconstruya el cladograma correspondiente.

- **Schwartz, J. H., I. Tattersall y N. Eldredge.** 1978. Phylogeny and classification of the primates revisited. *Yearbook Phys. Anthropol.* 21:

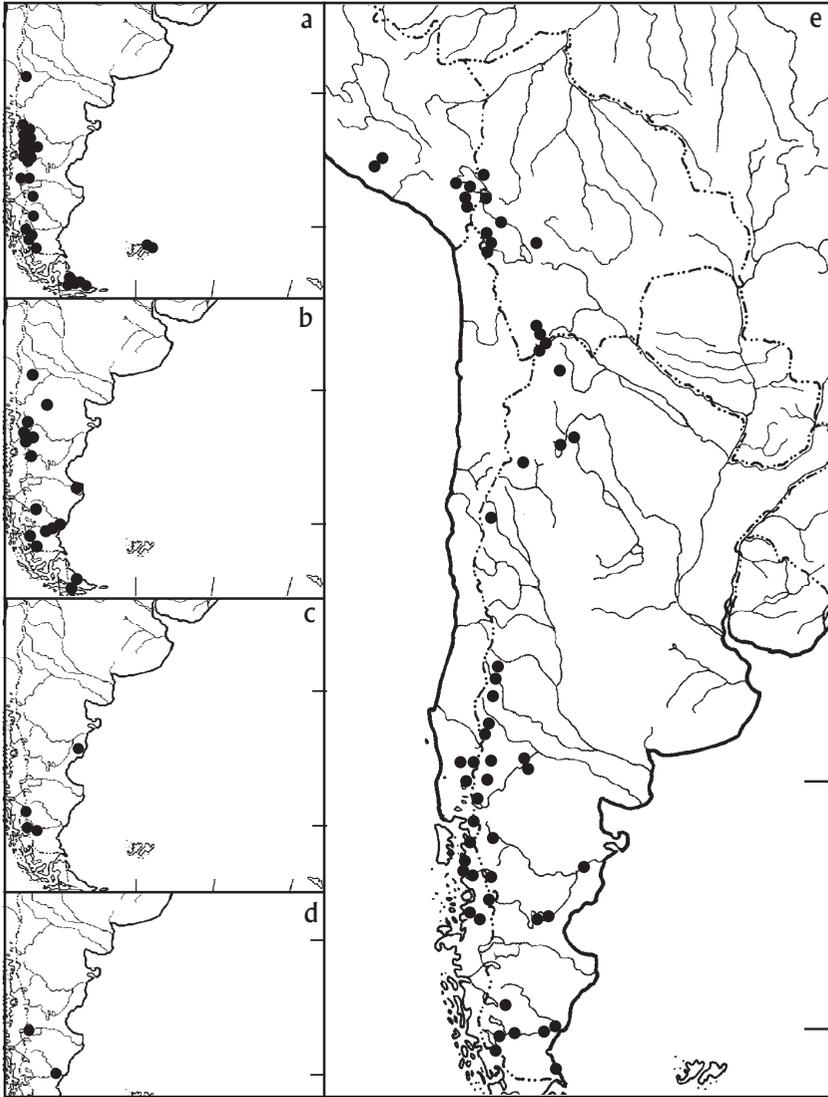
95-133.

### **Ejercicio 6**

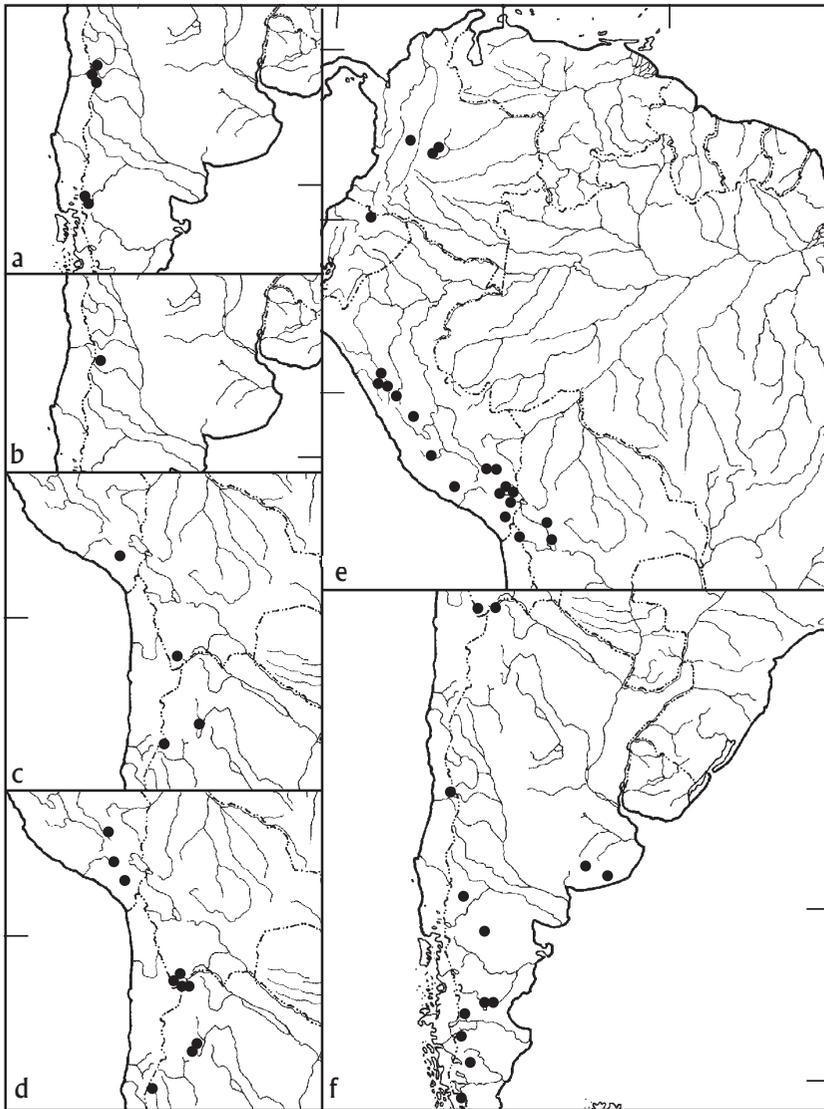
El género de copépodos dulceacuícolas *Boeckella* posee 38 especies distribuidas en Australia, Nueva Zelanda, América del Sur y la Antártida. A partir de los mapas con las localidades de distribución de 14 especies sudamericanas (tomadas de Menu-Marque *et al.*, 2000) (Figs. 38-40):

1. Delinee los trazos individuales.
2. Superpóngalos para delimitar trazos generalizados y nodos, y preséntelos en el mapa de la figura 41.

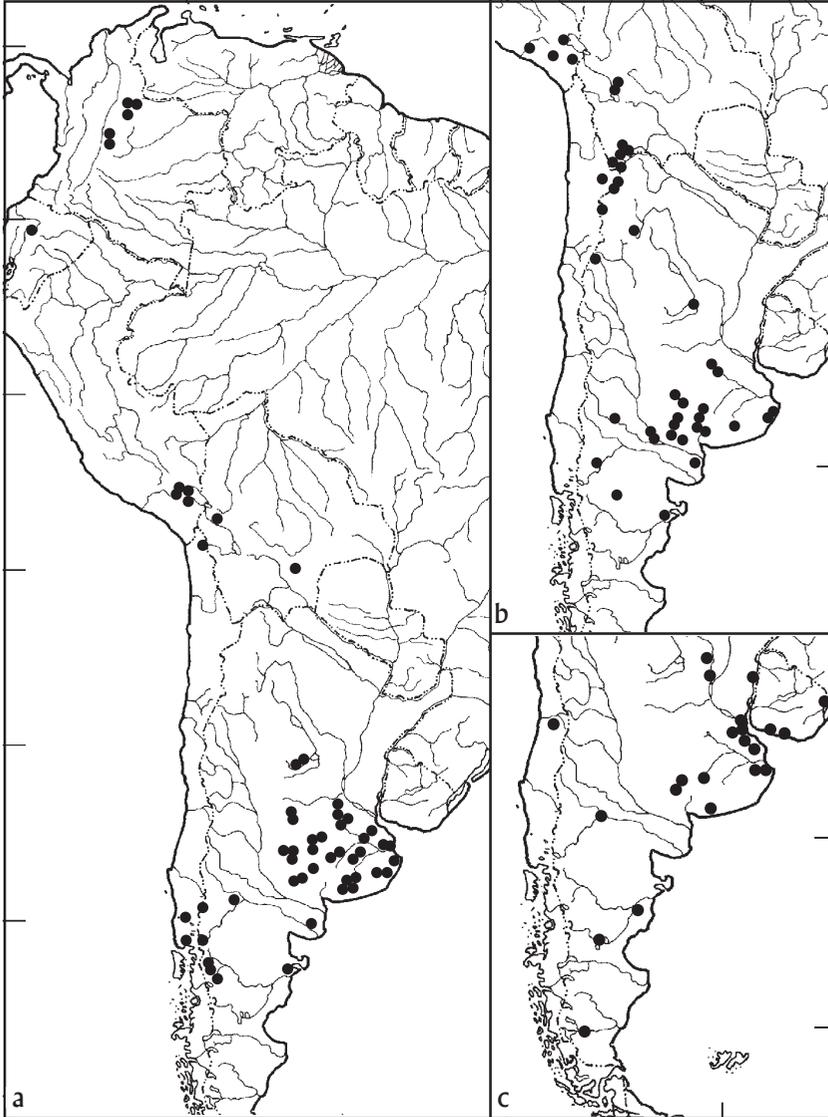
**Menu-Marque, S., J. J. Morrone y C. Locascio.** 2000. Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Crustacea: Copepoda: Centropagidae): A track analysis. *J. Crust. Biol.* 20(2): 262-272.



**Fig. 38.** Localidades de distribución de especies sudamericanas de *Boeckella*. a, *B. michaelseni*; b, *B. brasiliensis*; c, *B. silvestrii*; d, *B. longicauda*; e, *B. gracilipes*.



**Fig. 39.** Localidades de distribución de especies sudamericanas de *Boeckella*. a, *B. gibbosa*; b, *B. diamantina*; c, *B. calcaris*; d, *B. palustris*; e, *B. occidentalis*; f, *B. meteoris*.



**Fig. 40.** Localidades de distribución de especies sudamericanas de *Boeckella*. a, *B. gracilis*; b, *B. poopoensis*; c, *B. bergi*.



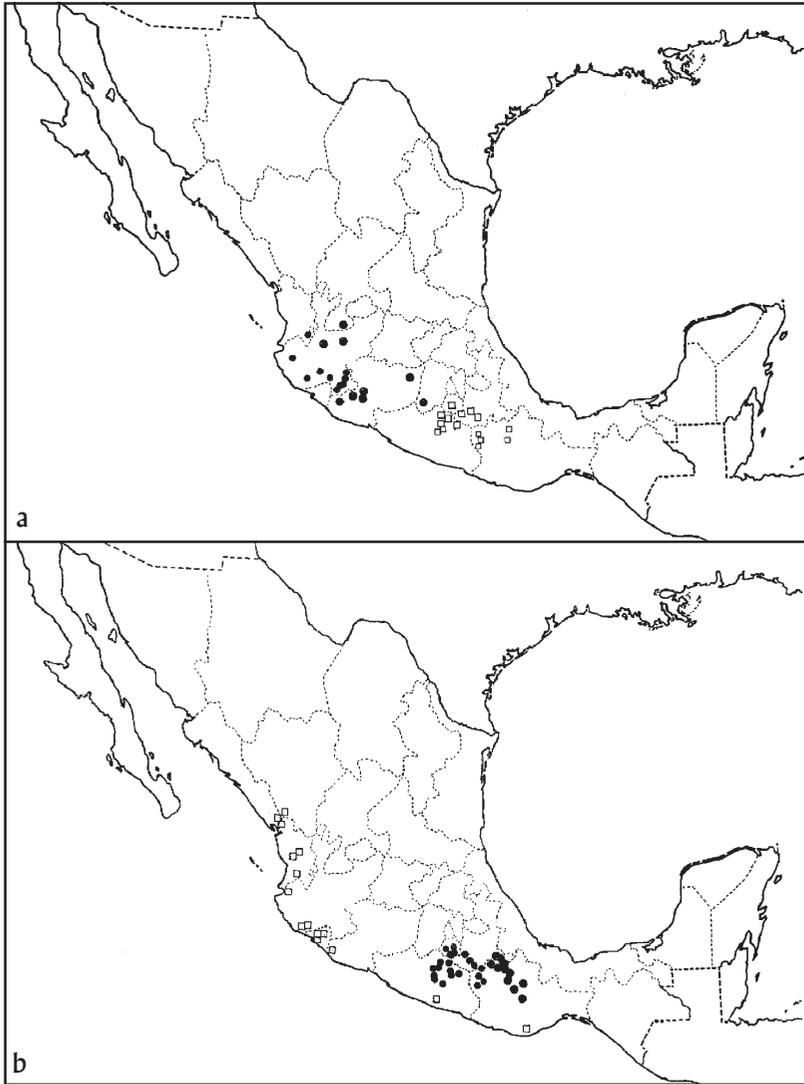
**Fig. 41.** Mapa de América del Sur, para delinear los trazos generalizados y nodos de *Boeckella*.

## Ejercicio 7

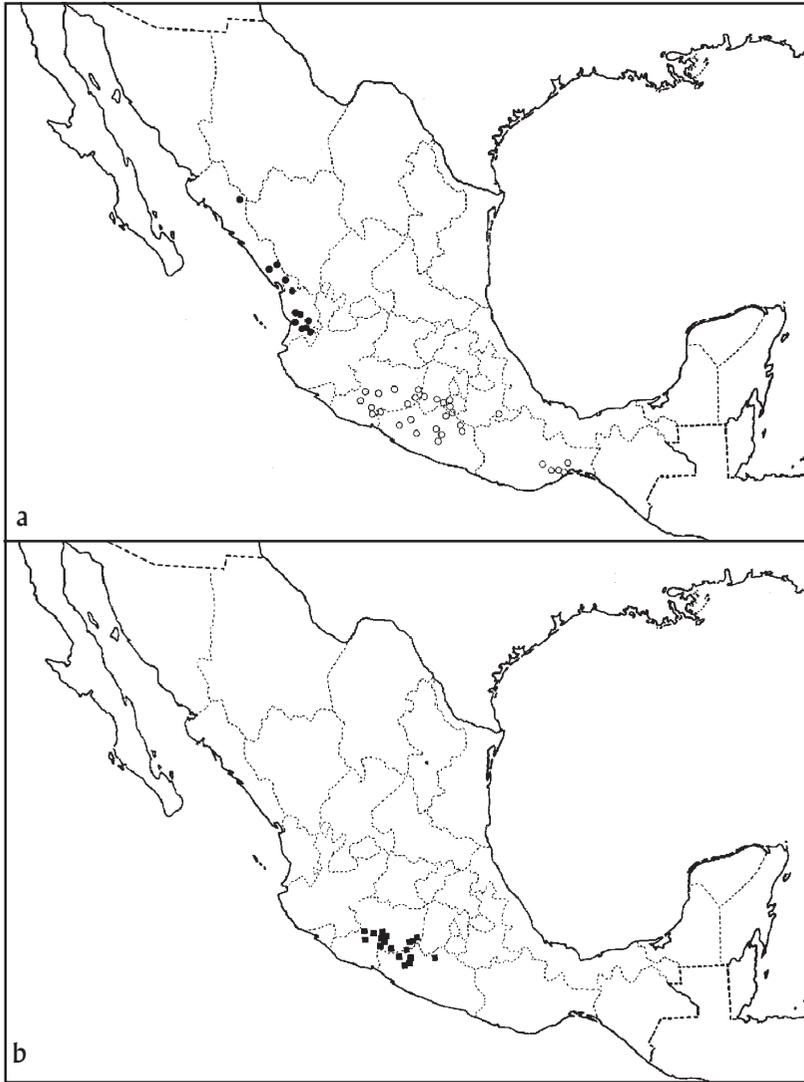
Con base en los mapas con las localidades de distribución de 23 especies mexicanas de plantas del género *Bursera* (datos tomados de Kohlman y Sánchez, 1984) (Figs. 42-47):

1. Delinee las áreas de distribución respectivas.
2. Superpóngalas para delimitar áreas de endemismos, ya sea manualmente o empleando el método del análisis de parsimonia de endemismos (PAE), y represéntelas en el mapa de la figura 47b.

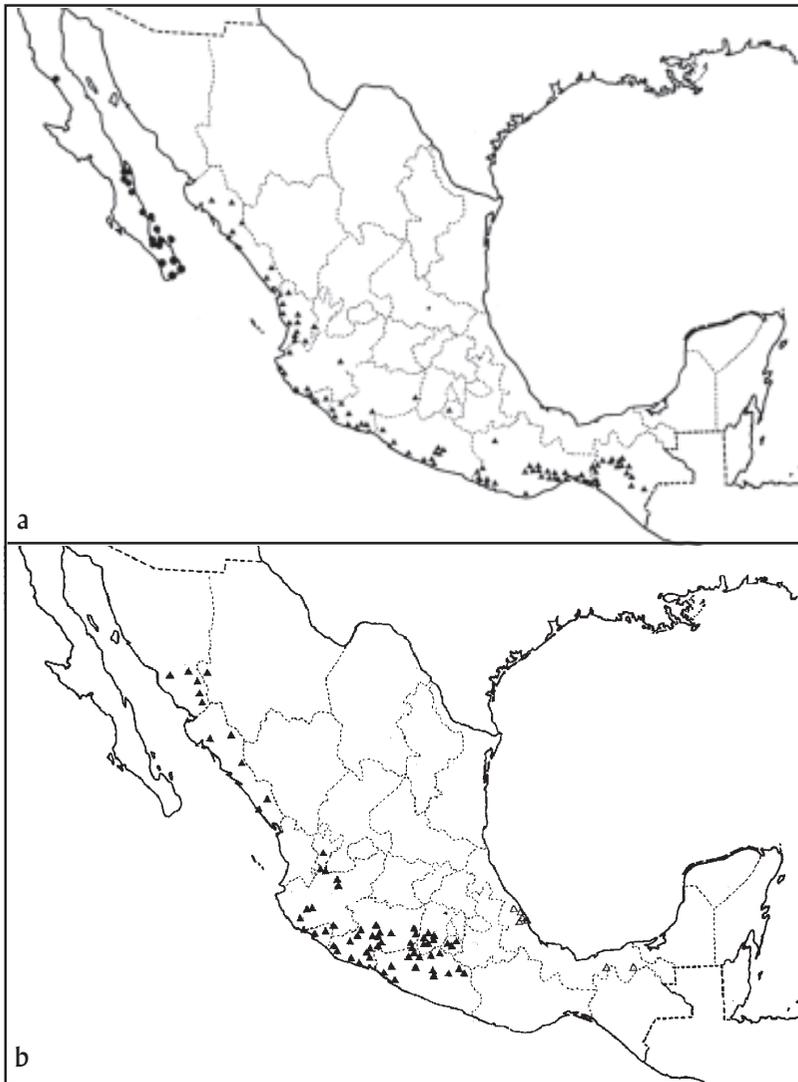
■ **Kohlman, B. y S. Sánchez.** 1984. Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex L. (Burseraceae) en México: Una síntesis de métodos. En: Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlman y S. Sánchez (eds.), *Métodos Cuantitativos en la Biogeografía*, Instituto de Ecología, México, pp. 41-115.



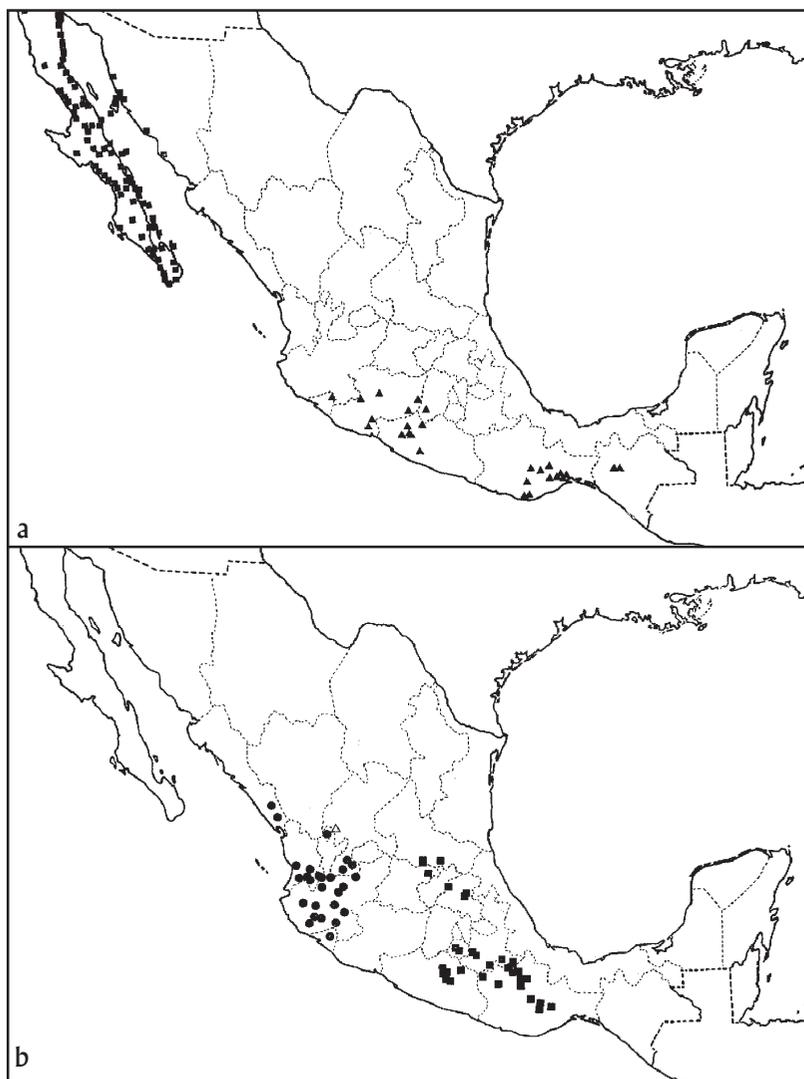
**Fig. 42.** Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. a, *B. acuminata* (círculos negros), *B. aloexylon* (cuadrados blancos); b, *B. aptera* (círculos negros), *B. arborea* (cuadrados blancos).



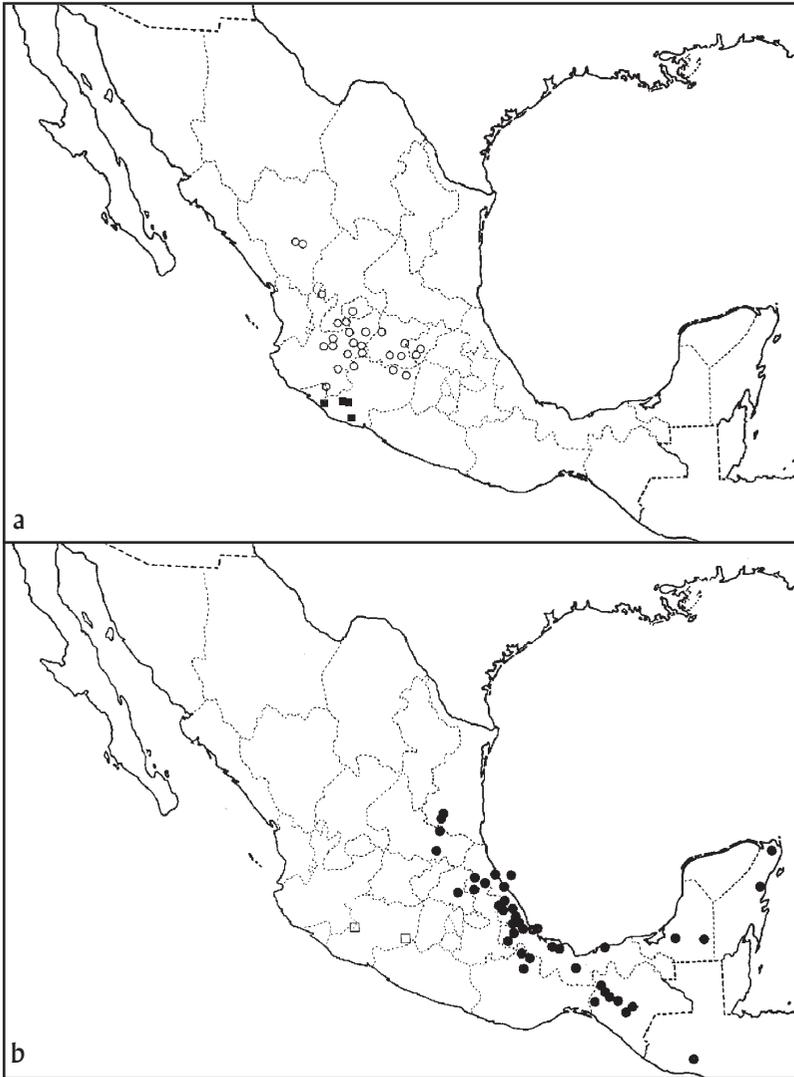
**Fig. 43.** Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. a, *B. attenuata* (círculos negros), *B. bicolor* (círculos blancos); b, *B. coyucensis*.



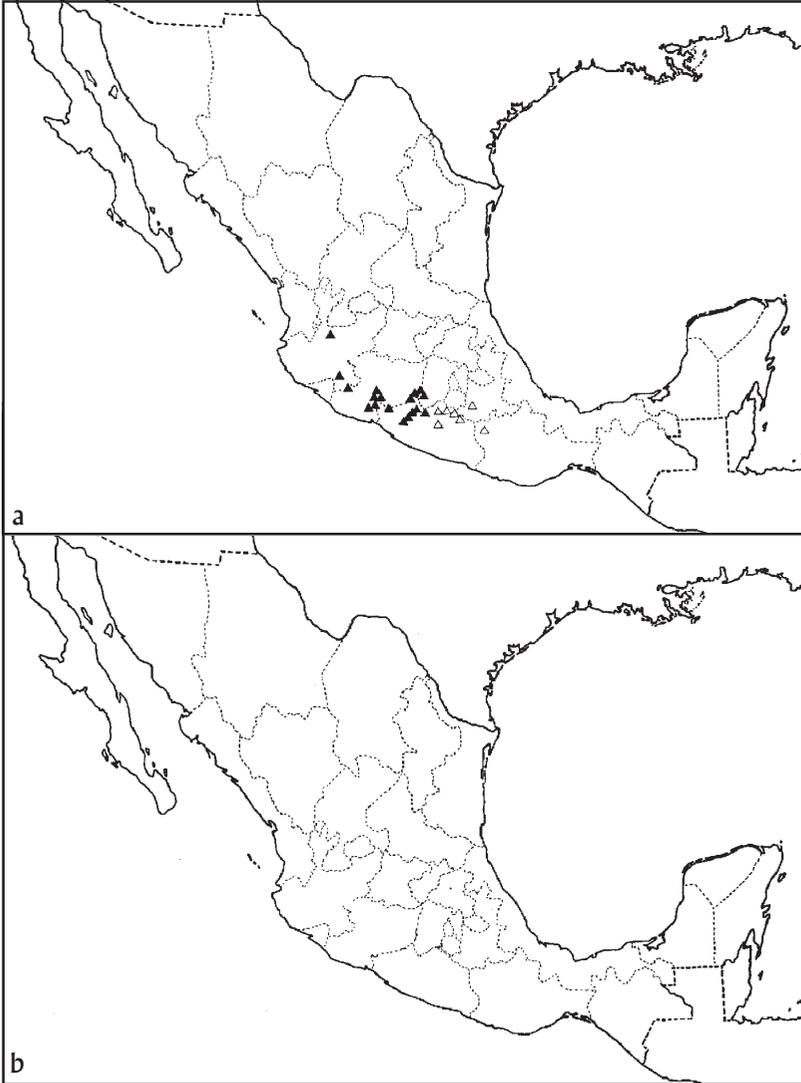
**Fig. 44.** Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. a, *B. epimata* (círculos negros), *B. excelsa* (triángulos negros); b, *B. grandifolia* (triángulos negros), *B. graveolens* (triángulos blancos).



**Fig. 45.** Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. a, *B. heteresthes* (triángulos negros), *B. hindsiana* (cuadrados negros); b, *B. morelensis* (cuadrados negros), *B. multifolia* (triángulos blancos), *B. multijuga* (círculos negros).



**Fig. 46.** Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. a, *B. occulta* (cuadrados negros), *B. palmeri* (círculos blancos); b, *B. simaruba* (círculos negros), *B. staphyleoides* (cuadrados blancos).



**Fig. 47.** a, Localidades de distribución de especies mexicanas de *Bursera*. *B. trimera* (triángulos negros), *B. vejar-vazquezii* (triángulos blancos). b, mapa de México para delinear las áreas de endemismos de *Bursera*.

## Ejercicio 8

El género de plantas *Abrotanella* posee 19 especies, distribuidas en varias áreas del hemisferio sur (Fig. 48a). Sobre la base de un cladograma taxonómico de las mismas (tomado de Swenson y Bremer, 1997) (Fig. 48b) y teniendo en cuenta que las mismas se distribuyen en las siguientes áreas:

América del Sur: *A. diemii*, *A. emarginata*, *A. linearifolia*, *A. purpurea*, *A. submarginata*, *A. trichoachaenia* y *A. trilobata*.

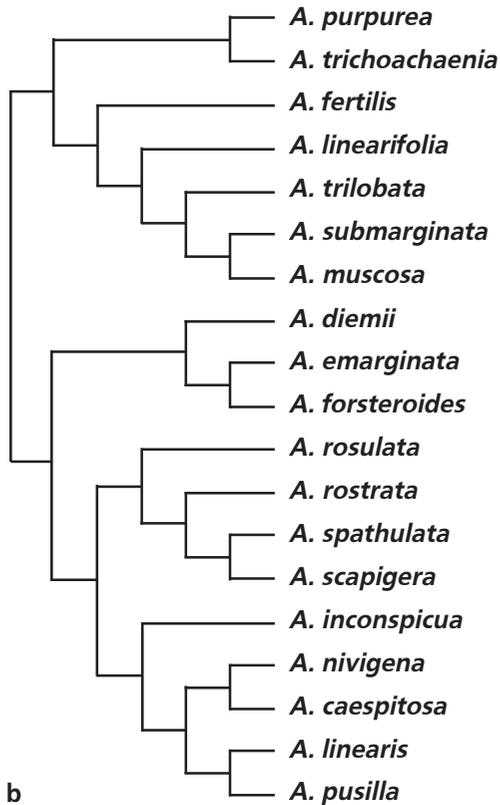
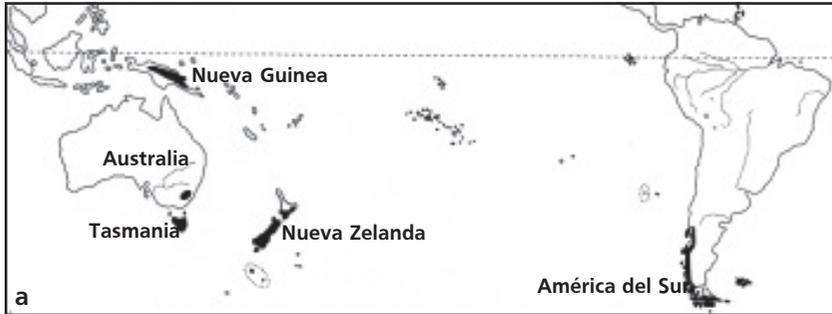
Australia y Nueva Guinea: *A. nivigena*.

Nueva Zelanda: *A. caespitosa*, *A. fertilis*, *A. inconspicua*, *A. linearis*, *A. muscosa*, *A. pusilla*, *A. rostrata*, *A. rosulata* y *A. spatulata*.

Tasmania: *A. forsteroides* y *A. scapigera*.

Construya el cladograma taxonómico de áreas respectivo.

■ **Swenson, U. y K. Bremer.** 1997. Pacific biogeography of the Asteraceae genus *Abrotanella* (Senecioneae, Blemnospermatinae). *Syst. Bot.* 22(3): 493-508.

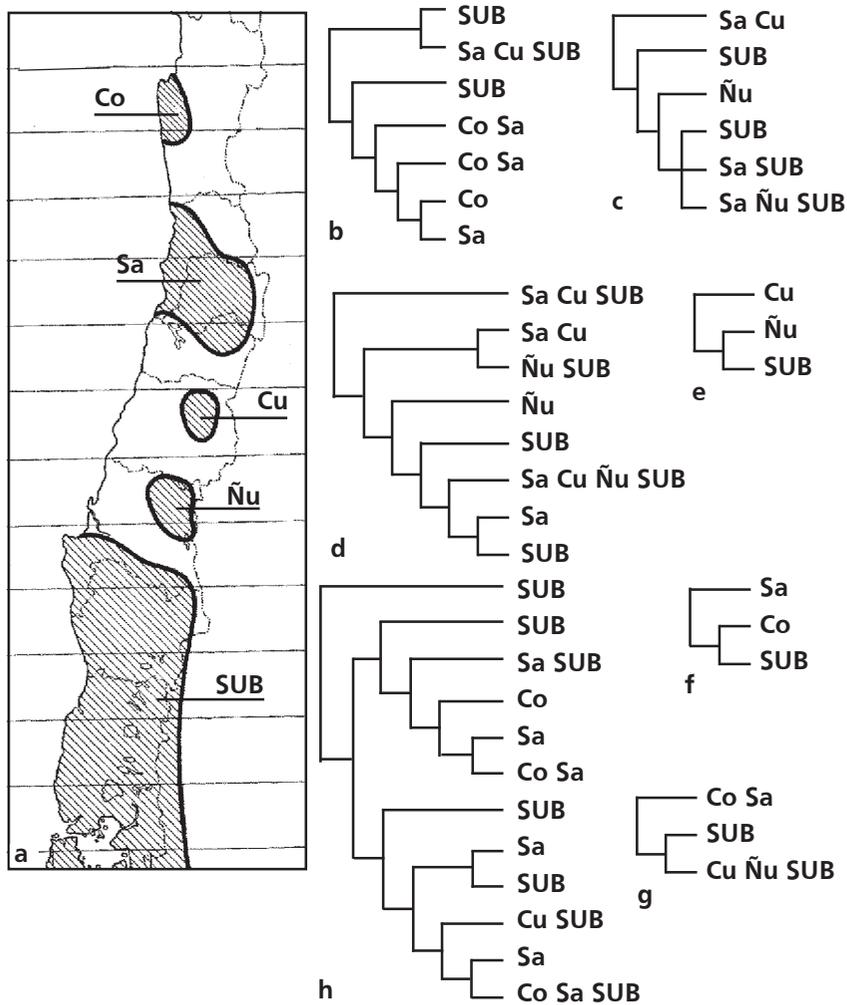


**Fig. 48.** a, Mapa con la distribución geográfica del género *Abrotanella*; b, cladograma de las especies del género *Abrotanella*.

## Ejercicio 9

Chile Central es el área situada entre los 30-37° de latitud sur, dentro de la cual Morrone *et al.* (1997) reconocieron cuatro áreas de endemismos (Fig. 49a): Coquimbo (Co), Santiago (Sa), Curicó (Cu) y Ñuble (Ñu), además de la provincia Subantártica (SUB) como 'área externa'. A partir de los cladogramas taxonómicos de áreas de *Triptilion* (Asteraceae, Fig. 49b), *Calopappus-Nassauvia* sect. *Panargyrum* (Asteraceae, Fig. 49c), grupo de especies de *Leucheria amoena* (Asteraceae, Fig. 49d), grupo de especies de *Leucheria cerberoana* (Asteraceae, Fig. 49e), *Mendizabalia* (Buprestidae, Fig. 49f), grupo de especies de *Listroderes nodifer* (Curculionidae, Fig. 49g) y grupo de especies de *Listroderes curvipes* (Curculionidae, Fig. 49h), construya el cladograma general de áreas mediante diferentes técnicas y compare los resultados obtenidos.

■ Morrone, J. J., L. Katinas y J. V. Crisci. 1997. A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *J. Comp. Biol.* 2: 25-41.

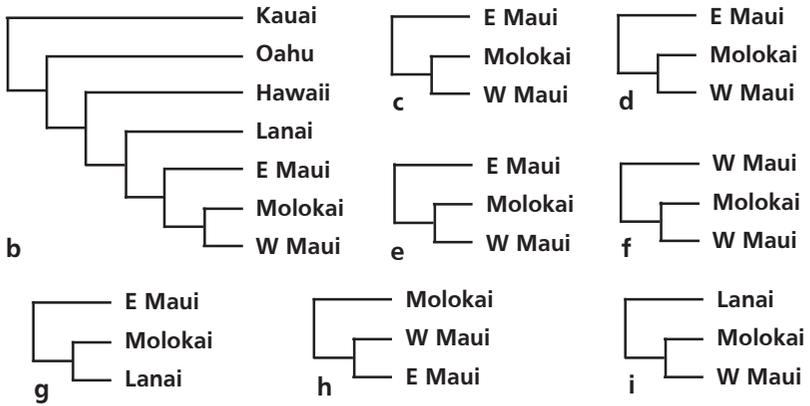
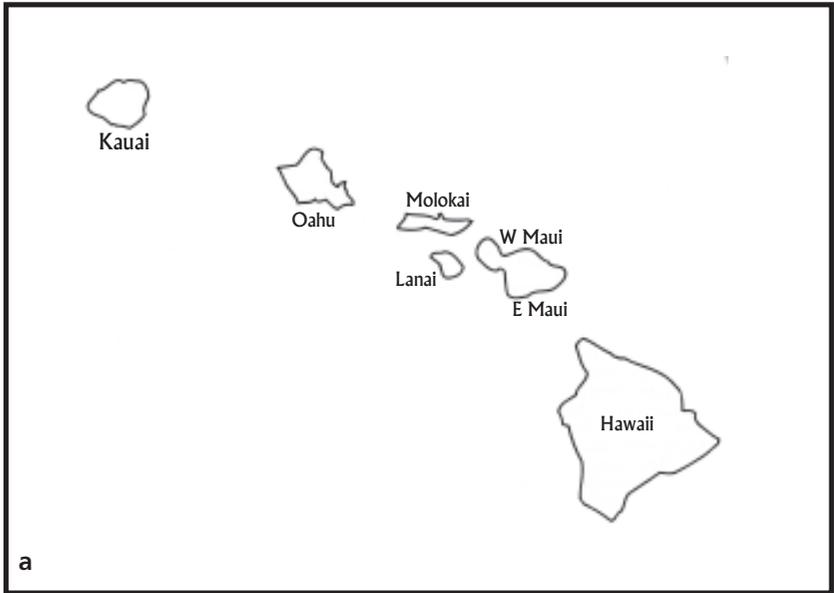


**Fig. 49.** a, Áreas de endemismos en Chile Central; b-k, cladogramas de taxones endémicos de Chile Central. b, *Triptilium*; c, *Calopappus-Nassauwia* sect. *Panargyrum*; d, grupo de especies *Leucheria amoena*; e, grupo de especies de *Leucheria cerberoana*; f, *Mendizabalia*; g, grupo de especies de *Listroderes nodifer*; h, grupo de especies de *Listroderes curvipes*.

## Ejercicio 10

El archipiélago de las islas Hawaii (Fig. 50a) posee un gran número de especies endémicas de escarabajos de la tribu Platynini. Liebherr (1997) realizó un análisis biogeográfico cladístico de los mismos, obteniendo un cladograma general de áreas que reflejaría patrones vicariantes entre las diferentes islas (Fig. 50b). Comparando al mismo con los cladogramas de áreas de siete grupos de especies (tomados de Liebherr, 1997) (Fig. 50c-i), determine cuáles se habrán originado por especiación alopátrida y cuáles no.

■ **Liebherr, J. K.** 1997. Dispersal and vicariance in Hawaiian platynine carabid beetles (Coleoptera). *Pac. Sci.* 51(4): 242-239.



**Fig. 50.** a, Archipiélago de las islas Hawaii; b, Cladograma general de áreas para las islas Hawaii; c-i, cladogramas de áreas de siete grupos de especies de Platynini.

## Ejercicio 11

Se ha observado que el tamaño de los osos neonatos es mucho menor que el que se esperaría dado el gran tamaño de los adultos, lo cual podría relacionarse con la hibernación. Al analizar los requisitos de la gestación, amamantamiento e hibernación, Ramsey y Dunbrack (1986) consideraron que para las hembras hibernantes sería menos estresante amamantar a las crías en lugar de estar preñadas, pues durante la hibernación sería más difícil eliminar los metabolitos producidos por el feto. A partir de la siguiente matriz de datos de las especies 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>Ursus arctos</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ursus maritimus</i>	1	1	1	1	0	1	1
<i>Ursus malayanus</i>	1	1	0	1	0	0	1
<i>Ursus thibetanus</i>	1	1	0	1	0	0	1

1. Reconstruya las relaciones filogenéticas de dichas especies.
2. Teniendo en cuenta que todas estas especies poseen neonatos pequeños, pero que solamente *Ursus americanus*, *U. arctos*, *U. malayanus* y *U. thibetanus* hibernan, optimice ambos caracteres en el cladograma para contrastar la hipótesis presentada.

■ **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.

## Ejercicio 12

A partir de los cladogramas de los géneros de nemátodos parásitos de primates *Oesophagostomum* y *Enterobius* (tomados de Brooks y McLennan, 1991) (Fig. 51a-b), y considerando que los mismos poseen los siguientes huéspedes:

*Hylobates*: *Oesophagostomum blanchardi*, *O. raillieti*, *O. ovatum* y *Enterobius vermicularis*.

*Gorilla*: *Oesophagostomum stephanostomum* y *Enterobius lerouxi*.

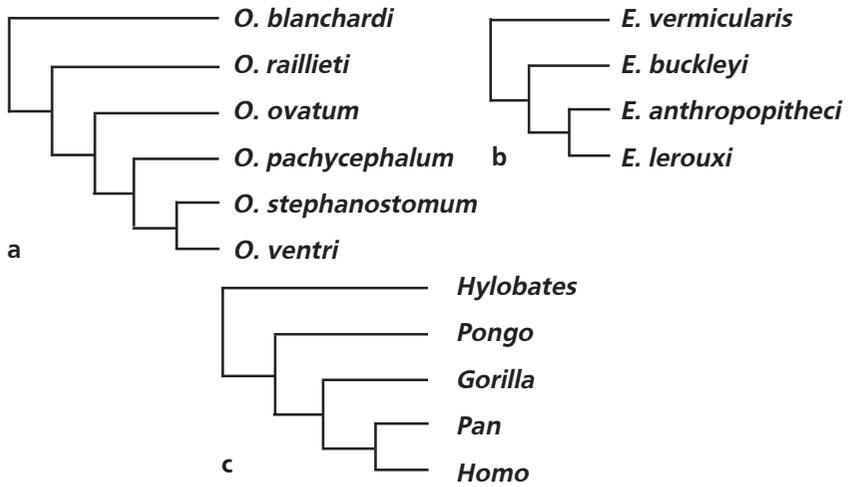
*Pongo*: *Oesophagostomum blanchardi* y *Enterobius buckleyi*.

*Pan*: *Oesophagostomum stephanostomum* y *Enterobius anthropopitheci*.

*Homo*: *Oesophagostomum stephanostomum* y *Enterobius vermicularis*.

Reconcilie ambos cladogramas con el cladograma de los huéspedes (Fig. 51c) y determine si hubo coespeciación o colonización.

■ **Brooks, D. R. y D. A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.



**Fig. 51.** a-b, Cladogramas de géneros de nemátodos parásitos de primates. a, *Oesophagostomum*; b, *Enterobius*; c, cladograma de sus huéspedes primates.