

# Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones

**Analía A. Lanteri y M. Marta Cigliano - Editoras**



Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo

3° Edición  
Marzo de 2006

*SISTEMÁTICA BIOLÓGICA: FUNDAMENTOS TEÓRICOS Y EJERCITACIONES*  
LANTERI, ANALÍA A. - CIGLIANO, M. MARTA / Editoras

AUTORES

CIGLIANO, M. MARTA  
División Entomología, Museo de La Plata.

DAMBORENEA, M. CRISTINA  
División Zoología de Invertebrados, Museo de La Plata.

DURANTE, SILVANA P.  
División Entomología, Museo de La Plata.

FERNÁNDEZ, LILIANA A.  
División Entomología, Museo de La Plata.

FERNÁNDEZ, MARTA S.  
División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata.

GALLARDO, FABIANA E.  
División Entomología, Museo de La Plata.

LANTERI, ANALÍA A.  
División Entomología, Museo de La Plata.

MARGARÍA, CECILIA  
División Entomología, Museo de La Plata.

**Editorial de la Universidad de La Plata**

Calle 47 N° 380 - La Plata (1900) - Buenos Aires - Argentina

Tel/Fax: 54-221-4273992/4274898

E-mail: [edulp@net-alliance.net](mailto:edulp@net-alliance.net)



Diseño: Paula Romero (D.C.V.)

Ilustración de Tapa: María Cristina Estivariz

**NETAlliance**, proveedor de Internet

**La EDULP integra la Red de Editoriales Universitarias**

3° Edición - 2006

ISBN N°: 950-34-0273-5

Queda hecho el depósito que marca la ley 11.723

©2004 - EDULP

Impreso en Argentina

## PREFACIO

La Sistemática Biológica tiene por objeto de estudio la diversidad de los organismos vivientes, y como señalara el célebre biólogo norteamericano Edward Wilson, éste constituye uno de los grandes desafíos de la Biología contemporánea, por cuanto el impacto del hombre sobre los ambientes naturales está provocando la extinción de numerosas especies, y muchas de ellas desaparecerán de la faz de la tierra antes de que puedan ser conocidas.

Las autoras de esta obra, titulada *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, desarrollan investigaciones científicas relativas a la Taxonomía de diversos grupos zoológicos, en el Museo de La Plata, y se desempeñan como docentes en la Cátedra de Introducción a la Taxonomía, que es una materia obligatoria para todas las orientaciones de la Carrera de Biología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

Para la elaboración de este libro de texto se tomaron como base los ejercicios de las guías de los trabajos prácticos de la cátedra mencionada, utilizadas durante los últimos diez años. El carácter de la contribución es teórico-práctico y abarca un amplio espectro desde el punto de vista temático y de las distintas estrategias y métodos disponibles para resolver los variados problemas taxonómicos. Es por ello que en cada caso se mencionan los diferentes enfoques propuestos por los especialistas y se han intentado reflejar las numerosas controversias que aun subsisten en relación con muchos temas. Creemos que de este modo se estimulará el espíritu crítico de los estudiantes y la búsqueda de nuevos aportes teórico-metodológicos, los cuales constituyen la base del progreso científico de la disciplina.

Finalmente queremos expresar nuestro más profundo agradecimiento a todos los que de un modo u otro han contribuido a la publicación de esta obra: a Viviana Confalonieri, Norma Díaz, Carlos Lange, Marta Loiácono, Iván Pérez y Sergio Vizcaíno, por sus aportes en relación con varios temas de sus respectivas especialidades; a María Guadalupe del Río y Sonia Suárez, por su colaboración en la confección de ilustraciones; a todo el personal docente de la Cátedra de Introducción a la Taxonomía y a nuestros alumnos de la materia, por aportarnos sus críticas y sugerencias; a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por su constante apoyo a nuestra labor docente y de investigación; y al personal de la Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, que con gran entusiasmo se sumó a nuestro proyecto de publicar este libro.

*Analia A. Lanteri y M. Marta Cigliano*





# INDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
Lanteri, Analía A y M. Marta Cigliano	
<b>CAPÍTULO 1. SISTEMÁTICA BIOLÓGICA: GENERALIDADES Y CONCEPTOS BÁSICOS</b>	5
Lanteri, Analía A., Liliana A. Fernández y Fabiana E. Gallardo	
DISCIPLINAS RELACIONADAS CON LA CLASIFICACIÓN	5
JERARQUÍA LINNEANA, TAXONES Y CATEGORÍAS TAXONÓMICAS	6
SÍNTESIS DE LAS IDEAS SOBRE CLASIFICACIÓN	7
ETAPAS DE UN ESTUDIO SISTEMÁTICO	11
Búsqueda bibliográfica	11
Obtención e identificación de los especímenes de estudio	12
Selección y registro de caracteres	13
Análisis de los caracteres, interpretación de resultados y adopción de decisiones taxonómicas	14
Planteo de hipótesis en Biología Comparada	14
IDENTIFICACIÓN Y USO DE CLAVES DICOTÓMICAS	14
EJERCITACIONES	17
BIBLIOGRAFÍA CITADA	19
<b>CAPÍTULO 2. NOMENCLATURA BIOLÓGICA.</b>	21
Fernández, Liliana A., Silvana P. Durante y Fabiana E. Gallardo	
OBJETO DE LA NOMENCLATURA BIOLÓGICA	21
CÓDIGOS INTERNACIONALES DE NOMENCLATURA BOTÁNICA Y ZOOLOGICA	21
NOMBRES CIENTÍFICOS	22
Nombres de taxones superiores a la categoría de género	23
Nombres de taxones entre género y especie	23
Nombres de taxones especie e infraespecíficos	24
Nombres de híbridos	25
PRINCIPIOS OPERATIVOS DE LA NOMENCLATURA	25
Disponibilidad/ Validez de publicación	26
Prioridad	26
Homonimia	26
Sinonimia	27
Tipificación	27
OTROS CONCEPTOS EN NOMENCLATURA	30
EJERCITACIONES	31
BIBLIOGRAFÍA CITADA	33
<b>CAPÍTULO 3. LITERATURA TAXONÓMICA. DESCRIPCIÓN DE NUEVOS TAXONES</b>	35
Lanteri, Analía A., M. Marta Cigliano y Marta S. Fernández	
TIPOS DE PUBLICACIONES TAXONÓMICAS	35
ESTRUCTURA DE UNA REVISIÓN TAXONÓMICA	36

CITAS BIBLIOGRÁFICAS	37
DESCRIPCIONES TAXONÓMICAS Y NOMENCLATURA	38
Descripciones y redescriptiones de géneros y especies	38
Información que debe acompañar a las descripciones de géneros y especies	39
Formación de nombres genéricos y específicos	40
Designación de tipos nomenclaturales	41
LISTA SINONÍMICA Y CAMBIOS NOMENCLATURALES	42
NOMENCLATURA ABIERTA	42
EJERCITACIONES	43
BIBLIOGRAFÍA CITADA	47
<b>CAPÍTULO 4. CARACTERES TAXONÓMICOS</b>	<b>49</b>
Margaría, Cecilia y Analía A. Lanteri	
DEFINICIÓN DE CARÁCTER TAXONÓMICO	49
CARACTERES DISCRETOS Y CONTÍNUOS	49
CLASIFICACIÓN DE CARACTERES SEGÚN SUS FUENTES	52
Caracteres morfológicos <i>versus</i> otro tipo de caracteres	53
Caracteres cromosómicos (=cariológicos)	54
Técnicas de bandeado cromosómico	55
Técnicas de hibridación in situ	57
Caracteres moleculares proteicos	57
Caracteres moleculares del ADN	59
Técnicas de secuenciación	60
Análisis de sitios de restricción	61
Otros marcadores moleculares	62
EJERCITACIONES	62
BIBLIOGRAFÍA CITADA	65
<b>CAPÍTULO 5. ESPECIE, VARIACIÓN INFRAESPECÍFICA Y DECISIONES TAXONÓMICAS</b>	<b>69</b>
Lanteri, Analía A., M. Marta Cigliano y Marta S. Fernández	
ESTATUS ONTOLÓGICO DE LA ESPECIE	69
CONCEPTOS DE ESPECIE	70
TIPOS DE ESPECIES Y VARIACIONES INFRAESPECÍFICAS	73
Tipos de especies	73
Variaciones infraespecíficas	75
Variaciones intrapoblacionales	76
ESPECIACIÓN	80
Modelos de especiación	80
Mecanismos de aislamiento reproductivo	82
DIFICULTADES PARA EL RECONOCIMIENTO DE LAS ESPECIES	83
EJERCITACIONES	85
BIBLIOGRAFÍA CITADA	89
<b>CAPÍTULO 6. ANÁLISIS MULTIVARIADO: TÉCNICAS DE AGRUPAMIENTOS. ÁRBOLES DE DISTANCIAS</b>	<b>93</b>
Lanteri, Analía A., Cecilia Margaría y M. Marta Cigliano	
ANÁLISIS MULTIVARIADO	93
TÉCNICAS DE AGRUPAMIENTOS	94
Generalidades	94
Pasos para la construcción de un fenograma	94
ÁRBOLES BASADOS EN DISTANCIAS	99
Árbol de Neighbor-Joining (NJ)	99

EJERCITACIONES	100
BIBLIOGRAFÍA CITADA	106
<b>CAPÍTULO 7. ANÁLISIS MULTIVARIADO: MÉTODOS DE ORDENACIÓN. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA</b>	107
Cigliano, M. Marta, Marta S. Fernández y Analía A. Lanteri	
MÉTODOS DE ORDENACIÓN	107
Análisis de Componentes Principales (PCA)	108
Generalidades y pasos de procedimiento	108
Fundamentos teóricos para la obtención de componentes principales	109
Análisis de Coordenadas Principales	110
ANÁLISIS MULTIVARIADO Y MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA	111
Tipos de <i>landmarks</i>	112
Análisis de <i>landmarks</i> mediante el método de superposición o Procrustes	112
Análisis de <i>landmarks</i> mediante el método de <i>Thin-plate-spline</i>	113
Análisis de variables a partir de contornos	113
EJERCITACIONES	114
BIBLIOGRAFÍA CITADA	121
<b>CAPÍTULO 8: SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: ARGUMENTACIÓN HENNIGIANA</b>	123
Fernández, Marta S., M. Marta Cigliano y Analía A. Lanteri	
POSTULADOS DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA	123
CRITERIOS DE HOMOLOGÍA PRIMARIA Y SECUNDARIA	124
DEFINICIONES RELATIVAS A LOS CARACTERES, EN SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA	125
PRINCIPIO DE SIMPLICIDAD (= PARSIMONIA)	125
PASOS PARA LA OBTENCIÓN MANUAL DE CLADOGRAMAS = ARGUMENTACIÓN HENNIGIANA	127
Delimitación del grupo ( <i>ingroup</i> ) y de las unidades de estudio	127
Selección de caracteres. Establecimiento de homologías primarias. Codificación.	
Determinación de la polaridad <i>a priori</i>	127
Confección de la matriz de datos	129
Construcción de cladogramas de mayor simplicidad. Test de homologías secundarias de los caracteres	129
EJERCITACIONES	130
BIBLIOGRAFÍA CITADA	134
<b>CAPÍTULO 9. CLADÍSTICA: MÉTODOS CUANTITATIVOS</b>	137
Cigliano, M. Marta, Marta S. Fernández y Analía A. Lanteri	
GENERALIDADES	137
ELECCIÓN DE TAXONES TERMINALES	138
ELECCIÓN DE UN CRITERIO DE OPTIMALIDAD O MODELO DE PARSIMONIA	139
CODIFICACIÓN DE DATOS FALTANTES E INAPLICABLES. TAXA CON CARACTERES POLIMÓRFICOS	140
BÚSQUEDA DE LOS ÁRBOLES DE LONGITUD MÍNIMA	140
Algoritmo de Wagner	141
Búsquedas exactas	142
Búsquedas heurísticas	143
OPTIMIZACIÓN DE CARACTERES	144
PARÁMETROS DEL ÁRBOL	146
PESADO DE CARACTERES	147
PROGRAMAS DE COMPUTACIÓN EN CLADÍSTICA	148
EJERCITACIONES	149

BIBLIOGRAFÍA CITADA	153
<b>CAPÍTULO 10. ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE DATOS MOLECULARES. CONGRUENCIA TAXONÓMICA. SOPORTE Y CONFIANZA ESTADÍSTICA DE GRUPOS Y ÁRBOLES</b>	155
Lanteri, Analía A., M. Marta Cigliano y Cecilia Margaría	
ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE DATOS MOLECULARES	155
Selección de genes a estudiar	155
Homología a nivel molecular	156
Alineación de secuencias	157
Pesado de caracteres y modelos de Parsimonia	159
Cambios múltiples y atracción de ramas largas	161
Máxima verosimilitud (= <i>maximum likelihood</i> )	161
TÉCNICAS DE CONSENSO Y COMPROMISO	162
ANÁLISIS SIMULTÁNEO <i>VERSUS</i> ANÁLISIS DE CONGRUENCIA	163
Estrategias de análisis de particiones	163
Causas de incongruencia	165
Medidas de la incongruencia	165
SOPORTE Y CONFIANZA ESTADÍSTICA DE GRUPOS Y ÁRBOLES	166
Soporte de clados individuales	166
Bootstrap	166
Jackknife	166
Soporte de Bremer	166
Confianza estadística de los árboles	167
Skewness o distribución del largo de los árboles (DCL)	167
Decisividad	167
EJERCITACIONES	167
BIBLIOGRAFÍA CITADA	172
<b>CAPÍTULO 11. CLADÍSTICA, CLASIFICACIÓN Y DECISIONES TAXONÓMICAS</b>	175
Lanteri, Analía A., M. Marta Cigliano y Marta S. Fernández	
TAXONES MONO, PARA Y POLIFILÉTICOS	175
Definiciones y ejemplos	175
Naturaleza de los taxones superiores	176
VENTAJAS Y DESVENTAJAS DE LA CLASIFICACIÓN CLADISTA	177
PRINCIPALES CONVENCIONES PARA TRANSFORMAR UN CLADOGRAMA EN UNA CLASIFICACIÓN	179
Subordinación y secuenciación	179
<i>Sedis mutabilis, incertae sedis</i> y clasificación de taxones fósiles (= <i>plesion</i> )	180
PROBLEMA DEL RANKING, EQUIVALENCIA y TAMAÑO DE LOS TAXONES SUPERIORES	181
EJERCITACIONES	182
BIBLIOGRAFÍA CITADA	186
<b>CAPÍTULO 12. CLADÍSTICA Y SUS APLICACIONES EN BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y PALEONTOLOGÍA</b>	189
Cigliano, M. Marta, Marta S. Fernández y Analía A. Lanteri	
GENERALIDADES	189
CLADÍSTICA Y ADAPTACIÓN	190
Análisis del origen de caracteres adaptativos	190
Análisis de la diversificación en clados hermanos	191
CLADÍSTICA Y ESPECIACIÓN	191
CLADÍSTICA Y ETOLOGÍA	192
CLADÍSTICA Y PALEONTOLOGÍA	193

Evaluación de la congruencia entre la filogenia y el registro estratigráfico	194
EJERCITACIONES	195
BIBLIOGRAFÍA CITADA	201
<b>CAPÍTULO 13. CLADÍSTICA Y SUS APLICACIONES EN BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA Y COEVOLUCIÓN</b>	<b>203</b>
Damborenea, M. Cristina y M. Marta Cigliano	
CLADÍSTICA Y SU APLICACIÓN EN BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA	203
Biogeografía histórica	203
Dispersión-Vicarianza	203
Biogeografía cladística	204
Análisis de los Componentes	206
Análisis de Parsimonia de Brooks	207
CLADÍSTICA Y SU APLICACIÓN EN COEVOLUCIÓN	208
Coevolución	208
Análisis de Parsimonia de Brooks	210
Árboles reconciliados o <i>Treemap</i>	211
EJERCITACIONES	213
BIBLIOGRAFÍA CITADA	218
<b>CAPÍTULO 14. SISTEMÁTICA, CLADÍSTICA Y CONSERVACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA</b>	<b>221</b>
Lanteri, Analía A. y M. Cristina Damborenea	
DIVERSIDAD BIOLÓGICA: ESTIMACIONES Y CRISIS ACTUAL	221
Conservación de la biodiversidad y estudios taxonómicos en insectos	223
APORTES DE LA SISTEMÁTICA A LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD	224
Inventarios de la biodiversidad	224
Bases de datos para el manejo de la información taxonómica	224
Estimaciones de la biodiversidad	226
MEDIDAS FILOGENÉTICAS DE DIVERSIDAD	227
ESTRATEGIAS A FAVOR DE LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD	230
EJERCITACIONES	230
BIBLIOGRAFÍA CITADA	235
<b>ÍNDICE DE TÉRMINOS</b>	<b>239</b>



# INTRODUCCIÓN

ANALÍA A. LANTERI Y MARÍA MARTA CIGLIANO



Las leyes de la Biología están escritas en el lenguaje de la diversidad. Los dos aspectos fundamentales de la naturaleza orgánica son la diversidad y los procesos que le han dado origen (Mayr, 1982). Cuanto más profundamente se explore la diversidad biológica, tanto más rápido se descubrirán los principios unificadores de la Biología y las leyes que rigen este singular universo de organismos (Wilson, 1988).

La Sistemática o Taxonomía es la disciplina biológica dedicada al estudio de la diversidad de los seres vivos (Mayr, 1969) y de los patrones bióticos que expresan el aparente orden jerárquico de la naturaleza (Eldredge & Cracraft, 1980). Históricamente el conocimiento sistemático ha crecido a través de la acumulación de datos sobre los atributos de los organismos y como resultado de los estudios realizados se ha descrito y dado nombre a más de 1,50 millones de especies (Wilson, 1992). Sin embargo, la mera acumulación de datos, por mejor ordenados que estén, no es suficiente para comprender el mundo biológico. Los datos acumulados y ordenados siguen siendo sólo datos a la espera de su interpretación.

La *Teoría de la evolución* de las especies por Selección Natural formulada por Charles Darwin introdujo un nuevo marco conceptual en el campo de la Sistemática (Mayr & Ashlock, 1991). El estudio de la diversidad de la vida, cuando se mira a través de la lente de la evolución, es equivalente al estudio de la historia de la vida. A pesar de ello, *El Origen de las especies* (Darwin, 1859) no tuvo un impacto directo sobre la clasificación biológica hasta casi un siglo después de su publicación. El reemplazo del pensamiento *aristotélico-esencialista* sobre el concepto de especie, por otro fundado en aspectos biológicos y poblacionales, se produjo recién a partir de las proposiciones de la denominada *Nueva Sistemática* (Huxley, 1940). Como consecuencia de este cambio, las especies comenzaron a considerarse como agregados de poblaciones y así se facilitó el estudio de la variación infraespecífica y del reconocimiento de taxones de categorías inferiores (Mayr, 1998).

En lo que concierne a la clasificación de las especies y taxones superiores, el replanteo de los objetivos, la filosofía y la metodología para obtener dichas clasificaciones se inició a partir de las décadas del 50-60, cuando se planteó la necesidad de utilizar nuevas fuentes de caracteres (etológicos, fisiológicos, moleculares, ecológicos) para describir y agrupar a los organismos y se comenzaron a emplear algoritmos matemáticos computarizados para analizar dichos atributos (Crisci, 1978; Lanteri, 1989). Fue en este contexto histórico que surgieron tres corrientes filosófico-metodológicas también denominadas escuelas de la clasificación: la escuela Fenética o Taxonomía Numérica, la Sistemática Filogenética o Cladística, y la Taxonomía Evolutiva (Mayr, 1988; Schuh, 2000).

Las discusiones planteadas entre los principales exponentes de las tres escuelas mencionadas enriquecieron el marco teórico y metodológico de la Sistemática. A partir de la década del 80 la *Cladística* se erigió como modelo o paradigma en el sentido de Kuhn (1971), dado que la mayoría de los taxónomos aceptó sus propuestas metodológicas (Lanteri, 1989). Desde entonces se considera que el objetivo fundamental de las clasificaciones biológicas es

reflejar el patrón de relaciones genealógicas de los seres vivos, resultado de la filogenia o historia evolutiva común.

También en la década del 80 comenzó a generalizarse el uso de los términos Biología General y Biología Comparada (Eldredge & Cracraft, 1980; Nelson & Platnick, 1981), esta última definida como el estudio de la diversidad de especies y taxones superiores, con el objeto de descubrir los patrones bióticos que reflejan el orden natural (Nelson, 1970). En consecuencia la Sistemática Biológica, en tanto disciplina básica de la Biología Comparada, intenta construir clasificaciones que, por su naturaleza, sirven como sistema general de referencia en Biología (Eldredge & Cracraft, 1980). Estas clasificaciones representan hipótesis sobre patrones de ancestralidad común, y por lo tanto pueden ser utilizadas en estudios de Biogeografía Histórica, Biología Evolutiva, Ecología, Paleontología y Biología de la Conservación, con el fin de interpretar y explicar procesos evolutivos tales como la secuencia temporal del cambio de un carácter, el significado adaptativo de ciertos caracteres, las asociaciones evolutivas entre taxones y el grado de diversificación alcanzado por algunos de ellos (Brooks & McLennan, 1991).

No obstante los notables avances teóricos y metodológicos que transformaron a la Sistemática Biológica en una verdadera ciencia, gran parte de sus aspectos prácticos se siguen desarrollando de acuerdo con las pautas establecidas por el botánico y naturalista sueco Carlos Linneo en el siglo XVIII. Por eso la Sistemática actual es, por un lado, una disciplina biológica básica con un fuerte acento descriptivo, y por otro, una de las ciencias más inclusivas y dinámicas de la Biología, a partir de la cual surgen hipótesis, generalizaciones y predicciones sobre los patrones bióticos y los mecanismos que los generan (Mayr, 1998). Entre las prácticas taxonómicas más tradicionales cabe citar las tareas de identificar, describir y dar nombre a las especies biológicas, la asignación de rangos a los taxones de acuerdo con un esquema jerárquico linneano, y la designación de ejemplares tipo o de referencia. Los aspectos más modernos de la disciplina incluyen el empleo de la información que brindan las secuencias del ADN para reconocer especies y realizar inferencias sobre relaciones de parentesco entre linajes evolutivos, el uso de algoritmos matemáticos cada vez más complejos para el análisis de grandes matrices de datos, y la aplicación de los resultados de dichos análisis en otras ramas de las ciencias biológicas (Mayr, 1988).

La tarea de descubrir y describir la diversidad orgánica es en la actualidad más urgente que nunca, pues debido a la acción devastadora del hombre sobre los ambientes naturales muchas especies se están extinguiendo o se extinguirán antes que los científicos alcancen a conocerlas (Raven, 1987; Crisci *et al.*, 1993). Como ejemplo de lo mucho que todavía resta por conocer basta mencionar que no sólo se descubren anualmente numerosas especies nuevas para la ciencia, sino además taxones de rango superior, como el nuevo orden de insectos Mantophasmatodea de Africa, que reúne caracteres de Mantodea (mamboretás), Phasmodea (bichos palos) y Orthoptera (tucuras y langostas) (Adis *et al.*, 2002). Asimismo se estima que el orden de magnitud de la diversidad biológica no sería inferior a las 10 millones de especies, es decir que supera varias veces el número de especies conocidas (Wilson, 1992).

De lo expuesto previamente surge que la Sistemática tiene una tarea aún inconclusa que resulta fundamental para la Biología de la Conservación, y es por ello que uno de los objetivos principales de la disciplina es completar el inventario de la diversidad biológica y reunir toda la información disponible sobre los grupos de organismos conocidos. Una de las iniciativas más importantes al respecto es «*Tree of life*» (TOL), un proyecto de Internet coordinado por los especialistas D. R. Maddison y K. S. Schulz (2004) en el que participan 340 biólogos, y cuyo objetivo fundamental es facilitar la consulta electrónica sobre las características y la historia evolutiva de todos los taxones. De esta forma se podrán adoptar medidas tendientes a la conservación de las especies y la preservación de los ambientes naturales, sobre bases científicas sólidas, y se podrá llegar a reconstruir la historia de la vida sobre la tierra.



## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ADIS, J., O. ZOMPRO, E. MOOMBOLAH-GOAGOSÉS & E. MARAIS. 2002. Gladiators: a new order of insects. *Scientific American*, Nov. 2002: 60-65.
- BROOKS, D. R. & D. A. McLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in Comparative Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- CRISCI, J. V. 1978. Clasificación biológica: naturaleza, objetivos y fundamentos. *Obra del Centenario, Museo de La Plata* 3: 51-61.
- CRISCI, J. V., J. J. MORRONE & A. A. LANTERI. 1993. El valor de la diversidad biológica: un enfoque holístico. Pp. 353-360. En: Goin, F. & R. Goin (eds.), *Elementos de política ambiental*. Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- DARWIN, C. 1859. *The origin of species by means of Natural Selection*. John Murray, London.
- ELDRIDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.
- HUXLEY, J. S. (ed.) 1940. *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- KUHN, T. S. 1971. *La estructura de las revoluciones científicas*. Breviarios, Fondo de Cultura Económica, México.
- LANTERI, A. A. 1989. Análisis comparativo de las escuelas clasificatorias actuales. *Actas 1º Congreso Argentino de Entomología*, pp. 51-60.
- MADDISON, D. R. & K. S. SCHULZ (eds.) 2004. The tree of life Web Project. Internet address <http://tolweb.org>.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, Inc., New York.
- MAYR, E. 1982. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard Univ Press, Cambridge.
- MAYR, E. 1988. Recent historical developments. Pp. 31-43. En: Hawksworth D. L. (ed.), *Prospects in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- MAYR, E. 1998. *Así es la biología*. Debate pensamiento, Ed. Debate, Madrid.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- NELSON, G. 1970. Outline of the theory of Comparative Biology. *Systematic Zoology* 19: 373-384.
- NELSON G. J. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- RAVEN, P. H. 1987. The global ecosystem in crisis. Mc Arthur Foundation Occasional Papers, Chicago.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and Applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- WILSON, E. O. 1988. The current state of biological diversity. Pp. 3-18. En: Wilson, E. O. (ed.), *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D. C.
- WILSON, E. O. 1992. *La diversidad de la vida*. Crítica, Barcelona.



## CAPÍTULO 1

# SISTEMÁTICA BIOLÓGICA: GENERALIDADES Y CONCEPTOS BÁSICOS

LANTERI, ANALÍA A., LILIANA A. FERNÁNDEZ Y FABIANA E. GALLARDO



### DISCIPLINAS RELACIONADAS CON LA CLASIFICACIÓN

La **Taxonomía** es la disciplina biológica referida a la teoría y práctica de la clasificación de los organismos (Mayr & Ashlock, 1991). El término Taxonomía (del griego *taxís*= ordenamiento, *nomos*= ley) fue acuñado por el biólogo francés Agustín Pirano de Candolle (1813) y actualmente se emplea en el mismo sentido que **Sistemática** (*systema*= ordenamiento).

En tiempos de Carlos Linneo (1707-1778), botánico sueco considerado como padre de la Taxonomía, los estudios de Biología (o Historia Natural) se referían casi exclusivamente a aspectos taxonómicos, a excepción de la Anatomía y la Fisiología, disciplinas relacionadas con la Medicina. Linneo y otros naturalistas del siglo XVIII emplearon el vocablo *Systema* para aludir al ordenamiento de los seres vivos, sin embargo el término Sistemática comenzó a utilizarse recién en la década de 1960. La Sistemática ha sido definida como "el estudio científico de las clases y diversidad de los organismos y de todas las relaciones entre ellos" (Simpson, 1961; Crisci, 1978), "la ciencia de la diversidad de los organismos" (Mayr & Ashlock, 1991), o "la ciencia de la clasificación biológica" (Schuh, 2000).

El campo de estudio de la Sistemática Biológica es muy amplio y se relaciona con diversas ramas de las Ciencias Biológicas, sean éstas teóricas o aplicadas (Mayr & Ashlock, 1991). La Sistemática aporta información imprescindible para llevar a cabo investigaciones en numerosas disciplinas biológicas, pues la mayoría de ellas requiere de la clasificación y la correcta identificación de los organismos; pero por otra parte se nutre de la información proveniente de la Genética, la Biología Molecular, la Anatomía, la Etología, la Matemática, la Estadística, etc., para construir clasificaciones y proponer hipótesis generales sobre la evolución de los seres vivos. Por estas razones la Sistemática es, por una parte, una rama elemental de la Biología moderna, y por otra, una de las disciplinas más inclusivas, pues todos los datos comparativos, desde los morfológicos hasta los moleculares, pueden ser analizados eventualmente por los taxónomos (Eldredge & Cracraft, 1980).

Durante los primeros 200 años de su historia, la Sistemática tuvo como objetivo principal describir y ordenar los grupos de organismos, y sólo en los últimos 50-60 años se desarrollaron los aspectos teóricos y metodológicos relacionados con la clasificación (Mayr, 1982, 1988). El notable avance que se produjo en este último período estuvo marcado por profundas indagaciones filosóficas, un prolífico intercambio con otras disciplinas biológicas, y por la incorporación de notables innovaciones tecnológico-metodológicas, sobre todo en relación con desarrollos en el campo de la Computación, la Biología Molecular y la Microscopía electrónica. Una de las principales consecuencias de este cambio fue el replanteo de los objetivos de la disciplina, los cuales en la actualidad exceden ampliamente los de describir y catalogar a las especies. Entre estos objetivos cabe señalar los siguientes:

- Reconocer, describir y dar nombre científico a las especies biológicas, y a los taxones supra e infraespecíficos.

- Construir clasificaciones (= esquemas jerárquicos) de los taxones, con alto contenido heurístico y valor explicativo.
- Reconstruir la filogenia o historia evolutiva de los grupos de organismos a partir de la evidencia que brindan los caracteres taxonómicos.
- Realizar desarrollos metodológicos (e.g. algoritmos para el análisis de datos y la reconstrucción filogenética) y elaborar proposiciones teóricas, para ser aplicados en su campo específico de estudio, y en ciertos casos, en otras áreas de las ciencias biológicas.
- Proveer datos relevantes para plantear hipótesis sobre el origen y la evolución de los distintos grupos de organismos.
- Proporcionar la información necesaria para desarrollar investigaciones en otras áreas de la Biología Comparada.
- Aportar datos de utilidad para realizar estudios aplicados, en las áreas de Medicina, Veterinaria, Agronomía, Biología de la Conservación, etc.

Ernst Mayr propuso dividir a la Taxonomía o Sistemática en dos ramas principales, la **Microtaxonomía**, cuyo objetivo es identificar, describir y delimitar a las especies, y la **Macrotaxonomía**, cuya finalidad es construir clasificaciones de los taxones (Mayr, 1988, 1998). La propuesta de una clasificación, presupone la delimitación correcta de las especies, es decir, el agrupamiento de la diversidad de individuos hallados en la naturaleza, por lo tanto para abordar problemas de Macrotaxonomía es conveniente que se hayan resuelto aquéllos relativos a cuestiones microtaxonómicas.

Una disciplina ligada a la práctica taxonómica desde sus inicios, aunque con objetivos propios, es la **Nomenclatura Biológica**. A ella compete la proposición de principios generales y reglas que rigen la aplicación de nombres científicos a los taxones. Las decisiones taxonómicas, por ejemplo la descripción de una nueva especie para la ciencia, comporta una decisión nomenclatural, como es la de dar nombre científico a dicha entidad. La nomenclatura científica en Botánica y en Zoología, comienza de manera formal en 1753 y 1758, respectivamente, con la publicación de las obras de Carlos Linneo, *Species Plantarum* y *Systema Naturae* (10ª edición).

Garet Nelson (1970) propuso dividir a la Biología en dos grandes áreas, la **Biología Comparada**, referida al estudio de la diversidad orgánica y la explicación de esa diversidad, y la **Biología General**, orientada al estudio de los procesos biológicos que ocurren en determinados organismos o sistemas orgánicos. En el sentido de Nelson (1970) Biología Comparada es sinónimo de Sistemática, pero la acepción de Eldredge y Cracraft (1980) es más amplia, pues dichos autores definen a la Biología Comparada como el estudio de los patrones bióticos. El tipo de patrón que interesa a la Sistemática es la aparente jerarquía de la diversidad orgánica, debida a la genealogía de los grupos de organismos; otras disciplinas de la Biología Comparada, por ejemplo la Biogeografía Histórica, tienen como objeto de estudio los patrones de distribución de los organismos en el espacio, a fin explicar las causas históricas de dicha distribución.

## JERARQUÍA LINNEANA, TAXONES Y CATEGORÍAS TAXONÓMICAS

En un sentido genérico clasificar significa ordenar o agrupar objetos u organismos, de modo que los miembros de un mismo grupo compartirán uno o más atributos o caracteres, que no son compartidos por miembros de otros grupos. Todas las disciplinas biológicas emplean clasificaciones, dado que éstas constituyen la clave del sistema de almacenamiento de la información. La mayoría de ellas, sin embargo, ha propuesto clasificaciones "de conveniencia" (Wiley, 1981). Por ejemplo, la Medicina emplea clasificaciones de las enfermedades, agrupadas sobre la base del agente o causa que las provoca (herencia, problemas del desarrollo, virus, bacterias, etc.), o del órgano o sistema de órganos afectado (enfermedades del sistema nervioso, respiratorio, digestivo, etc.). De acuerdo con su utilidad, las plantas vasculares podrían clasificarse en medicinales, comestibles y de uso industrial, y si se toma en cuenta su hábito, éstas se agrupan en árboles, arbustos y hierbas. Las clasificaciones mencionadas son artificiales (se basan en uno o unos pocos atributos de interés práctico) y horizontales; las clasificacio-

nes biológicas que interesan a la Sistemática son naturales (contemplan numerosos atributos y representan el orden natural expresado en la genealogía de los grupos de organismos) y de tipo jerárquico (Mayr & Ashlock, 1991).

Dada su naturaleza jerárquica, la clasificación biológica incluye una serie de niveles o rangos subordinados, denominados **categorías taxonómicas**, en los cuales se ubican los grupos de organismos, que son los **taxones**. Un taxón se define como un grupo de organismos considerado como unidad de cualquier rango en un sistema clasificatorio (Crisci, 1978). Los taxones de rango superior incluyen a los de rango inferior, y es por ello que una clasificación biológica puede representarse gráficamente a través de diagramas arborescentes (= dendrogramas) o de conjuntos (= de Venn) (Fig. 1).

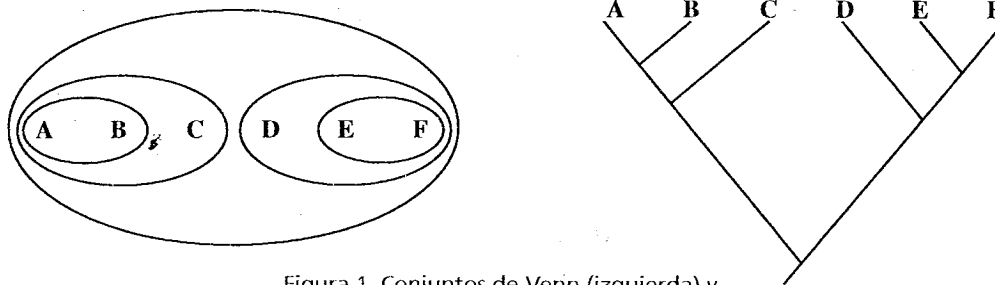


Figura 1. Conjuntos de Venn (izquierda) y dendrograma (derecha) representando una clasificación jerárquica.

Linneo reconoció las categorías de clase, orden, género, especie y variedad. Posteriormente se agregaron las categorías de familia, phylum (o tipo, en Zoología), división (en Botánica), y varias categorías no obligatorias, para las cuales se emplean generalmente los prefijos "sub", "infra" o "super". Los niveles jerárquicos de la clasificación biológica constituyen la denominada **Jerarquía linneana**. Las 20 o más categorías utilizadas por los taxónomos se reúnen en tres grupos principales: categoría especie, categorías infraespecíficas y categorías supraespecíficas (= de taxones de superior rango) (Mayr & Ashlock, 1991). A continuación se enumeran las categorías de la Jerarquía linneana, en Botánica y Zoología, resaltando con **negrita** aquéllas que son obligatorias.

#### Categorías en Botánica

**Reino**, división, subdivisión, **clase**, subclase, **orden**, suborden, **familia**, subfamilia, tribu, subtribu, **género**, subgénero, sección, subsección, serie, subserie, **especie**, subespecie, variedad, subvariedad, forma, subforma.

#### Categorías en Zoología

**Reino**, **phylum** (= tipo= rama), subphylum, superclase, **clase**, subclase, infraclase, cohorte, superorden, **orden**, suborden, infraorden, superfamilia, **familia**, subfamilia, tribu, subtribu, **género**, subgénero, **especie**, subespecie.

Las clasificaciones jerárquicas permiten almacenar y recuperar información de manera eficiente, pues cuando se describe un taxón de rango inferior (por ejemplo una especie), no es necesario reiterar las características del, o de los niveles superiores a los cuales pertenece. Por ejemplo, en la descripción de la abeja, no es preciso mencionar los caracteres presentes en el resto de los hexápodos (dos pares de alas, tres pares de patas, un par de antenas) o en los demás integrantes del orden himenópteros (alas membranosas). Asimismo, en el marco de la Teoría de la Evolución, la jerarquía de los grupos de organismos se interpreta como resultado de su genealogía o de las relaciones de parentesco o ancestralidad común entre ellos (Eldredge & Cracraft, 1980).

### SÍNTESIS DE LAS IDEAS SOBRE CLASIFICACIÓN

La clasificación de la diversidad orgánica comenzó probablemente con el hombre primitivo. Las expresiones lingüísticas de numerosas culturas antiguas revelan el desarrollo de una taxonomía

vernácula, con clasificaciones que incluyen niveles jerárquicos subordinados. Por ejemplo en la cultura maya existen categorías etnobotánicas que hacen referencia a los niveles de reino (planta), género (roble), especie (roble blanco) y variedad (roble blanco de montaña) (Barrera, 1994).

Las primeras clasificaciones formalizadas se remontan a los antiguos griegos (Crisci, 1978). Aristóteles (384-322 AC) clasificó a los organismos de acuerdo con un procedimiento de división lógica que consistía en dividir grandes grupos en otros subordinados, de modo dicotómico, según poseyeran o no, un determinado carácter. Por ejemplo, dentro de los animales reconocía dos grupos principales, sin sangre roja o Anaima (incluye los invertebrados) y con sangre roja o Enaima (incluye los vertebrados), y a estos últimos los clasificaba en animales con pelo y sin pelo. Este tipo de clasificación se ha denominado **Clasificación hacia abajo** y se asemeja más a la identificación que a la clasificación (Mayr, 1998). La **Clasificación hacia arriba**, en cambio, agrupa a los organismos que comparten numerosos caracteres y comenzó a partir del último cuarto del siglo XVIII (Mayr, 1998).

Las ideas evolutivas de Charles Darwin tuvieron una influencia más o menos inmediata en lo que respecta a la búsqueda de antecesores de las especies actuales y la construcción de árboles evolutivos basados en la evidencia fósil (Haeckel, 1866), pero su impacto en la filosofía y metodología de la clasificación biológica demoró casi un siglo (Mayr, 1998). Dichos cambios se produjeron recién hacia mediados del siglo XX, cuando se reconoció la importancia de relacionar filogenia (= historia evolutiva de los organismos) con clasificación (Mayr & Ashlock, 1991). Además, se planteó la necesidad de reemplazar los criterios intuitivos y subjetivos empleados hasta entonces para clasificar a los taxones, por procedimientos empíricos capaces de ser reproducidos por los distintos especialistas. Entonces comenzó un período de arduas controversias, relativas tanto a aspectos filosóficos como metodológicos, entre los representantes de tres corrientes de pensamiento, también denominadas escuelas taxonómicas o de la clasificación (Crisci & López Armengol, 1983; Lanteri, 1989; Schuh, 2000): la escuela Fenética o de Taxonomía Numérica (Sneath & Sokal, 1973), la escuela Cladística o Sistemática Filogenética (Hennig, 1968), y la Taxonomía Evolutiva (Simpson, 1961; Mayr, 1969). Los postulados básicos de dichas escuelas se sintetizan en la Tabla I.

**Tabla I.** Cuadro comparativo de los postulados básicos de las escuelas taxonómicas.

	Fenética	Sistemática Filogenética	Taxonomía Evolutiva
<b>Clasificación</b>	Independiente de la filogenia	Basada en la filogenia	Consistente con la filogenia
<b>Relaciones expresadas en los agrupamientos</b>	De similitud global	Cladísticas	Cladísticas + patrísticas
<b>Taxones</b>	Mono, para o polifiléticos	Monofiléticos	Monofiléticos o parafiléticos
<b>Diagramas</b>	Fenogramas	Cladogramas	Árboles filogenéticos
<b>Especies</b>	Nominales	Reales	Reales

Según los principios de la **Fenética** o **Taxonomía Numérica** (Sneath & Sokal, 1973; Crisci & López Armengol, 1983; Sokal 1986) se deben construir clasificaciones cuyos taxones se reconocen por su similitud aparente o global, expresada en el mayor número de caracteres posible (de todos los estados de desarrollo de los organismos y de todas las fuentes posibles). Los feneticistas

aceptan la teoría evolutiva pero consideran que la información filogenética es irrelevante para construir las clasificaciones, pues incorpora elementos subjetivos. Una consecuencia de este enfoque, es que las clasificaciones feneticistas podrían incluir taxones polifiléticos (formados por descendientes de diferentes antecesores), lo cual resulta inaceptable para las otras dos escuelas, en que clasificación y filogenia están estrechamente relacionadas.

Desde el punto de vista filosófico la Fenética se apoya en el Empirismo inglés y en el Operacionalismo, ya que intenta definir con precisión todos los caracteres observados, medir las similitudes o disimilitudes entre taxones, y describir los procedimientos necesarios para realizar dichas operaciones (Crisci & López Armengol, 1983). La expresión gráfica típica de la Fenética es el fenograma (diagrama que expresa relaciones de similitud global entre las unidades de estudio) (Fig. 2, a).

Los principios de la **Sistemática Filogenética o Cladística** (Hennig, 1968; Farris, 1983; Forey *et al.*, 1992, Kitching *et al.*, 1998), señalan que las clasificaciones deben reflejar la filogenia de los grupos de organismos, es decir, representar el orden natural o patrón de relaciones genealógicas de los taxones, los cuales deberán ser naturales o monofiléticos (incluyen al antecesor común y a todos sus descendientes). La Cladística (clado= rama) desarrolló diversos algoritmos matemáticos para la reconstrucción filogenética, basados en el principio de Simplicidad o Parsimonia (Farris, 1980, 1983, 1986), cuyos resultados se expresan gráficamente en diagramas arborescentes denominados cladogramas. Los cladogramas representan relaciones cladísticas o de parentesco entre taxones (debidas a la presencia de un antecesor común) (Fig. 2, b).

La **Taxonomía Evolutiva** (Simpson, 1961; Mayr 1969; Cronquist, 1987) postula que las clasificaciones biológicas deben ser consistentes con la información filogenética, pero para el reconocimiento de los taxones toma en cuenta tanto las relaciones de ancestralidad común (= cladísticas o genealógicas), como la cantidad de cambio evolutivo acumulado con respecto al antecesor (= patrística). En consecuencia los taxones delimitados pueden ser tanto monofiléticos como parafiléticos (incluyen al antecesor común y algunos pero no todos sus descendientes). Es decir que los taxónomos evolutivos proponen separar en taxones diferentes, a aquéllos descendientes que se diferencian por una gran cantidad de cambio evolutivo y por ocupar zonas adaptativas distintas (Lanteri, 1989). La representación gráfica típica de la Taxonomía Evolutiva es el árbol filogenético, el cual es un cladograma en que la longitud de las ramas es proporcional a la cantidad de cambio acumulado en cada una de ellas (= filograma) (Fig. 2 c), y donde en los puntos de ramificación e internodos se suelen ubicar las especies ancestrales de los linajes terminales (Wiley, 1981).

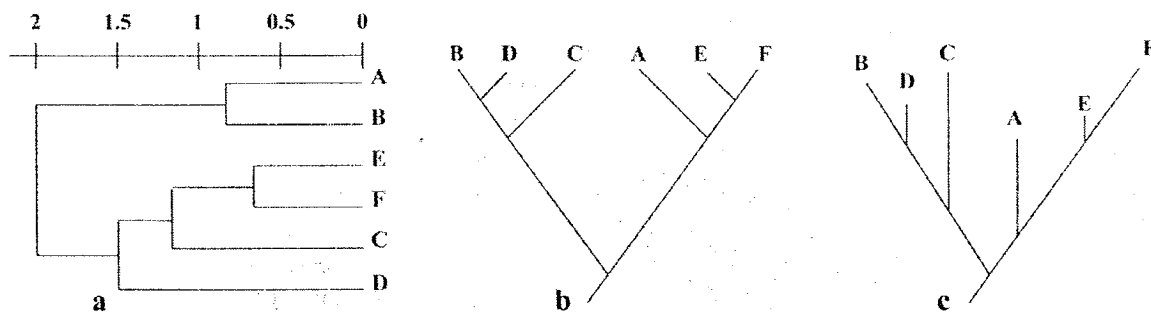


Figura 2. Gráficos de las relaciones entre taxones según las diferentes escuelas taxonómicas: a, fenograma; b, cladograma; c, árbol filogenético.

Se ha propuesto que la Cladística y la Taxonomía Evolutiva se asemejan entre sí más que con la Fenética, pues vinculan clasificación con filogenia, sin embargo, otros autores consideran que las escuelas que producen clasificaciones más similares son la Fenética y la Taxonomía Evolutiva, pues sólo la Cladística reconoce taxones basados en una similitud especial (= caracteres derivados en común) (Lanteri, 1989). Por ejemplo, la especie humana forma parte de una secuencia filogenética dentro del grupo de los Primates antropomorfos, integrada por *Hylobates* (gibón),

*Pongo* (orangután), *Gorilla* (gorila), *Pan* (chimpancé) y *Homo* (hombre). Las clasificaciones tradicionales (Fenéticas y Evolutivas) reconocían tres familias Hylobatidae (*Hylobates*), Pongidae (*Pongo*, *Gorilla*, *Pan*) y Hominidae (*Homo*), pues *Hylobates* y *Homo* se diferencian de los restantes géneros, por numerosos caracteres. Además, *Homo* ocupa un nicho ecológico diferente y desempeña un nuevo rol evolutivo. Según la clasificación cladista, Hominidae debería incluir a los géneros *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo*, pues de acuerdo con la hipótesis filogenética que surge del cladograma de la figura 3, la familia Pongidae es parafilética (Wiley, 1981).

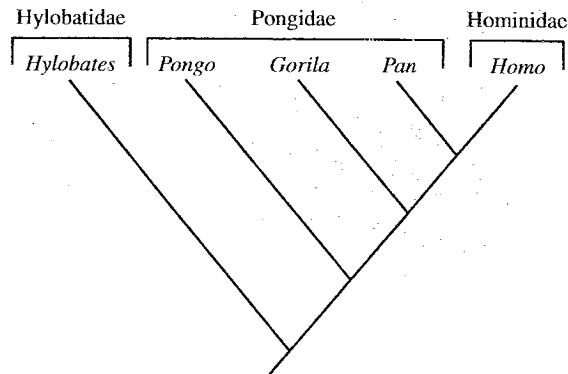


Figura 3. Cladograma de géneros de Primates antropomorfos. Las llaves indican los taxones superiores (familias), según el criterio de la Fenética y la Taxonomía Evolutiva.

Las tres escuelas de la clasificación tienen además un criterio propio en lo que concierne a aspectos de Microtaxonomía, por ejemplo, emplean diferentes conceptos de especie (ver Capítulo 5). En referencia a las especies biológicas, los cladistas y los evolucionistas adhieren al realismo (= las especies existen en la naturaleza más allá de la capacidad del taxónomo para reconocerlas), en tanto que los feneticistas son nominalistas (= en la naturaleza sólo existen organismos individuales) (Crisci, 1981; Lanteri, 1995).

En la actualidad las técnicas numéricas desarrolladas por la Fenética se emplean, principalmente, para resolver problemas relativos a la delimitación de especies y al estudio de la variación infraespecífica (Microtaxonomía), pero han dejado de utilizarse en Macrotaxonomía. La Taxonomía Evolutiva es una escuela "eclectica", que acepta las técnicas numéricas para delimitar taxones por similitud, y el análisis cladístico para reconstruir filogenias (Mayr & Ashlock, 1991). La metodología propuesta por la Cladística tiene una amplia aceptación en el campo de la Macrotaxonomía, sin embargo, el reconocimiento exclusivo de grupos monofiléticos, en las clasificaciones cladistas, sigue siendo objeto de críticas (Mayr, 1998; Knox, 1998) (ver Capítulo 11).

Finalmente cabe señalar que durante las dos últimas décadas la Biología Molecular ha revolucionado la clasificación de los organismos (Mayr, 1998). Un ejemplo de los numerosos cambios que se han producido debido al empleo de información del ADN para construir clasificaciones, se refiere a la clasificación de los Eucariotas en varios reinos (Tabla II). Una de las clasificaciones con mayor aceptación entre los biólogos hasta principios de la década de 1990 fue la de Whittaker (1969). A partir de entonces, la incorporación de caracteres ultraestructurales de las organelas y sistemas de membranas celulares, y de datos de secuencias de ácidos nucleicos (especialmente ARN), analizados en un contexto filogenético, dio lugar a otras propuestas como las de Cavalier-Smith (1993) y Corliss (1994). Estos autores reconocen los reinos Animalia, Plantae y Fungi, aceptados por Whittaker (1969), pero dividen a los Protistas en tres reinos, Archezoos (unicelulares sin mitocondrias y con características de procariotas en sus ribosomas, e.g. Microsporidios), Protozoos (predominantemente unicelulares, plasmociales o coloniales, fagotróficos, con algunas especies capaces de realizar fotosíntesis, e.g. Ciliados, Rizópodos, Radiolarios, Euglenozoos), y Chromistas (predominantemente unicelulares, filamentosos o coloniales, fototróficos, e.g. Diatomeas, Pseudohongos, Cryptofitas, Feofitas). Estudios moleculares posteriores demostraron que en algunos grupos de Archezoa (e.g. Microsporidios) la ausencia de mitocondrias se debería a una pérdida secundaria (Keeling, 1998), en consecuencia Archezoa dejó de considerarse como un reino independiente, pasando algunos de sus integrantes al reino Fungi (e.g. Microsporidios) y otros a Protozoa (e.g. Metamonadas) (Corliss, 2000). Asimismo esta clasificac-



ción tampoco es definitiva, dado que algunos autores consideran que los Protozoos incluirían numerosos linajes de origen independiente, lo cual sería más consistente con una clasificación multirreino (Lipscomb *et al.*, 1998).

**Tabla II.** Ejemplos de clasificación de los Eucariotas en distintos reinos.

Whittaker (1969)	Cavalier-Smith (1993) = Corliss (1994)	Corliss (2000)
Protista	Archezoa Protozoa Chromista	Protozoa Chromista
Fungi	Fungi	Fungi
Plantae	Plantae	Plantae
Animalia	Animalia	Animalia

## ETAPAS DE UN ESTUDIO SISTEMÁTICO

Las etapas de un estudio sistemático dependen del problema que se quiera resolver y de los objetivos particulares de cada trabajo, sin embargo ciertos pasos son comunes a la mayoría de los estudios de esta naturaleza:

- Búsqueda bibliográfica.
- Obtención e identificación de los especímenes de estudio.
- Selección y registro de caracteres.
- Análisis de los caracteres, interpretación de los resultados y adopción de decisiones taxonómicas y nomenclaturales.
- Planteo de hipótesis en Biología Comparada.

### Búsqueda bibliográfica

Para llevar a cabo un estudio sistemático es necesario reunir toda la bibliografía referida al taxón o los taxones de interés, incluyendo el trabajo donde han sido descritos por primera vez y los tratamientos taxonómicos posteriores, en los cuales se hayan ampliado sus descripciones o adicionado ilustraciones, mapas de distribución, datos biológicos, claves dicotómicas, análisis filogenéticos, etc. Para obtener este tipo de información se deberá recurrir a compilaciones de resúmenes (*abstracts*), catálogos y bases de datos, generales o referidas a taxones particulares. Durante los últimos años del siglo XX la mayor parte de esta información ha sido computarizada o se encuentra disponible a través de Internet, razón por la cual las búsquedas bibliográficas se han visto facilitadas. Entre los listados bibliográficos y compilaciones de resúmenes de utilidad en Taxonomía cabe citar:

- *Biological Abstracts*. Incluye resúmenes sobre trabajos sobre todos los campos de las ciencias biológicas, desde 1926. Se edita bimestralmente.
- *Current Contents/Life Science*. Incluye los índices de los trabajos publicados en revistas científicas de diferentes áreas de la Biología. Se edita cada 15 días.
- *Bulletin Signalétique* (CNRS). Cubre diferentes campos dentro de las ciencias biológicas, tanto Zoología como Botánica. Complementa al *Zoological Record*. Es especialmente útil como referencia para estudios paleontológicos.
- *Zoological Record*. Editado actualmente por Biosis (Filadelfia, EE.UU). Resume la literatura referida a Sistemática zoológica desde 1864. Brinda referencias sobre nombres de taxones y las publicaciones donde han sido descritos. Actualmente está dividido en 20 secciones diferentes, que se pueden adquirir por separado; la sección 20 es una lista de nuevos nombres genéricos y subgenéricos que se publican anualmente.

- *Key Record of Taxonomic Literature Relating to Vascular Plants*. Editado anualmente, a partir de 1971, por Kew Royal Botanical Gardens, UK. Es una fuente de gran importancia para localizar literatura botánica.

## Obtención e identificación de los especímenes de estudio

Los especímenes se pueden obtener mediante recolecciones personales en el campo, o a partir de colecciones taxonómicas de museos u otras instituciones científicas. Las colecciones de los museos de ciencias naturales sirven de repositorios de especímenes de la misma manera que las bibliotecas sirven como repositorios de libros, y tienen un enorme valor científico (Miller, 1985). A ellas se puede acceder solicitando en préstamo las series de especímenes para estudio y los ejemplares tipo o de referencia de cada especie (ver Capítulo 2). Para algunos grupos existen listados de las colecciones científicas que resultan de gran utilidad, por ejemplo el *Index Herbariorum* (Holmgren *et al.*, 1990), que incluye una lista de herbarios, por país, con descripciones de sus colecciones, personal a cargo y reglamentaciones para el préstamo de material. En otros casos la información necesaria se puede obtener consultando las páginas Web de las distintas instituciones a través de Internet.

Antes de realizar un trabajo de campo es conveniente contar con información cartográfica detallada sobre el área de colecta, referencias bibliográficas precisas sobre las localidades y ambientes o estratos donde se han hallado precedentemente especímenes del taxón en estudio, y sobre la estación del año en que es posible hallar dichos ejemplares, o época de floración en el caso de especies vegetales. Para este fin puede resultar útil la consulta de publicaciones, diarios de viajes de exploración, libretas de campo, itinerarios, biografías y cartas de investigadores y exploradores que hayan realizado estudios y recolecciones previas en el área.

El sistemático debe estar familiarizado con los métodos de recolección más adecuados para cada tipo de organismo y con las técnicas para su preservación (Mayr, 1969; Mayr & Ashlock, 1991; Hillis *et al.*, 1996). Asimismo se recomienda que conozca las leyes y reglamentaciones vigentes en cada país para la recolección de material biológico, a fin de gestionar los permisos de colecta correspondientes. En los últimos años varios países han establecido reglamentaciones rigurosas en lo relativo a la recolección de especímenes para estudios sistemáticos.

El número óptimo de ejemplares necesario para realizar un estudio sistemático dependerá del tipo de problema a investigar. En estudios de Microtaxonomía es conveniente que la serie sea representativa de la variación de cada especie, a lo largo de su rango de distribución y de cada población (Mayr & Ashlock, 1991). Si no se cuenta con las muestras adecuadas, se perderá información relevante sobre variaciones tales como polimorfismo o politipismo (ver Capítulo 5), o se correrá el riesgo de tomar decisiones erróneas con respecto a la delimitación de las especies.

Para que un espécimen tenga interés científico, debe conocerse la localidad o ubicación geográfica donde ha sido hallado (referencia espacial). Actualmente se cuenta con dispositivos denominados GPS (*Geographic position system*) que permiten obtener las coordenadas exactas de latitud y longitud para cada punto de muestreo, mediante la recepción de la señal de, al menos, cuatro satélites pertenecientes a la constelación creada para ese fin. Otros datos de importancia taxonómica son el día y hora de colecta, las referencias sobre el habitat donde se halló el organismo, huéspedes (si fuera un parásito o un fitófago), el estrato geológico y posición en la que se encontró, si se trata de un resto fósil, etc.

Una vez transportados al laboratorio, los ejemplares deben ser acondicionados para posibilitar su estudio (Llorente *et al.*, 1994). Las aves, mamíferos y reptiles son generalmente taxidermizados; los moluscos o peces son preservados en frascos con formol u otras sustancias que permiten su conservación; los insectos son generalmente disecados, montados con alfileres entomológicos, y guardados en cajas herméticas, que contienen algún veneno para prevenir su destrucción por parte de insectos que se alimentan de materia orgánica. Los restos fósiles requieren laboriosas técnicas de preparación antes de que puedan ser estudiados en detalle. Cada ejemplar debe estar acompañado por una etiqueta con los datos de recolección, dado que especímenes sin referencia, al menos geográfica, no tienen valor científico (Llorente *et al.*, 1994) (Tabla III).

Para ser incorporados a una colección científica, es conveniente que los ejemplares obtenidos en el campo sean identificados al menos hasta el nivel de familia (ver identificación y uso de claves dicotómicas, más adelante en este Capítulo). Entonces, además de la etiqueta de recolección se adjuntará una de determinación (Tabla III). Algunos ejemplares suelen estar acompañados por varias etiquetas de identificación, que corresponden a los nombres científicos asignados por distintos especialistas a dicho material. En este caso no se debe remover ninguna de las etiquetas.

**Tabla III.** Ejemplo de etiquetas de datos de recolección y de determinación.

Argentina, Buenos Aires, Chascomús 4/10/1999 sobre <i>Lemna</i> sp. Fernández, L. col.	<i>Tropisternus setiger</i> (Germar, 1824) det. Bachmann A. O. Museo de La Plata
---	---

Las colecciones taxonómicas deben alojarse en lugares limpios, secos y seguros, a fin de evitar el deterioro de los materiales en ellas depositados. Por lo general se trata de inmuebles pertenecientes a instituciones responsables de su salvaguarda, y de su acceso por parte de los especialistas, como son los museos o universidades. Dichas colecciones requieren de una "curación" o mantenimiento, que implica tareas de preparación, almacenamiento, ordenamiento y catalogación de los especímenes; actualización de bases de datos curatoriales; acondicionamiento de los especímenes para envíos a los especialistas que los solicitan en préstamo para estudio; registros de préstamos y/o donaciones, etc. (Mayr & Ashlock, 1991). Las tareas de curación las realiza generalmente personal técnico especializado, con la supervisión de un sistemático profesional. Los datos del material depositado en las colecciones se registran en fichas, en papel y/o en algún medio electrónico, cuya información puede ser de gran utilidad en estudios biogeográficos, de conservación de la biodiversidad, etc. Un ejemplo de ficha para el registro de material de colecciones se brinda en la tabla IV.

**Tabla IV.** Modelo de ficha para material de colección.

Clase:	Procedencia: (país/ provincia/ localidad)
Orden:	Distribución espacial: (latitud/ longitud)
Familia:	Distribución temporal: (año, mes, día, hora)
Género:	Distribución altitudinal: (metros sobre el nivel del mar)
Especie:	Colector:
Autor y año de la publicación:	Número de ejemplares:
	Determinó:
Observaciones:	

### Selección y registro de caracteres

Los caracteres son atributos que varían de una clase de organismo a otro, sin embargo no toda variación observable puede utilizarse como carácter taxonómico. Los atributos que varían con la edad o el sexo de los individuos, con las estaciones del año o el ambiente, no deberían ser considerados como caracteres taxonómicos (ver Capítulo 5).

La selección y el registro correcto y detallado de los caracteres es una de las tareas más importantes de la práctica taxonómica. Esta selección depende generalmente del problema a resolver y de los recursos metodológicos disponibles. A nivel infraespecífico se suelen registrar caracteres cuantitativos continuos o morfométricos, y/o referidos a la coloración presente en estructuras externas del organismo. Los caracteres para separar especies y taxones superiores comprenden un mayor número de datos cualitativos discretos. En la actualidad las clasificaciones incluyen diversas fuentes de caracteres (e.g. morfológicos, etológicos, ecológicos, cromosómicos, etc.), siendo los más utilizados, los morfológicos y los moleculares del ADN (Capítulo 4).

## **Análisis de los caracteres, interpretación de resultados y adopción de decisiones taxonómicas**

El reconocimiento de las especies y el agrupamiento de las mismas en taxones de rango superior requieren del análisis de sus caracteres, para lo cual actualmente se suelen aplicar metodologías que comportan la utilización de algoritmos matemáticos computarizados, principalmente cuando se necesitan comparar numerosos taxones o individuos, y numerosos caracteres. Asimismo la elección de determinadas herramientas metodológicas depende del problema a resolver y, por lo general, presupone la adhesión a alguna de las escuelas de la clasificación.

Para la delimitación de especies se suelen utilizar procedimientos estadísticos (e.g. cálculo de estadísticos básicos, análisis de varianza, uni o bivariados) y/o algunas de las técnicas numéricas propuestas por la Fenética, ya sean de agrupamientos o de ordenación (Capítulos 6 y 7). Es conveniente además, complementar los análisis mencionados con observaciones en el campo y el laboratorio, a fin de registrar patrones de comportamiento, e interfertilidad o aislamiento reproductivo entre los individuos de las muestras en estudio (Capítulo 5). Para analizar caracteres informativos de las relaciones filogenéticas entre especies o taxones de rango superior, se aplica generalmente la metodología propuesta por la Cladística (Capítulos 8 a 10).

Como consecuencia de la interpretación de los resultados de los estudios taxonómicos, por ejemplo fenogramas o cladogramas, se adoptan decisiones tales como la descripción de nuevas especies, la propuesta de un nuevo esquema clasificatorio o la redefinición de los límites de ciertos taxones. Estas decisiones, en muchos casos comportan cambios nomenclaturales, que es preciso dar a conocer a la comunidad científica a través de artículos publicados en revistas científicas de edición periódica o en libros sobre la Taxonomía de ciertos grupos de organismos (Capítulos 2 y 3).

### **Planteo de hipótesis en Biología Comparada**

Los resultados de los estudios taxonómicos, particularmente de los análisis cladísticos, muchas veces exceden el campo tradicional de la Sistemática y se emplean para interpretar mecanismos de especiación, evolución de caracteres adaptativos, y para la resolución de problemas en el campo de la Paleontología, la Biogeografía Histórica, la Biología Evolutiva y la Biología de la Conservación (Capítulos 12 a 14).

El conocimiento del orden natural reflejado en los distintos niveles de organización de la materia y en la genealogía de los organismos, resulta fundamental toda vez que se quieran proponer teorías para explicar los procesos que han dado origen a la diversidad orgánica (Eldredge & Cracraft, 1980). El fin último de numerosas contribuciones en Sistemática es aportar explicaciones conceptuales sobre la evolución de los taxones estudiados y de los caracteres analizados, que sirvan de base para interpretar los mecanismos o procesos que les dieron origen. De este modo los resultados de investigaciones sobre grupos particulares de organismos, pueden contribuir a enriquecer aspectos teóricos generales y a la formulación de nuevas hipótesis y teorías unificadoras en Biología (Mayr, 1998; Kitching *et al.*, 1998).

### **IDENTIFICACIÓN Y USO DE CLAVES DICOTÓMICAS**

**Identificar** o determinar un ejemplar es asignarlo al grupo o taxón al que pertenece, de acuerdo con un esquema clasificatorio previamente establecido. De este modo se puede llegar a conocer el nombre científico del ejemplar en estudio. Esta tarea se realiza, en primera instancia, con el auxilio de una clave dicotómica (Pankhurst, 1978). En caso de no contar con claves y/ o a fin de corroborar las identificaciones, se deben consultar las descripciones originales y posteriores de los taxones en estudio (si las hubiera), y en lo posible, realizar su comparación con los materiales tipo o de referencia (Mayr & Ashlock, 1991).

La tarea de identificación de especímenes es una de las prácticas más corrientes que llevan a cabo los taxónomos y no siempre se realiza como parte de las investigaciones científicas. Por

ejemplo, los curadores de colecciones realizan identificaciones del material en ellas depositado, ya que el valor científico de una colección depende en gran medida de la correcta determinación de dicho material. También se llevan a cabo identificaciones de especímenes, al menos hasta niveles taxonómicos de orden o familia, cuando se recolecta material en el campo, pues es un paso previo para su ubicación en las colecciones de referencia de los museos. Finalmente cabe mencionar las tareas de identificación que habitualmente realizan los taxónomos que trabajan en instituciones públicas o privadas (museos, universidades, instituciones orientadas a la salud pública, o la sanidad animal o vegetal), a requerimiento de personas interesadas en conocer la identidad de organismos que pudieran resultar perjudiciales (parásitos, patógenos, depredadores, fitófagos), o de utilidad como fuentes de alimento, de productos medicinales, de materiales de uso industrial, etc.

Una **clave** es un esquema diseñado para facilitar la identificación de los organismos (Schuh, 2000). Se trata de una expresión tabular que sigue una secuencia ordenada de opciones o dilemas alternativos, en las cuales se expresan los caracteres diagnósticos o discriminatorios de los taxones para los cuales ha sido diseñada (Mayr & Ashlock, 1991). Para algunos grupos taxonómicos se cuenta con claves, a nivel de taxones superiores, género y especie, pero para muchos taxones aun no se dispone de ningún tipo de clave, razón por la cual las tareas de identificación resultan muy dificultosas.

Los caracteres utilizados en las claves deben estar definidos con precisión, y ser fácilmente reconocibles y relativamente constantes en los taxones para los cuales ha sido diseñada. No existe un criterio preestablecido para elaborar los dilemas u organizar su secuencia, pero resulta práctico identificar primero los especímenes pertenecientes a taxones con características muy distintivas. El diseño de las claves puede hacerse con o sin sangría. A continuación se brinda un ejemplo de cada uno de estos diseños, referido a un grupo de hierbas flotantes (modificado de Lahitte *et al.*, 1997):

• Con sangría

- A. Plantas sin tallos ni hojas diferenciadas ..... *Lemna gibba* Linneo (Lenteja de agua)
- AA. Plantas con tallos y hojas diferenciadas
  - B. Plantas sin flores ni semillas. Hojas profundamente bilobadas
    - C. Hojas sin nervaduras, con un lóbulo emergente (de 1 mm de largo aproximadamente) y un lóbulo sumergido ..... *Azolla filiculoides* Lamarck (Helechito de agua)
    - CC. Hojas con nervaduras, con dos lóbulos emergentes (hasta 3 cm de largo) ..... *Salvinia biloba* Raddi (Helechito de agua)
  - BB. Plantas con flores y semillas. Hojas enteras
    - D. Hojas paralelinervadas. Plantas libres ..... *Pistia stratiotes* Linneo (Repollito de agua)
    - DD. Hojas retinervadas. Plantas arraigadas ..... *Hydrocotyle ranunculoides* Linneo (Redondita de agua)

• Sin sangría

- 1. Plantas sin tallos ni hojas diferenciadas ..... *Lemna gibba* Linneo (Lenteja de agua)
- 1'. Plantas con tallos y hojas diferenciadas ..... 2
- 2. Plantas sin flores ni semillas. Hojas profundamente bilobadas ..... 3
- 2'. Plantas con flores y semillas. Hojas enteras ..... 4
- 3. Hojas sin nervaduras, con un lóbulo emergente (de 1 mm de largo aproximadamente) y un lóbulo sumergido ..... *Azolla filiculoides* Lamarck (Helechito de agua)
- 3'. Hojas con nervaduras, con dos lóbulos emergentes (hasta 3 cm de largo) ..... *Salvinia biloba* Raddi (Helechito de agua)
- 4. Hojas paralelinervadas. Plantas libres ..... *Pistia stratiotes* Linneo (Repollito de agua)
- 4'. Hojas retinervadas. Plantas arraigadas ..... *Hydrocotyle ranunculoides* Linneo (Redondita de agua)

Las claves acompañadas por ilustraciones (dibujos o fotografías) de los caracteres diagnósticos y/o del "hábito general", y las claves pictóricas, son de gran utilidad ya que permiten comparar los caracteres con precisión, y pueden ser empleadas no sólo por especialistas sino además, por personas que no pertenecen al ámbito científico (Fig. 4).

En el caso que los taxones en estudio sean sólo dos o tres, se suelen emplear cuadros comparativos en vez de claves (Tabla V).

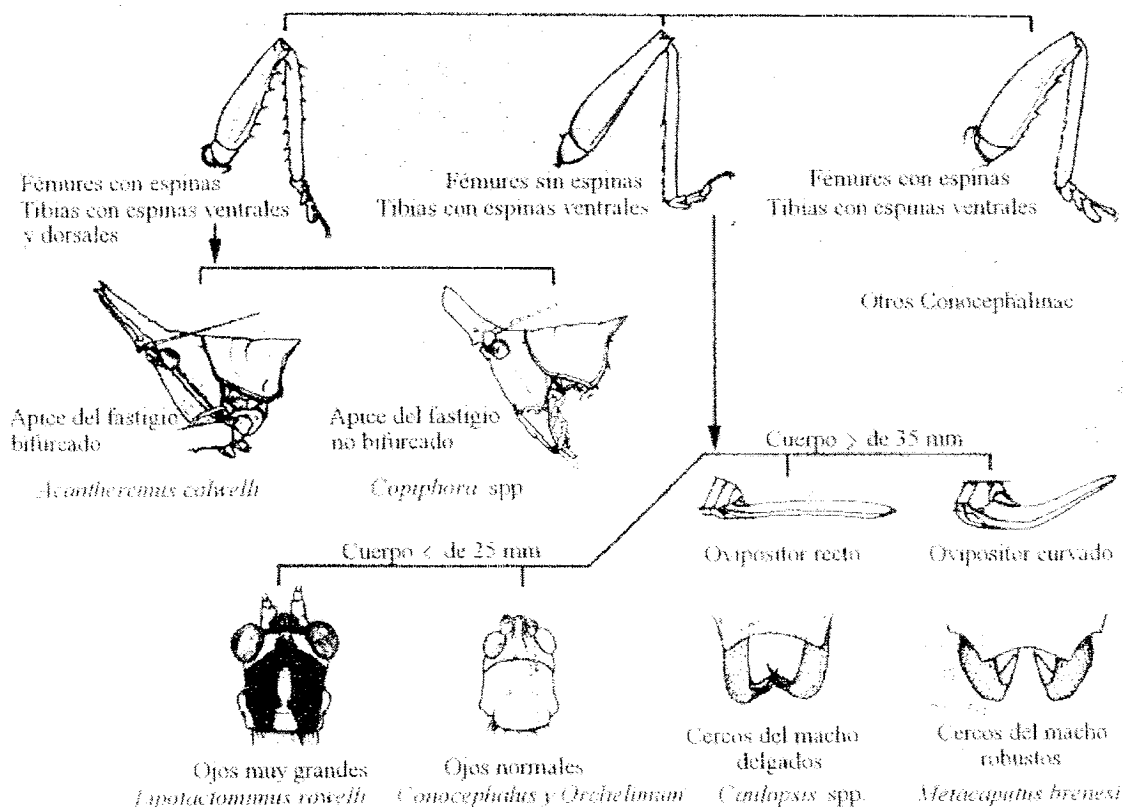


Figura 4. Clave pictórica de géneros y especies de algunos Conocephalinae (Orthoptera: Tettigonidae) de Costa Rica (modificada de Naskrecki, 2000).

Tabla V. Cuadro comparativo para identificar tres géneros de la subtribu Acidocerina (Coleoptera: Hydrophilidae) (modificado de Fernández, 1981).

Caracteres	<i>Enochrus</i>	<i>Helobata</i>	<i>Helochares</i>
Nº de artejos de las antenas	Nueve	Ocho	Nueve
Longitud de los palpos maxilares	Apenas más largos que las antenas	Más del doble de la longitud de las antenas	Una vez y media la longitud de las antenas
Labro	Visible dorsalmente	No visible dorsalmente	Visible dorsalmente
Ultimo artejo de los tarsos	Más corto que los cuatro precedentes	Más largo o casi tan largo como los cuatro precedentes	Más corto que los cuatro precedentes
Estria sutural	Presente	Ausente	Ausente

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

1. Averigüe cuáles son las instituciones (museos o universidades) que reúnen colecciones de especímenes importantes y qué grupos taxonómicos están mejor representados en cada una de ellas. Puede hacerlo a través de búsquedas en Internet. Algunas direcciones electrónicas sugeridas son las siguientes: Museo de la Plata ([www.fcnym.unlp.edu.ar/museo/divisiones](http://www.fcnym.unlp.edu.ar/museo/divisiones)); *The Natural History Museum*, Londres, Inglaterra ([www.nhm.ac.uk/science/collections.html](http://www.nhm.ac.uk/science/collections.html)); y *Smithsonian Institution*, Washington D.C., EE.UU ([www.mnh.si.edu/rc](http://www.mnh.si.edu/rc)).
2. Mencione algunas de las sociedades científicas que congregan a los taxónomos de distintas especialidades y averigüe qué actividades desarrollan en relación con la tarea Sistemática. Por ejemplo las páginas de la Sociedad Entomológica Argentina ([www.sea.org.ar](http://www.sea.org.ar)) y *The Paleontological Society* (<http://paleosoc.org>).

### EJERCICIO 2

1. Determine los géneros de los reptiles actuales ilustrados en la figura 5, mediante la siguiente clave dicotómica:

1. Sin miembros ..... *Anguis*
- 1'. Con miembros ..... 2
2. Longitud de la cola menor que la longitud del cuerpo ..... 3
- 2'. Longitud de la cola mayor que la longitud del cuerpo ..... 4
3. Cabeza con proyecciones semejantes a cuernos, longitud de la cola similar a la longitud de las patas posteriores ..... *Phrynosoma*
- 3'. Cabeza sin proyecciones semejantes a cuernos, longitud de la cola mayor que el doble de la longitud de las patas posteriores ..... *Sphenodon*
4. Cuerpo con expansiones membranosas, longitud de las patas anteriores aproximadamente el doble de la altura del tronco ..... 5
- 4'. Cuerpo sin expansiones membranosas, longitud de las patas anteriores similar a la altura del tronco ..... *Lacerta*
5. Cuerpo con expansiones membranosas en la zona del cuello ..... 6
- 5'. Cuerpo con expansiones membranosas en la zona de las costillas ..... *Draco*
6. Con expansiones gulares ..... *Anolis*
- 6'. Con expansiones alrededor de todo el cuello ..... *Chlamidosaurus*

2. Elabore una clave dicotómica para identificar los reptiles mesozoicos de la figura 6.

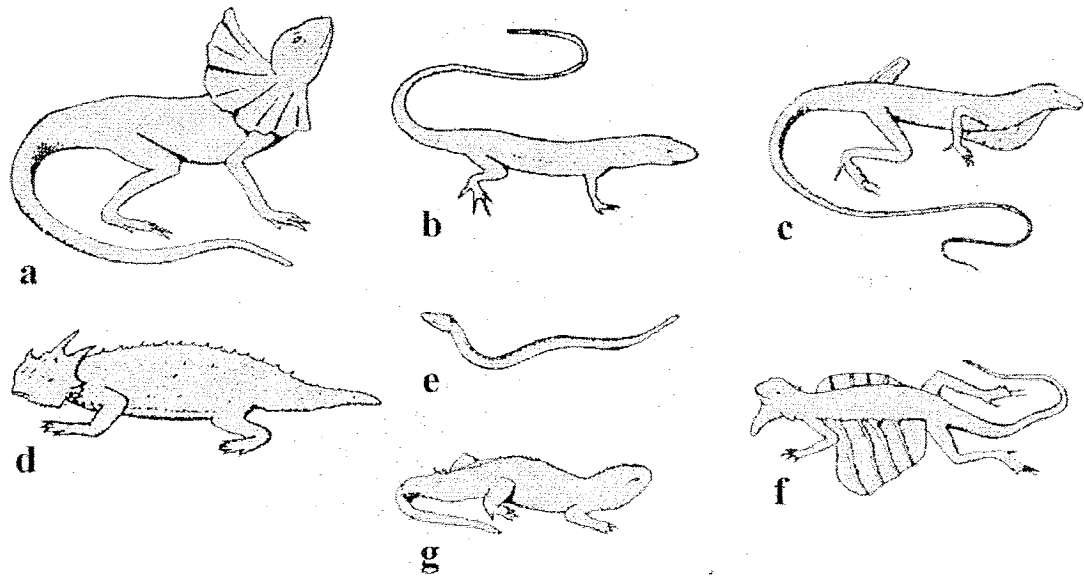


Figura 5. Representación esquemática de siete géneros de reptiles actuales.

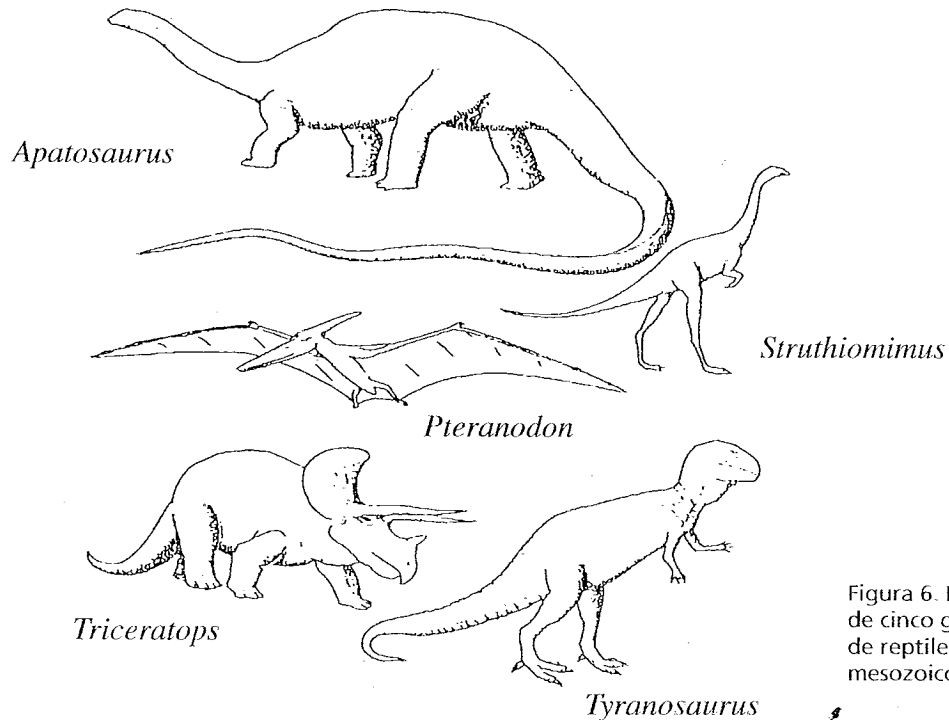


Figura 6. Ilustración de cinco géneros de reptiles mesozoicos.

### EJERCICIO 3

En la figura 7 se ilustran ocho insectos hipotéticos diseñados por Artigas (1979), los cuales se diferencian por sus caracteres morfológicos, por su número cromosómico (K) y por la ausencia o presencia de glándula de veneno (V). Sobre la base de dichos taxones:

1. Construya una clave dicotómica para su identificación.
2. Proponga una clasificación jerárquica de los mismos, y para ello utilice diagramas de Venn.



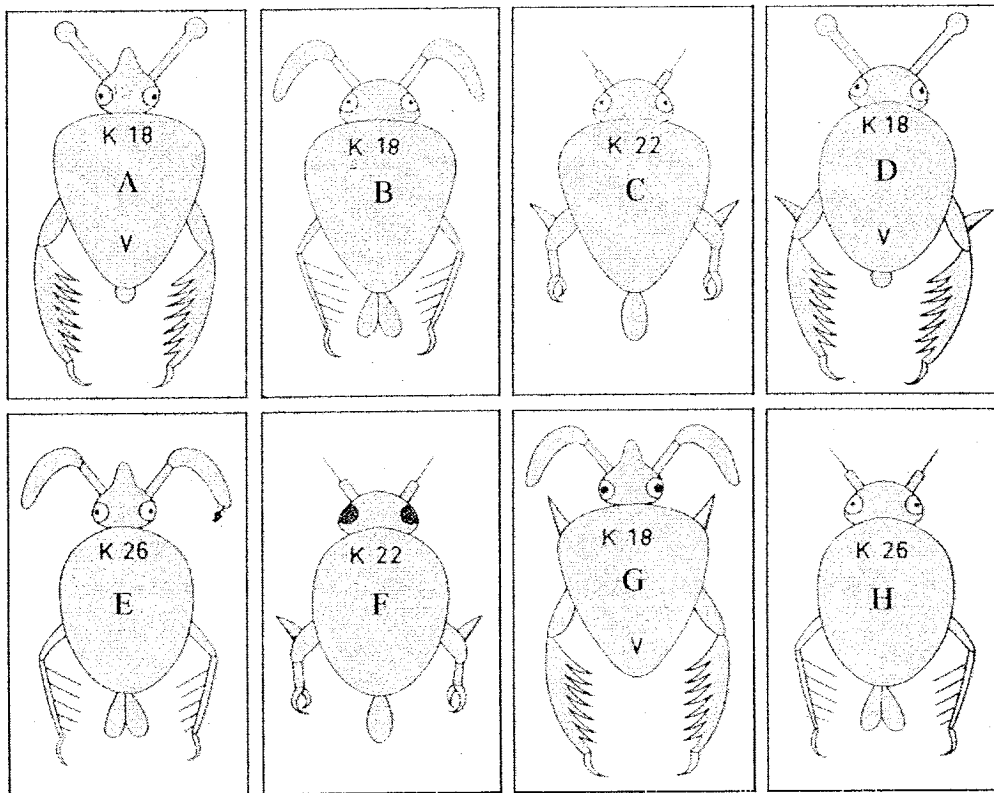


Figura 7. Insectos hipotéticos diseñados por Artigas (1979)

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARTIGAS, J. N. 1979. Confiabilidad de los métodos: Sistemática alfa y Taxonomía Numérica. *Acta Zoológica Lilloana* 34: 179- 187.
- BARRERA, A. 1994. La taxonomía botánica maya. Pp. 27-37. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía biológica*, UNAM, Fondo de cultura Económica, México.
- CANDOLLE, de A. P. 1813. *Theorie elementaire de la botanique*. Chez Deterville, Paris.
- CAVALIER-SMITH, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 Phyla. *Microbiological Reviews* 57(4): 953-994.
- CORLISS, J. O. 1994. An interim utilitarian ("User-friendly") hierarchical classification and characterization of the Protists. *Acta Protozoologica* 33: 1-51.
- CORLISS, J. O. 2000. Biodiversity, classification, and numbers of species of Protists. Pp. 131-155. En: Raven P.H. (ed.). *Proceedings of the 1997 Forum on Biodiversity*. National Academy Press, Washington D. C.
- CRISCI, J. V. 1978. Clasificación biológica: naturaleza, objetivos y fundamentos. *Obra del Centenario, Museo de La Plata* 3: 51-61.
- CRISCI, J. V. 1981. La especie: realidad y conceptos. Pp. 21-31. En: *Symposia de las VI Jornadas Argentinas de Zoología*.
- CRISCI, J.V. & M.F. LÓPEZ ARMENGOL. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Sec. Gral. O.E.A. Monografías Científicas, Serie Biología, N° 26, 132 pp.
- CRONQUIST, A. 1987. A Botanical critique of Cladism. *The Botanical Review* 1-52.
- ÉLDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.
- FARRIS, J. S. 1980. The efficient diagnoses of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 29: 386-401.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp.7-36. En: Platnick N. I. & V. Funk (eds.). *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.
- FARRIS, J. S. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* 35: 298-315.
- FERNÁNDEZ, L. 1981. Revisión de los *Helochares*

- de la República Argentina (Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae). Tesis doctoral N° 297, Facultad de Cs. Naturales y Museo, UNLP.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT & D. M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- HAECKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen II*. Georg. Reimer, Berlin.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- HILLIS, D. M., C. MORITZ & B. K. MOBLE. 1996. *Molecular Systematics*, 2° ed., Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN & I. C. BARNETT. 1990. *Index Herbariorum. Part I. The Herbaria of the World*. Eight-Edition, New York Botanical Garden, New York.
- KEELING, P. J. 1998. A Kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *Bioessays* 21(1): 27-95.
- KITCHING, I.J., P.L. FOREY, C.J. HUMPHRIES & D.M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. The Systematics Association Publication N° 11. Oxford Univ. Press Inc., New York.
- KNOX, E. B. 1998. The use of hierarchies as organization models in systematics. *Biological Journal of Linnean Society* 63: 1-49.
- LAHITTE, H. B., J. A. HURRELL, M. J. BELGRANO, L. S. JANKOWSKI, K. MEHLTRETER, M. P. HALOUA & G. CANDA. 1997. *Plantas de la Costa. Las plantas nativas y naturalizadas más comunes de las costas del Delta del Paraná, Isla Martín García y Ribera Platense*. Edición L.O.L.A. (Literature of Latin América), Buenos Aires.
- LANTERI, A. A. 1989. Análisis comparativo de las escuelas clasificatorias actuales. *Actas I° Congreso Argentino de Entomología*, pp. 51-60.
- LANTERI, A. A. 1995. La sistemática filogenética y los conceptos de especie. *Mendeliana* 11: 37-43.
- LINNEO, C. 1753. *Species Plantarum*. Stockholm.
- LINNEO, C. 1758. *Systema Naturae*. 10° edition, Stockholm.
- LIPSCOMB, D. L., J. S. FARRIS, M. KÄLLERSJÖ & A. TEHLER. 1998. Support, ribosomal sequences and the phylogeny of the Eukaryotes. *Cladistics* 14: 303-338.
- LLORENTE BOUSQUETS, J., I. LUNA VEGA, J. SOBERÓN MAINERO & L. BOJÓRQUEZ TAPIA. 1994. Biodiversidad, su inventario y conservación: teoría y práctica en la taxonomía alfa contemporánea. Pp. 507-522. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*, UNAM, Fondo de cultura Económica, México.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MAYR, E. 1982. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1988. Recent historical developments. Pp. 31-43. En: Hawksworth D. L. (ed.). *Prospects in Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- MAYR, E. 1998. *Así es la biología*. Debate pensamiento, Ed. Debate, Madrid.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MILLER, E. H. (ed.) 1985. *Museum collections: Their role and future in biological research*. Vancouver, B.C., British Columbia Prov. Museum Occas. Papers, Series n° 25.
- NASKRECKI, P. 2000. *Katydid of Costa Rica. Vol. 1. Systematics and bioacoustics of the cone-head katydids (Orthoptera: Tettigonidae: Conocephalinae sensu lato)*. The Orthopterists' Society, Philadelphia.
- NELSON, G. 1970. Outline of the theory of Comparative Biology. *Systematic Zoology* 19: 373-384.
- PANKHURST, R. J. 1978. *Biological identification: The Principles and Practices of Identification Methods in Biology*. Edward Arnold, London.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and Applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman & Co., San Francisco.
- SOKAL, R.R. 1986. Phenetic Taxonomy: Theory and methods. *Annual Review in Ecology and Systematics* 17: 423-442.
- WHITTAKER, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.

## CAPÍTULO 2

### NOMENCLATURA BIOLÓGICA

FERNÁNDEZ, LILIANA A., SILVANA P. DURANTE Y FABIANA E. GALLARDO



#### OBJETO DE LA NOMENCLATURA BIOLÓGICA

El término **Nomenclatura** proviene de las palabras latinas *nomen* (nombre) y *calare* (llamar), de modo que literalmente significa "llamar por el nombre" (Mayr & Ashlock, 1991). La Nomenclatura Biológica sirve como un lenguaje para comunicar conocimiento acerca de los organismos (Schuh, 2000). Constituye un sistema de nombres científicos para los taxones y de reglas para la formación, tratamiento y uso de esos nombres. Incluye la implementación, interpretación y aplicación de las reglas que gobiernan dicho sistema.

El propósito de la Nomenclatura Biológica es promover la *estabilidad* y *universalidad* de los nombres científicos y asegurar que cada nombre sea único y distintivo. El uso de diferentes alfabetos, distintas lenguas y dialectos de una misma lengua, para referirse a un mismo tipo de organismo, ocasionaría gran confusión (Mayr, 1969; Jeffrey, 1976, 1989). Si para designar a los taxones se emplearan nombres vulgares, habría frecuentes problemas de polinomia (distintos nombres asignados a un mismo taxón de acuerdo con los idiomas y dialectos de cada lugar) y poliontia (el mismo nombre asignado a distintas especies). Por ejemplo, el nombre comadreja se emplea para reconocer especies de marsupiales sudamericanos y una especie de carnívoro en España.

El padre de la Nomenclatura Biológica es el botánico sueco Carlos Linneo, quien propuso la nomenclatura binominal para las especies, en el siglo XVIII. A partir de entonces se fueron reuniendo numerosas reglas para la asignación de nombres a los taxones y para regular la resolución de problemas nomenclaturales (Wiley, 1981). Desde 1960-1970 estas reglas se hallan compendiadas en los Códigos Internacionales de Nomenclatura.

#### CÓDIGOS INTERNACIONALES DE NOMENCLATURA BOTÁNICA Y ZOOLOGICA

Los contenidos principales de los Códigos Internacionales de Nomenclatura están expresados en reglas o artículos, de aplicación obligatoria, suplementados por recomendaciones que indican la mejor forma de proceder, pero cuya aplicación no es obligatoria (Jeffrey, 1976, 1989). Incluyen además ejemplos para la resolución de ciertos problemas.

Los códigos de nomenclatura no influyen ni interfieren en cuestiones de juicio taxonómico. Sus idiomas oficiales son el inglés y el francés, pero hay también traducciones al español y otros idiomas. Asimismo los distintos códigos son independientes entre sí, de modo que la reglas aplicadas en Zoología no tienen efecto sobre organismos vegetales y viceversa. Algunas de las principales diferencias entre las reglamentaciones de los códigos de Botánica (ICBN) y Zoología (ICZN) se sintetizan en la tabla I.

El ICBN sólo puede ser modificado por decisión de una sesión plenaria del *International Botanical Congress*; el ICNB por el *International Committee for Systematic Bacteriology*, y el ICZN, por la *International Union of Biological Sciences*, actuando por recomendación de la *International Commission of Zoological Nomenclature* (Jeffrey, 1989). En el caso de la nomen-

clatura zoológica, cuando las provisiones de los códigos no son suficientes para resolver algunos problemas, se debe recurrir a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica permanente. El ICZN confiere a esta Comisión la facultad de publicar en el *Bulletin of Zoological Nomenclature*, las decisiones adoptadas en cada caso particular, y listas de nombres disponibles, a propuesta de distintos grupos de especialistas ([www.iczn.org/recentapplications.htm](http://www.iczn.org/recentapplications.htm)). La cuarta y última edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) data de 1999 y entró en vigencia a partir del 1 de enero de 2000 ([www.iczn.org/index.jsp](http://www.iczn.org/index.jsp)). Las principales modificaciones incorporadas en dicha edición fueron sintetizadas por Lanteri (2000). El Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN) también cuenta con cuatro ediciones, la última de 2000 (Greuter et al., 2000) ([www.bgbm.fu-berlin.de/iapt/nomenclature/code](http://www.bgbm.fu-berlin.de/iapt/nomenclature/code)). Existen además un Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias (ICNB) (Sneath, 1992) y un Código Internacional para la Clasificación y Nomenclatura de Virus (ICVCN) (Mayo & Horzinek, 1998). Asimismo se han propuesto las versiones preliminares de un Código de Nomenclatura Biológica único o BioCode (Taxon 47: 127-150, 1997), y de un Código Filogenético de Nomenclatura Biológica (PhyloCode) (Cantino & de Queiroz, 2003, [www.ohiou.edu/phylocode](http://www.ohiou.edu/phylocode)), los cuales no cuentan con la aceptación de todos los taxónomos, por lo que aun no han sido aplicados.

**Tabla I.** Principales diferencias entre los Códigos Internacionales de Nomenclatura Botánica y Zoológica.

BOTANICA	ZOOLOGIA
-Fecha de partida: 1753, <i>Species Plantarum</i> de Linneo.	-Fecha de partida: 1758; 10ª edición de <i>Systema Naturae</i> de Linneo.
-Sufijos normalizados desde subtribu hasta división.	-Desde subtribu hasta superfamilia.
-Categorías entre especie y género: subgénero, sección, subsección, serie, subserie.	-Sólo subgénero.
-Categorías infraespecíficas: subespecie, variedad, subvariedad, forma, subforma.	-Sólo subespecie.
-A partir de 1935, nombres de taxones vegetales nuevos deben estar acompañados por una diagnosis en latín.	-No hay requerimiento de diagnosis en latín.
-La Prioridad está restringida a cada rango.	-Restringida a tres grupos de rangos (grupo de la familia, grupo del género y grupo de la especie).
-Doble citación obligatoria.	-Doble citación opcional.
-Fechas de publicación para especies entre paréntesis.	-Fechas sin paréntesis, separadas o no por coma.
-Prohíbe la tautonimia.	-Permite la tautonimia.
-Posee reglas para la nomenclatura de híbridos.	-No posee reglas para la nomenclatura de híbridos.

## NOMBRES CIENTÍFICOS

Un nombre científico es un símbolo convencional que sirve como referencia y facilita la comunicación entre los taxónomos. Dichos nombres deberán ser latinos o latinizados, en el caso que deriven de un idioma distinto del latín (Jeffrey, 1989). Deben aplicarse a taxones y no a individuos como tales, a ejemplares teratológicos o a conceptos hipotéticos.

## Nombres de taxones superiores a la categoría de género

Son sustantivos uninominales, en plural (de acuerdo con la gramática latina), y se escriben con mayúscula inicial. En el ICBN está recomendado el uso de sufijos normalizados para los taxones de categorías desde Suborden hasta División (Tabla II), pero no en el ICZN. Los taxones de categorías entre subtribu y superfamilia (grupo de la familia según el ICZN), están normalizados, tanto por el ICBN como por el ICZN (Tabla II).

**Tabla II.** Categorías y sufijos normalizados para taxones de rango superior a género, en Botánica y Zoología.

	Botánica			Zoología
	Plantae	Algae	Fungi	Animalia
División/Phylum	-phyta	-phyta	-mycota	
Subdivisión/Subphylum	-phytina	-phytina	-mycotina	
Clase	-opsida	-phyceae	-mycetes	
Subclase	-idae	-phycidae	-mycetidae	
Orden	-ales	-ales	-ales	
Suborden	-ineae	-ineae	-ineae	
Superfamilia	-acea	-acea	-acea	-oidea
Familia	-aceae	-aceae	-aceae	-idae
Subfamilia	-oideae	-oideae	-oideae	-inae
Tribu	-eae	-eae	-eae	-ini
Subtribu	-inae	-inae	-inae	-ina

Los nombres de taxones de nivel familia se forman con la raíz del genitivo del nombre genérico y un sufijo normalizado, por ejemplo el género *Canis* da lugar al nombre de la familia Canidae (la raíz es Can y la terminación normalizada -idae). La 4ª edición del ICZN (1999) permite utilizar el nombre completo del género para establecer los nuevos nombres del grupo de la familia (Lanteri, 2000), por ejemplo, los géneros *Miris* y *Mirum*, tienen la misma raíz (Mir) y por lo tanto darían lugar a un mismo nombre: Miridae. Para evitar este tipo de problemas (Homonomía a nivel de familia) la nueva edición del código acepta el nombre Mirumidae, para la familia que incluye al segundo de los géneros.

## Nombres de taxones entre género y especie

Los nombres de géneros son uninominales, se escriben con mayúscula inicial y desde el punto de vista gramatical son sustantivos en singular, femeninos, masculinos o neutros. Los géneros femeninos tienen terminaciones en **a**, **is** o **ia**, los masculinos, en **us** o **er**, y los neutros, en **um**. Por ejemplo: *Apis* (f), *Vitis* (f), *Zea* (f), *Lemna* (f); *Naupactus* (m), *Populus* (m), *Papaver* (m); *Paspalum* (n), *Lycopodium* (n), *Sphagnum* (n). Nombres de géneros de origen griego pueden tener otras terminaciones, por ejemplo *Andropogon* (m).

El ICZN reconoce sólo dos categorías del grupo del género, género y subgénero, éste último se escribe a continuación del género y entre paréntesis. Por ejemplo:

*Pantomorus* (*Graphognathus*)

El ICBN reconoce varias categorías entre especie y género (Tabla IV) y la forma de indicarlas es nombrando dicha categoría abreviada, antes del nombre del taxón. Por ejemplo:

*Rhamnus* subg. *Pseudofrangula* sect. *Pseudofrangula* serie *Pseudofrangula*

En la tabla III se brindan ejemplos de la ubicación de un taxón vegetal ("tipa blanca" = *Tipuana tipu*) y un taxón animal ("hombre" = *Homo sapiens*), en las distintas categorías superiores de la jerarquía linneana, con sus nombres correspondientes, de acuerdo con las reglas del ICBN y del ICZN.

**Tabla III.** Ejemplos de ubicación taxonómica de una especie vegetal y una especie animal en la jerarquía linneana.

Reino	Plantae	Animalia
División/Phylum	Magnoliophyta	Chordata
Subphylum	Magnoliophytina	Vertebrata
Clase	Magnoliopsida	Mammalia
Subclase	Rosidae	Eutheria
Orden	Fabales	Primates
Familia	Fabaceae	Hominidae
Género	<i>Tipuana</i>	<i>Homo</i>
Especie	<i>Tipuana tipu</i>	<i>Homo sapiens</i>

### Nombres de taxones especie e infraespecíficos

Los nombres de las especies son binominales, pues constan de dos términos, un nombre genérico escrito con mayúscula inicial y un epíteto específico con minúscula inicial, que deben ir subrayados o escritos en letra bastardilla o itálica. El segundo término del nombre binario carece por sí mismo de validez y no puede usarse solo para referirse a ningún taxón.

Los epítetos específicos pueden ser adjetivos, sustantivos en aposición o sustantivos en genitivo, y deben concordar siempre con el nombre genérico en cuanto a su género gramatical. Por ejemplo:

Adjetivos: *Pantomorus albus*, *Galapaganus galapagoensis*

Sustantivos en aposición: *Equus caballus*, *Felis leo*, *Moluchacris bufo*

Sustantivos en genitivo: *Calliphora hominis* (significa del hombre)

Sería incorrecto utilizar el nombre *Pantomorus alba* o *Papaver nigra*, pues no hay concordancia entre los géneros gramaticales del nombre genérico (masculino) y del epíteto específico (femenino).

En Zoología existen sólo dos categorías en el grupo de la especie, especie y subespecie, pero en Botánica el Código reconoce varias categorías (Tabla IV). Los nombres de taxones de rango subespecífico, en Zoología, son trinominales. Se forman con el nombre de la especie seguido de un tercer término (epíteto subespecífico), escrito con minúscula inicial. Por ejemplo:

*Apis mellifera mellifera*, *Apis mellifera ligustica*

Para nombrar taxones de rango subespecífico o infrasubespecífico, en Botánica, se emplea un procedimiento análogo al utilizado para taxones entre especie y género. Por ejemplo:

*Salvia grandiflora* subsp. *willeana*

*Saxifraga aizoon* var. *aizoon*, subvar. *brevifolia*, forma *multicaulis*, subforma *surculosa*

**Tabla IV.** Categorías entre género y especie, e infraespecíficas, en Botánica y Zoología.

	BOTÁNICA	ZOOLOGÍA
Categorías entre género y especie	Género Subgénero (subg.) Sección (sect.) Serie (ser.) Subserie (subser.)	Género Subgénero
Categoría especie e infraespecíficas	Especie Subespecie (subsp.) Variedad (var.) Subvariedad (subvar.) Forma (f.) Subforma (subf.)	Especie Subespecie

## Nombres de híbridos

Los nombres de híbridos no son disponibles según el ICZN; por lo contrario, el ICBN posee un apéndice dedicado a la nomenclatura de los híbridos producidos por cruzamiento sexual. Estos nombres se indican mediante un signo x, o el uso del prefijo "notho-" acompañado por el término que denota el rango del taxón.

- **Híbridos entre especies del mismo género:** Pueden designarse mediante una fórmula que consiste en conectar mediante el signo x el nombre de las especies parentales, o empleando el nombre genérico separado por una x de un epíteto específico nuevo. Por ejemplo:

*Euphorbia amygdaloides* L. x *Euphorbia characias* L.  
*Euphorbia xmartini* Rouy

La jerarquía taxonómica de un híbrido cuyos progenitores tienen rangos taxonómicos diferentes, debe ser equivalente a aquélla del progenitor con rango inferior. Por ejemplo, los híbridos entre una especie y una subespecie del mismo género, se designan de la siguiente manera:

*Mentha aquatica* L. x *Mentha spicata* L. subsp. *spicata*  
*Mentha xpiperita* L. nothosubsp. *piperita* L.

- **Híbridos entre especies de distintos géneros:** Puede usarse la misma fórmula que para híbridos entre especies del mismo género, o crearse un nuevo nombre genérico compuesto por una combinación de partes de cada uno de los nombres de los géneros parentales. En el último caso, el nombre genérico de la especie híbrida se indicará con una x, seguida y sin dejar espacio, por el nombre genérico formado como se explicó previamente.

*Arabidopsis thaliana* L. x *Brassica campestris* L.  
*xArabidobrassica* Gleba & Fr. Hoffm.

- **Híbridos entre especies de cuatro géneros distintos:** Dado que el nombre genérico resultante de la combinación de cuatro géneros diferentes resultaría muy largo, el ICBN propone emplear para ellos, nombres de personas terminados en **ara**. Por ejemplo:

*Brassavola* R. Br. x *Cattleya* Lindl. x *Laelia* Lindl. x *Saphronitis* Lindl.  
*xPotinara* Charlesworth

- **Híbridos entre especies de tres géneros distintos:** En este caso es posible emplear la misma fórmula que para especies surgidas por el cruzamiento de dos géneros diferentes, o de cuatro géneros diferentes. Por ejemplo:

*Sophronitis* Lindl. x *Laelia* Lindl. x *Cattleya* Lindl.  
*xSophrœliocattleya* Hurst

*Cochlioda* Lindl. x *Odontoglossum* Kunth x *Oncidium* Sw.  
*xWilsonara* Charlesworth et al.

Un ejemplo interesante sobre la resolución de un problema nomenclatural relativo a híbridos en Botánica, puede consultarse en Xifreda.

## PRINCIPIOS OPERATIVOS DE LA NOMENCLATURA

Entre los principios operativos más importantes de la Nomenclatura Biológica, cabe mencionar los de **Disponibilidad o Validez de publicación, Prioridad, Homonimia, Sinonimia, y Tipificación**

(Mayr, 1969). Cada nombre tendrá un estatus determinado de acuerdo con las reglamentaciones de estos principios (estatus = ubicación de un nombre en comparación con otro) (Tabla V).

### Disponibilidad/ Validez de publicación

Para que un nombre científico sea considerado disponible (Zoología) o válidamente publicado (Botánica), éste debe publicarse de acuerdo con las reglamentaciones de los códigos, acompañado por una descripción del taxón al que se refiere. Nombres científicos que solo aparecen en etiquetas adjuntas a los especímenes o en resúmenes de trabajos presentados en congresos donde no consta una descripción, se consideran *nomen nudum* (nombres desnudos) y no son disponibles. Tampoco son disponibles los nombres empleados con anterioridad a las fechas de partida o inicio de la nomenclatura científica, 1753 para Botánica (fecha de publicación de la obra de Linneo, *Species Plantarum*) y 1758 para Zoología (fecha de publicación de la décima edición de la obra de Linneo, *Systema Naturae*). Existen otras condiciones particulares para hacer disponibles ciertos nombres, por ejemplo, la designación de una especie tipo para taxones del grupo del género en Zoología, a partir de 1930; o la designación de un holotipo o sintipos cuando se describe una especie nueva, a partir de enero de 2000. Según la 4ª edición del ICZN, los nombres que no estén incluidos en las listas publicadas en el *Bulletin of Zoological Nomenclature*, serán considerados no disponibles.

### Prioridad

En caso de existir conflicto entre dos o más nombres (sinónimos u homónimos) el más antiguo de ellos toma precedencia sobre el o los demás, considerándose nombre correcto según el código de Botánica o nombre válido según el código de Zoología. Existen sin embargo algunas limitaciones a la aplicación del principio de Prioridad, por ejemplo, los nombres publicados antes de las fechas de partida no tendrán precedencia sobre otros nombres más recientes, pues son no disponibles (Zoología) o no válidamente publicados (Botánica).

En Zoología las categorías del mismo grupo (de la familia, del género y de la especie) están coordinadas y por lo tanto los taxones compiten por Prioridad dentro de cada grupo. Por ejemplo, si el subgénero *Pantomorus* (*Graphognathus*) Buchanan 1939 se eleva a la categoría de género, se denominará *Graphognathus* Buchanan, 1939, y conservará el mismo autor y fecha originales, de modo que si se planteara un problema de Sinonimia u Homonimia, se tomará en cuenta la fecha de su descripción original y no la fecha en que fue elevado de categoría. Otra consecuencia del uso de rangos coordinados en Zoología, es que nombres como *Lycaena argus nevadensis* Oberthür y *Lycaena nevadensis* Zullick son homónimos, pues no se puede usar el mismo epíteto específico y subespecífico combinado con el mismo nombre genérico.

### Homonimia

Los homónimos son nombres idénticos otorgados a diferentes taxones de un mismo reino. El homónimo más antiguo se denomina senior o anterior, y él o los homónimos descriptos con posterioridad, homónimos junior o posteriores. Los códigos de Nomenclatura admiten un solo nombre válido (Zoología) o legítimo (Botánica), que por el principio de Prioridad será el más antiguo. En caso de comprobarse Homonimia, el o los homónimos junior deberán ser reemplazados por otro nombre. Puede haber Homonimia a nivel de géneros y a nivel de especies:

*Noctua* L. 1758 (Lepidoptera) y *Noctua* Gmelin, 1771 (Aves)  
*Hydrophilus gibbus* Brullé, 1841 (*non* Illiger, 1801; *nec* Thunberg, 1902)

En el segundo ejemplo la existencia de homónimos se ha indicado mediante el uso de *non* (no de) y *nec* (tampoco de). El nombre propuesto por Brullé no es válido porque tiene un homónimo anterior (utilizado por Illiger para otro taxón dentro del mismo reino). El nombre empleado por Thunberg en 1902 para un tercer taxón, tampoco es válido, por ser posterior a los propuestos por Illiger y Brullé. Sólo se puede seguir usando válidamente *H. gibbus* Illiger, 1801 (por el principio de Prioridad).



En Zoología, la Homonimia a nivel de géneros es siempre primaria y a nivel de especies y subespecies puede ser primaria o secundaria.

**Homonimia primaria:** Se produce cuando se emplea un mismo epíteto específico o subespecífico, desconociendo que ya existía uno idéntico, combinado con el mismo nombre genérico.

**Homonimia secundaria:** Se produce cuando especies o subespecies designadas con el mismo epíteto específico o subespecífico, que pertenecían originalmente a géneros distintos, son reunidas posteriormente en un mismo género. En este caso el homónimo más reciente (homónimo *junior*) deberá ser reemplazado. Por ejemplo: *Tropideucoila rufipes* Ashmead, 1903 y *Trisseucoela rufipes* Kieffer, 1908 no son homónimos, pero cuando esta última especie fue transferida al género *Tropideucoila*, pasó a denominarse *Tropideucoila rufipes* (Kieffer, 1908), y en consecuencia se estableció una Homonimia secundaria con la especie de Ashmead. Por esta razón se propuso el nombre de reemplazo *Tropideucoila rufipedata* para el homónimo posterior *Tropideucoila rufipes* (Kieffer, 1908).

### **Sinonimia**

Los sinónimos son nombres diferentes aplicados a un mismo taxón dentro de un mismo reino. El sinónimo más antiguo se reconoce como senior o anterior, y el o los más recientes, como sinónimos *junior* o posteriores. Los códigos de Nomenclatura admiten un solo nombre válido (Zoología) o correcto (Botánica), que por el principio de Prioridad será el más antiguo (salvo algunas excepciones). Existen dos tipos de sinónimos, objetivos y subjetivos:

**Sinónimos objetivos:** Están basados sobre el mismo material tipo. En el caso de producirse una Homonimia, se deberá proponer un nombre de reemplazo para el homónimo posterior, el cual estará basado en el mismo material tipo que el nombre original. En el ejemplo mencionado al tratar la Homonimia secundaria, *Tropideucoila rufipes* (Kieffer, 1908) y su nombre de reemplazo *Tropideucoila rufipedata* Weld, 1952, son sinónimos objetivos.

**Sinónimos subjetivos:** Están basados sobre distinto material o taxón tipo. Este problema surge, por ejemplo, cuando por desconocimiento o incomunicación, dos especialistas describen la misma especie, asignándole distinto nombre, y para ello se basan en diferente material tipo (por lo general son ejemplares procedentes de diferentes localidades del rango de distribución de la especie).

### **Tipificación**

La Tipificación es uno de los principios operativos por el cual se designa un tipo nomenclatural (Mayr & Ashlock, 1991). Es el medio por el cual se fijan nombres a los taxones. Mediante este procedimiento se trata de asegurar la estabilidad y la certeza en la aplicación de los nombres, aunque se produzcan cambios en la clasificación biológica.

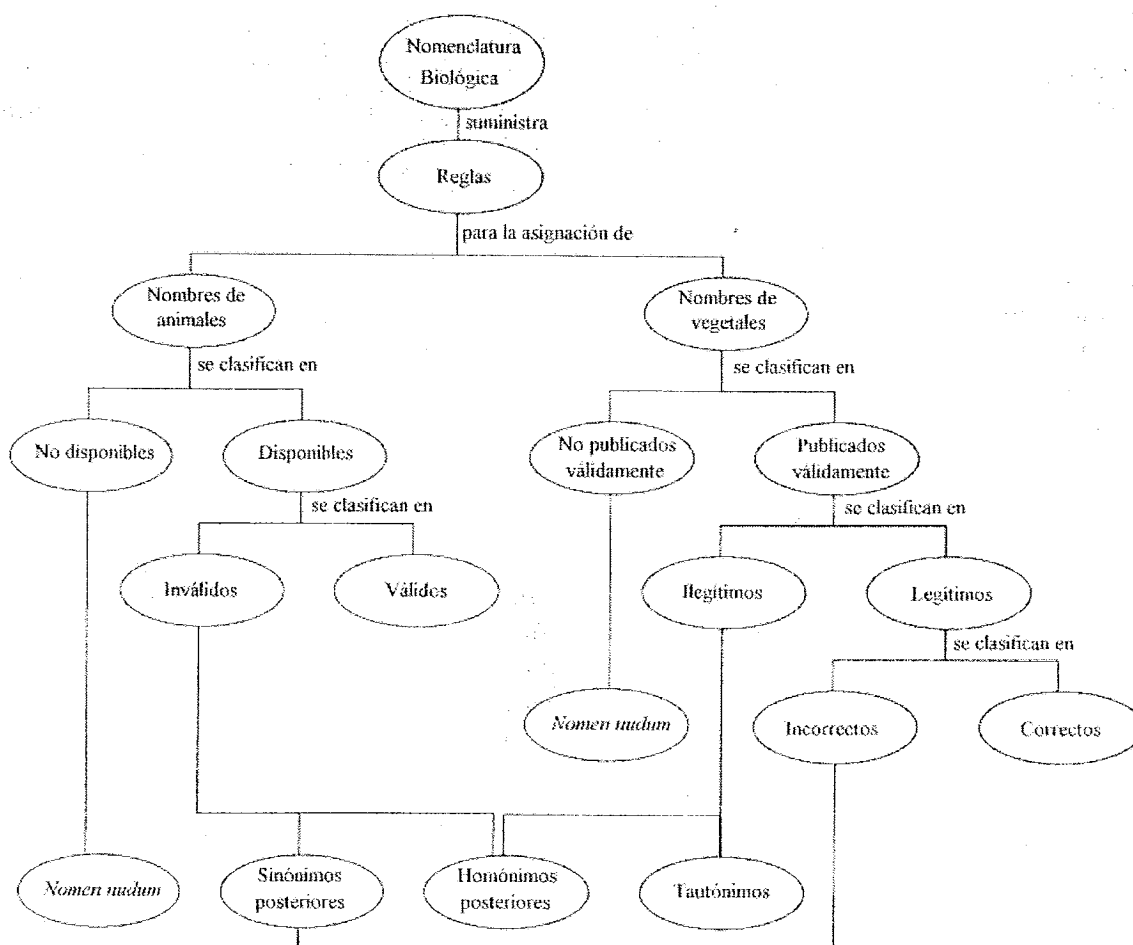
Una vez asignado el tipo de un taxón, éste no puede cambiarse (Mayr & Ashlock, 1991). Según el ICZN, el tipo del nombre del grupo de la familia es un género, el tipo de un nombre del grupo del género es una especie y el tipo de un nombre del grupo de la especie es un ejemplar, elementos de un ejemplar o una serie de ejemplares. Según el ICBN, el tipo del nombre de una familia o de un taxón inferior pero superior al rango de género, es un género; el tipo de un nombre de un género o taxón inferior pero por encima del rango especie, es una especie, y el tipo de un nombre de una especie o taxón infraespecífico, es un ejemplar (o a veces una ilustración de un espécimen). La designación de una especie tipo es actualmente un requisito indispensable para hacer disponible un nombre del grupo del género (Zoología), o publicado válidamente un nombre genérico o de categorías entre género y especie (Botánica).

### **Funcionamiento del método del tipo:**

Los taxones o ejemplares tipo fijan el nombre al cual están asociados, por consiguiente si un taxón se subdivide en dos o más taxones, el que retiene el nombre original es el que incluye al

tipo. Por ejemplo, la especie tipo de *Rhabdeucoela* es *R. nitidifrons*. Si dicho género se divide en dos géneros diferentes, el grupo de especies que incluye a *R. nitidifrons* conservará el nombre *Rhabdeucoela*. Para el segundo grupo de especies se deberá crear un nombre genérico diferente y designar otra especie tipo. Cuando se reúnen dos o más taxones en un taxón único, el mismo tomará el nombre válido más antiguo de los taxones que lo componen, y por lo tanto conservará el tipo correspondiente a dicho nombre.

Tabla V. Mapa conceptual del estatus de los nombres científicos.



#### Clases de ejemplares tipo:

Puesto que las especies están constituidas por poblaciones, y dichas poblaciones son variables, no existe ningún ejemplar que pueda representar dicha variación, o que sea típico en un sentido esencialista aristotélico. Por lo tanto y de acuerdo con Simpson (1961) la única función del ejemplar tipo es la de llevar el nombre (= *name bearer*).

Existen diferentes clases de ejemplares tipo, los portadores de nombre (Holotipo, Sintipos, Hapantotipo, Lectotipo y Neotipo) y los no portadores de nombre (Tabla VI):

**Holotipo:** Es el único ejemplar usado por el autor de un nombre o bien el único elemento designado por él como tipo. (1)

**Paratipo:** Es el o los ejemplares que acompañan al holotipo. (1)

**Sintipos:** Son dos o más ejemplares usados como tipos por el autor de un nombre, cuando no fue designado holotipo. (1)

**Lectotipo:** Es un ejemplar elegido subsecuentemente a la descripción de una especie, entre los sintipos, para actuar como tipo único. (1)

**Neotipo:** Es un elemento elegido para servir como tipo nomenclatural cuando se ha perdido o destruido el holotipo, los sintipos, el lectotipo o un primer neotipo. Su elección está estrictamente regulada por los códigos y se realiza sólo si resulta necesaria. Para ello se presenta el caso ante la Comisión Internacional de Nomenclatura correspondiente, la cual lo evaluará y brindará su opinión. (1)

**Isotipo:** Son duplicados del holotipo ya designado. (2)

**Iconotipo:** El tipo es una lámina o dibujo. (2)

**Alotipo:** Espécimen del sexo opuesto al holotipo. Es un caso particular de paratipo. (3)

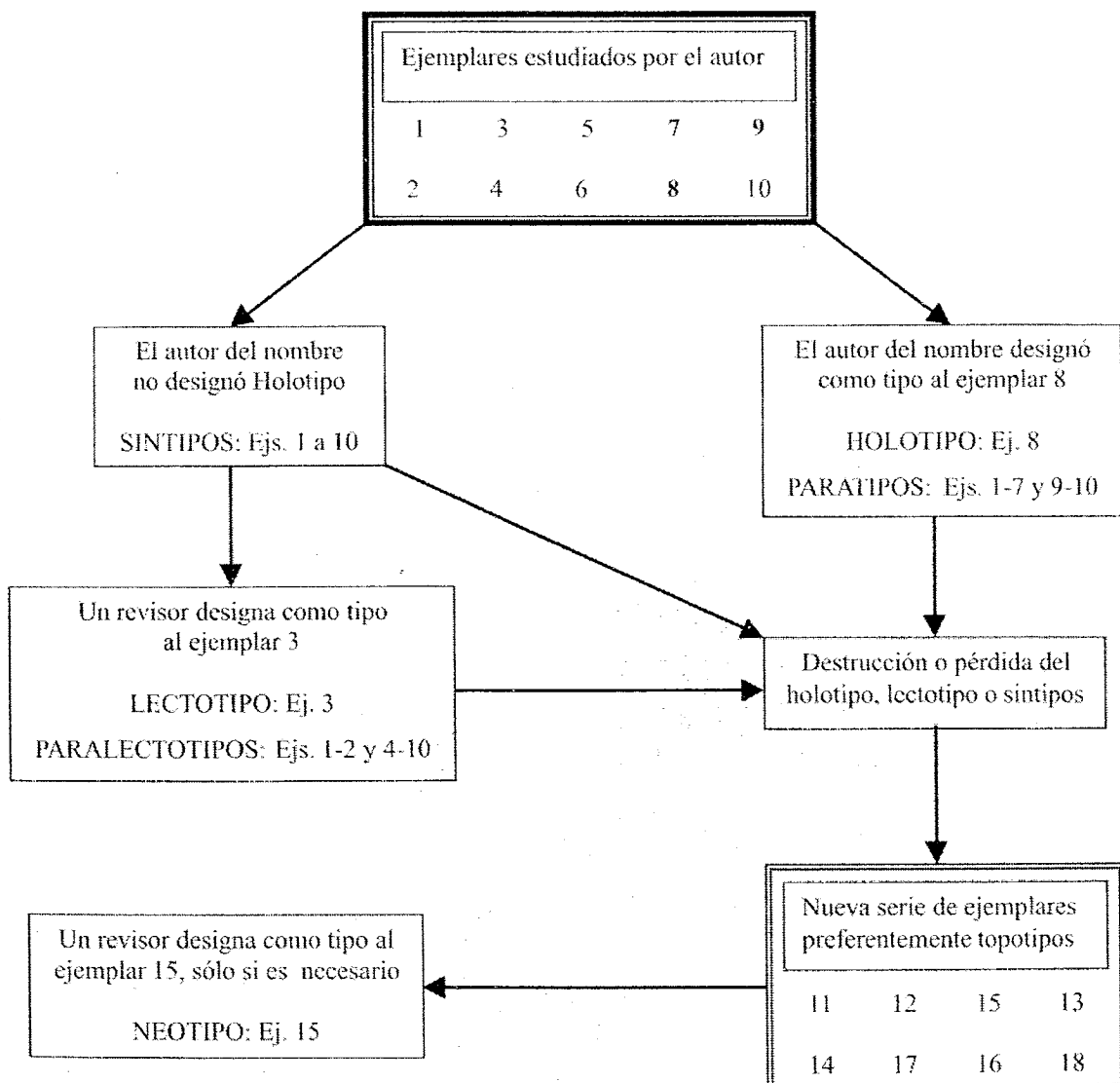
**Hapantotipo:** Restringido a especies vivientes de Protozoa. Esta categoría incluye una serie de ejemplares pertenecientes a diversos estados morfológicos del desarrollo de una misma especie, cuando ésta no puede ser identificada inequívocamente sobre la base de uno solo de ellos. (3)

(1) comunes a los Códigos de Zoología y Botánica.

(2) sólo contemplados por el Código de Botánica.

(3) sólo contemplado por el Código de Zoología.

**Tabla VI.** Designación de ejemplares tipo (porta-nombres y no porta-nombres) a partir de una serie de ejemplares utilizada para describir una especie nueva.



## OTROS CONCEPTOS EN NOMENCLATURA

### Tautonimia:

Existe tautonimia cuando en el nombre científico de una especie, el nombre genérico reitera el epíteto específico, por ejemplo *Bison bison* (Linneo). Los tautónimos no son admitidos por el Código de Botánica (son nombres ilegítimos), pero sí por el de Zoología.

### Citación de autores y fechas:

El autor de un nombre científico es la persona que lo publicó primero satisfaciendo los criterios de Disponibilidad/Publicación válida. El nombre del autor original se cita a continuación del nombre científico, sin ningún elemento ortográfico que lo separe de éste. La citación del autor del nombre de una especie no es obligatoria en Zoología pero sí en Botánica, donde con frecuencia los apellidos de los autores aparecen abreviados según Brummitt & Powell (1992). El ICZN recomienda expresamente que la primera vez que se cita el nombre de una especie en un trabajo, esté acompañada por el autor y fecha de publicación.

La fecha de un nombre es la de publicación del trabajo en el que fueron satisfechos por primera vez los criterios de publicación. La fecha de publicación de una nueva especie sigue a la citación del autor, separada o no por una coma (esto es optativo).

*Helochares atratus* Bruch, 1915 (Insecta)

*Trixis ragonesi* Cabrera 1936 (Compuesta)

### Citas subsiguientes de un nombre:

Cuando aparece el nombre de un autor y una fecha separada del nombre de la especie por dos puntos o por un punto y coma, se alude a una cita posterior por parte de un especialista, que no es el autor del nombre. Este tipo de citación aparece con frecuencia en las listas sinonímicas. Ejemplo:

*Helochares atratus* Bruch, 1915; Knisch, 1925

*Helochares atratus*; Knisch, 1925

### Uso del paréntesis y de la doble citación:

Cuando una especie es transferida de género y se establece una nueva combinación, el nombre del autor de la especie se debe citar entre paréntesis, y el nombre del especialista que realizó la transferencia se escribe a continuación, pero sin paréntesis. La doble citación es opcional en Zoología y obligatoria en Botánica.

*Pappacris patagonus* (Saussure) Rehn

### Uso de ex (regulado por el ICBN):

El uso de **ex** entre dos autores a continuación de un nombre específico, significa que el primero usó dicho nombre pero no lo publicó válidamente, y el segundo es el autor. En el ejemplo que sigue el autor de la especie es Seeman.

*Gossypium tomentosum* Nutt. **ex** Seemann

### Uso de in:

Se emplea para indicar que una especie fue publicada en una obra de otro autor. En el ejemplo que sigue el autor de la especie es Forbes, quien la describió en una obra de Darwin.

*Griphaea darwini* Forbes **in** Darwin 1846

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

1. ¿A qué categoría taxonómica pertenecen los siguientes taxones? Ordénelos jerárquicamente:

a) Rosales	b) Animalia	c) <i>Myopsitta monachus catita</i>
<i>Rosa</i>	Coleoptera	Aves
Angiospermopsida	<i>Enochrus vulgaris</i>	<i>Myopsitta monachus</i>
Plantae	Hydrophilidae	Psittacidae
f. <i>lasiostylis</i>	<i>Enochrus (Methyrus) vulgaris</i>	
Tracheophyta	<i>Enochrus</i>	
<i>Rosa canina</i>	Hydrophilini	
Rosaceae	Hydrophilinae	
var. <i>lutetiana</i>		

2. Seleccione una especie del reino animal y otra del reino vegetal, brinde su nombre científico, y mencione los nombres de los taxones superiores a los cuales se ha asignado, de acuerdo con una clasificación vigente.

### EJERCICIO 2

1. Indique cuáles de los siguientes pares de nombres son homónimos y aclare por qué:

*Prosopis* (Fabaceae= Leguminosae) y *Prosopis* (Insecta)

*Hectoria* (Brachiopoda) y *Hectoria* (Insecta)

*Pharus* (Bivalvia) y *Pharus* (Poaceae= Gramineae)

2. Los sinónimos que se dan a continuación corresponden a una especie de hongo ¿cuál de estos nombres es el correcto? ¿Por qué?

*Helicoma salinum* Linneo 1724

*Zalerion nepura* Moore & Meyers 1962

*Helicoma maritimum* D.H. Linder in Barghoorn & Linder 1899

3. Los siguientes nombres correspondientes a una especie de abeja cortadora de hojas, son sinónimos ¿cuál de ellos puede ser usado válidamente? ¿Por qué?

*Megachile odontostoma* Cockerell, 1924

*Megachile (Chelostomoides) duplexa* Mitchell, 1934 non Michener 1927

4. De acuerdo con Kirkaldy la especie cuyos sinónimos se brindan a continuación pertenece al género *Hypatropis* Bergroth (Insecta: Hemiptera) ¿Cuál es el nombre válido y actualizado de dicha especie?

*Melpia inermis* Stål, 1872

*Oenopiella impicta* Jensen, 1868 (*nomen nudum*)

5. La especie de gorgojo *Naupactus leucoloma* (Insecta: Curculionidae) fue descrita por Boheman C. H., en una obra de C. J. Schoenherr publicada en 1840 ¿Cómo debe citarse la autoría del nombre de este insecto?

### EJERCICIO 3

Analice los siguientes nombres científicos e indique:

1. A qué reino y categoría taxonómica pertenecen.
2. Qué otra información puede deducirse para cada uno de ellos.

*Origanum balearicum* Pourret ex Lange

*Cienfuegosia sulphurea* var. *genuina* Gürke in Mantius

*Colocasia esculenta* (L.) Schott in Schott & Endl.

*Helochares abbreviatus* (Fabricius, 1801)

*Cleistes rodea* Lindley f. *pallida* Carnevali

*Dioclea scabra* var. *brownii* Maxwell

*Butia paraguayensis* (Barb. Rodr.) Becc.

*Chalicodoma (Chelostomoides) reflexa* Snelling, 1990

*Chalicodoma (Chelostomoides) quatridentata* (Mitchell) Snelling

*Culex pipiens pipiens* Linneo

### EJERCICIO 4

1. La especie vegetal *Agrostis fulva* Briseb. (1879) (Poaceae), fue transferida por Parodi en 1953 al género *Deyeuxia*. ¿Cómo debe designarse dicha especie?

2. Cuál o cuáles de las siguientes citas constituye/n una referencia correcta a la especie animal descrita por Schrottky ¿Por qué?

*Megachile ypiranguensis*: Schrottky

*Megachile ypiranguensis* Mitchell; Schrottky

*Megachile ypiranguensis* Schrottky

3. La especie *Canis vulpes* Linneo (Carnivora, Canidae) fue transferida al género *Vulpes* ¿Cómo debe nombrarse actualmente?

### EJERCICIO 5

1. La especie vegetal *Quercus deamii* Trelease 1905 (Fagaceae), es un híbrido producto del cruzamiento entre *Q. macrocarpa* Michx 1800 y *Q. muehlenbergii* Engelm 1810. ¿Cómo debe citarse el nombre de dicho híbrido? Brinde dos alternativas correctas.

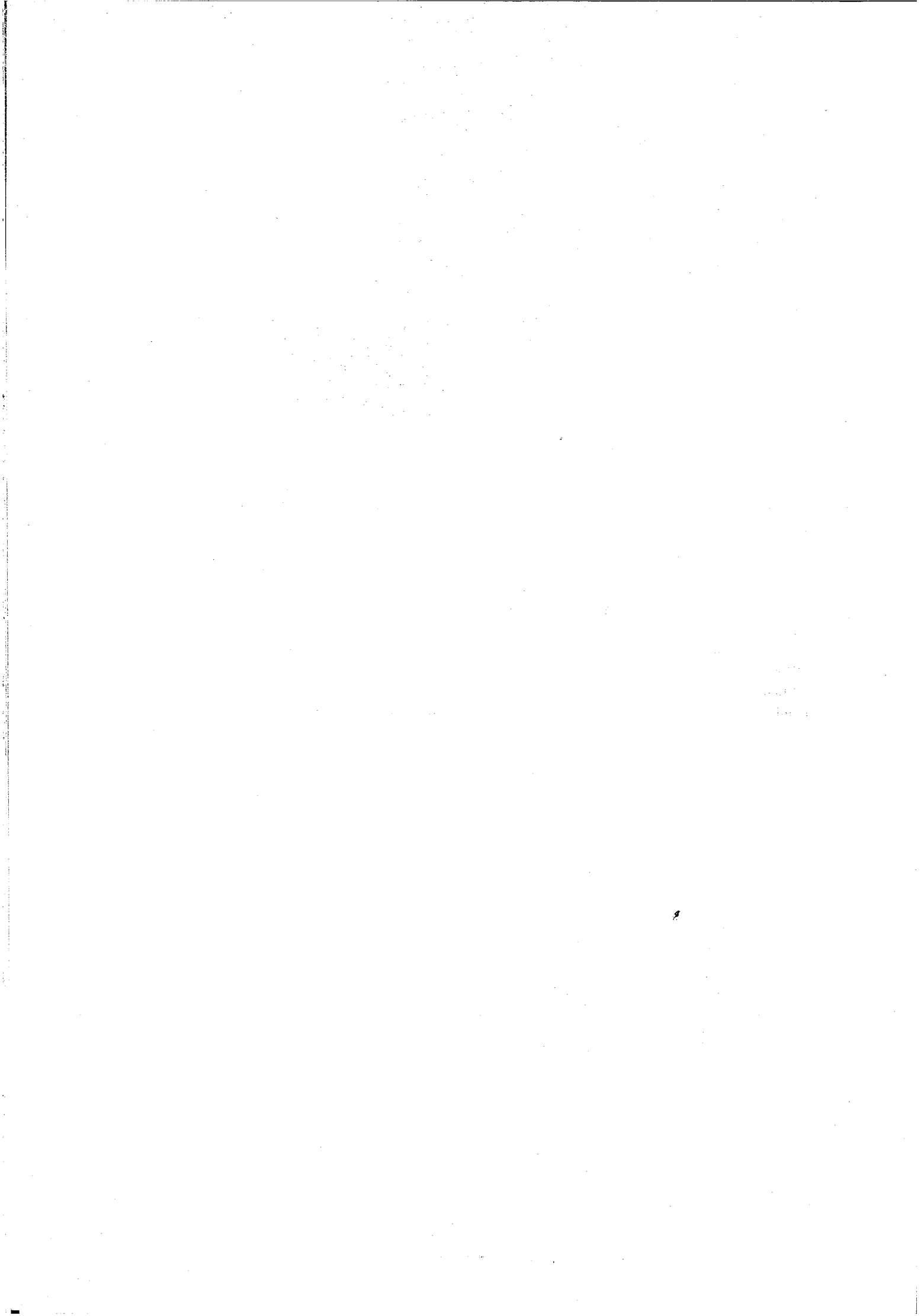
2. Analice los siguientes nombres de híbridos vegetales e indique si las especies parentales pertenecen al mismo o a diferentes géneros.

*Crynum x powelli* Hort ex Baker

*Epiphyllum* Haw. x *Senemocereis* Berger

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BRUMMITT, R. K. & C. E. POWELL. 1992. *Authors of Plant names*. Royal Botanical Gardens Kew: 1-804.
- CANTINO, P. D. & K. DE QUEIROZ. 2003. PhyloCode: A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature. Version 2a. ([www.ohiou.edu/phylocode](http://www.ohiou.edu/phylocode)).
- GREUTER, W., J. MC NEILL & F. R. BARRIE. 2000. *International Code of Botanical Nomenclature* (Saint Luis code). Edition adopted by the XV International Botanical Congress, Yokohama 1993. *Regnum Vegetabile* 131. Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. (ICZN) Fourth Edition. Adopted by the International Union of Biological Sciences (IUBS). The International Trust for Zoological Nomenclature c/o The Natural History Museum, London.
- JEFFREY, C. 1976. *Nomenclatura Biológica. Código Internacional de Nomenclatura Botánica. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*. Blume Ed., Madrid.
- JEFFREY, C. 1989. *Biological Nomenclature*. 3rd. Edition. E. Arnold, Division of Hodder & Stoughton, London, New York, Melbourne, Auckland.
- LANTERI, A. A. 2000. Cuarta Edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 59: 146-148.
- LINNEO, C. 1753. *Species Plantarum*. Stockholm.
- LINNEO, C. 1758. *Systema Naturae*. 10<sup>o</sup> edition, Stockholm.
- MAYO, M.A. & M.C. HORZINEK. 1998. A revised version of the International Code of Virus Classification and Nomenclature. *Archives of Virology* 143: 1645-1654.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, New York.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press, New York.
- SNEATH, P.H.A. 1992. *International Code of Nomenclature of Bacteria* (1990 revision). American Society for Microbiology, Washington, D.C.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- XIFREDA, C. C. 1998. Publicación válida, tipificación y jerarquía notosub específica para *Tilox moltkei* (Tiliaceae). *Darwiniana* 35 : 147-150.





## CAPÍTULO 3

### LITERATURA TAXONÓMICA. DESCRIPCIÓN DE NUEVOS TAXONES

LANTERI, ANALÍA A., M. MARTA CIGLIANO Y MARTA S. FERNÁNDEZ



#### TIPOS DE PUBLICACIONES TAXONÓMICAS

Existe una gran variedad de trabajos taxonómicos, en los cuales se dan a conocer descripciones de nuevos taxones, cambios nomenclaturales, claves dicotómicas, como así también aspectos relacionados con la morfología, biología, clasificación y filogenia de los distintos grupos de organismos (Mayr, 1969; Wiley, 1981; Mayr & Ashlock, 1991; Schuh, 2000). A continuación se brinda una lista de algunos tipos de trabajos taxonómicos:

- Revisiones taxonómicas y monografías: Son trabajos de conjunto sobre determinados grupos de organismos, que incluyen descripciones de los taxones, claves, clasificaciones y en algunos casos, análisis cladísticos. En las monografías se incorpora toda la información disponible sobre determinado grupo, en tanto que en las revisiones se suele incluir solamente información taxonómica.
- Trabajos taxonómicos parciales, donde se describen nuevas especies o taxones superiores, o en los cuales se brinda nueva información sobre taxones previamente descriptos (e.g. detalles morfológicos o ilustraciones sobre estructuras no tratadas previamente, nuevos registros de distribución geográfica o estratigráfica, información sobre plantas huéspedes o ciclo biológico de las especies, cambios nomenclaturales, etc.)
- Estudios filogenéticos sobre taxones de distinto rango, en los cuales se proponen nuevos esquemas de clasificación.
- Claves para identificar especies o taxones de rango superior a escala mundial o regional.
- Catálogos y *checklists* a nivel mundial o regional: Son listas de taxones con sus sinónimos y datos de distribución geográfica. Los catálogos brindan referencias bibliográficas completas sobre los taxones, las *checklists* en cambio, incluyen la bibliografía referida a las descripciones originales y las revisiones más importantes.
- Catálogos de materiales tipo y especímenes de colecciones de museos u otras instituciones científicas.
- Trabajos florísticos y faunísticos, resultado del relevamiento o inventario de taxones en determinadas áreas geográficas.
- Textos generales que tratan sobre la morfología, biología, clasificación y filogenia de determinados grupos taxonómicos.
- Textos generales sobre teoría y metodología sistemáticas.

Los trabajos taxonómicos se publican generalmente en revistas especializadas, editadas por instituciones o sociedades científicas. Entre las revistas argentinas dedicadas a la publicación de artículos de esta naturaleza cabe citar *Ameghiniana* (Paleontología), *Physis* (Zoología), *Neotrópica* (Zoología), *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* (Botánica), *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* (Zoología: Insectos, Arácnidos y Miriápodos), *Cuadernos de Herpetología* (Zoología: Reptiles y Anfibios), etc. La periodicidad, grado de difusión y de impacto de las distin-

tas revistas (= *journals*) o series periódicas sobre la comunidad científica, es variable, por lo que se recomienda publicar en aquéllas que se editan regularmente y tienen buena difusión. Previamente a su publicación los trabajos taxonómicos son sometidos a un proceso de arbitraje (implica evaluación de contenidos y forma), al cabo del cual el comité editorial decide si son aceptados sin mayores modificaciones, aceptados luego de revisión, o rechazados.

Los avances tecnológicos de los últimos años han dado lugar a la posibilidad de publicar información taxonómica a través de medios electrónicos, sin embargo la última edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica señala específicamente que la descripción de nuevos taxones deberá realizarse en revistas científicas o libros impresos en papel, o grabados en discos láser, con la condición de que éstos sean depositados y estén disponibles en al menos cinco bibliotecas públicas del mundo. Archivos electrónicos que circulan por Internet no son considerados publicaciones, excepto que estén además debidamente impresos en papel.

Otro tipo de contribuciones consiste en la publicación de artículos dedicados a aspectos metodológicos y teóricos de la Sistemática. Algunas de las revistas especializadas en estos temas son las siguientes:

- *Cladistics*. Editada por la *Willi Hennig Society* (EE.UU), a partir de 1985. Publica artículos sobre la aplicación de métodos cladísticos en distintos grupos, y sobre aspectos teóricos y metodológicos de esta escuela de la clasificación.
- *Systematic Biology*. Editada por la *Society of Systematic Biologists* (EE.UU), a partir de 1952 (anteriormente *Systematic Zoology*). Publica artículos sobre aplicación y aspectos teóricos y metodológicos, con un amplio espectro.
- *Taxon*. Editada por el *International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature* (Holanda), a partir de 1951. Publica artículos sobre Sistemática Vegetal, con un enfoque teórico-metodológico amplio.
- *Biological Journal of the Linnaean Society*. Editada por la *Linnaean Society of London* (Inglaterra), a partir de 1969 (anteriormente *Journal of the Linnaean Society of London*). Publica artículos principalmente aplicados, sobre Sistemática Biológica, con un enfoque teórico-metodológico amplio.

El uso de datos moleculares en Sistemática y el interés creciente por la reconstrucción de la historia filogenética de los organismos, ha dado lugar a la edición de numerosas revistas nuevas, como por ejemplo *Molecular Phylogenetics*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *Journal of Molecular Evolution*, etc. La consulta de los trabajos publicados en estas revistas puede hacerse a través de Internet (para acceder a los trabajos completos por lo general se requiere pagar una suscripción, pero la consulta de los resúmenes suele ser gratuita). Por lo contrario, gran parte de la literatura taxonómica antigua (publicada en los siglos XVIII, XIX y primera mitad del siglo XX) sólo está disponible en bibliotecas especializadas y el acceso a las mismas es a veces dificultoso.

## ESTRUCTURA DE UNA REVISIÓN TAXONÓMICA

Un trabajo de revisión taxonómica se refiere a todas las especies de un grupo, un género o taxón supragenérico, con un enfoque amplio y comprensivo. Incluye generalmente descripciones de nuevos taxones y/o redescriptiones (o descripciones ampliadas), claves, análisis filogenéticos y una propuesta de clasificación para el grupo. La organización típica de un trabajo de esta naturaleza es la siguiente (Mayr & Ashlock, 1991):

- **Título:** Debe ilustrar los contenidos principales del trabajo, pero ser suficientemente breve a los fines de su fácil catalogación. El título de una revisión taxonómica debe incluir el nombre científico del taxón estudiado, con indicación del orden y familia a la que pertenece, entre paréntesis; también suele hacer referencia al área geográfica donde se distribuye dicho taxón, por ejemplo: "Revisión sistemática del género neotropical *Atrachelacris* Giglio-Tos (Orthoptera, Acrididae, Melanoplinae)". En trabajos de Paleontología los títulos deben incluir la edad del taxón en estudio, por ejemplo: "Revisión de graptolitos del Ordovícico Medio a Superior (familias Nemagraptidae y Diplograptidae) de la Formación Empozada, provincia de Mendoza, Argentina".

- **Autores:** Se debe mencionar el nombre y apellido del o de los autores del artículo, indicando su lugar de trabajo, dirección postal y electrónica.
- **Resumen o abstract:** Las revistas científicas requieren un resumen, generalmente en inglés y en un único párrafo, el cual hace referencia a los contenidos básicos y la información nueva que brinda el trabajo, como así también a la relevancia del aporte. Debe escribirse con lenguaje simple, claro y preciso (ver información sobre cómo redactar un *abstract* en *Ameghiniana* 33(3): 246, 1996).
- **Introducción:** Incluye objetivos del trabajo, hipótesis preliminares y antecedentes del tema en estudio. Por lo general se realiza una síntesis de la historia taxonómica del taxón y se mencionan los problemas que se intentarán resolver.
- **Materiales y métodos:** En esta sección se brindan detalles sobre la procedencia del material estudiado, ya sea recolectado personalmente o proveniente de instituciones científicas. Incluye además la lista de dichas instituciones con sus siglas de identificación (e.g. MLP Museo de La Plata; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires; FIML Fundación e Instituto Miguel Lillo, Tucumán). Se describen los métodos para la recolección, preparación, observación, disección, medición e ilustración del material estudiado. En el caso que se hayan aplicado procedimientos estadísticos, técnicas de análisis multivariado o de análisis cladístico, se brinda un detalle de los pasos de procedimiento seguidos.
- **Resultados o cuerpo del texto:** Incluye las descripciones o redescriptiones de los taxones, acompañadas por ilustraciones y mapas de distribución, y claves dicotómicas para su reconocimiento. En el caso que se hayan aplicado métodos multivariados o cladísticos, los resultados consisten en fenogramas, cladogramas u otro tipo de gráficos. La propuesta de una nueva clasificación es también un resultado.
- **Discusión y conclusiones:** Suelen versar sobre las relaciones genealógicas entre los taxones, los cambios taxonómicos y/o nomenclaturales realizados, aspectos relativos a los patrones de distribución geográfica de los taxones, interpretaciones sobre la evolución y el posible significado adaptativo de ciertos caracteres, etc. En la discusión, los resultados se suelen comparar con los obtenidos previamente por otros autores, señalando sus principales diferencias.
- **Bibliografía citada:** Incluye la cita completa de los libros, capítulos de libros y artículos publicados en revistas científicas, que fueron mencionados en el texto.
- **Agradecimientos:** Se agradece a los individuos que han colaborado en la recolección de especímenes; a los curadores de colecciones a partir de las cuales se obtuvo material en préstamo; a quienes participaron en diversas tareas técnicas (realización de dibujos, toma de fotografías, traducciones, etc.); a los lectores críticos del trabajo y/o a los árbitros de las revistas donde fue enviado a publicar; a las instituciones que aportaron fondos para la financiación del mismo, etc.

## CITAS BIBLIOGRÁFICAS

La forma de citar los trabajos, en la bibliografía de una revisión taxonómica, suele variar de acuerdo con las distintas normas editoriales de cada revista especializada. Algunas pautas generales para la organización de la bibliografía son las siguientes:

**Cita de artículos publicados en series periódicas.** Incluye el nombre del autor o de los autores del artículo, la fecha de publicación, el título del artículo, el nombre de la revista periódica donde fue publicado (en forma completa o abreviada de acuerdo con las pautas del *World List of Scientific Periodicals*), el volumen y número de la revista (normalmente se edita un volumen por año, que comprende una a cuatro revistas), y los números de páginas del artículo. Por lo general los nombres de las revistas se destacan en letra bastardilla o itálica.

LANTERI, A. A. 1995. Systematic revision of *Ericydeus* Pascoe (Coleoptera: Curculionidae). *Entomologica scandinavica* 26(4): 393-424.

**Cita de libros.** Incluye el nombre del autor o de los autores del libro, la fecha de edición, el título completo (frecuentemente en letra bastardilla o itálica), la editorial que lo publicó, la

ciudad (y a veces también el estado o provincia) de publicación, y preferentemente el número de páginas.

Schuh, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca and London, 238 pp.

**Cita de trabajos publicados en capítulos de libros.** Incluye el nombre del o de los autores del capítulo, la fecha de publicación, el título del capítulo, las páginas de dicho capítulo, el nombre del o de los editores, directores o compiladores del libro, el título del libro, la editorial y el lugar de edición. A veces las páginas del capítulo se ubican al final de la cita.

Nieto Montes de Oca, A. y J. Llorente Bousquets. 1994. Caracteres moleculares en los métodos de la sistemática moderna. Pp 157- 205. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México.

## DESCRIPCIONES TAXONÓMICAS Y NOMENCLATURA

### Descripciones y redescriptiones de géneros y especies

En la descripción de un nuevo taxón para la ciencia se hallan implicados aspectos relativos al juicio taxonómico y aspectos nomenclaturales, que aunque independientes uno de otro, están estrechamente relacionados. Un juicio taxonómico (e.g. decidir que los ejemplares de la muestra estudiada no pertenecen a ninguna de las especies conocidas o descritas hasta ese momento), es el resultado de investigaciones que comportan la realización de diversas tareas de campo, laboratorio y gabinete, entre las cuales cabe destacar la observación detallada de los caracteres de dichos ejemplares y su comparación con aquéllos descritos para taxones afines. Es decir que el especialista deberá cerciorarse de que el taxón no fue descrito previamente por otro autor, pues de lo contrario estaría creando un nombre que carecerá de validez, por ser sinónimo de otro anterior. Finalmente se deberá proponer un nombre científico para el nuevo taxón, previa constatación de que éste no ha sido ya utilizado dentro del mismo reino, a fin de evitar la creación de homónimos posteriores.

Una buena descripción es aquélla que brinda información completa y detallada sobre el taxón al que se refiere y permite identificarlo de manera no ambigua. Entre las recomendaciones sobre la forma de organizar una descripción cabe señalar el empleo de un estilo telegráfico, que evita el uso de artículos y emplea gerundios y participios en vez de verbos. Por ejemplo, la expresión "la cabeza es un tercio más larga que su ancho, las antenas son más cortas que el pronoto, y el último antenito es ensiforme", no es recomendable y debería ser reemplazada por "cabeza un tercio más larga que ancha; antenas más cortas que el pronoto; último antenito ensiforme". Los caracteres deben ser mencionados en un mismo orden, en cada una de las especies o taxones tratados en el trabajo (Mayr & Ashlock, 1991; Winston, 1999). Los especialistas en los distintos grupos han establecido a través de los años, los criterios o patrones a seguir, tanto en la organización de las descripciones, como en los caracteres a detallar e ilustrar en cada grupo.

Las ilustraciones científicas, ya sean dibujos, esquemas o fotografías de estructuras particulares o del "hábito" general del organismo, revisten especial importancia en Sistemática (Cérdenas Esparza, 1994; Martínez Mena, 1994), pues a veces resulta difícil explicar con palabras la forma de una estructura y más aun, precisar con exactitud diferencias entre formas similares presentes en taxones afines. En la actualidad existen técnicas modernas de documentación e ilustración que a través de programas de computación específicos, permiten procesar, componer y retocar las imágenes registradas mediante cámaras claras adaptadas a instrumental óptico, microscopio electrónico, cámaras de video, cámaras digitales, etc., y preparar ilustraciones de alta calidad. Las ilustraciones que componen una misma lámina deben ser individualizadas (numeradas) y

estar acompañadas por escalas de medidas. Los epígrafes de las figuras deben estar expresados con claridad y brindar la información necesaria sobre los taxones y estructuras ilustradas, como así también sobre los caracteres que se quieran destacar.

Una síntesis de los atributos de una buena descripción específica son los siguientes:

- Los caracteres deben ser tratados en una secuencia lógica, previamente establecida, y enunciarse con claridad. Aquellos caracteres que son comunes a todas las especies de un mismo género deben ser omitidos de la descripción.
- La descripción debe estar acompañada por dibujos y/o fotografías del hábito (vista general del taxón) y de las estructuras de mayor valor diagnóstico.
- Si la nueva especie fuera muy variable se deben describir los caracteres en que se registra dicha variación. El mismo criterio se aplica para taxones supraespecíficos heterogéneos.
- En caso de especies bisexuales, se deberán describir ambos sexos, o señalar claramente sus diferencias.

Se han diseñado programas de computación específicos para generar descripciones de taxones y claves dicotómicas, a partir de la información sobre sus caracteres, como por ejemplo DELTA (Dallwitz, 1980; Dallwitz & Paine, 1986). Aunque dicho programa facilita las tareas taxonómicas básicas, no ha sido ampliamente utilizado (Askevold & O'Brien, 1994). Programas para la obtención y edición de cladogramas, como WINCLADA (Nixon, 1999) también permiten realizar claves a partir de la información de la matriz de datos de los taxones en estudio (ver Capítulo 9).

Las descripciones antiguas eran por lo general muy breves, de manera que aportaban muy poca información sobre los caracteres de los taxones. Asimismo los datos sobre la procedencia y el lugar de depósito de los materiales tipo de las especies, eran generalmente insuficientes y/o imprecisos. En consecuencia, la mayoría de los taxones descritos en los siglos XVIII y XIX han sido redescritos, o deberán redesccribirse (= realizar descripciones ampliadas), aportando datos más precisos sobre caracteres morfológicos y nuevas fuentes de información, brindando detalles sobre materiales tipo, procedencia geográfica, etc.

### **Información que debe acompañar a las descripciones de géneros y especies**

La información que normalmente acompaña a las descripciones originales y/o redescrpciones de géneros y especies, es la siguiente:

- **Nombre válido o correcto del taxón, con autor y fecha.** Si se trata de taxones nuevos, a continuación de dicho nombre se debe indicar **fam. nov., gen. nov., sp. nov.** Estos términos se expresan, por lo general, en forma abreviada, y en latín (e.g. *gen. nov.*, que es la abreviatura de *genus novae*), en español (e.g. *gen. nuevo*), inglés (e.g. *new genus*) o en el idioma de la publicación.
- **Referencia a figuras.** Esta indicación se ubica generalmente por debajo del nombre válido o correcto.
- **Lista sinonímica.** Es un resumen de la historia taxonómica y nomenclatural del taxón.
- **Material tipo designado y/o estudiado.** En el caso de las especies, para el holotipo u otros tipos porta-nombres (neotipo, lectotipo, sintipos), en lo posible se deberá detallar el sexo, tamaño, datos contenidos en las etiquetas que los acompañan, e institución donde se han depositados los ejemplares. Cuando se redesciben especies basadas en sintipos, es conveniente que se realice la designación de un lectotipo y de paralectotipos. En el caso de nuevos géneros, se deberá precisar cuál es la especie tipo designada; y si se redescrbiere un género antiguo, sin especie tipo designada, se deberá realizar tal designación.
- **Diagnos.** Incluye los caracteres que permiten la separación del taxón en estudio, de los taxones afines. Se escribe en el idioma oficial de la revista donde se publica el trabajo o en latín (obligatorio en Botánica).
- **Descripción.** De ambos sexos, si los hubiera y se dispone de material.
- **Datos de distribución geográfica.** Esta información se complementa generalmente con mapas

de distribución, donde se señala la ubicación de las localidades de procedencia del material examinado.

- *Distribución temporal.* Estación del año y hora del día en que se ha recolectado la mayor parte de los ejemplares, a fin de determinar, por ejemplo, si se trata de una especie diurna, crepuscular o nocturna.
- *Distribución estratigráfica.* Es muy importante en taxones fósiles. Corresponde a la distribución en el tiempo geológico.
- *Datos biológicos de interés.* Plantas huéspedes en organismos fitófagos o parásitos, sustratos en organismos incrustantes, etc.
- *Otros materiales estudiados.* Se debe brindar la información completa sobre los especímenes examinados, además del material tipo, transcribiendo los datos que figuren en las etiquetas, por ejemplo fecha y hora de recolección, planta huésped, nombre del o de los recolectores del material, institución donde se halla depositado el material, identificaciones previas de los especímenes. Por lo general el material estudiado se ordena por país, provincia (estado o departamento, según corresponda), y localidad. En el caso de una descripción o redesccripción genérica, no se menciona el material estudiado, pero se señala cuántas y cuáles especies pertenecen a dicho género.
- *Comentarios.* Por lo general se refieren a las relaciones filogenéticas del taxón tratado, decisiones nomenclaturales que requieren explicaciones adicionales, características más distintivas o muy variables, etc.
- *Etimología del nombre.* Significado del nuevo nombre y razones que motivaron la propuesta de dicho nombre.

### **Formación de nombres genéricos y específicos**

Si se quiere describir un nuevo género será preciso crear un nombre, que según las reglas de nomenclatura científica, debe diferir de cualquier otro nombre genérico usado previamente dentro del mismo reino, en al menos una letra. Para evitar problemas de homonimia genérica en el área de Zoología, se deberá consultar el *Nomenclator Zoologicus* (Neave 1939- 1965), que es un listado de todos los nombres genéricos y subgenéricos de animales, que son disponibles. Para nombres a partir de 1965, es preciso consultar el *Zoological Record*, sección 20. Si el nombre que se desea proponer no aparece en estas obras, significa que puede emplearse, siempre y cuando cumpla con las reglas de nomenclatura vigentes. En el área de Botánica también se cuenta con varios índices y catálogos de taxones. Uno de los más utilizados es el *Index Kewensis Plantarum Phanerogamarum*, que incluye todos los nombres genéricos y específicos de plantas con semillas. Se publica desde 1893 y comprende dos volúmenes y varios suplementos.

En Zoología no existen índices que compilen todos los nombres específicos, de modo que para evitar homonimias a ese nivel, resulta conveniente consultar catálogos de nombres científicos referidos a determinados taxones, como por ejemplo la *Orthoptera species file* de Daniel Otte (1995) que recopila todos los nombres publicados para el orden Orthoptera (sitio de Internet: <http://osf2.orthoptera.org>). Lamentablemente para algunos grupos taxonómicos aun no se dispone de catálogos o listados actualizados de todas sus especies.

Los nombres de los nuevos géneros y especies deberán estar sujetos a la gramática latina y cumplir con las reglamentaciones de los Códigos Internacionales de Nomenclatura (ver Capítulo 2). Podrán aludir a alguna característica típica del taxón descripto, al lugar geográfico donde se distribuye, o hacer referencia al nombre de especialistas destacados en el grupo en estudio. Es conveniente que no sean demasiado largos, a fin de evitar errores ortográficos subsecuentes. Por ejemplo *Aphis* significa bicho (se aplica a los insectos vulgarmente llamados pulgones), *Megalobatrachus* significa batracio grande, *Priocyphopsis* alude a la relación de este género con *Priocyphus* (el sufijo *opsis* significa semejante a, o con apariencia de). El género de gorgojos *Mendozella* es endémico de la provincia de Mendoza; *Wagneriella* fue propuesto en honor del entomólogo A. Wagner, y *Morronea*, en honor del especialista en Curculionidae, J. J. Morrone.

En el caso de las especies, para hacer referencia a lugares geográficos se emplean generalmente las terminaciones **ensis** o **iensis**, e.g. *Austrocedrus chilensis* (alerce), aunque también se pueden utilizar otras terminaciones (e.g. *Spheniscus magellanicus*). Cuando se desea dedicar una especie animal a alguna persona, se debe escribir su nombre o apellido seguido de **i** (si es hombre), **ae** (si es mujer), **orum** (si son dos o más hombres o un hombre y una mujer) y **arum** (si son dos o más mujeres). En el caso de especies vegetales dedicadas a un hombre o una mujer se emplean las terminaciones **ii** y **iae**. Por ejemplo, Lanteri (1992) creó el género de gorgojos *Galapaganus* en alusión a su presencia en el archipiélago de Galápagos y en el mismo trabajo describió varias especies nuevas. La etimología de la especie tipo, *Galapaganus darwini* hace referencia al naturalista inglés Charles Darwin, célebre visitante de esas islas; la especie *G. howdenae* alude a la especialista en Curculionidae, Anne Howden; la etimología de otras especies del género, como *G. femoratus* y *G. squamosus* se refieren a características diagnósticas de las mismas (presencia de fémures abultados y élitros cubiertos por escamas).

El uso de epítetos específicos iguales, combinados con nombres de géneros afines no resulta recomendable, dado que en caso de establecerse una sinonimia a nivel de géneros o una transferencia de especies de un género a otro, podría producirse una homonimia secundaria. Una bibliografía de referencia de gran utilidad para seleccionar nombres latinos o latinizados destinados a nuevos taxones, o para interpretar el significado de otros ya propuestos, es "Composition of Scientific Words" (Brown, 1985).

### Designación de tipos nomenclaturales

En relación con la designación de tipos, además de los conceptos desarrollados en el Capítulo 2, cabe agregar que no resulta conveniente designar como tipo de un género politípico (con varias especies), a una especie cuyas características sean poco frecuentes en dicho grupo. Un criterio similar debería aplicarse para elegir el holotipo de una especie, para cuya selección conviene considerar además, que tenga un buen estado de preservación, en especial de las estructuras con caracteres diagnósticos.

Si la especie tipo de un género del reino animal descrito antes de 1930 no fue designada por el autor del nombre genérico, otro especialista puede realizar tal designación, posteriormente. En este caso se habla de **designación posterior**, para diferenciarla de la **designación original** (la que realiza el autor). Pero si sucediera que un taxónomo designa la especie tipo de un género descrito por otro especialista después de 1930, entonces se convierte automáticamente en autor de dicho nombre, ya que antes de esa fecha el nombre del género no era disponible. Si el nuevo género es monotípico (incluye una sola especie) no es necesario designar especie tipo. En este caso se habla de **designación por monotipia**.

Es conveniente que los ejemplares de la serie tipo de una especie, estén acompañados por etiquetas de identificación, de color diferente a las del resto de los ejemplares, e.g. en insectos se usa generalmente una etiqueta de color rojo, que dice holotipo, sintipo, paratipo, etc., e incluye el nombre de la nueva especie. Este nombre, sin embargo, será disponible recién cuando se publique la descripción de la especie. En las colecciones antiguas suele haber especímenes con etiquetas que dicen *typus*, los cuales podrían ser sintipos, o ser ejemplares que no pertenecen a la serie tipo. Para establecer la validez de un tipo nomenclatural, es preciso comparar la evidencia que surge del ejemplar, con aquella volcada en la descripción de la especie. Si no existe coincidencia entre ambas, es posible que dicho ejemplar no forme parte de la serie tipo (a menos que se cuente con evidencias adicionales en contrario), y haya sido incluido entre los materiales tipo por error. Es por eso que resultan particularmente útiles las publicaciones sobre los materiales tipo depositados en las colecciones de museos, cuya procedencia haya sido corroborada (Morrone & Loíacono, 1994).

En colecciones antiguas también suele haber especímenes identificados con nombres que nunca fueron publicados (*nomen nudum*), o en cuyas descripciones posteriores se empleó un nombre diferente al de la etiqueta. Dado que esta clase de prácticas ha ocasionado numerosas confusiones, resulta conveniente que el material tipo sea incorporado formalmente a la, o las

colecciones donde se ha decidido depositar, después de la publicación de la descripción específica.

## LISTA SINONÍMICA Y CAMBIOS NOMENCLATURALES

Una lista sinonímica completa deberá incluir todos los nombres que ha recibido el taxón, ya sean combinaciones originales o posteriores. Para cada nombre se brinda el autor, fecha y página donde se ha publicado la descripción (en algunos casos se incorpora el nombre de la revista periódica o libro). Se recomienda además, agregar información sobre el material tipo asociado con cada nombre (e.g. especie tipo en el caso de géneros; procedencia geográfica e institución donde se depositó el material, si se trata de especies). Asimismo es conveniente aclarar cuáles son los cambios nomenclaturales propuestos en ese trabajo, por ejemplo nuevas combinaciones, nuevas sinonimias, cambios de rango o nombres de reemplazo. A continuación se menciona cómo se suelen indicar dichos cambios.

### Cambios de rango:

Los cambios de rango, por ejemplo, subespecies o subgéneros que se elevan a las categorías de especies o géneros, o por lo contrario, géneros o especies que se ubican en una categoría inferior de la jerarquía linneana, se indican con la expresión n. rango (= nuevo rango, o *new rank* en inglés), a continuación del nombre actualizado del taxón. Por ejemplo si en un trabajo la subespecie *Trichocyphus formosus pulcher* se eleva a la categoría de especie, deberá mencionarse como *Trichocyphus pulcher* n. rango.

### Nuevas combinaciones:

Cuando una especie se transfiere a un género diferente de aquél en que fue descrita originalmente, y se establece una nueva combinación, al citar por primera vez el nombre actualizado de la especie se emplea la expresión n. comb. (= nueva comb, *comb. novae* en latín o *new comb.* en inglés). Por ejemplo Lanteri (1992) transfirió la especie *Naupactus lacertosus* Erichson al género *Galapaganus*, por lo tanto en dicho trabajo utilizó la fórmula *Galapaganus lacertosus* (Erichson) Lanteri n. comb.

### Nuevas sinonimias:

Si como resultado de un estudio taxonómico se arribara a la conclusión de que dos géneros previamente separados deben reunirse en un mismo taxón genérico, o dos especies nominales corresponden a una misma entidad específica, se deben establecer las correspondientes sinonimias. En este caso en la lista sinonímica se deberá indicar que la sinonimia es nueva, mediante la expresión n. sin. (= nueva sin., *sin. novae* en latín, *new synonymy* o *new syn.* en inglés). En una lista sinonímica larga es posible que haya sinonimias establecidas por distintos especialistas.

### Nombres de reemplazo:

En las listas sinonímicas los nombres de reemplazo están individualizados mediante la expresión n. de reemplazo (o *replacement name*). La propuesta de un nombre de reemplazo, ocurre generalmente cuando se establece una homonimia a nivel genérico o específico, y es preciso reemplazar al homónimo posterior por un nuevo nombre.

## NOMENCLATURA ABIERTA

La nomenclatura abierta es utilizada por algunos taxónomos, cuando no es posible realizar una identificación precisa del material en estudio. En este caso se emplean abreviaturas y signos que indican distintos grados de incertidumbre sobre la identificación, de tal manera que el nombre permanece abierto a cualquier cambio futuro. A pesar de que esta práctica no está regulada por los Códigos de Nomenclatura, su uso es ampliamente aceptado en Paleontología,



disciplina en que el estudio de material fragmentario muchas veces impide realizar identificaciones confiables. En la práctica, las asociaciones paleontológicas internacionales han adoptado las abreviaturas y signos recomendados por Bengtson (1988):

**affinis (aff.):** significa "afin con". Relaciona un taxón nuevo, aun no descrito, con el nombre de un taxón conocido. Por ejemplo: *aff. Agenus* relaciona el nuevo género con *Agenus*; *Agenus aff. aespecies* relaciona la nueva especie con *Agenus aespecies*; y *aff. Agenus aff. aespecies* relaciona un nuevo género y especie con *Agenus aespecies*.

**confer (cf.):** significa "compárese con". Indica que la identificación es provisoria y hasta que se adopte una decisión definitiva el material se asigna a un taxón conocido. Por ejemplo: *cf. Agenus* significa que el espécimen se asigna provisoriamente al género *Agenus*, y *Agenus cf. aespecies*, que se asigna provisoriamente a la especie *Agenus aespecies*.

**?:** significa "dudo que". Indica que la identificación es incierta. Por ejemplo: *Agenus ? aespecies* significa que la determinación genérica es incierta, y *Agenus aespecies?* significa que la determinación específica es incierta.

**'...':** Indica que el nombre es obsoleto en el contexto sistemático actual. Por ejemplo: '*Agenus*' *aespecies* indica que el género *Agenus* es obsoleto, pero se seguirá usando hasta que se describa un nuevo género; *Agenus 'aespecies'* indica que el nombre específico es obsoleto.

**sp. :** Indica que el espécimen aún no pudo relacionarse con alguna de las especies descritas. Por ejemplo: *Agenus sp.*

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

1. Realice una búsqueda bibliográfica en el *Zoological Record* o el *Biological Abstracts*, a partir de la cual pueda estimar cuántos géneros y especies de insectos se describen aproximadamente por año. Compare tres años, a lo largo de las últimas tres décadas.
2. Seleccione tres artículos científicos publicados en revistas periódicas de tipo taxonómico. Podrá consultarlas en biblioteca o a través de Internet. La dirección electrónica de la biblioteca de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Nación es [www.biblioteca.secyt.gov.ar](http://www.biblioteca.secyt.gov.ar). Brinde la cita bibliográfica completa de los trabajos consultados y realice un resumen de los principales aportes taxonómicos que realizó el o los autores (descripción de nuevas especies, nuevas combinaciones, redescripciones, análisis cladísticos, nueva clasificación, etc.)

### EJERCICIO 2

Morrone & Lanteri (1991) realizaron un estudio taxonómico completo sobre la especie de gorgojos *Pantomorus ruizi* (Brèthes 1925) (Coleoptera: Curculionidae), la cual presenta un alto grado de variación intra e interpoblacional tanto en tamaño y proporciones del pronoto y élitros, como en el diseño de las bandas y manchas que forma el revestimiento tegumentario (Fig. 1). Debido a esta variación la especie ha recibido distintos nombres. La lista sinonímica que publicaron dichos autores es la siguiente:

*Pantomorus ruizi* (Brèthes 1925)

(Figuras 1-7)

*Naupactus subvittatus* Fairmaire & Germain, 1861: 7 (*non* Boheman, 1840); Gemminger & Harold, 1871: 2201 (catálogo); Hustache 1947: 138 (sin. de *Asynonychus cervinus*); Kuschel, 1949: 15 (sin. de *Pantomorus cervinus*).

*Mimographus ruizi* Brèthes, 1925: 204; Dalla Torre *et al.*, 1936: 14 (catálogo).

*Naupactus subvittulus* van Emden 1936: 23 (nombre de reemplazo para *Naupactus subvittatus* Fairmaire & Germain); Kuschel 1949: 15 (sin. de *Pantomorus cervinus*); Kuschel 1955: 279 (sin. de *Naupactus ruizi*).

*Pantomorus ruizi*; Buchanan, 1941: 61; Kuschel, 1949: 12; Kuschel, 1952: 236.

*Naupactus ovalipennis* Hustache, 1943 (*nomen nudum*); Bosq, 1943: 55; Wibmer & O'Brien, 1986: 27 (catálogo).

*Asynonychus variabilis* Hustache, 1947: 139; Kuschel 1949: 12 (sin. de *Pantomorus ruizi*).

*Asynonychus variabilis* var. *intermedius* Hustache 1947: 139; Wibmer & O'Brien, 1986: 61 (sin. de *N. ruizi*) (catálogo).

*Naupactus ruizi*; Kuschel, 1955: 279; Wibmer & O'Brien, 1986: 61 (catálogo).

1. Brinde una explicación acerca de los cambios nomenclaturales expresados en la lista sinonímica de *Pantomorus ruizi*.

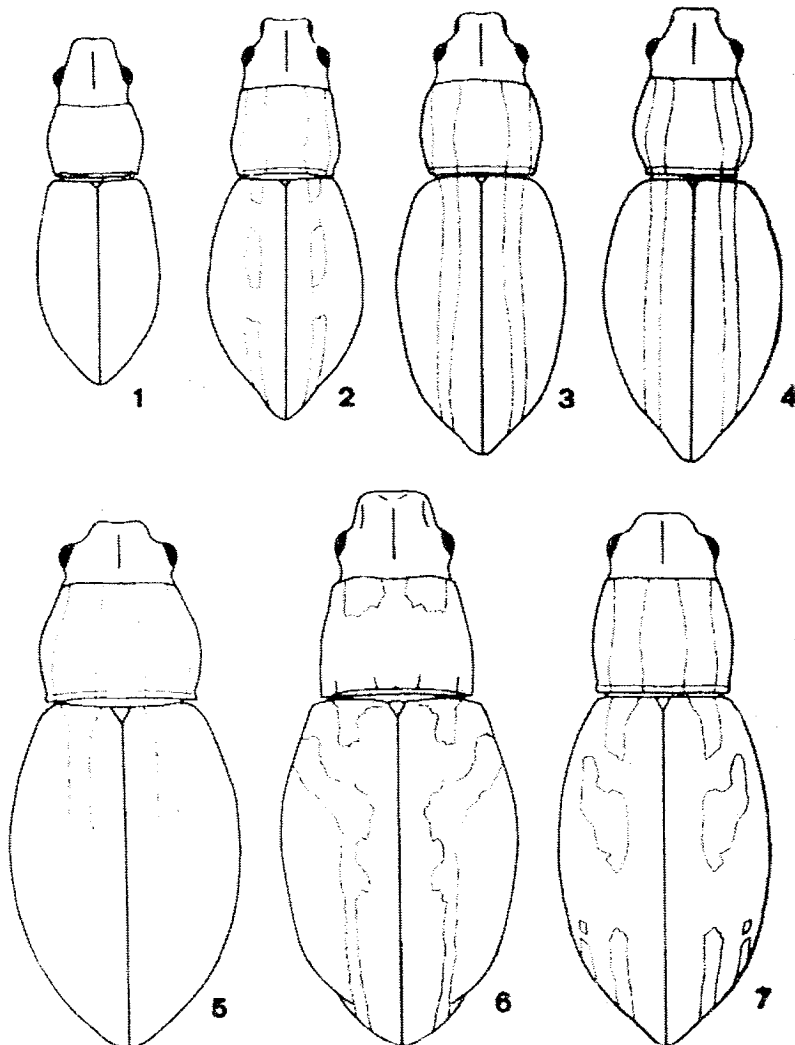


Figura 1. Variación morfológica observada en la especie *Pantomorus ruizi* (Brèthes) (Coleoptera: Curculionidae). Cada morfotipo (esquemas 1 a 7) recibió un nombre específico. (Ilustración modificada de Morrone & Lanteri, 1991).

### EJERCICIO 3

A continuación se brinda la lista sinonímica del género de tucuras *Elasmoderus* Saussure (Orthoptera: Acridoidea) publicada en el trabajo de Cigliano *et al.* (1989):

#### *Elasmoderus* Saussure

*Eremobia* Serville, 1839: 704 (in part) (*non* Stephens, 1829). Type-species not designated.

*Eremobius* Blanchard, 1851: 80 (*non* *Eremobius* Gould, 1829).

*Elasmoderus* Saussure, 1888: 124 (replacement name for *Eremobius* Blanchard) ; Kirby, 1910: 586; Liebermann, 1945: 231; Dirsh, 1961: 391; 1975: 95; Amedegnato, 1974: 197; 1977: 47; Eades and Kevan, 1974: 260. Type-species: *Elasmoderus lutescens* (Blanchard), here designated.

*Chilacris* Liebermann, 1943: 406-408. Type-species: *Chilacris maculipennis* Liebermann, 1943, by monotypy. Liebermann, 1945: 277; Dirsh, 1961: 391; 1975: 95; Kevan *et al.*, 1969: 215; Moroni, 1972: 3 (syn. of *Elasmoderus*); Eades and Kevan, 1974: 260 (syn. of *Elasmoderus*); Amedegnato, 1977: 47 (syn. of *Elasmoderus*).

*Philippiacris* Liebermann, 1943: 402. Type-species: *Philippiacris rabiosus*, by original designation. Liebermann, 1945: 277; 1954: 180-183; Dirsh, 1961: 391; 1975: 95; Eades, 1962: 6; Moroni, 1972: 3 (syn. of *Elasmoderus*); Amedegnato, 1974: 197; Eades and Kevan, 1974: 259-260.

1. A partir de la lista sinonímica de *Elasmoderus* reconstruya la historia taxonómica y nomenclatural del género.

### EJERCICIO 4

Las 18 especies de plantas hipotéticas modificadas a partir del trabajo de Duncan *et al.* (1980) (Fig. 2), fueron asignadas al género también hipotético, *Floriparus* Wenders 1895. Algunas de dichas especies fueron descritas en el mismo trabajo que el género y otras, transferidas a *Floriparus*, a partir de Plantara. Asimismo, Taylor en 1950 realizó estudios cromosómicos, al cabo de los cuales llegó a la conclusión de que las especies 15, 17 y 18 no pertenecen a *Floriparus* y que las especies 3, 4, 9 y 10 representan ecofenotipos de una misma especie.

Lista de las especies ilustradas en la figura 2.

- 1- *F. trinalis* Wenders (1895)
- 2- *F. obesus* Wenders (1895)
- 3- *F. simplex* (Blanchard 1851) Wenders (1895)
- 4- *F. partitus* (Blanchard 1858) Wenders (1895)
- 5- *F. vulgaris* Wenders (1895)
- 6- *F. obesus* Wenders (1895)
- 7- *F. multiflora* (De Candolle 1820) Wenders (1895)
- 8- *F. nanus* Wenders (1895)
- 9- *F. bifidus* Wenders (1895)
- 10- *F. elegans* (Saura 1810) Wenders (1895)
- 11- *F. arthaudi* Wenders (1895)
- 12- *F. tuberosus* Wenders (1895)
- 13- *F. carota* (De Candolle 1820) Wenders (1895)

- 14- *F. grandiflora* (Linneo 1753) Wenders (1895)
- 15- *F. tubiflorus* Wenders (1895)
- 16- *F. quinqueflorus* Wenders (1895)
- 17- *F. nigrus* Wenders (1895)
- 18- *F. paranigrus* Wenders (1895)

**Material tipo examinado:**

3 sintipos, *F. bifidus* Wenders, Argentina, Buenos Aires, La Plata, 8-I-1854 (BMNH 234); holotipo, *P. elegans* Saura, Uruguay, Montevideo, 3- IV- 1809, Cabrera leg. (MLP 13278); 2 sintipos, *P. partitus* Blanchard, Argentina, Corrientes, Bella Vista, 4-III-1858 (MNHN 13567); holotipo, *P. simplex* Blanchard, Argentina, Misiones, Posadas, 1-II-1850 (MNHN 13242).

**Otros materiales examinados:**

ARGENTINA: Buenos Aires: Tandil, 1-II-1988, Ortiz col. (8 ej. MLP); Quilmes, XII-1970 (3 ej. MACN). BRASIL: São Pablo: Piracicaba, 3-I-1980 (3 ej. MZSP).

Acrónimos de las colecciones revisadas: BMNH: Museo Británico de Historia Natural; MNHN: Museo Nacional de Historia Natural de París; MLP: Museo de La Plata; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia; MZSP: Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo, Brasil.

Sobre la base de la información previamente mencionada:

1. Señale cuál es el nombre correcto de la especie que fue objeto de la sinonimia establecida por Taylor (1950).
2. Brinde la lista sinónimica completa considerando que tres de esas especies fueron descritas originalmente en el género *Plantara*.
3. Realice una diagnosis y una descripción de dicha especie tomando en cuenta la lista de caracteres de la tabla I, y siguiendo un ordenamiento lógico en la secuencia de estructuras y caracteres.
4. Brinde los datos de distribución geográfica y temporal de la especie.

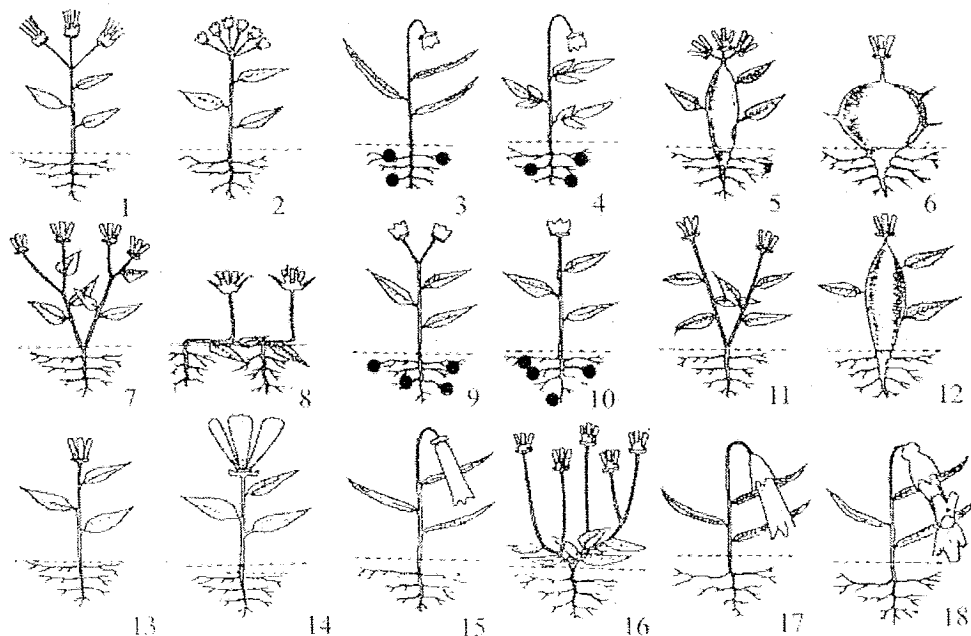


Figura 2. Plantas modificadas a partir de Duncan et al. (1980), las cuales se asignan a las especies hipotéticas de *Floriparus*.

Tabla I. Lista de caracteres presentes en las especies de la figura 2, adaptada de Duncan *et al.* (1980).

1. Pétalos: libres o fusionados
2. Hábito de las flores: erecto o péndulo
3. Simetría de las flores: actinomorfa o zigomorfa
4. Pétalos: cortos o largos
5. Tipo de hoja: simple o compuesta
6. Ramificación del tallo: ausente o presente
7. Forma de las hojas: lanceolada, filiforme, o en forma de espinas
8. Tipo de inflorescencia: no umbelada o umbelada
9. Hábito del tallo: erecto o rastrero
10. Tallo: suculento o no suculento
11. Número de flores por planta: una o más de una
12. Nódulos en las raíces: ausentes o presentes
13. Nódulos de las raíces: de color oscuro o claro
14. Tipo de raíces: fibrosas o no fibrosas
15. Posición de los estambres: incluidos o no incluidos
16. Posición del ovario: superior o inferior
17. Posición de las hojas: caulinares o basales
18. Largo del cáliz: menos que la mitad de los pétalos o mayor que la mitad de los pétalos
19. Hojas con pecíolos: cortos o sésiles
20. Cáliz con lóbulos: sin forma de taza o con forma de taza

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ASKEVOLD, I. & C. W. O'BRIEN. 1991. DELTA, an invaluable computer program for generation of taxonomic monographs. *FORUM. Annals of the Entomological Society of America* 87: 1-16.
- BENGTSON, P. 1988. Open nomenclature. *Paleontology* 31: 223-227.
- BROWN, R. W. 1985. *Composition of scientific words*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- CÉRDENAS ESPARZA, N. 1991. La ilustración al servicio de las ciencias naturales. Pp. 279-282. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- CIGLIANO, M. M., R. A. RONDEROS & W. P. KEMP. 1989. Revision of the genus *Elašmoderus* Saussure (Orthoptera: Tristiridae). *The Canadian Entomologist* 121: 225-243.
- DALWITZ, M. J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* 29: 41-46.
- DALWITZ, M. J. & T. A. PAINE. 1986. User's guide to the DELTA system. A general system for processing taxonomic descriptions. 3<sup>rd</sup> Ed. CSIRO Division of Entomology, Report 13.
- DUNCAN, T., R. B. PHILLIPS, & W. H. WAGNER, JR. 1980. A comparison of branching diagrams derived by various phenetic and cladistic methods. *Systematic Botany* 5: 261-293.
- LANTERI, A. A. 1992. Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus, *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from Galápagos islands, and coasts of Ecuador and Perú. *Transactions of the American Entomological Society* 118: 227-267.
- MARTÍNEZ MENA, A. 1994. La fotografía científica en la investigación taxonómica. Pp. 283-288. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MORRONE, J. J. & A. A. LANTERI. 1991(90). Ubicación sistemática y variación intraespecífica de *Pantomorus ruizi* (Bréthes) (Coleoptera: Curculionidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 49: 17-26.
- MORRONE, J. J. & M. S. LOLÁCONO. 1994. Los ejemplares tipo de Curculionidae *sensu lato* (Coleoptera: Curculionoidea) depositados en la colección del Museo de La Plata. *Revista del Museo*

- de La Plata*, serie Técnica y Didáctica N° 15: 1-41.
- NEAVE, S. A. 1939-1965. *Nomenclator Zoologicus*. 9 vols. Zoological Society of London, London.
- NIXON, K. C. 1999. WINCLADA, Ithaca, Nueva York, publicado por el autor.
- OTTE, D. 1995. Orthoptera Species File. *The Orthopterists' Society and The Academy of Natural Sciences*, Philadelphia.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- WINSTON, J. E. 1999. *Describing species, practical taxonomic procedure for biologists*. Columbia Univ. Press, New York.

## CAPÍTULO 4

### CARACTERES TAXONÓMICOS

MARGARÍA, CECILIA Y ANALÍA A. LANTERI



#### DEFINICIÓN DE CARÁCTER TAXONÓMICO

Los caracteres taxonómicos son atributos utilizados para distinguir los miembros de un taxón, de los miembros de otro taxón (Mayr & Ashlock, 1991), o atributos heredables cuya variación permite diferenciar grupos o taxones (Smith, 1994). Las distintas alternativas o variantes de un carácter se denominan estados de caracteres (Pimentel & Riggins, 1987) e.g. forma de las antenas: geniculadas, moniliformes o filiformes; color de los pétalos: blancos o rojos.

Las definiciones previamente mencionadas responden a criterios taxonómicos tradicionales, ya que enfatizan los aspectos diagnósticos de los caracteres, es decir aquellos que habitualmente se emplean en las claves dicotómicas para identificar taxones (Kitching *et al.*, 1998). En el contexto de la Sistemática Filogenética o Cladística los caracteres equivalen a "series de transformación" de estados homólogos (Mickevich, 1982; Kitching *et al.*, 1998). Por eso Farris *et al.* (1970) definen a los caracteres como "colecciones de estados mutuamente exclusivos que tienen un orden fijo y una evolución, de modo que cada estado se deriva de otro y hay un único estado a partir del cual derivan en última instancia todos los demás".

La observación y el registro de caracteres es un paso fundamental de la práctica taxonómica, pues del mismo dependen la correcta delimitación de las especies y su clasificación en taxones superiores. Los caracteres deben ser independientes unos de otros y no proporcionar información redundante (Mayr & Ashlock, 1991). La independencia implica que cada carácter puede haber seguido un camino evolutivo diferente (Wiley, 1981; Schuh, 2000). Por ejemplo, el extremo terminal del ovipositor de algunos gorgojos que oviponen en el suelo presenta un par de estructuras (hemiesternitos o coxitas) en forma de uñas fuertemente esclerotizadas; en las especies que oviponen sobre las plantas dichas estructuras tienen forma de valvas y están poco esclerotizadas; si "forma" y "grado de esclerotización" de los hemiesternitos fueran caracteres funcionalmente correlacionados (= ligados por la ontogenia), ambos deberían considerarse como un único carácter, pues su información sería redundante. Las decisiones sobre cuáles y cuántos caracteres registrar, y cuáles y cuántos estados forman parte de una misma serie de transformación, son fundamentales para el análisis cladístico, ya que pueden afectar el principio de independencia y distorsionar los resultados de dicho análisis (ver Capítulo 8).

Existen varias clasificaciones posibles de los caracteres; en este capítulo se desarrollarán dos, la que los separa en discretos y continuos, en función de las propiedades matemáticas del rango de números usados para medir un determinado atributo (Kitching *et al.*, 1998) y la que los agrupa de acuerdo con la fuente de información de la cual provienen (Wiley, 1981; Mayr & Ashlock, 1991).

#### CARACTERES DISCRETOS Y CONTINUOS

Los caracteres utilizados en estudios sistemáticos numéricos, se clasifican en **discretos y cuantitativos continuos** (Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000). Los datos discretos se expresan lógicamente

mediante valores enteros, que representan un subconjunto de todos los valores posibles, e.g. número de espinas presentes en las tibias de un insecto igual a 8, 10 o 12. Los caracteres cuantitativos de variación continua registran valores infinitesimalmente próximos dentro de un rango, de modo que no es posible asignarles valores enteros, e.g. largo de las tibias de un insecto medido en milímetros.

Cuando en los caracteres cualitativos se observan discontinuidades, es posible distinguir dos o más estados de caracteres, los cuales si se quieren analizar numéricamente, deben ser codificados. Codificar significa asignar un código alfanumérico a cada estado, e.g. forma de las escamas, lanceoladas (0), redondas (1) ovoides (2). Los caracteres cuantitativos continuos no requieren de codificación, aunque si se registran discontinuidades, también se pueden expresar como variables discretas e.g. rostro 1-2 veces más largo que ancho, o 3-4 veces más largo que ancho. En la tabla I se brindan ejemplos de datos discretos y continuos, de uso frecuente en Sistemática:

**Tabla I.** Ejemplos de caracteres discretos y continuos.

#### **A. Caracteres discretos**

- Cualitativos doble-estado: Simetría radial (0), bilateral (1)  
Ojos convexos (0), aplanados (1)  
Flagelo ausente (0), presente (1)  
Sitio de restricción ausente (0), presente (1)  
Electromorfo ausente (0), presente (1)  
Inversión cromosómica ausente (0), presente (1)
- Cualitativos multiestado: Tegumento liso (0), tuberculado (1), canaliculado (2)  
Tegumento desnudo (0), con setas (1), con escamas (2)  
Bases nitrogenadas del ADN: adenina (A), guanina (G), citosina (C), timina (T)
- Caracteres merísticos: Número cromosómico  $n = 11$ ,  $n = 22$ ,  $n = 26$
- Continuos transformados en discretos: Fémures 2 a 3 veces tan largos como anchos (1), 4 a 5 veces tan largos como anchos (2)

#### **B. Caracteres continuos**

##### **Datos morfométricos**

- Medidas: Largos o anchos en micras, milímetros, centímetros, etc.
- Proporciones: Largo sobre ancho, ancho sobre ancho, largo sobre largo de determinadas estructuras.
- Variables obtenidas a partir de *landmarks* (= puntos de referencia) o coordenadas de contornos.

##### **Datos expresados como distancias**

- Distancias inmunológicas, distancias obtenidas mediante análisis de fragmentos y otros datos moleculares que pueden transformarse en distancias.

##### **Datos expresados como frecuencias**

- Frecuencias alélicas, alozímicas, de reordenamientos cromosómicos, etc.

Algunos autores han señalado que la diferencia entre caracteres cuali y cuantitativos es subjetiva, ya que no constituye una propiedad intrínseca de los organismos (Stevens, 1991). Ciertas diferencias morfológicas cualitativas suelen ser mejor representadas mediante datos morfométricos, es decir, por características cuantificables de la forma, tales como proporciones largo sobre ancho de una estructura (Rohlf & Marcus, 1993; Marcus *et al.*, 1996). Asimismo en las descripciones de los taxones suelen emplearse expresiones tales como "élitros dos veces más largos que el protórax o tres veces más largos que el protórax", las cuales denotan variables cualitativas expresadas como cuantitativas discretas (Schuh, 2000).

Las variables discretas se analizan principalmente por los métodos de Parsimonia propuestos por la Cladística, que se aplican en estudios filogenéticos entre especies o taxones superiores



(ver Capítulos 8-10). Las variables continuas, en cambio, se analizan mediante técnicas numéricas asociadas con la Fenética y métodos de distancias, aplicados generalmente a nivel infraespecífico, o para delimitar especies próximas (ver Capítulos 6 y 7).

Los datos cuantitativos continuos también suelen ser objeto de tratamientos estadísticos que proporcionan información sobre rangos y medias de las variables estudiadas, medidas alrededor de la media (varianza, desviación estándar, coeficientes de variación) y/o estadísticos inferenciales (error estándar, límites de confianza) (Wiley, 1981). En la figura 1 se ilustran algunos de los caracteres cualitativos y cuantitativos (= morfométricos) registrados en un trabajo taxonómico realizado sobre un grupo de especies de insectos (Lanteri *et al.*, 1987).

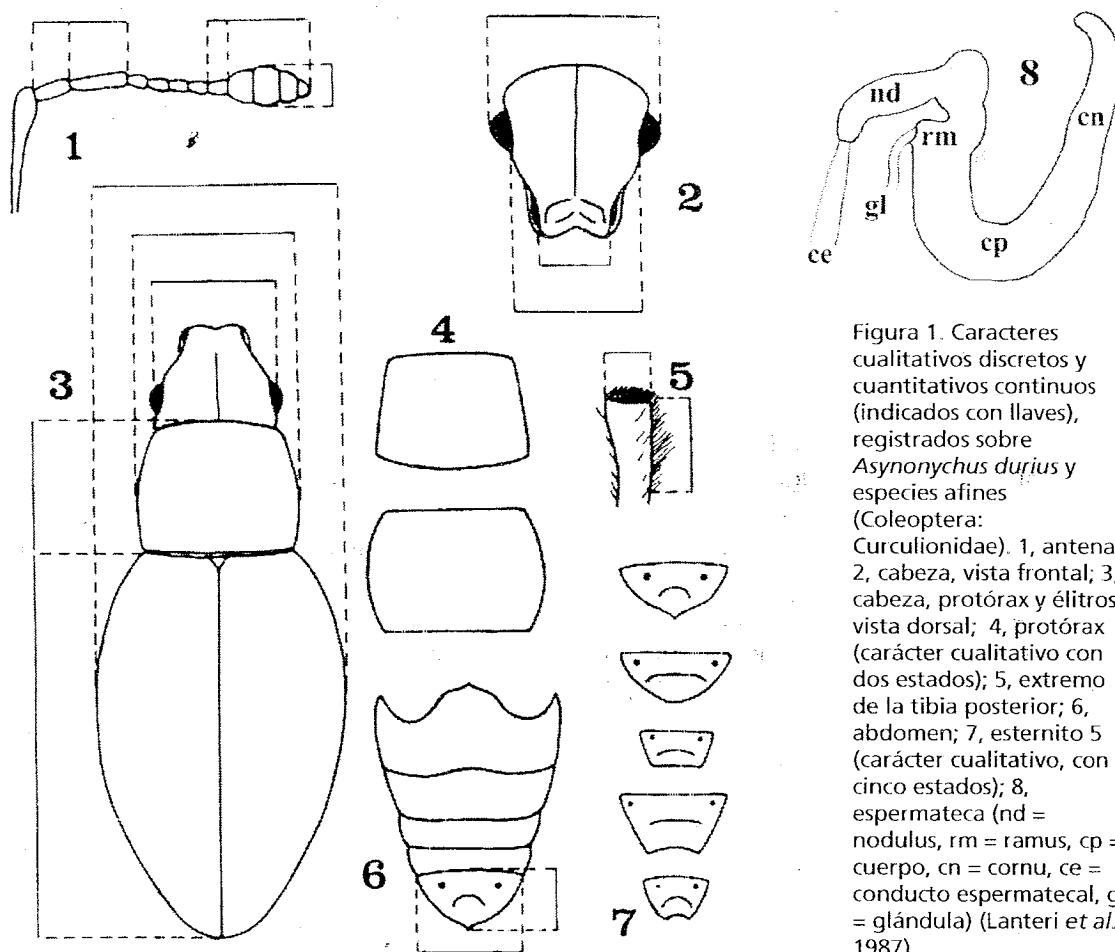


Figura 1. Caracteres cualitativos discretos y cuantitativos continuos (indicados con llaves), registrados sobre *Asynonychus durius* y especies afines (Coleoptera: Curculionidae). 1, antena; 2, cabeza, vista frontal; 3, cabeza, protórax y élitros, vista dorsal; 4, protórax (carácter cualitativo con dos estados); 5, extremo de la tibia posterior; 6, abdomen; 7, esternito 5 (carácter cualitativo, con cinco estados); 8, espermateca (nd = nodulus, rm = ramus, cp = cuerpo, cn = cornu, ce = conducto espermatecal, gl = glándula) (Lanteri *et al.*, 1987).

Los datos morfométricos se registran mediante instrumentos tales como calibres, reglas, cintas métricas, compases, oculares micrométricos, etc. (Morfometría tradicional) o por medio de instrumental tecnológicamente más complejo, como tabletas digitalizadoras, video digitalizadores y digitalizadores de tres dimensiones (Morfometría geométrica). Las distancias lineales proporcionan generalmente información incompleta (y a veces redundante) acerca de la forma, pues no permiten discernir cuál es la localización específica donde se halla la variación (Rohlf & Marcus, 1993). Las técnicas de Morfometría geométrica, en cambio, permiten analizar la variación de la forma y el tamaño de las estructuras, con un nivel de detalle mayor que la Morfometría tradicional basada en análisis de colecciones de medidas (= distancias, proporciones, ángulos). Sin embargo, se ha señalado que las distancias entre puntos siguen siendo fuentes importantes de información morfométrica (Pérez, 2003).

Cuando se emplean técnicas de Morfometría geométrica (ver Capítulo 7), el elemento morfológico se caracteriza por una serie de puntos denominados *landmarks* (= puntos de refe-

rencia), que se ubican en suturas, forámenes, u otras zonas de yuxtaposición de tejidos, o en puntos de máxima curvatura, puntos extremos o de inflexión de una estructura (Bookstein, 1991) (Fig. 2). En análisis morfométricos se pueden utilizar además coordenadas de contornos.

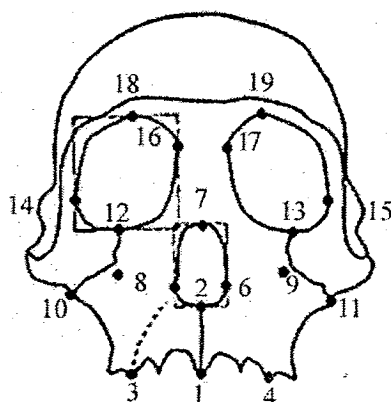


Figura 2. Landmarks del cráneo utilizados frecuentemente en taxonomía de homínidos (modificado de Guy *et al.* 2003).

## CLASIFICACIÓN DE CARACTERES SEGÚN SUS FUENTES

La evidencia morfológica ha sido tradicionalmente la principal fuente de información en Taxonomía, excepto para algunos grupos como bacterias, protistas y virus (Wiley, 1981). La mayoría de los taxones actuales y extinguidos se han descrito sobre la base de datos morfológicos, información biogeográfica y en algunos casos, de nicho ecológico. Sin embargo, la historia demuestra que los taxónomos no han cesado de buscar nuevas fuentes de información para resolver problemas relativos a la delimitación de las especies y la reconstrucción filogenética. En la Tabla II se brinda una clasificación posible de los caracteres según sus fuentes, adaptada a partir de aquellas propuestas por Wiley (1981) y Mayr & Ashlock (1991). La mayoría de los caracteres mencionados en la tabla II son intrínsecos, pues están sujetos a las leyes de la herencia, pero ciertos caracteres como las asociaciones de huéspedes o los datos biogeográficos son extrínsecos (Schuh, 2000).

Tabla II: Tipos de caracteres según sus fuentes.

### 1. Morfológicos

- Morfológicos externos (e.g. color, forma, tamaño)
- Morfológicos internos (= anatomía)
- Morfología de estructuras especiales (e.g. genitalia de insectos, granos de polen)
- Embriológicos (e.g. tipo de huevo, blástula, gástrula)
- Citológicos e histológicos (e.g. presencia de cilios o flagelos, de vacuolas pulsátiles, de determinado tipo de células en diferentes tejidos)

### 2. Fisiológicos

- Factores metabólicos (e.g. regulación de la temperatura corporal, respiración aeróbica o anaeróbica, presencia o no de diapausa invernal o estival)
- Secreciones corporales (e.g. tipo de hormonas de crecimiento o sexuales, secreciones glandulares relacionadas con funciones defensivas, etc.)

### 3. Cromosómicos o cariológicos

- Número cromosómico
- Forma y tamaño de los cromosomas
- Presencia de reordenamientos cromosómicos (e.g. inversiones, duplicaciones o translocaciones)

#### 4. Moleculares proteicos

- Diferencias electroforéticas (e.g. en isoenzimas, aloenzimas o proteínas estructurales)
- Secuencias de aminoácidos
- Distancias inmunológicas

#### 5. Moleculares del ADN

- Secuencias del ADN de genes particulares (nucleares, mitocondriales, de los cloroplastos y ribosomales)
- Análisis mediante endonucleasas de restricción (e.g. AFLP, RFLP)
- Datos obtenidos a partir de técnicas de hibridación de ADN, y otros marcadores moleculares (e.g. RAPD)

#### 6. Ecológicos

- Habitat y hospedadores (e.g. preferencias o restricciones de hábitat, especificidad de nicho ecológico, etc.)
- Tipo de alimento consumido (e.g. organismos de hábitos herbívoros, carnívoros, omnívoros, detritívoros)
- Rol ecológico (e.g. consumidores primarios, secundarios, depredadores)
- Organismos asociados (e.g. parásitos, endosimbiontes, patógenos, etc.)

#### 7. Etológicos (= comportamiento)

- Mecanismos de cortejo previo a la cópula
- Mecanismos defensivos y otros patrones de comportamiento

#### 8. Biogeográficos

- Patrones biogeográficos (e.g. región, provincia o distrito biogeográfico en que se distribuye un taxón)
- Relaciones de simpatria-alopatria entre distintos taxones

### **Caracteres morfológicos versus otro tipo de caracteres**

Un carácter morfológico es un atributo estructural del organismo generalmente referido a su tamaño, forma, color o patrón de coloración (Wiley, 1981). Las estructuras que pueden ser contadas (e.g. datos merísticos como el número de estambres, de espinas, de dientes, etc.) o medidas (e.g. datos morfométricos como longitud, ancho, volumen) proporcionan datos morfológicos.

La evidencia morfológica se registra a nivel celular o de ultraestructuras celulares, tisulares, de órganos, sistemas de órganos, y en estructuras especiales tales como genitalia de insectos y granos de polen (Mayr & Ashlock, 1991). Para el registro y observación de algunos caracteres morfológicos se debe recurrir a la realización de disecciones, o a la aplicación de técnicas histoquímicas o microscópicas particulares (e.g. microscopía electrónica de barrido, tinción de estructuras citológicas, etc.). Otros tipos de caracteres, por ejemplo ecológicos, etológicos y fisiológicos, pueden resultar de gran utilidad para resolver problemas sistemáticos, pero por lo general no se dispone de información suficiente al respecto y en consecuencia su uso es limitado (Schmidt-Nielsen, 1979; Wenzel, 1992).

El empleo de caracteres morfológicos en Sistemática brinda ciertas ventajas, ya que suelen ser fáciles de observar y/o requieren instrumental y técnicas relativamente sencillas, en comparación con aquéllas que se emplean para el registro de otros caracteres como los datos moleculares

filogenética, los datos morfológicos suelen ser insuficientes para resolver adecuadamente relaciones genealógicas y es preciso emplear otros caracteres, por ejemplo datos moleculares del ADN (Hillis & Wiens, 2000).

La Sistemática molecular se ha desarrollado rápidamente durante las últimas dos décadas, como consecuencia de las grandes innovaciones tecnológicas en el campo de la Biología molecular (Hillis & Moritz, 1990; Soltis *et al.*, 1998) y esto ha provocado importantes cambios en lo que respecta al registro y análisis de caracteres. Debido a la gran importancia de los caracteres moleculares del ADN en Sistemática, se brindará un mayor detalle sobre los fundamentos de las técnicas empleadas para su obtención. También se detallarán los caracteres registrados a partir de los cromosomas y mediante distintos marcadores moleculares (proteicos y del ADN), cuyas técnicas de estudio se consideran precursoras de las más avanzadas de secuenciación del ADN.

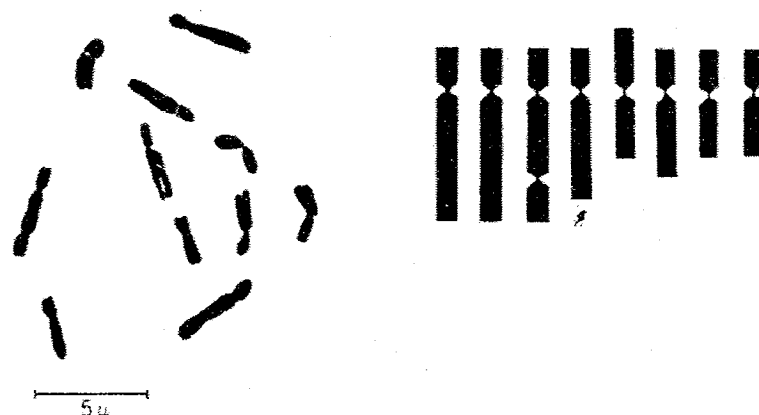
### Caracteres cromosómicos (= cariológicos)

El descubrimiento de que en células tratadas en un medio hipotónico es posible observar la dispersión de los cromosomas metafásicos, dio lugar al estudio detallado de su número, tamaño y morfología, principalmente a partir de la década del 50 (Hillis & Moritz, 1990). Para observar este tipo de caracteres se emplean técnicas de Citogenética tradicional, *in vivo* o *in vitro* (= utilizando cultivos de tejidos). Éstas siguen una serie de pasos que incluyen la selección de tejidos con alta actividad mitótica o de fácil estimulación por agentes mitogénicos (e.g. médula ósea, epitelios o tejidos embrionarios en animales), el tratamiento de dichas células en una solución hipotónica, la inhibición del huso mitótico para bloquear las células en metafase (generalmente se usa colchicina), la fijación del material y la confección de preparados cromosómicos por aplastado (= *squash*) o goteo (*splash*) sobre un portaobjetos (Hillis & Moritz, 1990). Mediante la observación detallada de estos preparados se puede llegar a conocer el cariotipo de un individuo o especie, y confeccionar un idiograma (Fig. 3).

**Cariotipo:** es el conjunto sistemáticamente ordenado de los cromosomas de una célula, registrado a partir de una fotografía o dibujo, que por extensión representa el complemento cromosómico del individuo y de la especie. Permite observar características tales como el número y tamaño relativo de los cromosomas, y la posición del centrómero y constricciones secundarias.

**Idiograma** (Fig. 3): es la representación esquemática del complemento cromosómico de una especie obtenida por la medición de un número estadísticamente significativo de cariotipos.

Figura 3. Cromosomas (izquierda) e idiograma (derecha) de una especie hipotética. En este último se pueden observar el número, forma y tamaño de los cromosomas.



En la tabla II se brinda una lista de caracteres cromosómicos utilizados en estudios sistemáticos y/o filogenéticos. El número cromosómico por lo general se incluye en los trabajos sistemáticos sobre plantas vasculares, grupo para el cual se dispone de información bastante completa al respecto (Grant, 1971); por lo contrario, el número cromosómico de la mayoría de las especies animales es aun desconocido (Wiley, 1981; Mayr & Ashlock, 1991). Existe una gran variación en el número cromosómico, tanto de las especies vegetales como animales, e.g. números somáticos (2n) extremos de algunas especies de plantas son los siguientes: *Haplopappus gracilis* (Compositae)

$2n=4$ ; *Ophioglossum reticulatum* (Pteridophyta)  $2n=1260$ . Algunos números haploides ( $x$ ) conocidos para animales son: *Drosophila melanogaster* (Insecta, Diptera)  $x=4$ ; *Ctenomys occultus* (Mammalia, Rodentia)  $x=70$ . Las variaciones en número cromosómico se dan a diferentes niveles taxonómicos, e.g. en anuros dicho número suele ser constante a nivel de géneros y familias, en insectos lepidópteros, en cambio, varía generalmente a nivel de especies.

La presencia de poliploidía ha tenido una gran importancia en la especiación de las plantas vasculares, dado que el 40% de las angiospermas son de origen poliploide (Grant, 1971). Asimismo en ciertos grupos de animales, como los gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) se ha descubierto un número creciente de razas poliploides, incluyendo formas triploides ( $3x$ ) (las más frecuentes) hasta decaploides ( $10x$ ) y también formas aneuploides (Saura et al., 1993).

Los reordenamientos cromosómicos suelen acompañar procesos de especiación, funcionando como barreras gaméticas, y provocando esterilidad, inviabilidad o escasa fecundidad en los híbridos, de allí la importancia de estos caracteres para reconocer especies próximas, especialmente en el caso de los mamíferos (Reig, 1984; Bianchi et al., 1985; Bidau et al., 1996).

**Tabla II:** Lista de caracteres cromosómicos

a) Número cromosómico:

- Cambios que afectan a todo el complemento haploide: *euploidía*. El cambio más frecuente es la poliploidía (aumento de la dotación cromosómica completa). Puede haber alopoliploidía o autoploidía, según el origen del cambio sea o no por hibridación.
- Cambios que afectan parte del complemento haploide: *aneuploidía*. En este caso hay ganancia o pérdida de uno o más cromosomas por fusión o fisión.

b) Forma y tamaño de los cromosomas:

Está determinada principalmente por la posición del centrómero y el largo relativo de los brazos, como así también por la presencia de constricciones secundarias. De acuerdo con su morfología los cromosomas se dividen en metacéntricos, submetacéntricos, acrocéntricos y telocéntricos.

c) Presencia de reordenamientos, reorganizaciones o mutaciones cromosómicas:

- *Inversiones*: cambios de posición de un fragmento intracromosómico. Las inversiones pueden ser pericéntricas (están involucrados fragmentos ubicados a ambos lados del centrómero) o paracéntricas (están involucrados fragmentos ubicados a un lado del centrómero).
- *Duplicaciones*: presencia doble de un mismo fragmento cromosómico.
- *Translocaciones*: intercambio de fragmentos entre cromosomas no homólogos. Las translocaciones pueden ser recíprocas o robertsonianas (no incluyen al centrómero), o fusiones y fisiones (incluyen al centrómero y suelen provocar disminución o aumento del número cromosómico).
- *Deleciones*: ruptura y pérdida de fragmentos cromosómicos.
- *Inserciones*: ganancia de fragmentos cromosómicos.

### Técnicas de bandeo cromosómico

Las técnicas de bandeo cromosómico constituyeron un importante avance tanto para la identificación de cromosomas homólogos (de cariotipos de una misma especie) como homeólogos (entre cariotipos de distintas especies), pues permiten individualizar cada par cromosómico por su modelo de bandas, lo que significa caracterizar cada cromosoma por la distribución de bases del ADN (Dulout, 1979). Estas técnicas de citogenética molecular son numerosas y variadas; la primera, fue propuesta en 1958, empleaba mostaza de quinacrina y el patrón de bandas resultante era visible en un microscopio de fluorescencia; hacia 1970 se desarrollaron otras técnicas como los bandeos C, G, Q y R. El bandeo G es uno de los más frecuentemente utilizados, emplea colorante de Giemsa y produce bandas transversales oscuras en las regiones ricas en adenina-timina. En el bandeo C se tiñen de color oscuro zonas de heterocromatina constitutiva formadas por secuencias de ADN altamente repetidas (Solarí, 1999). Estas bandas suelen ubicarse en regiones pericentroméricas y teloméricas, y con menos frecuencia en zonas intersticiales del

cromosoma (Sánchez & Confalonieri, 1993). La presencia-ausencia de determinadas bandas puede registrarse como carácter taxonómico (Borowik, 1995) (Fig. 4), aunque en algunos casos (e.g. bandas C) pueden aparecer en estado polimórfico dentro de una misma especie. A nivel poblacional, también se emplean como caracteres cromosómicos, las frecuencias de determinados reordenamientos (ver Capítulo 6).

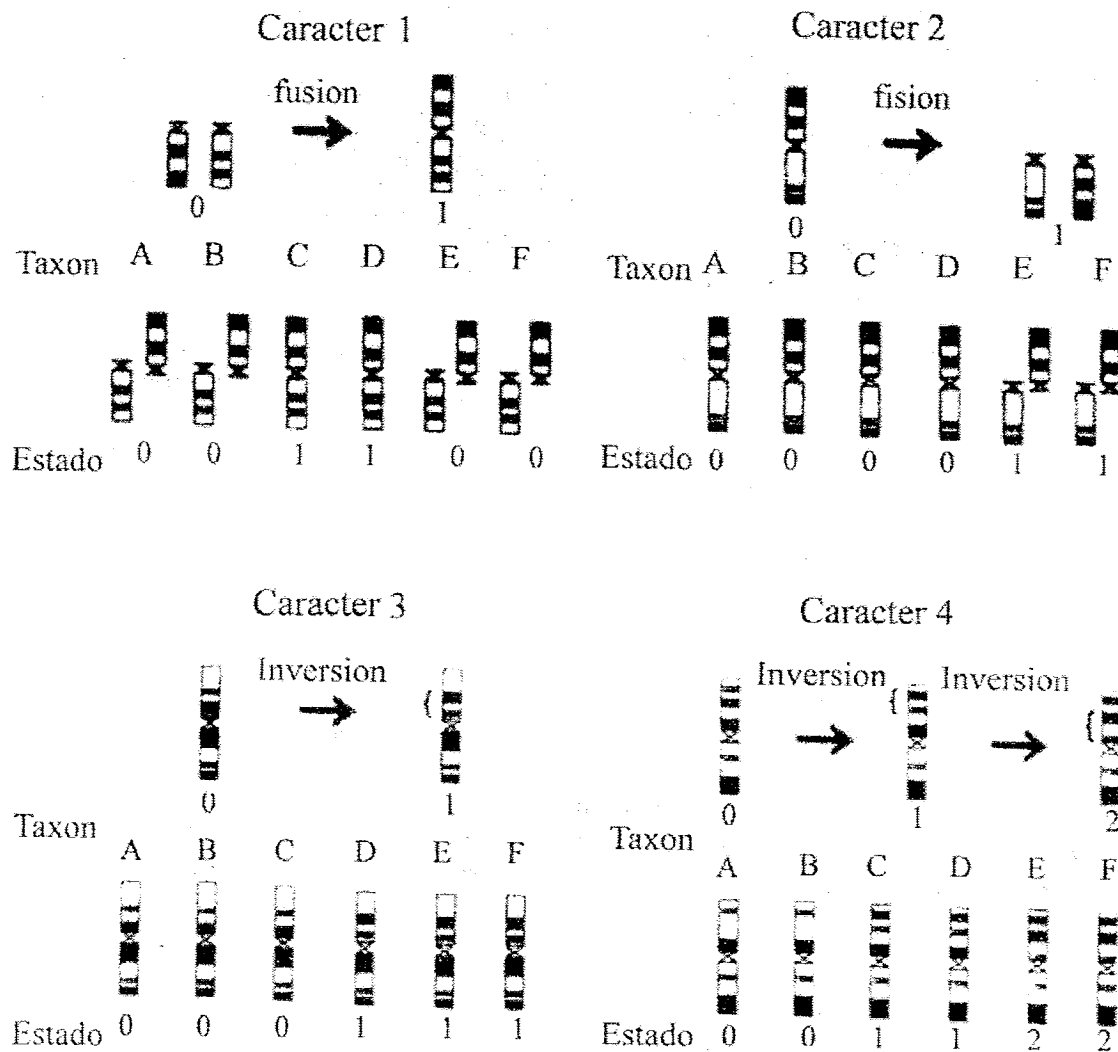


Figura 4. Presencia-ausencia de fusiones o fisiones cromosómicas (caracteres 1 y 2) o de inversiones (caracteres 3-4). Las inversiones pueden ser independientes (carácter 3) o dependientes (carácter 4), es decir, derivadas de inversiones previas, en cuyo caso se consideran como caracteres con más de dos estados. Por debajo de las ilustraciones se indica la codificación de los estados de caracteres según Borowik (1995).

Se denominan  **cromosomas compartidos**, los cromosomas de distintas especies, que presentan: a) igual tamaño y morfología; b) igual cronología y modelo de duplicación; c) igual distribución y tipo de bandas (Fig. 5). En la década del 70 se publicaron numerosos trabajos sobre cariotipo humano (n= 23) comparado con el del chimpancé (n= 24), los cuales demostraron que ambas especies comparten 11 pares de cromosomas (cromosomas 3, 6, 7, 8, 11, 13, 14, 19, 21, 22 y X) (Dulout, 1979).

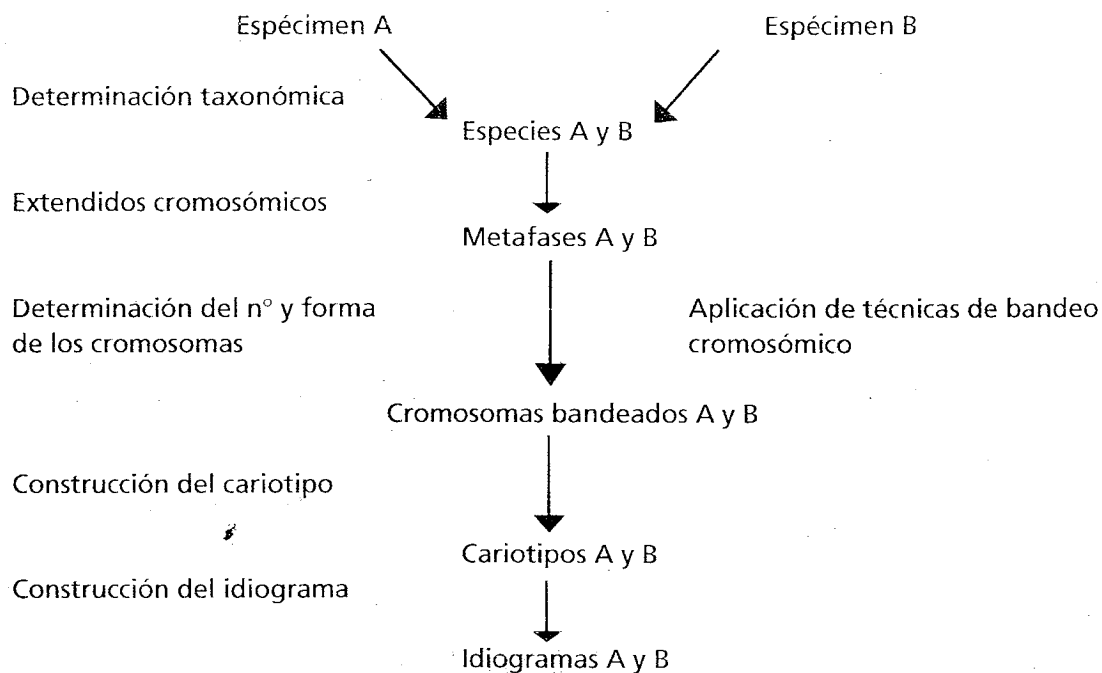


Figura 5: Pasos a seguir para identificar cromosomas compartidos (modificado de Olivero *et al.*, 1987).

#### Técnicas de hibridación *in situ*

Uno de los últimos avances en el campo de la citogenética molecular lo representan las técnicas de hibridación *in situ*, que emplean sondas de ácidos nucleicos marcadas radiactivamente o mediante elementos de tinción, sobre preparados cromosómicos. De este modo es posible localizar secuencias de ADN específicas, en cromosomas o partes de cromosomas particulares (Bennett, 1995). Estas técnicas son las más simples y directas para el mapeo físico de los genes en los cromosomas. Los mapas cromosómicos indican la secuencias y distancia de los genes en los cromosomas y tienen numerosas aplicaciones, entre ellas el reconocimiento de híbridos y la identificación de sus especies parentales (Poggio *et al.*, 1999).

#### Caracteres moleculares proteicos

Las proteínas son macromoléculas poliméricas formadas por uno, dos o más polipéptidos, los cuales incluyen secuencias de aminoácidos ligados por uniones peptídicas covalentes. La secuencia de aminoácidos de una proteína se conoce como su estructura primaria, y está determinada por la secuencia de bases nitrogenadas del ADN, de modo que estudiando la composición de las proteínas se puede obtener información acerca de la constitución genética de los individuos y de las especies. Por ejemplo, la sustitución de los nucleótidos AAG por GAG en el ADN, determina la sustitución del aminoácido denominado ácido glutámico, por el aminoácido lisina (Tamarín, 1996).

El empleo de técnicas de electroforesis aplicadas al análisis de proteínas enzimáticas y no enzimáticas tuvo un gran desarrollo a partir de la década del 60 y ha disminuido desde principios de la década del 90 hasta la actualidad, en la medida que aumentaron las posibilidades de manipulación del ADN (Soltis *et al.*, 1998). La electroforesis se basa en la propiedad de las proteínas de migrar en un campo eléctrico, y en el supuesto de que la movilidad de las proteínas de distintas especies, reflejará diferencias en la secuencia de sus aminoácidos (Hillis & Moritz, 1990). Se ha aplicado para separar **isoenzimas** (formas funcionalmente similares de enzimas, incluyendo polímeros producidos por diferentes *loci* génicos, o por diferentes alelos del mismo *locus*) y **aloenzimas** (conjunto de isoenzimas que representan diferentes alelos del mismo *locus* génico).

Para realizar una corrida electroforética es preciso contar con una fuente de poder (generador), dos cubas, un puente de unión, una solución *buffer* (regula el pH en que se realiza la corrida) y un soporte (gel de almidón o de poliacrilamida). Una vez sembradas en el so-

porte embebido en el *buffer* y establecido el campo eléctrico, las proteínas migrarán hacia el ánodo (positivo) con una velocidad que dependerá de su carga electrostática neta, su tamaño y su configuración estructural. La carga electrostática de las proteínas se debe a que cinco de los 20 aminoácidos que las forman, son o bien básicos y están cargados positivamente (radical amino  $\text{NH}_3^+$  en los aminoácidos lisina, arginina e histidina), o bien ácidos y están cargados negativamente (radical carboxilo  $\text{COO}^-$  en los aminoácidos ácido aspártico y ácido glutámico).

La coloración histoquímica o revelado de los geles donde se ha realizado la corrida electroforética, permite observar patrones de bandas. Dependiendo del tipo de revelado del gel, se podrá detectar la fracción proteica total (método de electroforesis de proteínas totales) o un determinado sistema enzimático (método de electroforesis de isoenzimas), de modo que cada banda coloreada o electromorfo representa una fracción proteica. La presencia/ausencia de bandas, en el caso del método de proteínas totales, como también su posición y grosor, se pueden registrar como caracteres taxonómicos (Fig. 6). En el caso del método de electroforesis de isoenzimas, los datos electroforéticos se expresan como frecuencias alélicas o alozímicas (es decir, como variables continuas) ya que puede inferirse el control genético de las distintas bandas (Confalonieri *et al.*, 1990).

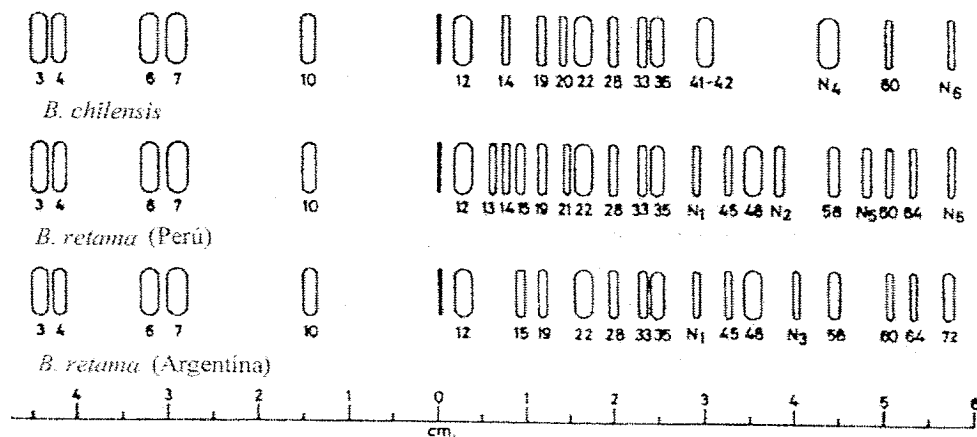


Figura 6. Representación esquemática del patrón de bandas de proteínas seminales de *Bulnesia chilensis* y *B. retama* (poblaciones de Argentina y Perú) (Zygophyllaceae) (Comas *et al.*, 1984). Cada una de las bandas o electromorfos se consideró un carácter presente o ausente. El cero de la escala indica el lugar de siembra de las muestras proteicas.

La electroforesis de isoenzimas ha sido muy utilizada para analizar relaciones filogenéticas entre taxa, hasta fines de la década del 80 (Crawford, 1983), pero a partir de entonces fue reemplazada por los marcadores moleculares del ADN. Entre las limitaciones de la electroforesis de isoenzimas cabe señalar las siguientes (Schuh, 2000): a) el número de caracteres que provee es menor con respecto a los datos que proporciona el ADN (existen 64 codones del ADN para codificar 20 aminoácidos y por lo tanto ciertas sustituciones de nucleótidos no se reflejarán en las proteínas); b) numerosos taxa son polimorfos para ciertos productos proteicos; c) la información común entre taxa suele ser escasa, de modo que aparecen bandas únicas para cada taxón, que son irrelevantes para agrupar taxa; d) existen inconvenientes para la determinación de las homologías de los caracteres proteicos. No obstante estas limitaciones, la electroforesis proteica, en especial de isoenzimas, es considerada por muchos especialistas como una herramienta de gran utilidad para el reconocimiento de especies próximas y para el estudio de la variabilidad genética poblacional, flujo génico e hibridación (Arnold & Emms, 1998).

Otras técnicas que han sido empleadas para el estudio de proteínas no enzimáticas (e.g. hemoglobina, albúminas del suero), con fines sistemáticos y filogenéticos, son las de secuenciación de aminoácidos (Gorr *et al.*, 1991) y las técnicas inmunológicas (e.g. Fijación de Microcomplemento



o MC'F), basadas en el grado de reactividad antígeno-anticuerpo de las especies comparadas y su especificidad con respecto a determinados antígenos (Maxson & Maxson, 1986). En la actualidad estas técnicas, al igual que los denominados caracteres bioquímicos (e.g. presencia de micromoléculas como pigmentos antocianicos, alcaloides, látex, etc., en algunos vegetales), no se utilizan en Macrotaxonomía (Nieto & Llorente-Bousquets, 1994).

### Caracteres moleculares del ADN

Las técnicas modernas de manipulación del ADN se basan en el aprovechamiento de una de las principales propiedades de esta macromolécula orgánica: la complementariedad de las bases nitrogenadas de sus dos cadenas helicoidales (Bianchi, 1990). El desarrollo espectacular de estas técnicas se produjo principalmente a partir de la década del 80, cuando se generalizaron el uso de las endonucleasas de restricción para cortar el ADN en determinados sitios de reconocimiento y la técnica denominada *Reacción en Cadena de la Polimerasa* (PCR) para obtener múltiples copias de un mismo fragmento de ADN (Satz & Kornblihtt, 1993).

Las endonucleasas de restricción son enzimas que las bacterias emplean para destruir el ADN foráneo, generalmente de virus. Fueron descubiertas en 1978 y permiten reconocer secuencias de nucleótidos de 4 a 10 pares de bases (pb) y cortar el ADN en puntos específicos de reconocimiento (Tamarin 1996; Hillis *et al.*, 1996). Para realizar una PCR es preciso contar con un termociclador, en el cual se colocará el ADN "blanco" conjuntamente con nucleótidos, enzima polimerasa (TAQ polimerasa) y los cebadores o *primers* específicos para el gen en estudio (Satz & Kornblihtt, 1993). La muestra se somete a altas temperaturas (e.g. 90°C), para que el ADN se desnaturalice y se separen sus cadenas complementarias al romperse los puentes de hidrógeno. Luego se reduce bruscamente la temperatura (e.g. 45°C), a fin de que se comiencen a formar cadenas complementarias de aquéllas previamente separadas, a partir de los cebadores incorporados a la muestra y gracias a la presencia de los nucleótidos y de la enzima polimerasa. La repetición de este procedimiento en varios ciclos sucesivos permite obtener múltiples copias del ADN "blanco". El descubrimiento de la TAQ polimerasa, obtenida a partir de la bacteria termófila *Thermus aquaticus*, hizo posible la generalización de la PCR, ya que al resistir altas temperaturas no exige que en cada ciclo se adicione enzima polimerasa.

Las muestras de organismos que serán sometidos a estudios de ADN deben ser conservadas convenientemente, por ejemplo los insectos se deben colocar en alcohol al 100% o en *freezer* a -80°C, inmediatamente después de muertos (Reiss *et al.*, 1995). Una vez en el laboratorio se procede a la extracción del ADN, es decir, a su separación de otras moléculas orgánicas mediante el uso de productos como detergentes, fenol y/o cloroformo isoamílico (Hillis *et al.*, 1996). En organismos muy pequeños la extracción comporta la destrucción del ejemplar, pero en especímenes grandes sólo basta tomar una muestra de tejido. En este último caso es conveniente conservar los ejemplares completos como material de referencia (= *voucher specimens*). En la actualidad es posible extraer ADN no sólo a partir de especies vivientes sino también de restos fósiles (Lanteri & Confalonieri, 2001).

Los pasos siguientes a la extracción del ADN son la purificación, la amplificación por PCR y la aplicación de algún método, para cuya elección se tomará en cuenta principalmente el tipo de estudio a realizar y los recursos económicos y tecnológicos disponibles. Las técnicas moleculares más utilizadas para inferir relaciones filogenéticas entre grupos de organismos, son las de **Secuenciación** y en segundo término los **Análisis de sitios de restricción**, pero para el estudio de las variaciones y la estructura poblacional, el flujo génico interpoblacional y otros aspectos relacionados con los procesos de especiación, se suelen emplear marcadores moleculares menos costosos y de más fácil aplicación (Avise, 1994; Olmstead & Palmer, 1994).

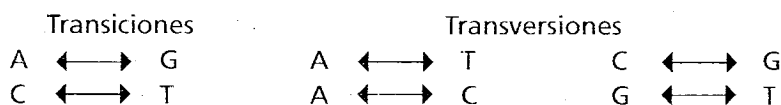
Tanto las técnicas de Secuenciación como las de Análisis de sitios de restricción pueden aplicarse sobre genes nucleares de copia única o de copias múltiples (e.g. genes nucleares de ADN ribosomal que codifican para ARN ribosómico= ADNr), y también sobre genes mitocondriales (ADNmt) y de los cloroplastos (ADNcp) (de copias múltiples ya que hay cientos a miles de dichas organelas por célula).

## Técnicas de secuenciación

Las técnicas de secuenciación de ADN permiten determinar el orden en que se encuentran ubicadas las bases nitrogenadas responsables de la información genética que reside en dicha molécula. Fueron desarrolladas por dos investigadores en forma independiente, uno de Harvard (Walter Gilbert) y otro de Cambridge (Frederick Sanger), quienes gracias a sus investigaciones se hicieron acreedores al premio Nobel de química en 1980 (Tamarín, 1996). El método propuesto por Sanger se denomina del "didesoxi", pues utiliza didesoxinucleótidos o análogos de nucleótidos. Consiste básicamente en realizar una reacción de PCR especial a partir de la cual se obtienen fragmentos fluorescentes del ADN "blanco", de todos los tamaños posibles, en cuyo extremo final se ubican los didesoxinucleótidos, ya que cuando éstos ingresan a la reacción de síntesis, ésta se interrumpe.

Los fragmentos de diferente tamaño se separan por electroforesis en gel (Hillis *et al.*, 1996; Tamarín, 1996). A medida que se lleva a cabo la separación de los fragmentos, un lector láser detecta la intensidad de la emisión fluorescente de los mismos y de este modo identifica las distintas bases nitrogenadas. Los cromatogramas resultantes de la lectura de los geles se observan en una computadora y se traducen directamente en secuencias de nucleótidos. En la actualidad se utilizan métodos de secuenciación modificados a partir del de Sanger, pero que proceden de manera más rápida, en especial, en lo que respecta a la separación e identificación de los fragmentos.

Cada sitio o posición de una secuencia de ADN se considera un carácter con cuatro estados posibles, correspondientes a las diferentes bases nitrogenadas del ADN: A (adenina), T (timina), C (citosina) y G (guanina). Adenina y guanina son bases púricas, y citosina y timina bases pirimídicas. Cuando se comparan secuencias de cientos y miles de nucleótidos (o pares de bases), en varias especies o individuos, suelen encontrarse sitios invariantes (sin mutaciones puntuales) y sitios donde se han producido cambios o sustituciones de bases (= mutaciones puntuales), de dos tipos principales, **transiciones** (cambios de purina a purina o de pirimidina a pirimidina) y **transversiones** (cambios de purina a pirimidina o viceversa). Por ejemplo, si los nucleótidos AT de una especie, son reemplazados en otra especie por los nucleótidos GC, se interpretará que se han producidos dos transiciones (el cambio de A a G es de purina a purina, y el cambio de T a C, de pirimidina a pirimidina); pero si se hubiera producido un cambio de AT a CG, habrán ocurrido dos transversiones. Existen cuatro transiciones y ocho transversiones posibles:



Además de las sustituciones de bases, se producen cambios que consisten en deleciones (pérdidas de bases) e inserciones (ganancia o adición de bases), también denominadas mutaciones *indel*. En este caso, al comparar las secuencias de dos especies, se advierte que una de ellas es más larga que la otra (tendrá mayor número de nucleótidos) (Tabla III). La presencia de inserciones y deleciones dificulta la determinación de la correspondencia entre los sitios o posiciones de los taxones comparados. El procedimiento por el cual se establece la equivalencia (u homología posicional) de los sitios se denomina alineación y se verá con mayor detalle en el Capítulo 10.

**Tabla III.** Secuencia de bases del ADN de cuatro taxones (B-E), en los cuales se observan sustituciones (transiciones y transversiones), inserciones y deleciones, con respecto al taxón A.

Especie A:	AATCGTTCC
Especie B:	AACCGTTCC (sustitución= transición en la tercera posición)
Especie C:	AAACGTTCC (sustitución= transversión en la tercera posición)
Especie D:	AAGGTCGTTCC (inserción de dos bases)
Especie E:	AA - - GTTCC (deleción de dos bases)

Las secuencias completas de los genes del genoma eucariótico incluyen cientos o miles de pares de nucleótidos o pares de bases (bp), pero sólo una escasa proporción presenta variacio-

nes. Debido a su gran tamaño, las tablas de secuencias de ADN ya no se publican en los trabajos, sino que se registran directamente en bases de datos electrónicas, con un número o código de identificación. Una de las bases más consultadas, a la que se puede acceder a través de Internet, es *GenBank* (Hillis & Moritz, 1990).

### Análisis de sitios de restricción

Las técnicas para el análisis de sitios de restricción han tenido un gran impacto en estudios sistemáticos, a partir de la década del 80, sin embargo su uso ha disminuido desde que se generalizaron las técnicas de secuenciación del ADN, y actualmente se emplean como una primera aproximación a la inferencia filogenética molecular (Hillis *et al.*, 1996). Entre dichas técnicas cabe citar la denominada RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*) y la técnica de AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*).

La técnica de RFLP consiste en digerir el ADN en estudio mediante distintas endonucleasas de restricción (se digiere con una o dos enzimas por experimento), lo cual permite obtener fragmentos de diferentes tamaños, que luego se separan por electroforesis, se transfieren a una membrana de filtro, y se hibridan con sondas (oligonucleótidos de secuencia conocida) (Wettstein, 1992), marcadas radiactivamente o con algún método no radiactivo colorimétrico y/o inmunológico/fluorescente. De este modo se pueden individualizar los sitios con secuencias complementarias (Awise, 1994; Hillis *et al.*, 1996). Entre sus múltiples aplicaciones cabe destacar el análisis de ADN mitocondrial a nivel de poblaciones humanas (Templeton, 1983; Cann *et al.*, 1987).

El número de fragmentos producidos por el corte de las distintas enzimas de restricción y el tamaño de estos fragmentos es generalmente diferente para cada especie. Estas diferencias se interpretan como debidas a mutaciones (inserciones, deleciones, o sustituciones de bases) y permiten elaborar mapas de restricción característicos de los taxones comparados. Un mapa de restricción es una representación de la estructura física del ADN en que se localizan los diferentes sitios. La presencia o ausencia de los sitios de restricción se codifica como carácter taxonómico. El número de caracteres dependerá de la cantidad de enzimas utilizadas y del número de sitios que éstas permitan reconocer (Awise, 1994; Hillis *et al.*, 1996). Al igual que en el caso de los análisis proteicos, puede haber sitios polimórficos (presentes/ausentes) en una misma especie. En la figura 7 se ilustra el mapa de restricción de los camélidos sudamericanos (guanaco, alpaca, llama y vicuña), clasificados en los géneros *Lama* y *Vicugna*, y su comparación con el mapa de restricción del camello del viejo mundo (*Camelus bactrianus*).

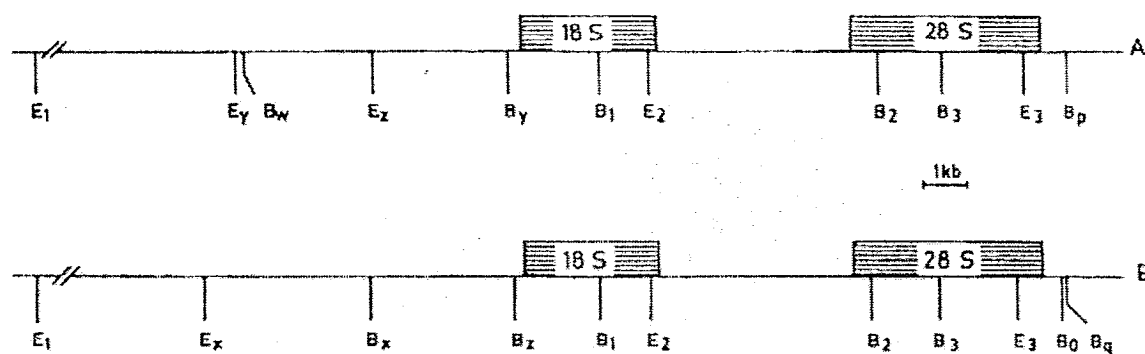


Figura 7. Mapas de restricción de los camélidos sudamericanos (A) y del camello del viejo mundo (B), utilizando dos endonucleasas de restricción *EcoRI* y *BamHI* (identificadas con E y B), para digerir el ADN. En el esquema se puede observar la posición de cada uno de los cortes producidos por las enzimas (señalados con el acrónimo de la enzima y un número o letra). Los recuadros indican zonas conservadas, ubicadas en los genes de ADN ribosómico 18S y 28S (modificado de Semorile *et al.*, 1994).

## Otros marcadores moleculares

Uno de los marcadores utilizados frecuentemente para analizar variaciones intrapoblacionales o para diferenciar poblaciones o especies próximas es la técnica de RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*). Esta técnica utiliza una serie de *primers* arbitrarios o al azar, que se "pegan" al "ADN blanco" donde encuentran secuencias complementarias. Los productos de amplificación por PCR se separan por electroforesis y se obtienen bandas marcadoras (Scataglini *et al.*, 2000). Los caracteres registrados consisten en la presencia o ausencia de bandas RAPDs. Cuando se realizan estudios poblacionales, a partir de dichas bandas marcadoras se calculan frecuencias alélicas, que luego se analizan mediante métodos de distancia (ver Capítulo 6).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

Registre el mayor número de características posibles para distinguir las especies del grupo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae) (Fig. 8) y vuélquelos en una tabla de taxones por caracteres. Para seleccionar los caracteres puede tomar como referencia la figura 1. En caso de registrar caracteres cualitativos con dos o más estados, asigne un código a cada uno de ellos (e.g. 0 y 1; 1 y 2; 1, 2 y 3). Los caracteres cuantitativos continuos podrá expresarlos en la medida que fueron tomados, o a través de índices o proporciones.

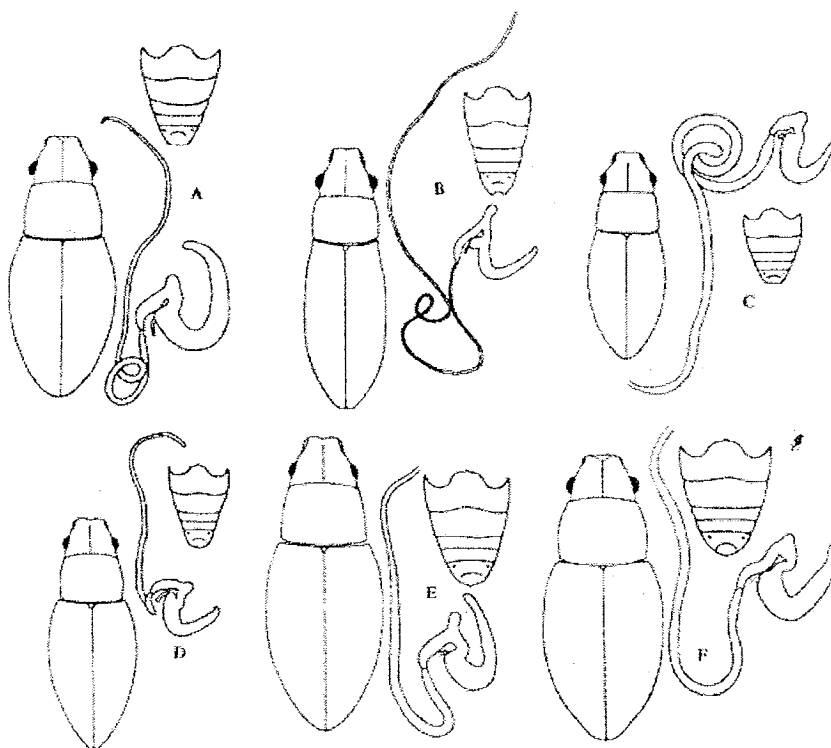


Figura 8. Ilustración esquemática de las especies del grupo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae): A, *Asynonychus tessellatus*; B, *A. viridipallens*; C, *A. durius*; D, *A. santafecinus*; E, *A. pallidus* morfotipo I; F, *A. pallidus* morfotipo II (modificado de Lanteri *et al.*, 1987). Se ha representado la cabeza, protórax y élitros (vista dorsal), el abdomen y la espermateca con su conducto.

## EJERCICIO 2

Elabore una lista de al menos 10 caracteres utilizados para clasificar grupos de animales, plantas y Protistas. Para cada carácter señale sus estados y la fuente a la que pertenecen.

## EJERCICIO 3

Comas *et al.* (1979) obtuvieron patrones electroforéticos a partir de proteínas de las semillas de siete especies de plantas del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae) (Fig. 9). Las 84 bandas o electromorfos que se observan en la figura, se consideraron caracteres con estados presente (si todos los individuos de la especie tenían esa banda), presente/ausente (algunos individuos presentaban bandas y otros no) y ausente (sin bandas en esa posición). La mayoría de los caracteres (60 bandas) son polimórficos a nivel específico (bandas presente/ausente).

1. A partir del patrón electroforético de la figura 9, construya una tabla de especies por caracteres, y registre los estados para cada una de las especies estudiadas.
2. ¿Qué opinión le merece el hecho de que se hayan registrado numerosos polimorfismos?

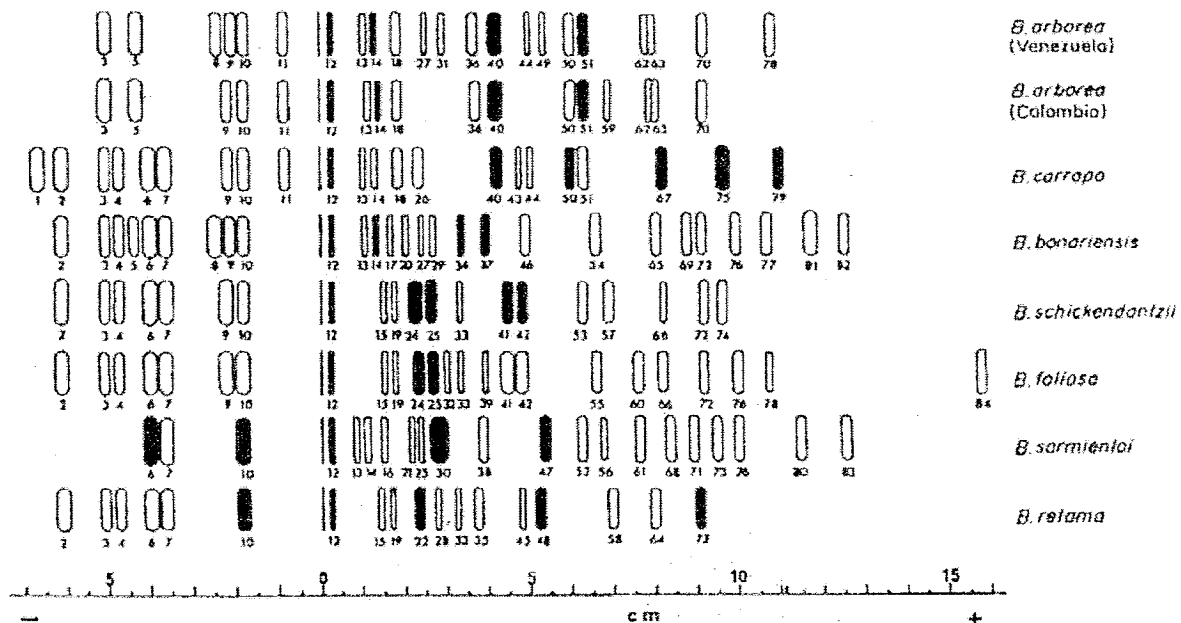


Figura 9. Representación esquemática del patrón de bandas de proteínas seminales de siete especies de *Bulnesia* (Zygophyllaceae) (modificado de Comas *et al.*, 1979). El cero de la escala indica el lugar de siembra de las muestras proteicas. Las bandas monomórficas para las especies estudiadas, se indicaron con negro y las polimórficas, con blanco.

## EJERCICIO 4

Langor & Sperling (1995) obtuvieron un mapa de restricción (Fig. 10) para cinco especies del género *Pissodes* (Coleoptera: Curculionidae), gorgojos muy perjudiciales para las plantaciones de pinos. En el mapa se observan los sitios en que 10 endonucleasas de restricción han cortado los genes mitocondriales de la Citocromo

Oxidasa I (COI) y Citocromo Oxidasa II (COII). Las enzimas utilizadas se identificaron mediante los acrónimos A, B, D, E, H, N, R, S, T, y X. Los estados de caracteres para cada especie son sitios presentes o ausentes. Los sitios polimórficos se hallan indicados con líneas interrumpidas (pueden codificarse con un signo de interrogación). El número total de caracteres será igual a la suma de los cortes producidos por todas las enzimas.

1. A partir del mapa de restricción de la figura 10, obtenga una tabla de especies por caracteres.
2. ¿Qué tipo de técnicas emplearía para analizar estos datos? ¿Fenéticas o Cladísticas? Justifique su respuesta.

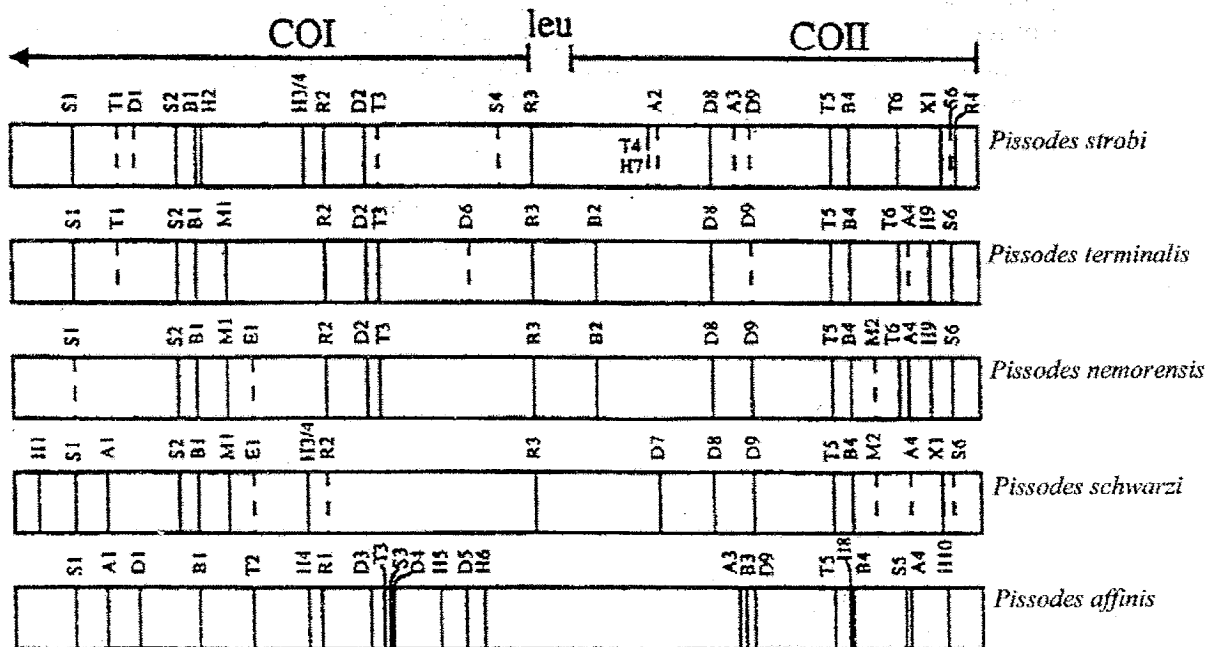


Figura 10. Mapas de restricción correspondientes a cinco especies del género *Pissodes* (Coleoptera: Curculionidae) (Langor & Sperling, 1995). Las 10 enzimas de restricción utilizadas se identifican con letras (A, B, D, E, H, M, R, S, T y X) y los sitios donde cada enzima cortó al ADN mitocondrial (genes COI y COII) se hallan numerados correlativamente.

### EJERCICIO 5

Sobre la base de la matriz de secuencias de ADN que se brinda en la tabla IV:

1. Indique cuáles son los sitios variables e identifique las sustituciones de bases (transiciones y transversiones), y las mutaciones de tipo *indel* (inserciones y deleciones) de las secuencias de las especies B-H, con respecto a la especie A.
2. ¿Qué cambios son más frecuentes, las transiciones o las transversiones? Ejemplifique.

**Tabla IV.** Secuencias de ADN para siete especies hipotéticas. Las bases nitrogenadas se indican con A= adenina, C= citosina, G= guanina y T= timina; los sitios ambiguos (no se sabe qué base corresponde por problemas en el procedimiento de secuenciación o por presencia de

heterocigosis o heteroplasma), mediante la notación M= A/C, R= A/G, W= A/T, S= C/G, Y= C/T, K= G/T, X= cualquiera de las cuatro bases; las columnas rellenas con (.) representan caracteres invariantes; el signo (-) indica ausencia de bases en ese sitio.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Especie A</i>	C	A	C	T	T	T	A	C	C	G	C	G	G	C	C	A	-
<i>Especie B</i>	T	R	C	T	C	T	A	A	.	G	C	G	.	C	C	-	A
<i>Especie C</i>	K	T	W	C	T	C	T	T	.	A	T	T	.	C	A	-	A
<i>Especie D</i>	K	T	T	S	T	C	T	T	.	A	C	G	.	C	C	-	A
<i>Especie E</i>	T	T	T	C	A	Y	X	A	.	A	T	T	.	C	A	-	T
<i>Especie F</i>	T	T	T	T	C	C	T	A	.	G	?	G	.	C	A	-	A
<i>Especie G</i>	K	T	T	C	A	C	T	T	.	G	C	A	.	T	A	-	T
<i>Especie H</i>	M	T	T	C	C	C	T	T	.	G	C	G	.	T	A	-	C

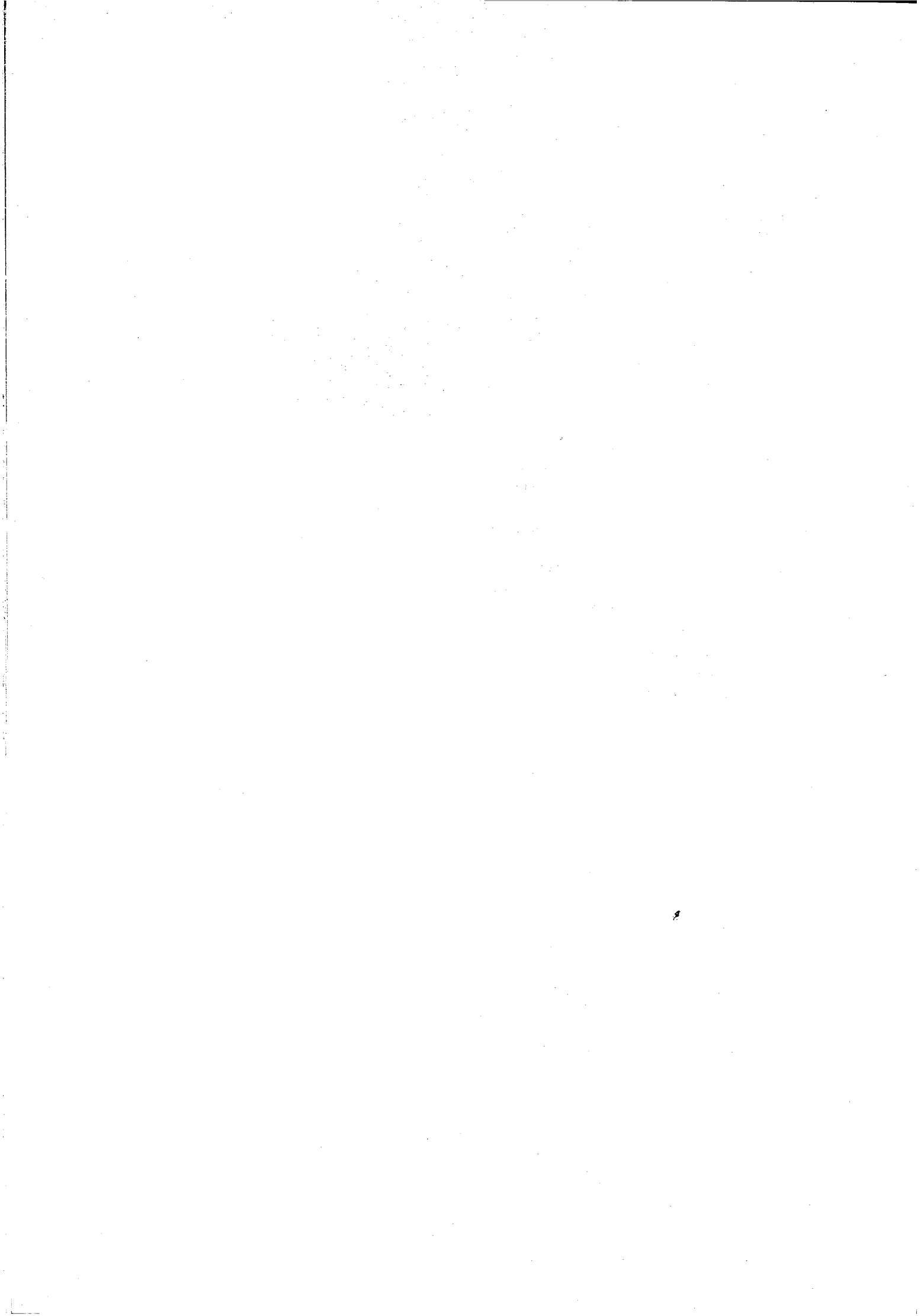
## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARNOLD, M. L. & S. K. EMMS. 1998. Molecular markers, gene flow, and Natural Selection. Pp. 410-441. En: Soltis, D. E., P. S. Soltis & I. J. Doyle (eds.) *Molecular Systematics of plants II. DNA sequencing*. Kluwer Academic Publications, Boston.
- AVISE, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York.
- BENNETT, M. D. 1995. The development and use of genomic in situ hybridization (GISH) as a new tool in plant biosystematics. En: Brandham, P. E. & M. D. Bennett (eds.) *Kew Chromosomes Conference IV*. Royal Botanic Gardens Kew.
- BIANCHI, N. O. 1990. ADN, una molécula maravillosa. *Ciencia hoy* 8: 27-35.
- BIANCHI, N. O., M. S. BIANCHI, J. E. CLEAVER, & S. WOLFF. 1985. The pattern of restriction enzyme-induced banding in the chromosomes of chimpanzee, gorilla, and orangutan and its evolutionary significance. *Journal of Molecular Evolution* 22: 323-333.
- BIDAU, C., M. D. GIMENEZ & J. R. CONTRERAS. 1996. Especiación cromosómica y la conservación de la variabilidad genética: el caso del género *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). *Mendeliana* 12: 25-37.
- BOOKSTEIN, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BOROWIK, O. A. 1995. Coding chromosomal data for phylogenetic analysis: phylogenetic resolution of the *Pan-Homo-Gorilla* trichotomy. *Systematic Biology* 44: 563-570.
- CANN, R. L., M. STONEKING & A. C. WILSON. 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31-36.
- COMAS, C. I., A. D. BURGHARDT & J. H. HUNZIKER. 1984. Estudios electroforéticos de proteínas seminales en *Bulnesia retama* y *B. chilensis* y su relación con las otras especies del género. *Darwiniana* 25: 227-234.
- COMAS, C. I., J. H. HUNZIKER & J. V. CRISCI. 1979. Species relationships in *Bulnesia* as shown by seed protein electrophoresis. *Biochemical Systematics and Ecology* 7: 303-308.
- CONFALONIERI, V., J. VILARDI & B. SAIDMAN. 1990. Esterase variation among Argentine populations of *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera). *Genétique, Selección, Evolución* 22: 279-288.
- CRAWFORD, D.J. 1983. Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. Pp. 257-287. En: Tanksley S. D. & T. J. Orton (eds.)

- Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Part A. Elsevier, Amsterdam.
- DULOUT, F. 1979. Técnicas modernas en citogenética molecular y su empleo en Zoología. *Acta Zoológica Lilloana* 34: 27-37.
- FARRIS, J. S., A. G. KLUGE, & M. J. ECKHARDT. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* 19: 172-189.
- GORR, T., T. KLEINSCHMIDT & H. FRICKE. 1991. Close tetrapod relationships of the coelacanth *Latimeria* indicated by haemoglobin. *Nature* 351(6325): 394-397.
- GRANT, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York.
- GUY, F., M. BRUNET, M. SCHMITTBUHI, & L. VIRIOT. 2003. New approach in hominoid taxonomy: morphometrics. *American Journal of Anthropology* 121: 198-218.
- HILLIS, D. M. & C. MORITZ. 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- HILLIS, D. M., C. MORITZ & B. K. MOBLE. 1996. *Molecular Systematics*, 2nd ed., Sinauer Ass. Inc. Sunderland, Massachusetts.
- HILLIS, D. M. & J. J. WIENS. 2000. Molecules versus morphology in Systematics. Pp. 1-19. En: Wiens J. J. (ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
- KITCHING, I. J., P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES & D. M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. The Systematics Association Publication N° 11. Oxford University Press Inc., New York.
- LANGOR, D. W. & F. A. H. SPERLING. 1995. Mitochondrial DNA variation and identification of bark weevils in the *Pissodes strobi* species group in Western Canada (Coleoptera: Curculionidae). *The Canadian Entomologist* 127: 895-911.
- LANTERI, A. A. & V. A. CONFALONIERI. 2001. El ADN del pasado: Estudio del material genético de las momias y los fósiles. *Ciencia hoy* 11: 45-55.
- LANTERI, A. A., N. B. DÍAZ, M. S. LOIÁCONO & M. D. C. COSCARÓN. 1987. Aplicación de técnicas numéricas al estudio sistemático del grupo de *Asynonychus durius* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Entomological Arbaiten Museum Frey*, 35/36: 171-198.
- MARCUS, L. E., M. CORTI, A. LOY, G. J. P. NAYLOR, & D. E. SLICE (eds.) 1996. *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series, Plenum Press, New York and London.
- MAXSON, R. D. & L. R. MAXSON. 1986. Micro-complement fixation. A quantitative estimator of protein evolution. *Molecular Biology and Evolution* 3: 375-388.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MICKEVICH, M. F. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31: 461-468.
- NIETO MONTES de OCA, A. & J. LLORENTE BOUSQUETS. 1994. Caracteres moleculares en los métodos de la sistemática moderna. Pp. 157-205. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- OLIVERO, O. A., J. S. LÓPEZ-CAMELO, E. C. LOPRETTO & N. O. BIANCHI. 1987. CAC: A computer system to detect homologies through chromosome arm comparisons. *Caryologia* 40: 275-286.
- OLMSTEAD, R. G. & J. D. PALMER. 1994. Chloroplast DNA systematics: a review of methods and data analysis. *American Journal of Botany* 81: 1205-1224.
- PEREZ, S. J. 2003. Morfometría de poblaciones humanas prehistóricas. Una comparación de técnicas tradicionales y geométricas. *Intersecciones en Antropología* 4: 109-117.
- PIMENTEL, R. A. & R. RIGGINS. 1987. The nature of cladistic data. *Cladistics* 3: 201-209.
- POGGIO, L., V. CONFALONIERI, C. COMAS, G. GONZÁLEZ & C. A. NARANJO. 1999. Genomic affinities of *Zea luxurians*, *Z. diploperennis*, and *Z. perenni*: Meiotic behavior of their F1 hybrids and genomic in situ hybridization (GISH). *Genome* 42: 993-1000.
- REIG, O. A. 1984. Significado de los métodos citogenéticos para la distinción y la interpretación de las especies, con especial referencia a los mamíferos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Zoología* 13: 872-879.
- REISS, R. A., D. P. SCHWERT & A. ASHWORTH. 1995. Field preservation of Coleoptera for molecular genetic analyses. *Environmental Entomology* 24: 716-719.
- ROHLF, F. J. & L. F. MARCUS. 1993. A revolution in Morphometrics. *TREE* 8: 129-132.
- SÁNCHEZ, V. & V. CONFALONIERI. 1993. Chromosome banding pattern in *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera: Acrididae). *Citobios* 73: 105-110.
- SATZ, M. L. & A. R. KORNBLIHTT. 1993. La reacción en cadena de la polimerasa: el método y sus aplicaciones. *Ciencia hoy* 4: 52-59.
- SAURA, A., J. LOKKI & E. SUOMALAINEN. 1993.



- Origin of poliploidy in parthenogenetic weevils. *Journal of Theoretical Biology* 163: 449-456.
- SCATAGLINI, M. A., V.A. CONFALONIERI & A. A. LANTERI. 2000. Dispersal of the cotton boll weevil (Coleoptera: Curculionidae) in South America: evidence of the RAPD's analysis. *Genetica* 108: 127-136.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SMITH, A. 1994. *Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific Publications, London.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1979. *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. 2nd Ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- SEMORILE, L. C., J. V. CRISCI & L. VIDAL-RIOJA. 1994. Restriction site pattern in the ribosomal DNA of Camelidae. *Genetica* 92: 115-122.
- SOLARI, A. 1999. *Genética Humana: fundamentos y aplicaciones en medicina*. 2º Ed., Editorial Panamericana, Buenos Aires.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS & I. J. DOYLE. 1998. *Molecular Systematics of plants II. DNA sequencing*. Kluwer Academic Publications, Boston.
- STEVENS, P. F. 1991. Character states, continuous variation and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* 11: 353-383.
- TAMARÍN, R. H. 1996. *Principios de Genética*. Ed. Reverté S. A., Barcelona.
- TEMPLETON, A. R. 1983. Phylogenetic inference from restriction endonuclease cleavage site maps with particular reference to the humans and apes. *Evolution* 37: 221-244.
- WENZEL, J. W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review in Ecology and Systematics* 23: 361-381.
- WETTSTEIN, R. 1992. Las sondas de ácidos nucleicos: una nueva herramienta para el diagnóstico y la investigación. *Ciencia hoy* 4: 46-51.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley & Sons, New York.



## CAPÍTULO 5

### ESPECIE, VARIACIÓN INFRAESPECÍFICA Y DECISIONES TAXONÓMICAS

LANTERI, ANALÍA A., M. MARTA CIGLIANO Y MARTA S. FERNÁNDEZ



#### ESTATUS ONTOLÓGICO DE LA ESPECIE

El término especie alude a tres conceptos diferentes aunque estrechamente relacionados, la categoría o rango especie (nivel básico de la jerarquía linneana), los taxones especie (grupos de organismos descritos sobre la base de algún criterio taxonómico y asignados a la categoría especie), y las especies biológicas (entes de la naturaleza capaces de evolucionar) (Reig, 1979; Lanteri, 1995; Bock, 2004). En este contexto los taxones especie constituyen hipótesis sobre el estatus ontológico de determinados conjuntos de organismos.

Linneo y sus contemporáneos del siglo XVIII consideraban a los taxones especie como entidades reales de la naturaleza, pero al mismo tiempo adherían a conceptos abstractos como el de «esencia», asociado con la filosofía aristotélico-platónica (Mayr, 1998). El concepto de especie de estos taxónomos puede definirse como «esencialista» (= los miembros de una especie comparten la misma esencia), «fijista» (= las especies son inmutables) y «tipologista» (= se describen arquetipos y las variaciones son irrelevantes para el reconocimiento específico).

A partir de la publicación del «Origen de las especies» (Darwin, 1859), se comenzó a considerar a la especie como un agregado de poblaciones morfológicamente variables y con capacidad de evolucionar (Mayr, 1982; Reig, 1983). El concepto aristotélico-linneano fue gradualmente reemplazado por una concepción evolutiva y basada en el aislamiento reproductivo, sin embargo en la práctica taxonómica se continuaron aplicando criterios arbitrarios, ya que la distinción entre especies y variedades dependía de una evaluación subjetiva de la magnitud de las diferencias observadas.

A mediados del siglo XX y en el contexto de las controversias sobre la clasificación protagonizadas por taxónomos evolutivos y feneticistas, se plantearon dos posturas con respecto a las especies: el **Realismo Evolutivo** y el **Nominalismo** (Crisci, 1981, 1994; Mayr, 1982), las cuales se expresaron en numerosos trabajos que involucran conceptos filosóficos de realidad, individualidad y entidad (Ghiselin, 1974; Hull, 1976; Reig, 1979; Mayr, 1982; Wiley, 1978; Baum, 1998). Los feneticistas (= nominalistas) sostuvieron que en la naturaleza sólo existen los organismos individuales (Sokal, 1973; Sokal & Crovello, 1970), y según los taxónomos evolutivos las especies son entidades reales de la naturaleza, que constituyen unidades de evolución (Huxley, 1940; Mayr, 1957; Simpson, 1961; Dobzhansky, 1970).

Ciertos genetistas de poblaciones apoyaron la posición nominalista, con el argumento de que los híbridos interespecíficos e intergenéricos constituyen una prueba en contra de la realidad de las especies, dado que demuestran que las barreras reproductivas entre miembros de distintas especies son muchas veces inexistentes o incompletas (Levin, 1979; Lovtrup, 1979). Además, argumentaron que las características atribuidas generalmente a las especies, como por ejemplo la capacidad de evolucionar, son atributos de las poblaciones locales o demos. Los realistas justificaron su posición, con argumentos biológicos (los miembros de la misma especie

están cohesionados por la reproducción), evolutivos (las especies tienen roles ecológicos y evolutivos propios), y empíricos (muchas especies reconocidas en las clasificaciones vernáculas coinciden con las entidades descritas por los taxónomos) (Mayr, 1969; 1982). Reig (1979) basó su postura realista en la "Teoría general de sistemas" de Bertalanffy (1975), y en consecuencia consideró a las especies como "biosistemas genético-evolutivos".

A partir de la década del 80 se afianzó la posición realista con respecto a las especies biológicas, conjuntamente con el enfoque filogenético de la clasificación (Wheeler & Meier, 2000). No obstante, en años recientes han resurgido posiciones nominalistas como la de Mishler & Brandon (1987) y Mishler & Theriot (2000), quienes postulan que las entidades reales de la naturaleza son: los organismos (unidades fisiológicas), los linajes (unidades evolutivas) y los demos (unidades reproductivas), pero las especies son grupos monofiléticos cuya delimitación y nominación de acuerdo con el sistema linneano formal, depende de una decisión arbitraria de los taxónomos. Finalmente cabe señalar la postura de algunos autores, según los cuales ciertas especies constituyen grupos arbitrarios, por ejemplo las especies agámicas (con reproducción asexual o partenogenética), en tanto que otras tienen una funcionalidad en la naturaleza, como la que han descrito los realistas (Crisci, 1981, 1994; Mayr, 2000; Meier & Willmann, 2000).

### CONCEPTOS DE ESPECIE

Hasta el presente se han propuesto más de 20 definiciones o conceptos de especie (Crisci, 1981, 1994; Mayden, 1997; Llorente Bousquets & Michán Aguirre, 2000), algunos con mayor énfasis en aspectos teórico-filosóficos (e.g. concepto evolutivo) y otros basados en criterios más operacionales (e.g. concepto morfológico). La coexistencia de distintas definiciones de especie es tal vez inevitable, pues debido a la enorme diversidad orgánica no se podría aplicar un mismo concepto en todos los casos (Mishler & Donoghue, 1982). Sin embargo, esta disparidad para el reconocimiento de las especies representa un problema, por ejemplo, cuando se quieren realizar estimaciones de la biodiversidad, análisis históricos o caracterizaciones demográficas de los taxones, y se advierte que las especies descritas no son equivalentes (Llorente Bousquets & Michán Aguirre, 2000; Cracraft, 2000).

Entre los conceptos asociados con la posición nominalista, cabe mencionar el Morfológico (Cain, 1954), el Paleontológico (según Simpson, 1961) y el Fenético (Sokal, 1973); entre los conceptos realistas propuestos por los taxónomos evolutivos, el Biológico (Mayr, 1970), el Cohesivo (Slobodchikoff, 1976) y el Evolutivo (Wiley, 1978, modificado de Simpson, 1961); y entre las definiciones propuestas por los cladistas, el concepto Filogenético (Nixon & Wheeler, 1990), el Autapomórfico (de Queiroz & Donoghue, 1988, 1990) y el Monofilético (Mishler & Brandon, 1987) (Tabla I).

**Tabla I.** Algunos conceptos de especie propuestos por representantes de las distintas escuelas de la clasificación.

Concepto de especie	Definición	Autor
Morfológico	Conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas.	Cain (1954)
Paleontológico	Serie cronológica en un solo linaje cuyos límites, por definición, son arbitrarios.	Simpson (1961)

Concepto de especie	Definición	Autor
Fenético	Grupo de poblaciones fenéticamente similares en muchos tipos de caracteres (morfológicos, etológicos, moleculares, etc.) cuyos límites se pueden establecer por una evaluación numérica.	Sokal (1973)
Biológico o de aislamiento reproductivo	Grupo de poblaciones naturales, genéticamente similares, interfértiles, y aisladas reproductivamente de otros grupos análogos.	Mayr (1970)
Evolutivo	Secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (= linaje) que evoluciona separadamente de otros linajes y que tiene un papel evolutivo y tendencias propios.	Simpson (1961) Wiley (1978)
Cohesivo	Sistema de individuos y poblaciones genéticamente similares, que se mantienen como una unidad cohesiva a causa de un conjunto de presiones de selección, que balancean las fuerzas desorganizadoras impuestas por factores ambientales, mutación o recombinación génica.	Slobodchikoff (1976)
Filogenético	Menor grupo de poblaciones sexuales o linajes asexuales que puede reconocerse por una combinación única de estados de caracteres, en individuos comparables (= semaforontes).	Nixon & Wheeler (1990)
Autapomórfico	Unidad cladística resuelta más pequeña, que posee al menos un carácter que la diferencia de otras.	De Queiroz & Donoghue (1988, 1990)
Monofilético	Taxones menos inclusivos que se pueden reconocer en una clasificación, en la cual los organismos son agrupados sobre la base de la evidencia de monofilia.	Mishler & Brandon (1987)

Uno de los conceptos de mayor aceptación entre los sistemáticos es el concepto biológico (Mayr, 1970), el cual pone su acento en la interfertilidad de los miembros de la misma especie y su aislamiento reproductivo con respecto a otros grupos. Sin embargo, dicho concepto es difícilmente llevado a la práctica, ya que exige la demostración empírica del aislamiento reproductivo, y no es aplicable en el caso de especies agámicas y paleoespecies.

Las especies agámicas han sido definidas como "grupos de poblaciones de reproducción uniparental" (Cain, 1954), y a criterio de algunos autores sus límites son arbitrarios (Mayr, 2000; Meier & Willmann, 2000). Por lo contrario, otros especialistas consideran que las agamo-especies son entidades reales de la naturaleza, que representan clados jerárquicamente organizados, originados a partir de un individuo fundador (Wiley & Mayden, 2000; Wheeler & Platnick, 2000). En la figura 1 se ilustra cómo una hembra que adquirió la capacidad de reproducirse asexualmente

o por partenogénesis, dio lugar a una agamospecie, la cual se halla separada completamente de su especie ancestral, de reproducción sexual biparental.

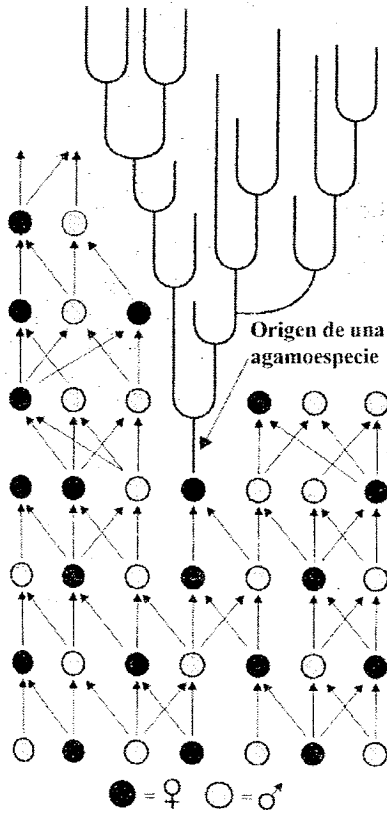


Figura 1. Surgimiento de una agamospecie, a partir de una hembra fundadora (modificado de Meier & Willmann, 2000).

Las paleoespecies o cronopecies también suelen interpretarse como entidades arbitrarias (Simpson, 1961; Pascual, 1996), pues la evaluación de la magnitud de las discontinuidades observadas a lo largo de una serie cronológica depende generalmente del criterio subjetivo del

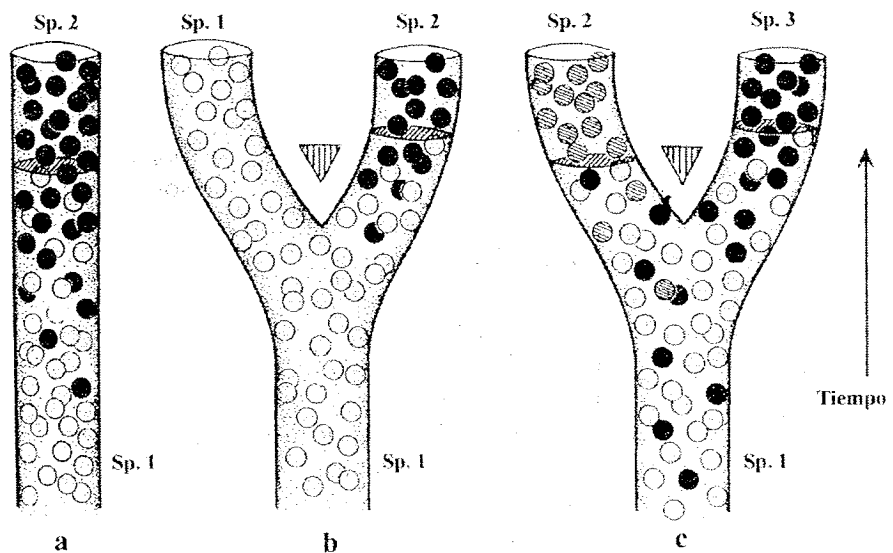


Figura 2. Ilustración de tres mecanismos de especiación: a, surgimiento de una paleoespecie (sp 2), por adquisición de novedades evolutivas (puntos negros), a lo largo de un linaje simple, a través del tiempo; b, evento de especiación que da lugar al origen de dos especies, la sp 1 no difiere en sus características, de la especie ancestral, en tanto que los individuos de la sp 2 adquieren novedades evolutivas (puntos negros); c, las dos especies surgidas a partir de un evento cladogenético difieren de la especie ancestral y adquieren novedades evolutivas (puntos con rayas en la sp 2 y puntos negros en la sp 3) (modificado de Wheeler & Platnick, 2000).

paleontólogo. Sin embargo, cladistas como Wiley & Mayden (2000) y Wheeler & Platnick (2000) consideran que las paleoespecies, surgidas como consecuencia de una especiación filética (a lo largo de un linaje simple que evoluciona en el tiempo), no son necesariamente arbitrarias (Fig. 2 a). Según Eldredge & Cracraft (1980) y Nelson & Platnick (1981) tanto las especies fósiles como las vivientes constituyen hipótesis sobre grupos de organismos que han existido o existen en la naturaleza, como consecuencia de algún mecanismo de especiación, sea éste gradual (= darwinismo clásico) o abrupto (= "equilibrios intermitentes" según Eldredge & Gould, 1972). El principal problema con respecto al reconocimiento de las especies extintas, es el material fragmentario en que habitualmente se basan sus descripciones.

Las diferencias actuales entre los cladistas con respecto al concepto de especie, se refieren a dos aspectos principales: la necesidad o no de considerar a las autapomorfias (novedades evolutivas exclusivas de un taxón) como evidencias empíricas de la no ambigüedad de una especie filogenética, y la conveniencia o no de aplicar los términos monofilético, parafilético y polifilético a grupos de individuos por debajo del nivel de especie (Lanteri, 1995). Según los autores que adhieren al concepto autapomórfico, aquellos grupos de organismos que no están definidos por novedades evolutivas exclusivas de dicha especie (autapomorfias) son dudosas y se denominan **metaespecies** (Donoghue, 1985; de Queiroz & Donoghue, 1988, 1990) (Fig. 3). Por lo contrario, Nixon & Wheeler (1990) y Wheeler & Platnick (2000) consideran que las especies sin autapomorfias no son necesariamente dudosas, ya que pueden reconocerse por una combinación única de caracteres plesiomórficos (Fig. 2 b, *sp. 1*). Asimismo, con posterioridad al evento de especiación, dichas especies pueden adquirir novedades evolutivas (Fig. 2 c, *sp. 2*).

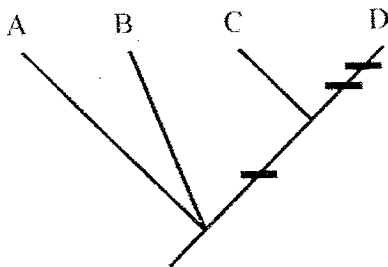


Figura 3. Cladograma de cuatro linajes (A-D), de los cuales solo D se halla definido por autapomorfias (indicadas con guiones negros) y podría ser descrito como una "buena especie". Las restantes serían metaespecies o especies dudosas: A y B no podrían ser asignadas a ninguna especie y C, podría considerarse como un linaje de D, que aun no ha adquirido las autapomorfias típicas de dicha especie.

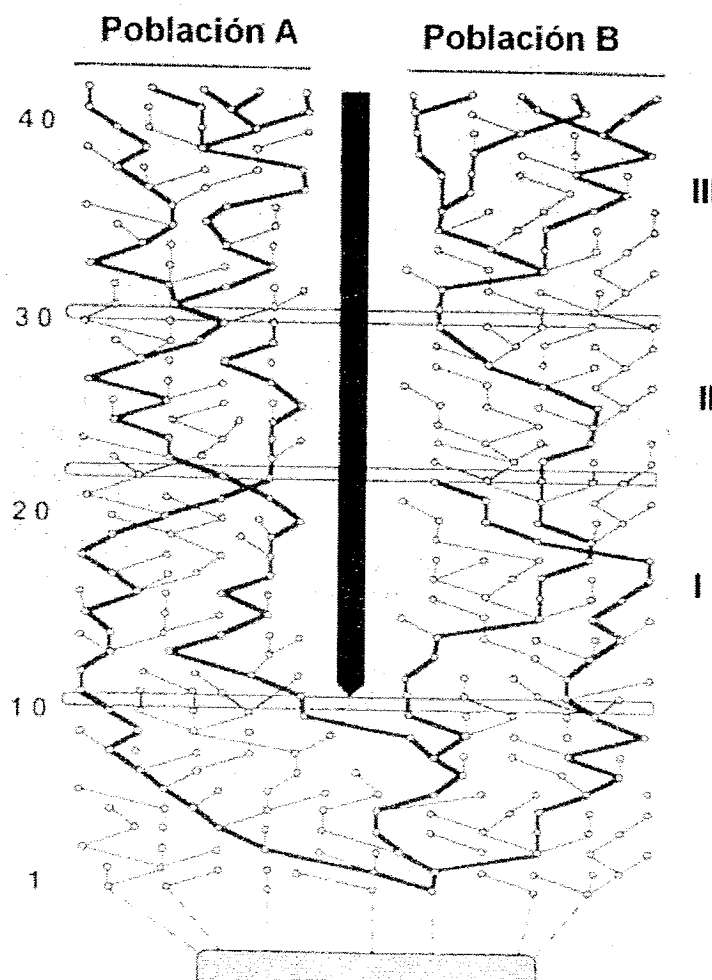
Otra de las problemáticas actuales en torno al reconocimiento de las especies se relaciona con la posibilidad de reconstruir filogenias de individuos mediante datos moleculares. Por ejemplo, las secuencias de ADN mitocondrial, en animales, permiten obtener filogenias matrilineales utilizando a los individuos como unidades terminales del análisis cladístico y reconocer grupos monofiléticos cada vez menos inclusivos (Avice, 2000; Lanteri & Confalonieri, 2003). Si cada grupo definido de esta manera fuera descrito como una especie diferente, se correría el riesgo de caer en un excesivo reduccionismo. Esta es una de las razones por las cuales la mayoría de los cladistas no está de acuerdo con la aplicación de los términos monofilético, parafilético y polifilético por debajo del nivel de especie (Platnick, 1977; Vrana & Wheeler, 1992; Wheeler & Platnick, 2000). Pese a ello los biólogos moleculares justifican la utilidad de reconocer dichos grupos para interpretar procesos de especiación (Avice, 2000) (Fig. 4).

## TIPOS DE ESPECIES Y VARIACIONES INFRAESPECÍFICAS

### Tipos de especies

Existen diferentes criterios para clasificar a las especies (Mayr, 1968); por ejemplo, sobre la base del tipo de reproducción se las puede agrupar en especies sexuales biparentales, partenogenéticas, asexuales y hermafroditas. De acuerdo con sus patrones de distribución se clasifican en simpátridas (presentan áreas de distribución superpuestas), aloπάtridas (con áreas

Figura 4. Representación de la evolución de dos poblaciones divergentes (A y B). Dentro de cada población se indican los cruzamientos sexuales entre individuos, y con un trazo oscuro, las filogenias matrilineales obtenidas mediante el estudio del ADN mitocondrial. La flecha vertical señala una barrera antigua al flujo génico entre las poblaciones A y B; los números de la izquierda corresponden al número de generaciones transcurridas; los números romanos de la derecha, a etapas sucesivas de la evolución de estas poblaciones. Al principio éstas no son monofiléticas, pero al cabo de varias generaciones alcanzan un estado de monofilia recíproca, que podría desembocar en el surgimiento de dos nuevas especies (modificado de Lanteri & Confalonieri, 2003).



de distribución no superpuestas), o parcialmente simpátridas (áreas de superposición parcial). Otra clasificación posible las agrupa en especies politípicas (con subespecies), polimórficas (con morfos poblacionales discretos) y gemelas (sin diferencias morfológicas con respecto a otras especies próximas).

*Especies politípicas:* Son especies ampliamente distribuidas y con variación geográfica, de modo que incluyen dos o más subespecies o razas geográficas (Mayr & Ashlock, 1991). Según dichos autores, el descubrimiento de las especies politípicas es uno de los más importantes de la historia de la Taxonomía, y para ilustrar este hecho señalan que en el año 1910 se reconocían 19.000 especies de aves, y en 1991, este número se redujo a 9040, debido a que muchas de las especies descritas previamente, eran razas geográficas.

*Especies polimórficas:* Los miembros de una población pueden agruparse en clases discretas o fenotipos discontinuos (morfos) de acuerdo con la presencia de algún carácter conspicuo (Mayr & Ashlock, 1991). La mariquita asiática *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), indígena de Siberia, Japón, Corea y China, presenta una notable variabilidad genética expresada en el patrón de coloración de sus élitros, con una variación desde formas predominantemente amarillas con pequeñas máculas negras, hasta formas con predominio de color negro con grandes máculas amarillas o rojas (Fig. 5). Asimismo, si bien en cada población se halla presente más de un morfo, éstos son distintos en diferentes áreas de la distribución geográfica de la especie (Ayala, 1979). Un ejemplo similar ha sido descrito recientemente por Lanteri & del Río (2003) para la especie de gorgojo *Briarius augustus* (Coleoptera: Curculionidae). Asimismo cabe señalar que el dimorfismo sexual y la variación en castas de los insectos sociales, son también casos particulares de polimorfismos.



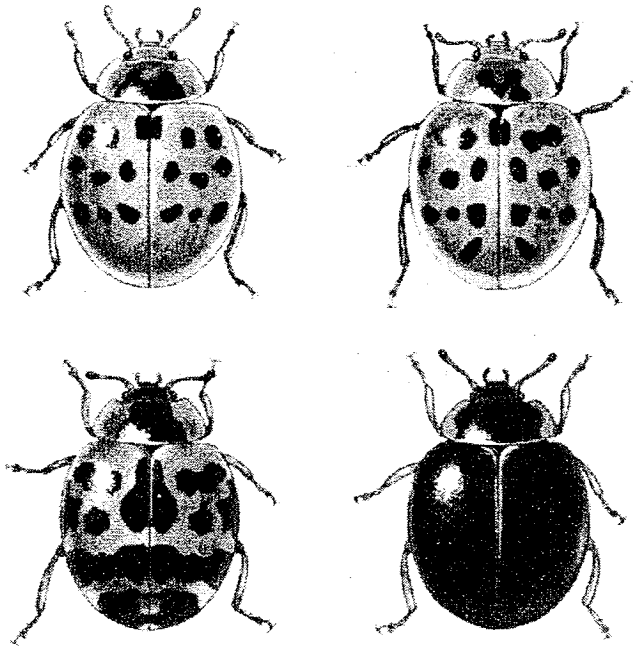


Figura 5. Ilustración de algunos de los morfos de la mariquita *Harmonya axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) (modificado de Ayala, 1979).

*Especies crípticas o gemelas*: El nombre de especies gemelas fue introducido por Mayr (1942), para referirse a especies que presentan escasa diferenciación morfológica, pero se distinguen por otro tipo de caracteres (e.g. etológicos, fisiológicos, ecológicos, etc.). Mayr (1968) mencionó numerosos ejemplos de especies gemelas, uno de los más citados en la literatura se refiere al complejo de *Anopheles maculipennis*, constituido por varias especies similares en su morfología, pero que se diferencian por las preferencias de hábitat, de modo que solo algunas de ellas transmiten la malaria. Se han descrito numerosas especies gemelas en grillos (Orthoptera), las cuales se distinguen principalmente por su canto (registrado mediante sonogramas), el ciclo biológico y la selección de hábitats (Otte, 1989); en otros invertebrados (Costa, 1995) y en vertebrados, como el género *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae). Este último incluye especies de roedores con escasa diferenciación morfológica pero con multiformidad cromosómica, causante de especiación rápida en poblaciones periféricas (Bidau *et al.*, 1996).

### Variaciones infraespecíficas

*Subespecies (= razas geográficas)*: Conjunto de poblaciones similares que habitan una subdivisión geográfica del rango de la especie (Mayr, 1968). Por lo general están integradas por varias poblaciones locales levemente diferenciadas, en caracteres morfométricos, de coloración, y moleculares. Las subespecies son real o potencialmente interfecundas, es decir que no están aisladas de otras subespecies por barreras reproductivas. Suelen representar estados evolutivos previos al origen de nuevas especies.

*Población local (= demo)*: Grupo de individuos de una localidad dada que forman una comunidad reproductiva. Son las principales unidades de evolución (Mayr & Ashlock, 1991).

*Clines*: Este término fue introducido por Huxley (1939), para referirse a un gradiente de carácter, o cambio geográfico gradual en uno o más caracteres, a lo largo de una serie de poblaciones contiguas. Los caracteres pueden ser morfológicos, fisiológicos o de otro tipo. La variación clinal acompaña un gradiente altitudinal o latitudinal y está asociada con variables ambientales tales como cambios graduales en la vegetación, la temperatura, la humedad, las horas de luz, etc. (Endler, 1977). A veces resulta difícil establecer si una especie incluye subespecies, o si se trata de una especie con variación clinal. En el primer caso el cambio en los caracteres es más abrupto y en el segundo, es gradual, pero para poder diferenciar estas dos situaciones es preciso contar con muestreos de toda el área de distribución de la especie.

En Zoología el término variedad no tienen estatus nomenclatural, dado que se ha utilizado con diferentes criterios a lo largo de la historia de la disciplina. En los siglos XVIII y XIX se lo solía emplear para describir variantes individuales que "se desviaban del tipo de la especie"; sin embargo luego se comprobó que algunas de estas "variedades" correspondían a subespecies. En las especies vegetales existe mayor variación infraespecífica que en los animales, hecho que se evidencia en el mayor número de categorías por debajo del nivel de especie, reconocidas en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ver capítulo 2).

### **Variaciones intrapoblacionales**

Mayr (1969) y Mayr & Ashlock (1991) describieron una serie de variaciones intrapoblacionales, cuya interpretación resulta de gran importancia para el correcto reconocimiento de las especies. Por ejemplo, si un taxónomo desconociera o no advirtiera que ciertas diferencias entre individuos se deben a caracteres del dimorfismo sexual, podría incurrir en el error de describir una especie sobre la base de los caracteres secundarios de los machos y otra, basada en los caracteres de las hembras. Este tipo de errores han sido frecuentes en la historia de la Taxonomía, debido a la insuficiente información biológica sobre las especies en estudio (Lanteri, 1982).

Las variaciones intrapoblacionales se agrupan en no genéticas (el mismo individuo es real o potencialmente capaz de cambiar de apariencia) y genéticas (existen diferencias en la constitución genética de los organismos) (Mayr & Ashlock, 1991). Debido a su capacidad de locomoción, los animales están menos sujetos a variaciones no genéticas que las plantas. En el reino vegetal es muy frecuente la plasticidad fenotípica (el mismo genotipo se expresa con distintos fenotipos de acuerdo con el ambiente en que se desarrolle). A continuación se brinda una lista de los tipos de variaciones intrapoblacionales y ejemplos relativos a algunas de ellas.

**Tabla II.** Tipos de variaciones intrapoblacionales, según Mayr & Ashlock (1991).

#### **Variación no genética**

##### *Variación individual en el tiempo:*

- Con la edad
- Estacional de un individuo
- Estacional de generaciones

##### *Variación social*

##### *Variación ecológica:*

- De hábitat
- Inducida por condiciones climáticas temporales
- Determinada por el huésped
- Dependiente de la densidad
- Alométrica
- De color neurogénica

##### *Variación traumática:*

- Inducida por parásitos
- Accidental y teratológica

#### **Variación genética**

##### *Variación asociada con el sexo (dimorfismo sexual):*

- Diferencias sexuales primarias.
- Diferencias sexuales secundarias.
- Ginandromorfos e intersexos.

##### *Variación asociada con generaciones sexuales y asexuales*

##### *Variación no asociada con el sexo:*

- Variación continua
- Variación discontinua (= polimorfismo)

Entre las variaciones no genéticas cabe señalar aquéllas relacionadas con la edad o desarrollo ontogenético de los individuos, que son particularmente notables en organismos con metamorfosis, como los insectos holometábolos, cuyos estados de huevo, larva, pupa y adulto presentan morfología y hábitos diferentes, y se desarrollan en ambientes distintos. En estos casos, si no se ha estudiado el ciclo biológico completo del insecto, resulta muy difícil conocer si los distintos estados pertenecen o no a la misma especie.

Los insectos sociales, como las abejas, avispas y hormigas (Hymenoptera) y las termitas (Isoptera), constituyen casos extremos de variación infraespecífica, pues no sólo presentan dimorfismo sexual (variación genética), sino además división en castas cuya determinación se debe principalmente a causas no genéticas tales como factores tróficos (el tipo y cantidad de alimento ingerido durante el estado larval), producción de hormonas juveniles o sociales, estímulos sensoriales táctiles y olfatorios, e interacciones entre los individuos de la misma colonia (regulación social) (Gullan & Cranston, 2000). Por ejemplo, en el caso de las termitas, esta multiplicidad de factores puede determinar que a partir de un mismo huevo y larva del primer estadio, se desarrollen soldados (castas defensivas), obreras, o castas reproductoras aladas (Fig. 6). Inclusive en algunos casos pueden surgir castas intermedias entre soldados y obreras (= intercastas), debido a la influencia de ciertos parásitos, como microsporidios y dípteros de la familia Phoridae (Grassé, 1965).

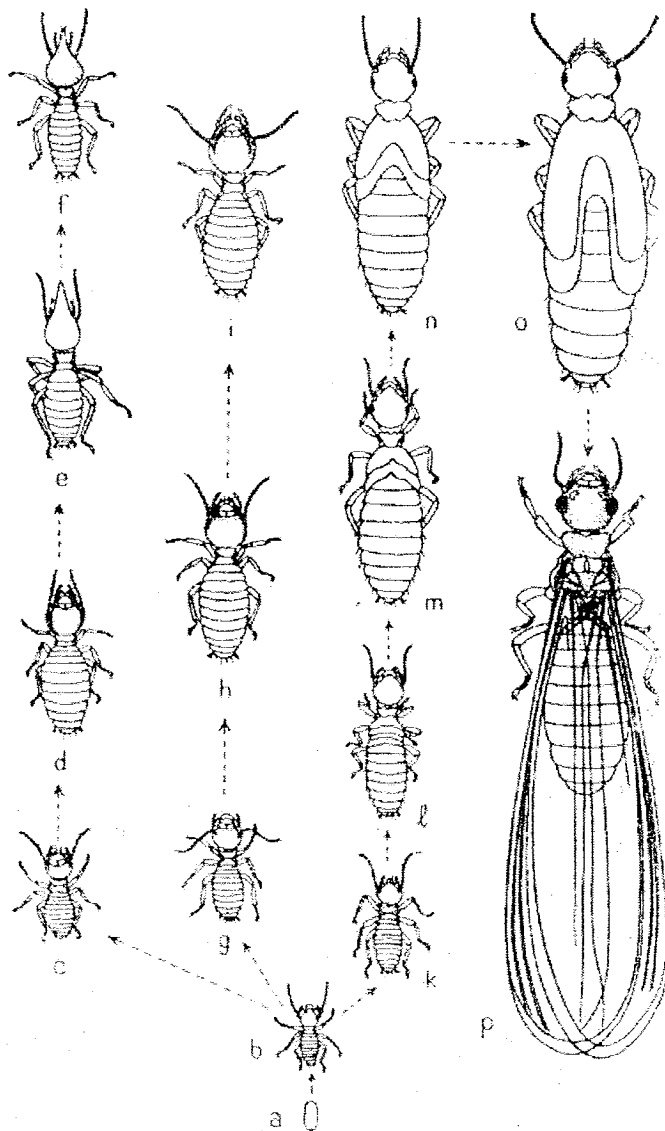


Figura 6. Casta de la especie *Nasutitermes matangensis* (Isoptera: Termitidae): a, huevo; b, ninfa; c-f, estadios del desarrollo hasta llegar a un soldado adulto; g-i, estadios del desarrollo hasta llegar a una obrera adulta; j-l, estadios del desarrollo hasta llegar a ninfas braquípteras; m, soldado; n, ninfa alada; o, imago sexual, alado; p, macho; q, hembra.

Algunas especies de hormigas de los géneros *Iridomyrmex*, *Camponotus*, *Atta*, etc. (Formicidae), presentan dos o tres subcastas de obreras, que cumplen distintas funciones en la colonia (= polietismo) y tienen notables diferencias en su tamaño corporal y variación alométrica en la cabeza (Hölldobler & Wilson, 1990) (Fig. 7). La alometría es el cambio regular y desproporcionado de una dimensión anatómica, en relación con un cambio en el tamaño corporal.

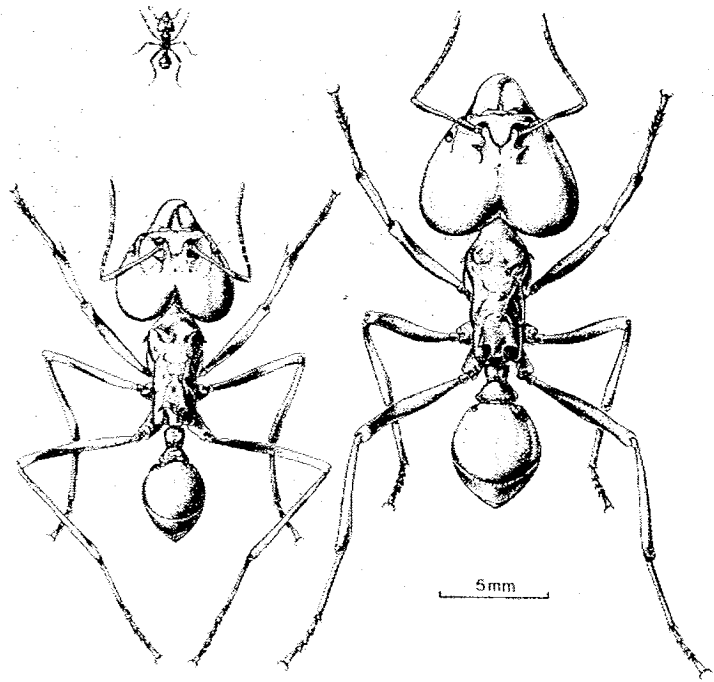


Figura 7. Obreras de tamaños extremos en la especie de hormiga *Atta laevigata* (Hymenoptera; Formicidae), las cuales presentan además, moderada alometría en la cabeza y aloetismo (distinto rol en la colonia) (modificado de Hölldobler & Wilson, 1990).

Las variaciones halladas en los insectos sociales han ocasionado errores taxonómicos, de modo que castas de una misma especie han sido descritas como especies diferentes. Tal es el caso de una hormiga del Cretácico, perteneciente al género *Sphecomyrma* (Formicidae: Sphecomyrminae) (ver explicación en la figura 8).

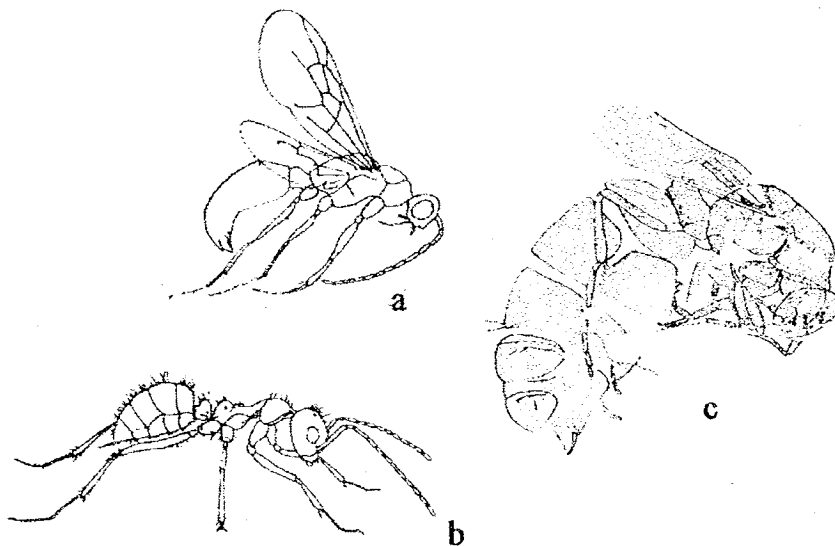


Figura 8. Tres castas de una misma especie de hormiga del Cretácico (Hymenoptera: Formicidae), las cuales fueron asignadas originalmente a diferentes especies y géneros, estudiados sobre la base de fósiles preservados en ámbar: a, reina alada, con gran desarrollo del abdomen, corresponde al holotipo de *Armania robusta*; c, macho, corresponde al holotipo de *Paleomyrmex zherichini*; b, obrera, corresponde al holotipo de *Sphecomyrma freyi*; (modificado de Hölldobler & Wilson, 1990).

Entre los casos de variación ecológica cabe citar aquella dependiente de la densidad, como ocurre con la langosta *Schistocerca cancellata* (Serville) (Orthoptera: Acrididae), que tiene su zona de cría permanente en los valles de las provincias del noroeste argentino (La Rioja y Catamarca). Esta especie, al igual que las restantes especies de langostas, presenta "polimorfismo de fases"; es decir que en una misma especie existen generaciones de individuos que se diferencian en cuanto a su morfología, comportamiento, fisiología y ecología. De acuerdo a su comportamiento pueden existir dos formas o fases diferentes: la "solitaria" y la "gregaria". La diferencia entre estas formas o fases es tan conspicua, que en otras especies de langostas, como *Schistocerca gregaria*, durante mucho tiempo se creía que eran diferentes especies (Fig. 9). Recién a principios de 1920, el entomólogo ruso sir Boris Uvarov descubrió que constituían la misma entidad. Este polimorfismo es atribuido a variaciones en las densidades poblacionales y parecería estar íntimamente relacionado con las condiciones ambientales. El aumento de las densidades de población desencadena la aparición del comportamiento gregario, constituyéndose grupos de langostas juveniles (bandas de ninfas) que se van desplazando durante el día. Los sucesivos estadios ninfales tienen lugar durante la marcha, hasta alcanzar el estadio adulto, donde vuelan formando inmensas congregaciones llamadas "mangas" que migran recorriendo grandes distancias. La transformación entre ambas formas es un hecho reversible entre las distintas generaciones, existiendo incluso formas intermedias. Cuando las densidades de las poblaciones son bajas las langostas cambian su comportamiento y suelen mantenerse dispersas en la fase solitaria, migrando solo durante la noche (Cigliano & Torrusic, 1999).

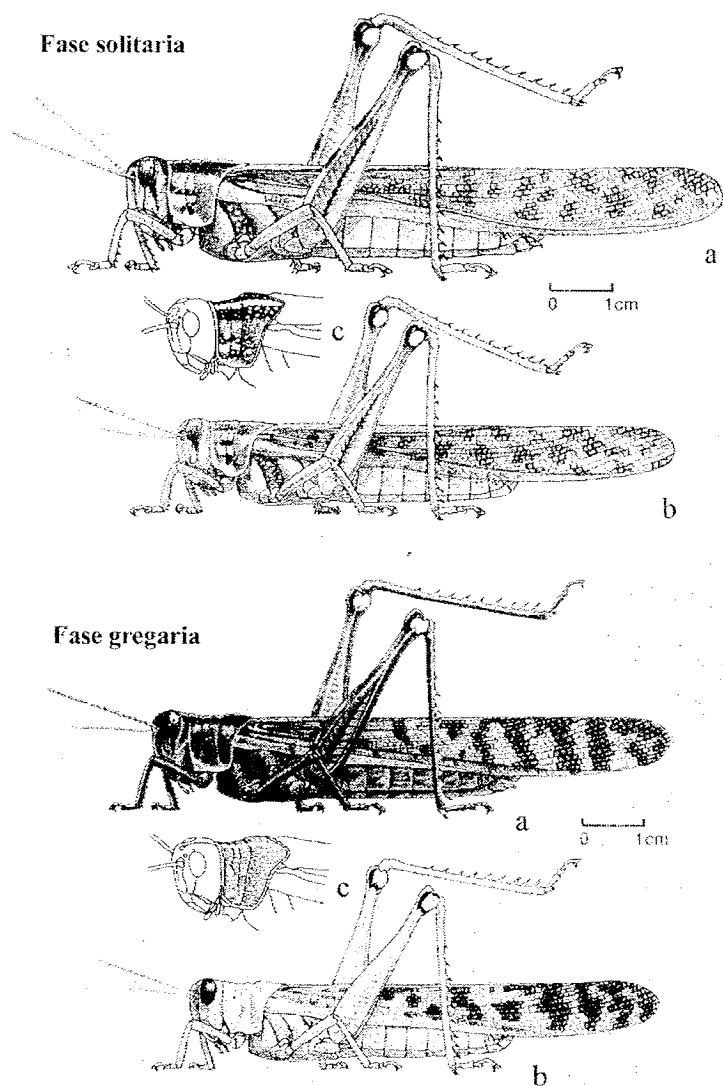


Figura 9. Fase solitaria y gregaria de la langosta africana del desierto, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae), en la cual además de la variación dependiente de la densidad se observa dimorfismo sexual: a, hembra adulta, b, macho adulto, c, detalle de la cabeza y pronoto dorsal (modificado de Popov & Launois-Luong, 1992).

Las variaciones asociadas con generaciones sexuales y asexuales son de tipo genético, y se han registrado tanto en organismos vegetales (e.g. esporofito y gametofito en helechos), como animales (e.g. formas pólipo y medusa en Celenterados; formas aladas sexuales y ápteras partenogenéticas en pulgones; formas sexuales y asexuales en foraminíferos). Al igual que en el caso de las variaciones ontogenéticas, resulta difícil establecer si las formas alternantes, sexuales y asexuales pertenecen o no a la misma especie, excepto que se cuente con datos precisos sobre el ciclo de vida.

La variación continua dentro de una población se expresa principalmente en caracteres morfométricos (e.g. medidas de longitud y proporciones) y la variación discontinua se refiere al polimorfismo genético, expresado en algunos casos, en morfos con distintos patrones de coloración (especies polimórficas). Por ejemplo, López Armengol (1988) señaló que el 40% de las especies de gasterópodos del género *Potamolithus* presentan polimorfismo en los caracteres de su conchilla, y que éstos no han sido tratados satisfactoriamente desde el punto de vista taxonómico. La autora menciona el caso de *P. bisinuatus* y *P. sykesii*, especies descritas sobre la base de la presencia o ausencia de una banda castaña en la conchilla y de labro con dos o tres sinuosidades, que son consideradas actualmente como pertenecientes a una misma entidad específica, y para las cuales se ha establecido la correspondiente sinonimia.

## ESPECIACIÓN

### Modelos de especiación

La especiación es el proceso evolutivo que conduce al origen de nuevas especies a partir de especies ancestrales (Mayr, 1968; Reig, 1983; Otte & Endler, 1989). La teoría evolutiva clásica ha explicado que las mutaciones puntuales y otros procesos que producen variabilidad en las poblaciones (reordenamientos cromosómicos, *crossing over*, reproducción sexual, migración, hibridación), conducen a una divergencia genética poblacional, y si surgiera algún tipo de barrera reproductiva que impide el cruzamiento entre los individuos de dichas poblaciones, éstas podrían devenir en nuevas especies (Freeman & Herron, 2001). Asimismo la interrupción del flujo génico entre poblaciones suele estar asociada con factores extrínsecos, como el surgimiento de barreras geográficas (ríos, mares, cadenas montañosas, etc.) y/o ecológicas (asociación con diferentes hábitats).

Desde que se publicaran algunos de los más relevantes aportes a la teoría de la especiación, en las décadas de 1960-1970, tales como los trabajos clásicos de Maynard-Smith (1966), Grant (1971), White (1978) y Wright (1978), el conocimiento sobre las diferentes causas y procesos que conducen a la especiación no ha cesado. Por lo contrario, en los últimos años se ha enriquecido, especialmente con el estudio de la evidencia que brindan los reordenamientos cromosómicos, los polimorfismos proteicos y del ADN, y las filogenias de distintos genes (Turelli *et al.*, 2001). En este Capítulo no se pretende abordar en profundidad un tema tan amplio y complejo como es el de la especiación, pero resulta necesario definir los principales tipos o mecanismos que explican el origen de nuevas especies, a fin de interpretar las dificultades que deben sortear los taxónomos para el correcto reconocimiento de las especies, como así también, para poder comprender las metodologías que propone la Cladística, para poner a prueba hipótesis sobre mecanismos de especiación (ver Capítulo 12). Para una mejor comprensión del tema, se recomienda consultar obras específicamente referidas a la especiación (Vrba, 1985; Grant, 1989; Otte & Endler, 1989), textos generales sobre evolución (Futuyma, 1998; Ridley, 1998; Patterson, 1999; Strickberger, 2000; Freeman & Herron, 2001) y artículos publicados en series periódicas (e.g. selección de trabajos sobre especiación, publicada en la revista *Trends in Ecology and Evolution*, volumen 16(7) de 2001).

A continuación se definen los principales mecanismos de especiación gradual, clasificados en función de la presencia o ausencia de barreras geográficas y resumidos sobre la base del cuadro comparativo publicado por Reig (1983). La equivalencia de esta clasificación con las de Templeton (1980 a, b) no es exacta, pues dicho autor distingue tipos de especiación sobre la base de los mecanismos genéticos que subyacen al surgimiento de las barreras reproductivas.

**Especiación alopátrida propiamente dicha, geográfica o por vicarianza** (Mayr, 1942, 1968; Templeton, 1980 b): Poblaciones aisladas por una barrera geográfica alcanzan gradualmente

diferencias genéticas (subespecies) que determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompletos (semiespecies), los cuales se refuerzan y completan en una etapa ulterior de simpatria o contacto secundario (Fig. 10, lado izquierdo). El aislamiento reproductivo es consecuencia de la gradual pero profunda divergencia genética de las poblaciones separadas y sometidas a presiones selectivas diferentes.

**Especiación peripátrida, en cuello de botella, o por principio fundador** (Mayr, 1957; Templeton, 1980 a): Es un tipo particular de especiación alopátrida, que parte de unos pocos individuos fundadores o requiere una gran reducción del tamaño poblacional, e incluye factores estocásticos (azar), que conducen a la especiación rápidamente (Reig, 1983). Cuando un pequeño número de individuos invade un nuevo territorio o queda aislado por retracción areal, constituyendo una colonia fundadora, lleva sólo una parte de la variación genética de la población original. En consecuencia, por acción de la endocria, dicha colonia sufre una rápida transformación divergente y el nuevo reservorio génico se expande (Fig. 10, lado derecho). Un ejemplo clásico de especiación peripátrida por principio fundador, se observa en numerosas especies terrestres que han sido capaces de colonizar exitosamente archipiélagos oceánicos (Emerson *et al.*, 2000; Lanteri, 2001; Sequeira *et al.*, 2000). En este caso las colonias fundadoras experimentan una divergencia genética mucho más rápida que las poblaciones del continente, y pueden dar origen a nuevas especies, siempre y cuando el tiempo de aislamiento geográfico sea suficientemente prolongado como para adquirir algún tipo de mecanismo de aislamiento reproductivo.

**Especiación parapátrida** (Endler, 1977; Templeton, 1980 b): La diferenciación local en un cline o gradiente ambiental, restringe el flujo génico y conduce a la fragmentación en semiespecies, que se expanden y perfeccionan su aislamiento por contacto secundario. En este caso no existen barreras geográficas que determinen la separación entre las distintas poblaciones.

La especiación por extinción de poblaciones intermedias en un Rassenkreis (White, 1978; Reig *et al.*, 1980) podría considerarse como un caso particular de especiación parapátrida, en que el flujo génico en una cadena de razas diferenciadas por transformación divergente se interrumpe por extinción de razas intermedias, quedando las poblaciones extremas aisladas reproductivamente entre sí (Reig, 1983).

**Especiación simpátrida** (Maynard-Smith, 1966; Templeton, 1980 b): Ocurre en ausencia de barreras geográficas, pero la divergencia entre las poblaciones está favorecida por el aislamiento de hábitat (= microalopatria). En una población con polimorfismo genético, la selección de hábitat y de pareja conducen a la fijación de mutaciones o recombinaciones génicas, que determinan aislamiento reproductivo precigótico, entre dos o más grupos genéticamente diferenciados, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica. La especiación Simpátrida fue muy discutida en las dos décadas posteriores a su proposición, pero en los últimos años se han realizado investigaciones que terminaron por demostrar su validez, en particular en especies de parásitos o fitófagos que han evolucionado en asociación con distintos huéspedes (Bush & Smith, 1998; Vía, 2001).

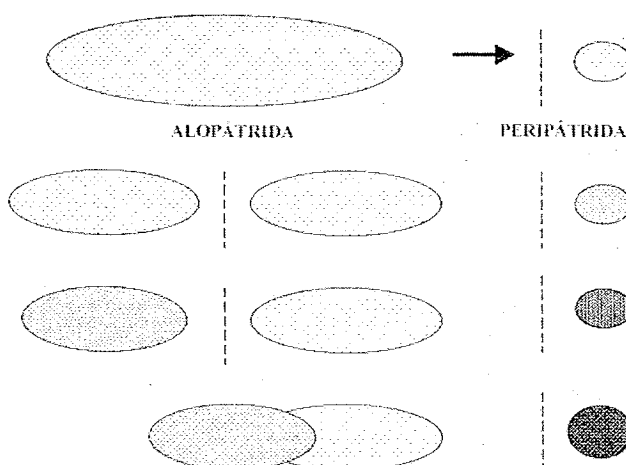


Figura 10. Esquema mostrando los pasos en un proceso de especiación geográfica alopátrida (izquierda) y peripátrida (derecha). Alopátrida: una especie ancestral ampliamente distribuida y relativamente homogénea se separa en dos grupos de poblaciones al surgir una barrera geográfica (línea vertical); dichas poblaciones continúan su divergencia genética hasta adquirir aislamiento reproductivo; si la barrera geográfica desapareciera se podría establecer una zona de simpatria entre las dos especies ya diferenciadas, sin que éstas perdieran su identidad. Peripátrida: un pequeño grupo de individuos se separa de la especie ancestral y coloniza un nuevo ambiente, atravesando una barrera geográfica; la población colonizadora se diferencia genéticamente en forma rápida y adquiere aislamiento reproductivo, dando lugar a la formación de una nueva especie.

Los tipos de especiación descritos previamente son graduales, por lo contrario, los mecanismos de especiación por hibridación, por poliploidía u otros cambios cromosómicos estructurales, y por macromutaciones en organismos de reproducción asexual (apomixis), se consideran instantáneos.

**Especiación estasipátrida o cromosómica** (White, 1978; Templeton, 1981): En algún lugar del área original de la especie ancestral, se producen uno o más cambios estructurales en los cromosomas, que se establecen en el estado homocigótico por heterosis negativa (produce esterilidad o baja fertilidad en sus portadores). El nuevo cariotipo se expande formando zonas de contacto primario con el cariotipo ancestral, donde la semiesterilidad híbrida favorece el desarrollo de mecanismos de aislamiento precigóticos.

Se ha propuesto que los reordenamientos cromosómicos se fijan al azar, y para que ésto sea posible, la población deberá ser muy pequeña, periférica, estar semiaislada, e incluir individuos con alto grado de endogamia (Lande, 1985). En la especiación estasipátrida las barreras de aislamiento reproductivo surgen con anterioridad a la diferenciación morfológica, y no posteriormente, como ocurre en los mecanismos de especiación gradual explicados anteriormente. Ejemplos de especiación cromosómica han sido estudiados en varios grupos de mamíferos, por ejemplo, los roedores del género *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae), al cual pertenecen los tuco-tucos (Reig *et al.*, 1990; Bidau *et al.*, 1996).

**Especiación por hibridación:** El fenómeno de hibridación comporta una ruptura de los mecanismos de aislamiento reproductivo entre especies, en algunos casos de diferentes géneros, siendo muy frecuente en plantas (Grant, 1989). También se conocen ejemplos en animales, principalmente invertebrados (Kubota & Sota, 1998). Las especies de origen híbrido son con frecuencia poliploides y en el caso de los animales, se reproducen por partenogénesis o reproducción asexual (Saura *et al.*, 1993).

Las denominadas zonas híbridas, son áreas de intercambio entre poblaciones divergentes, donde con frecuencia se hallan descendientes híbridos, y surgen como consecuencia de dos situaciones diferentes (Hewitt, 1988, 1993; Harrison, 1993):

- Durante un proceso de especiación parapátrida, en la zona en que dos poblaciones divergentes están en contacto.
- Por contacto secundario entre dos especies incipientes, que divergieron previamente en alopatria.

En la práctica resulta difícil distinguir estos dos tipos de situaciones, aunque actualmente los estudios moleculares mediante ADN mitocondrial facilitan tal diferenciación (Avice, 2000). Como ejemplo de zonas híbridas cabe mencionar aquéllas formadas como consecuencia de los ciclos climáticos del Pleistoceno en Sudamérica (2 millones a 10.000 años), las cuales están siendo intensamente investigadas a nivel molecular (Avice & Walker, 1998). En dicho período geológico, los ciclos de sequía determinaron la retracción y fragmentación de las selvas, provocando aislamiento (interrupción del flujo génico) de las poblaciones de algunas especies adaptadas a este tipo de ambientes (Hewitt, 1996). En los ciclos húmedos las selvas se expandieron y las poblaciones previamente aisladas establecieron contacto secundario, de modo que en esas zonas se encuentran híbridos que, o bien podrían diferenciarse como especies nuevas, o coalescer con las especies parentales.

## **Mecanismos de aislamiento reproductivo**

El término mecanismo de aislamiento fue introducido en la Biología por el genetista Teodoro Dobzhansky, quien consideraba a las especies como las comunidades reproductivas más grandes e inclusivas de individuos que se cruzan por la reproducción sexual y comparten un *pool* génico (Dobzhansky, 1935). Según Patterson (1973) el estudio de la especiación es el estudio de los mecanismos de aislamiento reproductivo, que son los que protegen el *pool* génico de la especie de la introgresión (= introducción de nuevos genes). Estudios genéticos modernos señalan que en algunos casos estos mecanismos están controlados por unos pocos genes, pero existen también poblaciones con una profunda estructuración genética poblacional, que no han alcanzado



aislamiento reproductivo (Mayr, 2000). En la tabla III se brinda una lista de los mecanismos de aislamiento según Mayr (1968). Por lo general, operan varios mecanismos que impiden el flujo génico entre especies.

**Tabla III.** Mecanismos de aislamiento reproductivo.

#### **Pre- cigóticos**

1. *De hábitat*: Las parejas potenciales no se encuentran, por hallarse en diferentes hábitats. En animales muy vágiles este aislamiento no es muy efectivo.
2. *Estacional o temporal*: Las parejas potenciales no coinciden en su estación reproductiva (período de floración, o de celo).
3. *Etológico*: Las parejas potenciales se encuentran pero no se produce cópula, por barreras de comportamiento. No hay producción, ni recepción de los estímulos necesarios para la cópula, ya sean auditivos, táctiles o químicos. *E.g.* en insectos, canto y otros mecanismos de estridulación, emisión de luz, palpación con las antenas, emisión de feromonas sexuales. Es el mecanismo más importante en animales.
4. *Anatómico o mecánico*: Se produce un intento de cópula pero no hay transferencia de esperma. Este tipo de aislamiento es bien conocido en insectos, en que existe un mecanismo de llave-cerradura entre el órgano copulador de los machos y la armadura genital de la hembra. En caso de especies diferentes, no hay correspondencia morfo-funcional entre estas estructuras. También hay aislamiento anatómico en plantas.
5. *Mortalidad gamética*: El esperma es transferido pero no hay fertilización del huevo, por incompatibilidad bioquímica. En el tracto femenino se produce una reacción del tipo antígeno-anticuerpo, de modo que los espermatozoides se inmovilizan y mueren. Un mecanismo similar puede ocurrir también en plantas.

#### **Post- cigóticos**

6. *Mortalidad cigótica o inviabilidad híbrida*: El huevo es fertilizado, pero la cigota o el embrión muere. *E.g.* Híbridos entre cabra y oveja.
7. *Esterilidad híbrida*: La cigota produce descendencia híbrida (F1) pero ésta es parcial o completamente estéril. *E.g.* Híbridos entre yegua y burro (mula).
8. *Inferioridad híbrida*: Los híbridos de la primera generación (F1) son fértiles pero la F2 es deficiente y/o estéril. *E.g.* Híbridos entre *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis*, producen una F1 fértil y una F2 con individuos débiles y generalmente estériles.

### **DIFICULTADES PARA EL RECONOCIMIENTO DE LAS ESPECIES**

La delimitación de las especies y la descripción de variaciones infraespecíficas constituyen los principales objetivos de la Microtaxonomía (Mayr, 1998). Esta tarea no resulta sencilla, dado que en muchos casos no se cuenta con información suficiente para adoptar decisiones taxonómicas correctas (Mayr & Ashlock, 1991). Por ejemplo suele suceder que en las muestras en estudio, está representado uno sólo de los sexos o estados del ciclo biológico de la especie, o que dichas muestras incluyan pocos individuos por población, o representantes de un número reducido de localidades, de modo que no es posible analizar la variabilidad de la especie en toda su área de distribución. A esto se suma el hecho de que en ciertos casos el estado de preservación del material es deficiente y no permite observar algunas estructuras que proveen caracteres diagnósticos. Asimismo en especies fósiles las muestras consisten muchas veces en partes o fragmentos de los organismos.

Dado que las especies son entidades que evolucionan, es decir que cambian a través del tiempo, es frecuente hallar estadios evolutivos intermedios, por ejemplo, grupos que presentan características entre especies y subespecies, también denominados semiespecies (Mayr & Ashlock, 1991). Este problema se observa principalmente en taxones que han experimentado una notable radiación adaptativa en etapas recientes del tiempo geológico. Por ejemplo, la

gran diversificación de los insectos, las plantas vasculares, los mamíferos y las aves, se produjo principalmente a partir del Terciario, y la diferenciación de numerosos taxones de rango específico y subespecífico habría ocurrido durante el Plio- Pleistoceno (Hewitt, 1993). En consecuencia, en estos grupos se registran numerosos casos de especies crípticas o gemelas aun no diferenciadas en su morfología, especies politípicas (con subespecies), y especies poliploides o de origen híbrido (esto último en insectos y plantas). Asimismo, organismos de gran vagilidad, como la mayoría de las aves y muchos insectos, han alcanzado áreas de distribución muy amplias, acrecentando las posibilidades de desarrollar distintos tipos de variaciones (altitudinales y latitudinales, de tipo clinal y en razas geográficas), como así también acentuados polimorfismos poblacionales.

Cuanto más compleja resulta la variación de los grupos en estudio, mayor es la probabilidad de que distintos especialistas adopten diferentes decisiones con respecto al estatus de los taxones especie. Estas diferencias de criterio se plasman generalmente en extensas listas de sinónimos, en las cuales grupos de organismos procedentes de distintas áreas geográficas han recibido diferentes nombres específicos, o han cambiado de rango (e.g. de especie a subespecie y viceversa).

Un ejemplo ilustrativo en este sentido lo constituyen las especies tratadas por Lanteri *et al.* (1987) bajo la denominación de grupo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae) (ver ejercicio 1 del Capítulo 4), distribuido originalmente en las llanuras de Argentina, Uruguay y Brasil, y con algunos linajes partenogenéticos introducidas accidentalmente en EE.UU, Australia y Nueva Zelanda. Las diferencias morfométricas observadas tanto a nivel intra como interpoblacional, en estructuras de la morfología externa y de la genitalia de las hembras (espermateca y conducto espermatecal), motivaron que los autores del citado trabajo aplicaran métodos de análisis multivariado para el reconocimiento de las especies (ver ejercicio 2 del Capítulo 7). El posterior hallazgo de nuevas especies procedentes de Brasil, diferenciadas por marcadas discontinuidades morfológicas con respecto a las previamente estudiadas, y la aplicación de un enfoque cladista, motivó la decisión de reunir a todas las especies del grupo *durius*, diferenciadas básicamente por datos morfométricos, en una misma especie denominada *Aramigus tessellatus* (Lanteri & Díaz, 1994). En el cladograma de las especies de *Aramigus* obtenido por Lanteri & Díaz (1994), *A. tessellatus* no presentaba autapomorfías, es decir, no podía ser diagnosticada por ningún carácter morfológico exclusivo de la especie. Finalmente, Normak & Lanteri (1998) decidieron encarar un estudio filogenético de *Aramigus* empleando datos morfológicos y secuencias de ADN mitocondrial (ver ejercicio 3 del Capítulo 10), a través del cual se demostró que *A. tessellatus* está bien justificada por autapomorfías a nivel molecular, e incluye numerosos linajes, algunos de ellos poliploides, probablemente de origen híbrido. En la mayoría de los casos los principales grupos definidos mediante la evidencia molecular, coinciden con los grupos reconocidos por Lanteri *et al.* (1987) sobre la base de la morfometría. El ejemplo mencionado demuestra que cuando se estudian especies de evolución reciente, en las cuales se hallan involucrados aspectos biológicos complejos (e.g. poliploidía, hibridación), resulta muy difícil adoptar una decisión definitiva y satisfactoria, y es preciso recurrir a diferentes caracteres (morfológicos, citogenéticos, moleculares, biológicos), como así también a distintas estrategias de análisis.

Como señalara Cracraft (2000) el taxónomo observa organismos individuales (o partes de ellos) en un lugar preciso del espacio y el tiempo, y analiza su variación fenotípica a fin de delinear los límites entre poblaciones y taxones especie. Para ello, lo ideal es contar con muestras poblacionales de numerosos individuos, que permitan realizar una evaluación conveniente de la variación, y disponer de información suficiente sobre distribución espacial, flujo génico (interfertilidad), ecología, comportamiento y datos sobre la historia fósil de la especie en estudio. Pero lo real es que la mayoría de las especies conocidas se han descrito sobre la base de unos pocos especímenes (Cracraft, 2000).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

Hylidae es una familia de ranas, en su mayoría arborícolas, de distribución cosmopolita. *Hyla nana* Boulenger 1889 se halló en las localidades de Resistencia (Chaco) y Punta Lara (Buenos Aires), en tanto que *Hyla sanborni* Schmidt 1944, se distribuye en Uruguay. Dado que ambos taxones son muy semejantes en su morfología externa e interna, y existen además individuos con características intermedias, Barrio (1967) propuso que no deberían ser consideradas especies diferentes, sino subespecies: *Hyla nana nana* e *Hyla nana sanborni*. Nuevos trabajos de campo permitieron reunir más información a fin de adoptar una decisión taxonómica definitiva con respecto a la categoría a asignar a dichos taxones (Basso et al., 1985) (Fig. 11):

1. ¿Qué fuentes de caracteres se emplearon para realizar el estudio de los dos taxones de *Hyla*?
2. ¿Cree Usted que los taxones en cuestión deben ser considerados con la categoría de especies o de subespecies? Justifique su respuesta.

Número de ejemplares estudiados por localidad	Los Talas	Punta Lara	Delta del Paraná	Chaco	Tigre
<i>Hyla nana nana</i>	11	5	4	2	-
<i>Hyla nana sanborni</i>	5	23	4	-	7

Taxones y caracteres	<i>Hyla nana nana</i>	<i>Hyla nana sanborni</i>
Párpados superiores	Opacos	Translúcidos
Talón	Alcanza el tímpano	Alcanza el ojo
Hocico	Elongado y triangular	Romo y no triangular
Canto rostral	Bien definido	No distinguible
Región loreal	Levemente cóncava	Plana
Narinas	Laterales	Superorales
Granulaciones en el vientre	Muy marcadas	Poco marcadas
Tamaño corporal (hembras)	20-22mm	18-21mm

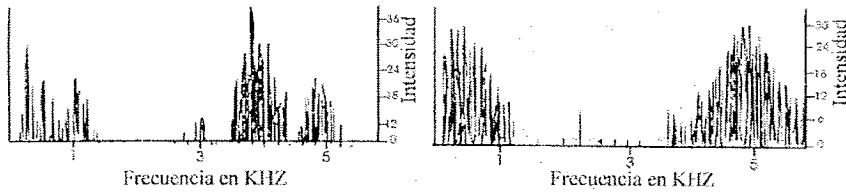
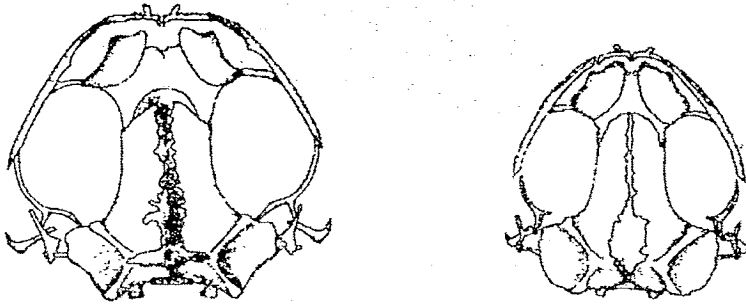
Canto nupcial de *Hyla nana nana*Canto nupcial de *Hyla nana sanborni*Cráneo de *Hyla nana nana*Cráneo de *Hyla nana sanborni*

Figura 11. Morfología craneana y sonogramas correspondiente al canto nupcial de *Hyla nana nana* (izquierda) e *Hyla nana sanborni* (derecha).

## EJERCICIO 2

*Mimographus micaceus* y *Mimographus villosipennis* (Coleoptera: Curculionidae) fueron descritas por Hustache, en un trabajo publicado en 1947 (páginas 25 y 26 respectivamente). Lanteri (1985) advirtió que dichas especies nominales se diferenciaban exclusivamente por el patrón de su revestimiento tegumentario. Aquellos individuos cubiertos completamente por escamas plateadas podían ser asignados a la especie *M. micaceus*, y los individuos con áreas escamosas formando un dibujo característico sobre un fondo desnudo de escamas, correspondían a *M. villosipennis*. La autora comprobó que las diferencias no correspondían al dimorfismo sexual, y no observó otros caracteres que permitieran separar dichas especies.

Por otra parte Lanteri (1985) describió una nueva especie de *Mimographus*, a la cual denominó *Mimographus ocellatus*, cuyas diferencias morfológicas con las anteriores se evidenciaban en numerosos caracteres morfológicos externos y de la genitalia, y en cuyas muestras poblacionales aparecían también dos tipos de individuos, con el cuerpo completamente recubierto por escamas, y con áreas escamosas y desnudas.

1. ¿Considera Usted que hay razones para suponer que *M. micaceus* y *M. villosipennis* pertenecen a una misma entidad específica?
2. Si así fuera ¿a qué tipo de especie corresponderían?
3. ¿Qué decisiones nomenclaturales se deberían adoptar?
4. ¿Cómo definiría la variación observada en *Mimographus ocellatus*?

## EJERCICIO 3

*Wagneriella albula* y *Wagneriella lineata* (Coleoptera: Curculionidae) fueron descritas por Hustache en 1923 (páginas 297 y 295 respectivamente). Lanteri (1982) observó que ambos taxones correspondían a ejemplares macho y hembra de una misma especie. Los machos (*W. albula*) eran de tamaño más pequeño, con élitros de

color casi uniforme, y los primeros artejos antenal y tarsal (pata 1) más engrosados. Las hembras (*W. lineata*) eran de tamaño mayor, los élitros presentaban un patrón de coloración con líneas oscuras, característico, y los primeros artejos antenal y tarsal no estaban engrosados (Fig. 12).

1. ¿Qué tipo de variación presenta la especie estudiada por Lanteri?
2. ¿Qué decisión nomenclatural corresponde adoptar? Proponga un nombre válido para el taxón y justifique su respuesta.

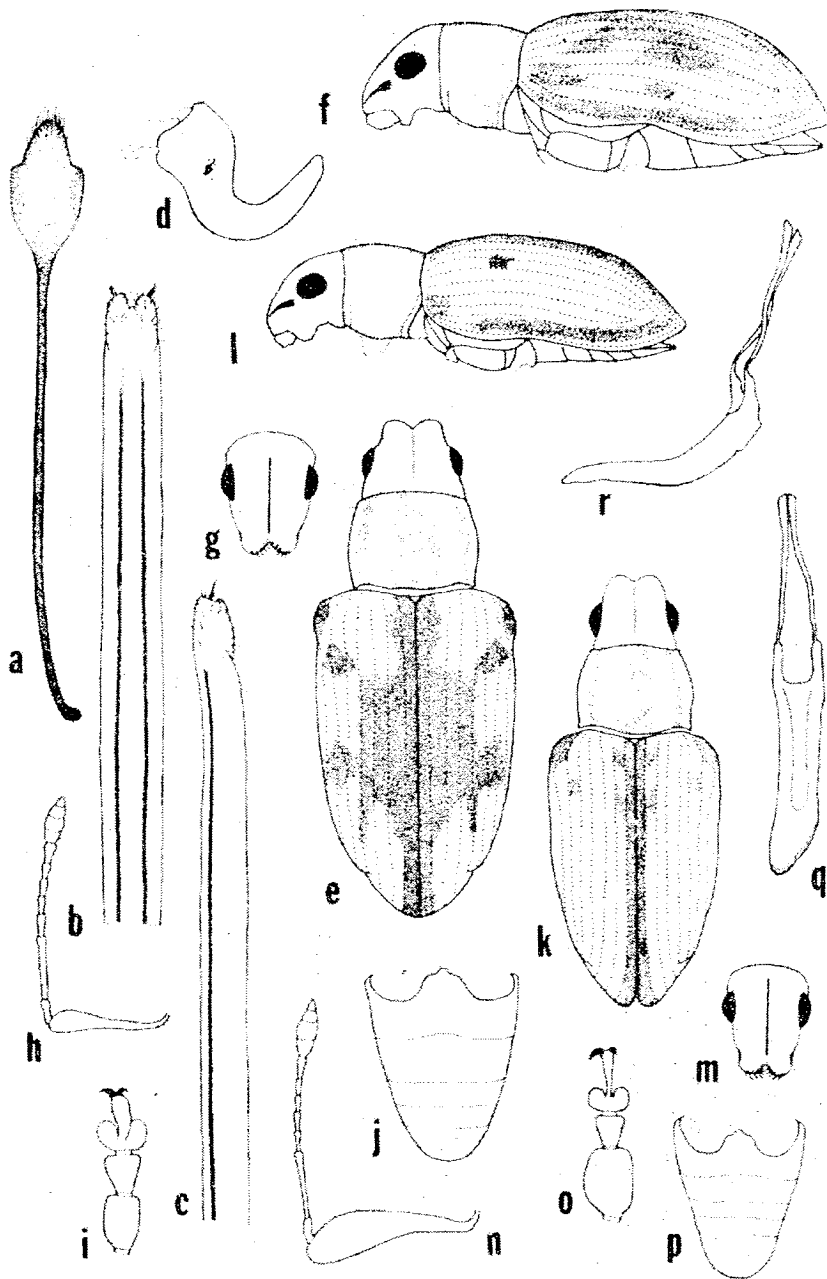


Figura 12. Caracteres morfológicos de *Wagneriella* Hustache (Coleoptera: Curculionidae). Hembra (a-j): a, esternito 8; b, ovipositor en vista ventral; c, ovipositor, vista lateral; d, espermateca; e, cabeza, tórax y élitros, vista dorsal; f, idem, vista lateral; g, cabeza, vista frontal; h, antena; i, tarsitos del primer par de patas; j, abdomen, vista ventral. Macho (k-r): k, cabeza, tórax y élitros, vista dorsal; l, idem, vista lateral; m, cabeza, vista frontal; n, antena; o, tarsitos del primer par de patas; p, abdomen; q, aedeagus, vista ventral; r, idem, vista lateral.

## EJERCICIO 4

Lanteri & del Río (2003) estudiaron la especie *Briarius augustus* (Illiger) (Coleoptera: Curculionidae), y consideraron que presenta variación geográfica, principalmente en caracteres morfométricos y de coloración. Como consecuencia de ello, decidieron tratar como subespecies, a las especies nominales *B. augustus* (Illiger, 1802) distribuida desde Santa Catarina hasta Espiritu Santo, en Brasil; *B. germari* (Boheman, 1833), desde Sao Paulo hasta Espiritu Santo a lo largo de la Foresta Atlántica, en Brasil; *B. margaritaceus* (Sturm, 1826) desde Santa Catarina hasta Bahía, y *B. varnhageni* (Germar, 1824), desde Santa Catarina hasta la Argentina (Misiones) y Paraguay. En la Serra do Mar (Santa Catarina, Brasil), un probable refugio del Pleistoceno para especies adaptadas a selvas subtropicales, hallaron individuos pertenecientes a tres de las subespecies, y poblaciones con variantes discretas en los patrones de coloración (ejemplares sin manchas o bandas pilosas oscuras, con manchas, y con bandas continuas).

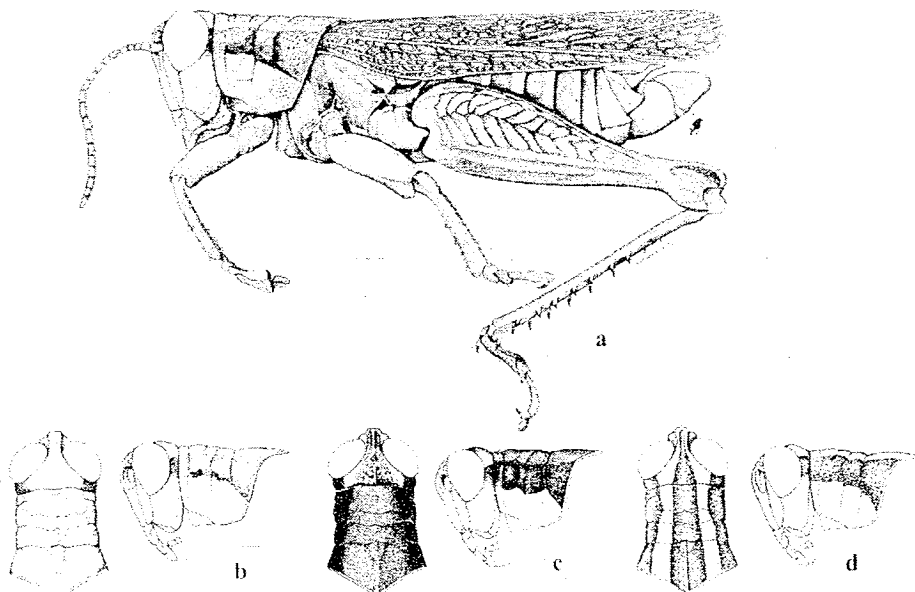
1. ¿Qué tipo de especie es *Briarius augustus*?
2. ¿Cómo deberían nombrarse las subespecies reconocidas por Lanteri & del Río?
3. ¿Por qué cree que en la Serra do Mar se ha observado tanta variación? ¿Cómo designaría a dicha área?

## EJERCICIO 5

Cigliano (1997) describió el género *Ronderosia* (Orthoptera: Acridoidea) y asignó a dicho taxón nueve especies previamente descritas en *Dichroplus* Stal, las cuales se diferencian entre sí por varios caracteres morfológicos y en especial, por la genitalia masculina. La autora observó que *Dichroplus bergi* Stal 1878, *Dichroplus distinguendus* Giglio Tos 1894, *Dichroplus brasiliensis* Bruner 1906, y *Dichroplus bicolor* Giglio Tos 1894, se diferenciaban en caracteres morfológicos de la coloración, los cuales variaban tanto a nivel intra como interpoblacional (Fig. 13), pero no registró diferencias en la genitalia masculina de dichas especies nominales.

1. ¿Qué decisiones taxonómicas y nomenclaturales adoptaría?
2. ¿Cuál debería ser el nombre válido del o de los taxones especie reconocidos?

Figura 13. Variación en los patrones de coloración observados en cuatro especies nominales de *Ronderosia* (Orthoptera: Acridoidea): a, macho, vista lateral; b-d, macho, cabeza y pronoto, vistas dorsal y lateral, en las cuales se observan los distintos patrones descriptos por Cigliano (1997).



## EJERCICIO 6

Para la especie de tucura *Metaleptea brevicornis* (Linneo, 1763) (Orthoptera: Acridoidea) se habían descrito dos subespecies, *M. brevicornis brevicornis* (Linneo), distribuida en América del Norte y América Central, y *M. brevicornis adspersa* (Blanchard, 1846), distribuida en América del Sur (Fig. 14), sobre la base de diferencias en sus caracteres morfométricos. Nuevos estudios realizados por Donato & Cigliano (2000), demostraron que dichos taxones presentaban además, una notable diferenciación tanto en la genitalia masculina (externa e interna), como en la genitalia femenina, y que existía correlación entre ambos tipos de caracteres.

1. ¿Cree Usted que las nuevas evidencias reunidas por Donato & Cigliano, podrían afectar el estatus de los taxones de *Metaleptea brevicornis*?
2. ¿Qué decisión taxonómica y nomenclatural adoptaría?
3. ¿Los nuevos caracteres observados por los autores, le sugieren algún tipo de aislamiento reproductivo común en insectos?
4. Brinde el nombre válido de, o de los taxones en cuestión.

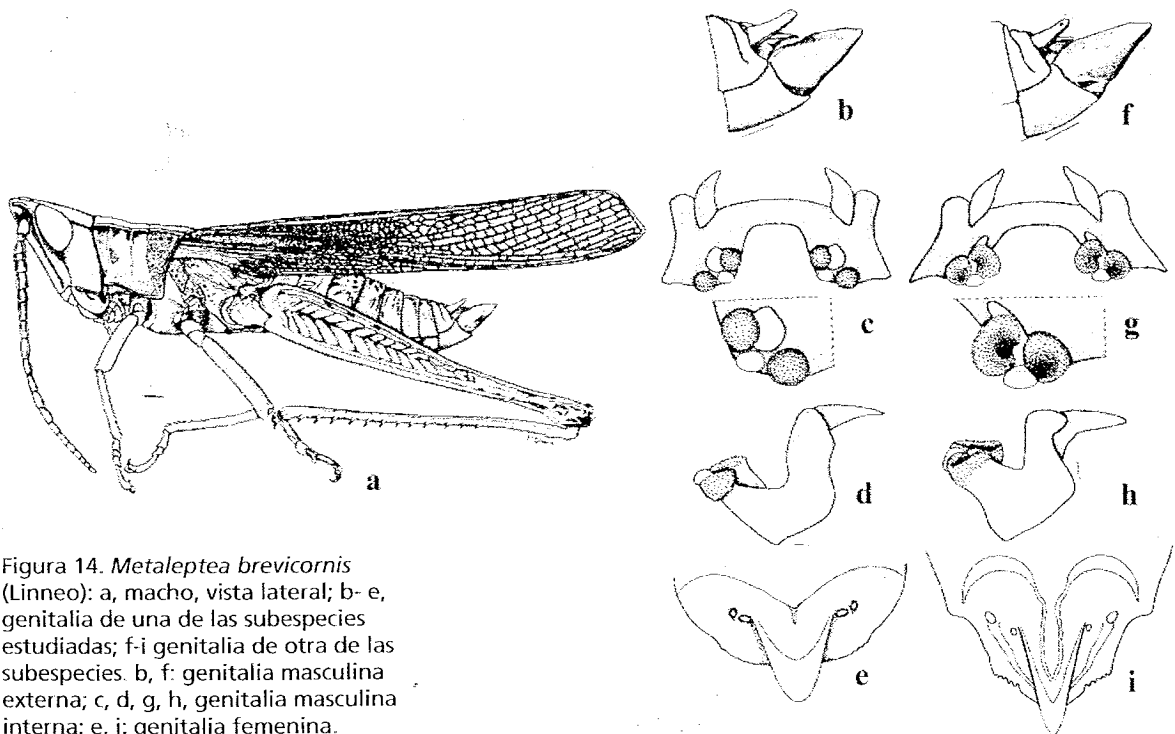


Figura 14. *Metaleptea brevicornis* (Linneo): a, macho, vista lateral; b- e, genitalia de una de las subespecies estudiadas; f-i genitalia de otra de las subespecies. b, f: genitalia masculina externa; c, d, g, h, genitalia masculina interna; e, i: genitalia femenina.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

AVISE, J. C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

AVISE, J. C. & D. WALKER. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceeding of the Royal Society of London B* 265: 457-463.

AYALA, F. J. 1979. Mecanismos de la evolución. Pp. 13- 28. En: *Evolución*. Libros de Investigación y Ciencia, Ed. Labor S. A., Barcelona.

BARRIO, A. 1967. Sobre la validez de *Hyla sanborni* K.P. Schmidt e *Hyla uruguayana* K.P. Schmidt (Anura: Hylidae). *Physis* 26: 521-524.

BASSO, N., S. PERI & I. DI TADA. 1985. Revalidación de *Hyla sanborni* K.P. Schmidt, 1944 (Anura: Hylidae). *Cuadernos de Herpetología* 1: 1-11.

BAUM, D. A. 1998. Individuality and the existence of species through time. *Systematic Biology* 47: 641-653.

BERTALANFFY, L. von 1975. *Perspectivas en la*

- teoría general de sistemas. Alianza Univ., Madrid.
- BIDAU, C., M. D. GIMENEZ & J. R. CONTRERAS. 1996. Especiación cromosómica y la conservación de la variabilidad genética: el caso del género *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha, Ctenomyidae). *Mendeliana* 12: 25-37.
- BOCK, W. J. 2004. Species: the concept, category and taxon. *Journal of Zoology, Systematics, Evolution Research* 42: 178-190.
- BUSH, G. L. & J. J. SMITH. 1998. The genetics and ecology of sympatric speciation: A case study. *Research in Population Ecology* 40: 175-187.
- CAIN, A. J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson, London.
- CIGLIANO, M. M. 1997. *Ronderosia* a new genus of South American Melanoplinae (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Orthoptera Research* 6: 1-19.
- CIGLIANO, M. M. & S. TORRUSIO. 1999. Sistemas de información geográfica y plagas de insectos. *Ciencia Hoy* 9: 34-42.
- COSTA, F. G. 1995. Especies gemelas. *Ciencia Hoy* 6: 52-56.
- CRACRAFT, J. 2000. Species concepts in theoretical and applied biology. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier (eds). Pp. 3-14. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- CRISCI, J. V. 1981. La especie: realidad y conceptos. Pp. 21-31. En: *Symposia VI Jornadas Argentinas de Zoología*. La Plata.
- CRISCI, J. V. 1994. La especie: realidad y conceptos. Pp. 53-64. En: Llorente Bousquets & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*. UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- DARWIN, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.
- DE QUEIROZ, K. & M. J. DONOGHUE. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4: 317-338.
- DE QUEIROZ, K. & M. J. DONOGHUE. 1990. Phylogenetic systematics and species revised. *Cladistics* 6: 83-90.
- DOBZHANSKY, T. 1935. A critique of the species concept in biology. *Philosophical Science* 2: 344-355.
- DOBZHANSKY, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press, New York.
- DONATO, M. & M. M. CIGLIANO. 2000. Revision of the genus *Metaleptea* Brunner von Wattenwyl (Orthoptera; Acrididae; Hyalopterygini). *Transactions of the American Entomological Society* 126: 145-173.
- DONOGHUE, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.
- ELDREDGE, N. & S. J. GOULD. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82-115. En: Schopf J. (ed.) *Models in Paleobiology*. Freeman C. & Co., San Francisco.
- EMERSON, B. C., P. OROMÍ & G. M. HEWITT. 2000. Colonization and diversification of the species *Brachyderes rugatus* (Coleoptera) on the Canary islands: evidence from mitochondrial DNA COII gene sequences. *Evolution* 54: 911-923.
- ENDLER, J. A. 1977. *Geographic variation, speciation and clines*. Monographs in Population Biology N° 10, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- FREEMAN, S. & J. C. HERRON. 2001. *Evolutionary Analysis*. 2 ed. Prentice-Hall, New Jersey.
- FUTUYMA, D. J. 1998. *Evolutionary biology*. 3 ed. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- GHISELIN, M. T. 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- GRANT, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia Univ. Press, New York.
- GRANT, V. 1989. *Especiación vegetal*. Limusa, México.
- GRASSÉ, P. P. 1965. *Traité de Zoología. Insectes. Tomo IX*. Masson et Cte. Editeurs, Paris.
- GULLAN, P. J. & P. S. CRANSTON. 2000. *The Insects. An outline of entomology*. Blackwell Science Inc., 2 ed., London.
- HARRISON, R. C. (ed.). 1993. *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford Univ. Press, New York.
- HEWITT, G. M. 1988. Hybrid zones, natural laboratories for evolutionary studies. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 158-167.
- HEWITT, G. M. 1993. Postglacial distribution and species structure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. Pp. 97-123. En: Leeds, D. R. & D. Edwards (eds.) *Evolutionary patterns and processes*. Linnean Society Symposium Series 14, Academic Press, London.
- HEWITT, G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- HÖLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- HULL, D. L. 1976. Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25: 174-191.
- HUXLEY, J. S. 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdra Gen tot de dier Kunde*. 27: 491-520.
- HUXLEY, J. S. 1940. *Towards the new synthesis*. George Allen & Unwin., London.
- KUBOTA, K. & T. SOFA. 1998. Hybridization and



- speciation in the Carabid beetles of the subgenus *Ohomopterus* (Coleoptera, Carabidae, genus *Carabus*). *Research in Population Ecology* 40: 213-222.
- LANDE, R. 1985. The fixation of chromosomal rearrangements in a subdivided population with local extinction and colonization. *Heredity* 54: 323-332.
- LANTERI, A. A. 1982. Estudio taxonómico del género *Wagneriella* Hustache (Coleoptera: Curculionidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41: 61-64.
- LANTERI, A. A. 1985. Revisión de las especies argentinas del género *Macrostylus* Boheman, subgénero *Mimographus* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). CIPFE-CED *Orione Contribuciones Biológicas*, Montevideo, Uruguay 12: 1-6.
- LANTERI, A. A. 1995. La sistemática filogenética y los conceptos de especie. *Mendeliana* 11(1): 37-43.
- LANTERI, A. A. 2001. Biogeografía de las Islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos. Pp. 141-151. En: Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Conceptos, teorías, métodos y aplicaciones*. Vol. I, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- LANTERI, A. A. & V. A. CONFALONIERI. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. Pp. 185-193. En: Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- LANTERI, A. A. & M. G. del RIO 2003. Revision of the genus *Briarius* [Fisher de Weldheim] (Colcoptera: Curculionidae). *Insect Systematics and Evolution* 34: 281-294.
- LANTERI, A. A. & N. B. DÍAZ. 1994. Systematic study and cladistic analysis of the genus *Aramigus* Horn (Coleoptera: Curculionidae). *Transactions of the American Entomological Society* 120 (2): 113-144.
- LANTERI, A. A., N. B. DÍAZ, M. S. LOIÁCONO & M. DEL C. COSCARÓN. 1987. Aplicación de técnicas numéricas al estudio sistemático del grupo de *Asynonychus durius* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Entomological. Arbaiten* Museu Frey, 35/36: 171-198.
- LEVIN, D. A. 1979. The nature of plant species. *Science* 204: 381-384.
- LÓPEZ ARMENGOL, M. F. 1988. Análisis de los caracteres taxonómicos: enfoques modernos. *Univ. Nac. de La Pampa, Ser. Suplem.* 4: 35-45.
- LOVTRUP, S. 1979. The evolutionary species concept. Fact or fiction? *Systematic Zoology* 28: 386-392.
- LLORENTE BOUSQUETS, J. & L. MICHÁN AGUIRRE. 2000. El concepto de especie y sus implicancias para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. En: Martín Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). Pp. 87-96. *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica. PriBES 2000*. Monografías del Tercer Milenio, vol. 1, SEA, Zaragoza, España.
- MAYDEN, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. En: Claridge, M. A., H. A. Dawah & M. R. Wilson (eds.). Pp. 381-424. *Species: the units of diversity*. Chapman & Hall, London.
- MAYNARD-SMITH, J. 1966. Sympatric speciation. *American Naturalist* 100: 637-650.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR, E. 1957. Species concepts and definitions. En: Mayr, E. (ed.). Pp. 1-22. *The species problem*. Publ. 50, American Assoc. for the Advancement of Science, Washington, D. C.
- MAYR, E. 1968. *Especies animales y evolución*. Ed. Ariel, Univ. de Chile, Santiago de Chile.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, New York.
- MAYR, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution and inheritance*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1998. *Así es la biología*. Debate pensamiento, Ed. Debate, Madrid.
- MAYR, E. 2000. *The biological species concept*. Pp. 17-29. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier. 2000 (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MEIER, R. & R. WILLMANN. 2000. The hemmigan species concept. Pp. 30-43. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier. 2000 (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- MISHLER, B. D. & R. N. BRANDON. 1987. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy* 2: 397-414.
- MISHLER, B. D. & M. J. DONOGHUE. 1982. Species concepts: a case for pluralism. *Systematic Zoology* 31: 491-503.
- MISHLER, B. D. & E. C. THERIOT. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler & Theriot): Monophyly, Apomorphy and Phylogenetic species concepts. Pp. 44-54. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier. 2000 (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- NELSON G. J. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: cladistics and*

- vicariance. Columbia Univ. Press, New York.
- NIXON, K. C. & W. D. WHEELER. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- NORMARK, B.B. & A.A. LANTERI. 1998. Incongruence between morphological and mitochondrial DNA characters suggest hybrid origins of parthenogenetic weevil lineages (Genus *Aramigus*). *Systematic Biology* 47: 459-478.
- OTTE, D. 1989. Speciation in Hawaiian crickets. Pp. 486-523. En: Otte, D. & J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- OTTE, D. & J. A. ENDLER (eds). 1989. *Speciation and its consequences*. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- PASCUAL, R. 1996. Teoría y práctica de los conceptos de especie en Paleontología. *Mendeliana* 12: 1-9.
- PATTERSON, H. E. H. 1973. Animal species studies. *Journal of the Royal Society of Western Australia*. 36: 31-36.
- PATTERSON, C. 1999. *Evolution*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- PLATNICK, N. I. 1977. Paraphyletic and polyphyletic groups. *Systematic Zoology* 26: 195-266.
- POPOV G. B. & M. H. LAUNOIS-LUONG. 1992. *Schistocerca gregaria* (Forsk., 1775). Acrididae: Cyrtacanthacridinae. SGR. Cirad-Prifas, Montpellier.
- REIG, O. A. 1979. Propositiones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. *Revista Venezolana de Filosofía* 11: 3-30.
- REIG, O. A. 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. Pp. 37-57. *Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, Perú.
- REIG, O. A., M. AGUILERA, M. A. BARROS & M. USECHE. 1980. Chromosomal speciation in a Rassenkreis of Venezuelan spiny rats (genus *Proechimy*, Rodentia, Echimyidae). *Genetics* 52/53: 293-312.
- REIG, O. A., C. BUSCH, M. O. ORTELLA & R. CONTRERAS. 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. En: Nevo, E. & O. A. Reig (eds.). Pp. 71-96. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Alan R. Liss, New York.
- RIDLEY, M. (ed.). 1998. *Evolution*. Oxford Readers, Oxford.
- SAURA, A., J. LOKKI & E. SUOMALAINEN. 1993. Origin of poliploidy in parthenogenetic weevils. *Journal of Theoretical Biology* 163: 449-456.
- SEQUEIRA, A., A. A. LANTERI, M. A. SCATAGLINI, V. A. CONFALONIERI & B. FARRELL. 2000. Are flightless *Galapaganus* weevils older than the Galápagos Islands they inhabit? *Heredity* 85: 20-29.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia, University Press, New York.
- SLOBODCHIKOFF, C. N. (comp.) 1976. *Concepts of species*. Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Dowden.
- SOKAL, R. R. 1973. The species problem reconsidered. *Systematic Zoology* 22:360-374.
- SOKAL, R. R. & T. J. GROVELLO. 1970. The biological species concept: a critical evaluation. *American Naturalist* 104: 127-153.
- STRICKBERGER, M. W. 2000. *Evolution*. 3 ed., Jones & Barlett Publishers, Mass.
- TEMPLETON, A. P. 1980 a. The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94: 1011-1038.
- TEMPLETON, A. P. 1980 b. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* 34: 219-229.
- TEMPLETON, A. P. 1981. Mechanisms of speciation: a population genetic approach. *Annual Review in Ecology and Systematics* 12: 23-48.
- TURELLI, M., N. H. BARTON & A. COYNE. 2001. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 330-338.
- VIA, S. 2001. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 381-390.
- VRBA, E. S. (ed.). 1985. *Species and speciation*. Freeman & Co., San Francisco.
- VRANA, P. & W. WHEELER. 1992. Individual organisms as terminal entities laying the species problem to rest. *Cladistics* 8: 354-363.
- WHEELER, Q. D. & R. MEIER (eds.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia University Press, New York.
- WHEELER, Q. D. & N. I. PLATNICK. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). Pp. 55-69. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier. 2000 (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- WHITE, E. O. 1978. *Modes of speciation*. Freeman & Co., San Francisco.
- WILEY, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-26.
- WILEY, E. O. & R. L. MAYDEN. 2000. The evolutionary species concept. Pp. 70-89. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier. 2000 (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- WRIGHT, S. 1978. *Evolution of the genetics of populations. Vol. 4. Variability within and among natural populations*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

## CAPÍTULO 6

# ANÁLISIS MULTIVARIADO: TÉCNICAS DE AGRUPAMIENTOS. ÁRBOLES DE DISTANCIAS

LANTERI, ANALÍA A., CECILIA MARGARÍA Y M. MARTA CIGLIANO



### ANÁLISIS MULTIVARIADO

Los estudios sistemáticos a nivel de especie se basan, en su mayoría, en la comparación de muestras provenientes de distintas poblaciones (Mayr & Ashlock, 1991). Es sobre la base de dichas comparaciones que se toman importantes decisiones taxonómicas tales como, si las unidades de estudio pertenecen a la misma especie, si deben ser asignadas a distintas especies aunque próximas entre sí, o si existen variaciones infraespecíficas tales como subespecies, clines, etc.

Las decisiones taxonómicas a nivel de especies próximas o infraespecíficas resultan particularmente dificultosas, ya que por lo general no se observan caracteres cualitativos que permitan diagnosticar fácilmente las muestras, sino variaciones en datos cuantitativos continuos (e.g. datos morfométricos, frecuencias alélicas o cromosómicas, distancias genéticas o inmunológicas, etc.), a veces con rangos superpuestos. En este caso las técnicas de análisis multivariado resultan de gran utilidad, ya que permiten analizar simultáneamente numerosas variables interrelacionadas (James & McCulloch, 1990), y estudiar numerosas muestras compuestas por muchos individuos. Los métodos estadísticos univariados, por ejemplo un análisis de ANOVA, se suelen aplicar para comparar tres o más muestras poblacionales, a fin de establecer si éstas son significativamente diferentes con respecto a alguna variable, pero no permiten agrupar individuos o muestras cuando se han registrado numerosos caracteres, de allí la ventaja de los análisis multivariados en Sistemática (James & McCulloch, 1990).

Las técnicas multivariadas permiten establecer relaciones de similitud global (o fenéticas) entre unidades de estudio, sobre la base de la evidencia que brindan sus caracteres (Sneath & Sokal, 1973; Sokal, 1986). A partir de los resultados de estas técnicas (e.g. un fenograma), el especialista podrá adoptar decisiones taxonómicas con respecto a las especies y las variaciones infraespecíficas.

Existen numerosas técnicas de análisis multivariado: Método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), Análisis de Componentes Principales (PCA), Análisis de Coordenadas Principales, Regresión Múltiple, Análisis de Correspondencia, Análisis Factorial Múltiple, Análisis Canónico, Análisis Multivariado de la Varianza, etc., pero las más utilizadas en Sistemática y en estudios de Morfometría geométrica son las dos primeras (James & McCulloch, 1990).

Las técnicas multivariadas se dividen en dos grupos principales, de agrupamientos y de ordenación. Las técnicas de agrupamientos, tales como UPGMA (*Unweighted Pair Group Method Average*), producen gráficos donde las unidades de estudio se relacionan en una estructura ramificada jerárquica (= fenograma), obtenida a partir de una matriz de similitud entre dichas unidades (James & McCulloch, 1990). Las técnicas de ordenación, como el PCA, no son jerárquicas y dan por resultado gráficos de ejes cartesianos, donde las unidades de estudio se distribuyen como puntos en el espacio delimitado por dichos ejes, los cuales representan una reducción de la variación inicialmente analizada (James & McCulloch, 1990).

Existen varios programas de computación para la aplicación de técnicas multivariadas. Algunos de ellos están integrados con subprogramas de análisis estadístico y se emplean no sólo en Sistemática, sino también en estudios ecológicos, genéticos, etc. El NTSYS-pc (*Numerical Taxonomic System*) (Rohlf, 1998), es el programa de computación más utilizado en estudios de tipo sistemático, ya que ha sido diseñado originalmente para tal fin.

## TÉCNICAS DE AGRUPAMIENTOS

### Generalidades

En el contexto de la Sistemática, las técnicas multivariadas de agrupamientos se asocian con la escuela Fenética, ya que permiten estimar la similitud global entre grupos de organismos y para ello evalúan las diferencias en sus caracteres, que se convierten en distancias (Schuh, 2000). El empleo de este tipo de técnicas para la construcción de clasificaciones se halla en desuso, debido a que la mayoría de los taxónomos adhiere actualmente al paradigma propuesto por la Cladística, según la cual dichas clasificaciones deben construirse sobre la base de la similitud homóloga. No obstante, las técnicas numéricas de agrupamientos siguen empleándose con frecuencia a nivel de Microtaxonomía, principalmente para analizar datos cuantitativos continuos resultantes de la aplicación de diversos marcadores moleculares.

Las unidades de estudio de un análisis de agrupamientos son designadas frecuentemente como OTU (*Operational Taxonomic Units*) (Sneath & Sokal, 1973), término que denota la influencia Operacionalista y Empirista de la Fenética. Las numerosas técnicas de agrupamientos de uso frecuente en Sistemática son jerárquicas, aglomerativas y secuenciales (Crisci & López Armengol, 1983), jerárquicas porque el resultado final de su aplicación se expresa en un **fenograma**, que es un diagrama jerárquico arborescente que representa las relaciones de similitud global entre las OTU (Sneath & Sokal, 1973; James & McCulloch, 1990), aglomerativas y secuenciales porque cuando se construye el fenograma, las OTU se van incorporando una a una, y forman grupos cada vez más inclusivos hasta que todas ellas se combinan en el fenograma.

### Pasos para la construcción de un fenograma

El algoritmo para la construcción de fenogramas parte de una matriz de similitud entre OTU y comienza por conectar las dos unidades más similares entre sí. El ingreso de las demás OTU se realiza de acuerdo con su mayor similitud con respecto a las OTU ya ingresadas. Los pasos necesarios para su obtención son los siguientes:

- Elección de las OTU a estudiar
- Selección y registro de caracteres
- Construcción de una matriz de datos de OTU por caracteres
- Cálculo de un coeficiente de similitud (o disimilitud) entre cada par posible de OTU
- Construcción de una matriz de similitud (o disimilitud) entre OTU
- Obtención del fenograma entre OTU
- Medida de la distorsión del fenograma
- Descripción del fenograma e interpretación de los resultados

*Elección de OTU:* Por lo general son individuos, poblaciones, linajes génicos de una misma especie, subespecies o especies próximas. El empleo de taxones de rango superior como unidades de estudio de un análisis de agrupamientos no es frecuente en la actualidad, al menos en el campo de la Sistemática.

*Selección y registro de caracteres:* La mayor parte de los caracteres empleados en este tipo de estudios son variables cuantitativas continuas tales como datos morfométricos, frecuencias de alelos dominantes, frecuencias alélicas de *loci* polimórficos para sistemas enzimáticos, frecuencias cromosómicas, etc.

Los datos morfométricos se pueden expresar en distintas escalas de medidas (milímetros, centímetros, micras, etc.). También se utilizan proporciones, por ejemplo, largo sobre ancho de una estructura o parte del cuerpo, en vez de ambas medidas por separado.

En estudios sistemáticos basados en datos morfológicos, es frecuente que se incluyan algunos caracteres cualitativos, con dos o más estados, los cuales deben ser codificados a fin de posibilitar su análisis (ver Capítulo 4). Los números o códigos 0-1 se emplean para codificar estados ausentes (0) y presentes (1) y no tienen ningún tipo de connotación evolutiva, ni intentan señalar un sentido de cambio filogenético. Los datos morfométricos no requieren una codificación, pero en algunos casos se establecen rangos de medidas aprovechando discontinuidades entre los valores continuos, de modo que los datos continuos se transforman en discretos, por ejemplo: largo del cuerpo de 15 a 19 mm (1), de 25 a 29 mm (2), y de 35 a 39 mm (3).

*Construcción de una matriz de datos:* Los valores registrados para cada unidad de estudio se vuelcan en una tabla de OTU por caracteres, denominada matriz de datos (Tabla II). Las matrices que incluyen datos discretos y continuos, se denominan matrices mixtas.

En el caso de matrices mixtas donde se emplean diferentes escalas de medidas, es conveniente que éstas sean transformadas, de manera tal que los datos se expresen en una misma escala. La técnica de transformación más utilizada es la estandarización, que consiste en transformar los datos en unidades de desviación estándar, aplicando la siguiente fórmula:

$$X_{ij} \text{ estandarizado} = \frac{X_{ij} - \bar{X}_i}{S_i}$$

Donde  $x_{ij}$  es el valor del carácter  $i$  para la unidad de estudio  $j$ ;  $\bar{x}_i$  es el promedio del carácter  $i$ ; y  $S_i$  es la desviación estándar del carácter  $i$  (la desviación estándar es la raíz cuadrada de la varianza).

*Cálculo de un coeficiente de similitud (o disimilitud) entre cada par posible de OTU:* Se han propuesto distintos coeficientes para evaluar la similitud global entre pares de OTU (Sneath & Sokal, 1973). Algunos coeficientes, como los de **distancia y correlación**, se aplican a matrices mixtas y otros, como los de **asociación**, se pueden utilizar solamente sobre matrices de datos presencia/ausencia (Tabla I).

Para la elección de un coeficiente se debe tomar en cuenta la estructura de las matrices de datos, como así también, otros aspectos relacionados con los objetivos del trabajo que se quiere realizar. Por ejemplo, el coeficiente de *Jaccard* considera sólo el número de caracteres presentes compartidos, para evaluar la similitud entre organismos o muestras, pero el *Simple Matching*, toma en cuenta tanto las presencias como las ausencias compartidas. Por lo tanto si en un estudio taxonómico (o ecológico) sólo se quiere considerar la similitud evidenciada en los caracteres presentes compartidos, se deberá utilizar el coeficiente de *Jaccard*.

Los valores de máxima y mínima similitud varían en cada tipo de coeficiente, como puede observarse en la Tabla I. Uno de los coeficientes más sencillos de aplicar es el de *Manhattan Distance*, igual a la sumatoria de los valores absolutos de las diferencias entre los valores registrados para todas las OTU comparadas. Por ejemplo, para dos OTU que difieren en tres caracteres binarios presencia/ausencia (0-1), el valor de *Manhattan Distance* será 3. En el coeficiente *Taxonomic Distance* el número de diferencias entre caracteres se divide por el número total de caracteres comparados. El coeficiente de correlación del Momento-Producto de Pearson ( $r$ ) es uno de los más complejos en cuanto a su formulación, pero también uno de los que se emplean con mayor frecuencia en estudios sistemáticos basados en evidencia morfológica (se aplica a datos morfométricos y matrices mixtas). Un mayor detalle sobre la representación geométrica y significado de los coeficientes de distancia y correlación puede consultarse en Sneath & Sokal (1973) y Crisci & López Armengol (1983). En la tabla II se brindan algunos ejemplos del cálculo de coeficientes a partir de una matriz de datos de tres OTU y siete caracteres.

**Tabla I.** Coeficientes de similitud de uso más frecuente en análisis de agrupamientos. En las fórmulas de los coeficientes de distancia y correlación, los términos  $X_{ij}$  y  $X_{ik}$ , indican el valor del carácter "i" en la OTU "j", y el valor del carácter "i" en la OTU "k", respectivamente. En las fórmulas de los coeficientes de asociación se emplean los términos: a= presencias compartidas; b= carácter presente en una de las OTU comparadas y ausente en la otra; c= inversa de b; d= ausencias compartidas.

Tipo de coeficiente	Nombre	Fórmula	Tipo de datos sobre los que se aplica	Máxima similitud	Mínima similitud
Distancia	<i>Manhattan distance</i>	$\sum_{i=1}^n  X_{ij} - X_{ik} $	Doble estado	0	$\infty$
	<i>Mean character difference</i>	$1/n \sum_{i=1}^n  X_{ij} - X_{ik} $	Multiestado		
			Mixtos		
Correlación	<i>Momento producto de Pearson</i>	$\frac{\sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j)(X_{ik} - \bar{X}_k)}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j)^2 \cdot \sum_{i=1}^n (X_{ik} - \bar{X}_k)^2}}$	Multiestados cuantitativos	1	-1
			Mixtos (con mayoría de multiestados cuantitativos)		
Asociación	<i>Simple Matching</i>	$\frac{a+d}{a+b+c+d}$	Doble estado presencia-ausencia	1	0
	<i>Jaccard</i>	$\frac{a}{a+b+c}$			

**Tabla II.** Matriz de datos de tres OTU (A, B, C) y siete caracteres, y cálculo de coeficientes a partir de la misma

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

*Manhattan Distance:*

$$A,B= 3; A,C= 5; B,C= 6$$

*Mean Character Difference:*

$$A,B= 3/7= 0.42$$

$$A,C= 5/7= 0.71$$

$$B,C= 6/7= 0.85$$

*Jaccard:*

$$A,B= 3/(3+2+1)= 3/6= 0.50$$

$$A,C= 2/(2+3+2)= 2/7= 0.28$$

$$B,C= 1/(1+3+3)= 1/7= 0.14$$

*Simple Matching:*

$$A,B= (3+1)/(3+2+1+1)= 4/7= 0.57$$

$$A,C= (2+0)/(2+3+2+0)= 2/7= 0.28$$

$$B,C= (1+0)/(1+3+3+0)= 1/7= 0.14$$

Cuando se analizan datos expresados como frecuencias (cromosómicas, alozímicas, de alelos dominantes, etc), se aplican coeficientes distintos a los de la tabla I. Uno de los coeficientes utilizados con mayor frecuencia para expresar distancias genéticas es el coeficiente de distancia de Nei (1972) que en el caso de estudios isoenzimáticos se interpreta como el número neto de sustituciones de codones, que se habrían acumulado desde que dos poblaciones han divergido. La fórmula es la siguiente:

$$-\ln [J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}]$$

Donde  $\ln$  es el logaritmo natural, "x" es la frecuencia del alelo "i", en un locus particular de la unidad "x", e "y" es la frecuencia de ese mismo alelo "i", en la unidad "y".  $J_x$ ,  $J_y$ , y  $J_{xy}$  son medias aritméticas de  $\Sigma x^2$ ,  $\Sigma y^2$ ,  $\Sigma xy$ .

Asimismo, cuando se realizan estudios morfométricos basados en *landmarks*, cuyos resultados finales tienen por objetivo expresar relaciones de similitud entre OTU, se emplea frecuentemente un coeficiente denominado coeficiente de distancia generalizada o de Mahalanobis D2 para cuyo cálculo se toman en cuenta las varianzas y covarianzas de los datos. Detalles sobre el cálculo de este coeficiente se pueden consultar en Marcus *et al.* (1996).

**Construcción de una matriz de similitud:** Los valores resultantes de la aplicación de un coeficiente de similitud (distancia, correlación o asociación), a cada par posible de OTU se vuelcan en una matriz de similitud, que es una matriz cuadrada (de OTU por OTU), en que la diagonal principal incluye los valores de máxima similitud (0 en el caso de coeficientes de distancia y 1 en los de correlación y asociación) y los restantes casilleros contienen los valores registrados para cada par de OTU (Tabla III). Sólo es necesario representar una mitad de la matriz, pues la otra es su imagen especular. Por lo general se representa la mitad inferior izquierda.

**Tabla III.** Matrices de similitud correspondientes a los coeficientes calculados en la Tabla II. De izquierda a derecha: *Manhattan Distance*, *Taxonomic Distance*, *Jaccard*, *Simple Matching*.

	A	B	C		A	B	C		A	B	C		A	B	C
A	0			A	0			A	1			A	1		
B	3	0		B	0.42	0		B	0.50	1		B	0.57	1	
C	5	6	0	C	0.71	0.85	0	C	0.28	0.14	1	C	0.28	0.14	1

**Construcción de fenogramas:** En un fenograma las OTU se relacionan entre sí formando grupos cada vez más inclusivos, cuyos valores de similitud se expresan en una escala ubicada generalmente en la parte superior de dicho fenograma. En el ejemplo de la figura 1 la escala comienza en 0 y termina en 6, lo cual indica que se ha utilizado un coeficiente de distancia; en el caso de coeficientes de correlación o asociación, la escala comenzaría en 1. Cuanto más cercana al inicio de la escala (margen derecho del gráfico) se encuentre la unión entre las OTU, mayor será su similitud.

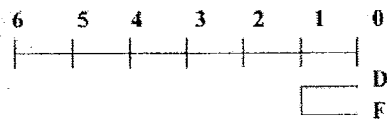
La construcción de un fenograma de seis OTU (A-F), mediante el algoritmo UPGMA, se ejemplifica en la figura 1:

- Primero es preciso identificar en la matriz de similitud, las OTU más similares entre sí (cuando se ha usado un coeficiente de distancia, como ocurre en el ejemplo, se deberá buscar el valor de menor distancia). Las OTU más similares son D y F, separadas por una distancia igual a 1 (número en blanco con recuadro negro), y formarán el primer núcleo del fenograma.
- Luego se construye una matriz derivada (con una columna y una fila menos que la anterior), en la cual el núcleo ya ingresado al fenograma (DF) ocupará una sola fila y columna. Para completar los casilleros correspondientes a los valores de distancia de DF con las demás OTU, se deberá calcular un promedio. Por ejemplo, el valor de DF con A, será igual al valor de distancia D-A (=3) más el valor de distancia F-A (=2) dividido 2, que es igual a 2.5.
- Luego se inspecciona la matriz derivada, para identificar la próxima OTU o el próximo núcleo que ingresará al fenograma. Dado que el valor de menor distancia es 2 (número blanco con recuadro negro) y se registra entre las OTU C y E, éstas serán las próximas en ingresar al fenograma.
- Se construye una segunda matriz derivada (de 4x4 OTU) donde el núcleo CE ingresa en una misma fila y columna, y se calculan los promedios de sus valores de similitud con las restantes OTU. Siempre se vuelve a la matriz original para obtener los valores a partir de los cuales se calculará dicho promedio.

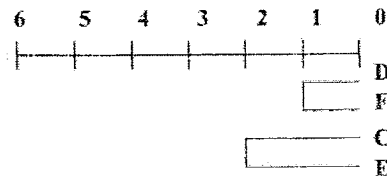
- Se construye una tercera matriz derivada y se procede como se ha indicado precedentemente. En este caso, para calcular el valor de distancia entre el grupo ADF y B, se deberá dividir por tres; y para calcular el valor de distancia entre el grupo ADF y el núcleo CE, se deberá dividir por seis (valores de CA, CD, CF, EA, ED y EF /6).
- El procedimiento descripto termina cuando todas las OTU se han incorporado al fenograma y se han conectado entre sí formando un grupo que las contiene a todas.

El algoritmo UPGMA o técnica de ligamiento promedio no ponderado, es el más utilizado, dado que produce una menor distorsión del fenograma con respecto a los valores de la matriz original (ver punto siguiente). Otros tipos de ligamiento como el simple, el completo o el promedio ponderado, prácticamente no se utilizan, debido a que producen mayor distorsión (Sneath & Sokal, 1973; Pielou, 1986).

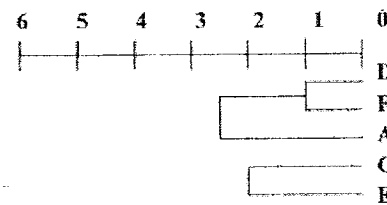
	A	B	C	D	E	F
A	0					
B	4	0				
C	4	3	0			
D	3	2	3	0		
E	4	6	2	5	0	
F	2	3	4	1	5	0



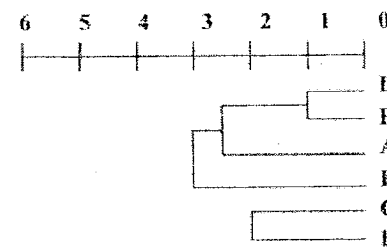
	A	B	DF	E
A	0			
B	4	0		
C	4	3	0	
DF	2.5	2.5	3.5	0
E	4	6	2	5



	A	B	DF	CE
A	0			
B	4	0		
DF	2.5	2.5	0	
CE	4	4.5	4.25	0



	ADF	B	CE
ADF	0		
B	3	0	
CE	4.16	4.5	0



	ABDF	CE
ABDF	0	
CE	4.25	0

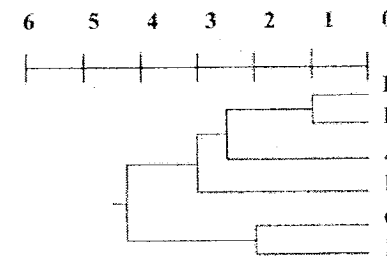


Figura 1. Pasos para la construcción de un fenograma de seis OTU (A-F) según la técnica de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA). Izquierda: matriz de similitud de distancia original y matrices derivadas de la misma. Derecha: secuencia en la construcción de un fenograma, con una escala de distancia de 0 a 6.



*Medida de la distorsión del fenograma:* Los valores de similitud expresados en el fenograma, se hallan distorsionados con respecto a los de la matriz de similitud a partir de la cual se construyó. Por ejemplo el valor de similitud entre A y D es 3, según la matriz de similitud original, pero en el fenograma estas OTU se conectan a un valor de 2.5 (Fig. 1). Para medir la distorsión de un fenograma se construye primero una matriz derivada del mismo, que se denomina matriz cofenética (Tabla IV), y luego se aplica el coeficiente de correlación del Momento-Producto de Pearson, para comparar las matrices de similitud original y la cofenética (Sneath & Sokal, 1973; Crisci & López Armengol, 1983). Los valores  $X_{ij}$  y  $X_{ik}$  de la fórmula del coeficiente de correlación, equivalen a los valores representados en los casilleros de una y otra matriz, excluyendo los de la diagonal principal, los cuales tampoco se consideran para calcular los valores promedio. Si el valor resultante está próximo a 1 indica que la distorsión es escasa, y a medida que se acerca a 0 aumenta la distorsión. Los valores de distorsión se indican como (r) o (CCC= Coeficiente de Correlación Cofenética), por lo general, en alguno de los ángulos de la figura donde se ilustra el fenograma.

**Tabla IV.** Matriz cofenética correspondiente al fenograma de la figura 1.

	A	B	C	D	E	F
A	0					
B	3	0				
C	4.25	4.25	0			
D	2.5	3	4.25	0		
E	4.25	4.25	2	4.25	0	
F	2.5	3	4.25	1	4.25	0

*Descripción del fenograma e interpretación de resultados:* Cuando los fenogramas están formados por numerosas OTU sólo se describen los grupos principales y/o aquéllos sobre los cuales se quieren realizar interpretaciones. El fenograma obtenido en la figura 1 puede describirse del siguiente modo: se observan dos grupos principales, uno formado por las OTU D, F, A y B, y el otro integrado por las OTU C y E, las cuales forman un núcleo. Asimismo dentro del primer grupo se distinguen dos subgrupos, uno integrado por una sola OTU (B) y el otro por las restantes; en éste último se separa por un lado A, y por el otro el núcleo D-F.

En cuanto a la interpretación de los resultados, suponiendo que las OTU del fenograma descrito fueran poblaciones, y si otras evidencias adicionales apoyaran la hipótesis (interfertilidad, aislamiento geográfico), podría interpretarse, que los dos grupos principales de dicho fenograma corresponden a subespecies de una misma especie.

Una desventaja de las técnicas de agrupamientos es que en los resultados siempre aparecen grupos delimitados, aun cuando éstos no se ajusten a la estructura de los datos. Por ejemplo, un fenograma no sería una buena representación de una variación clinal, en la que no cabe esperar que los individuos o muestras poblacionales formen grupos, dado que los clines de caracteres expresan una variación continua y gradual (ver Capítulo 5). Por otra parte mediante estas técnicas no se puede evaluar la similitud homóloga (Schuh, 2000). Sin embargo, dado que los algoritmos de parsimonia propuestos por la Cladística operan sobre datos discretos, las técnicas de agrupamientos, al igual que los árboles basados en distancias, constituyen herramientas útiles para el análisis de datos continuos frecuentemente utilizados para el estudio de la variación infraespecífica mediante marcadores moleculares.

## ÁRBOLES BASADOS EN DISTANCIAS

### Árbol de Neighbor-Joining (NJ)

El empleo de datos moleculares que se expresan como distancias genéticas e inmunológicas, dio lugar a la propuesta de algoritmos que permiten relacionar las OTU comparadas en función de esas distancias, y producir gráficos que se interpretan como árboles evolutivos basados en

distancias (Mayr & Ashlock, 1991; Forey *et al.*, 1992; Schuh, 2000). Uno de los primeros algoritmos propuestos para construir estos árboles se debe a Fitch & Margoliash (1967). Luego se propusieron otros algoritmos, como el denominado árbol de *Neighbor-Joining* (Saitou & Nei, 1987), utilizado en la actualidad para analizar datos continuos, como por ejemplo frecuencias alélicas. La conversión de datos discretos, como son las secuencias de ADN, en matrices de distancias no se recomienda (Farris, 1981).

Los árboles de distancias se ilustran como *networks* (redes) o árboles sin raíz (Fig. 2). La longitud entre los nodos (= puntos de ramificación), o entre nodos y taxones terminales, es proporcional a la divergencia genética entre ellos. Por ejemplo en la fig. 2, la población F se halla separada por una menor distancia genética de la E que de la población B.

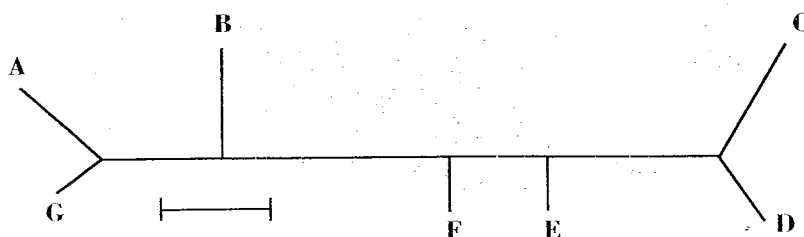


Figura 2. Árbol de *Neighbor-Joining* correspondiente a siete OTU hipotéticas (poblaciones A-G). La escala indica una distancia genética de 0.05.

El método de construcción de un árbol de distancia es similar al que se utiliza para construir fenogramas, ya que se seleccionan primero las unidades de estudio cuya distancia genética es mínima y luego se van incorporando secuencialmente las restantes, siempre de acuerdo con sus mínimas distancias (Fitch, 1977). La diferencia fundamental con los fenogramas, es que para obtener el árbol definitivo, se realizan una serie de rearrreglos o cambios de las relaciones entre los taxones con respecto a la topología inicial (Mayr & Ashlock, 1991). El mejor rearrreglo será el que produce el mejor ajuste entre la matriz de distancia derivada del árbol y la matriz de distancia original (Fitch, 1981). Durante la realización de dichos reordenamientos se van asignando largos a las ramas y en algunos casos éstas pueden registrar valores negativos, lo cual ha ocasionado críticas a esta técnica (Farris, 1981).

Los árboles de *Neighbor-Joining* se pueden calcular mediante el programa NTSYS-pc (Rohlf, 1998) siguiendo una secuencia de opciones similar a la empleada en el caso de los fenogramas, pero con la condición de que para obtener la matriz de distancia se debe seleccionar algún coeficiente de distancia genética, como el de Nei (1972). El programa PAUP (Swofford, 1999), ampliamente utilizado para calcular árboles filogenéticos por parsimonia, también permite obtener árboles de *Neighbor-Joining*.

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

1. Sobre la base de la matriz de datos de la tabla V obtenga una matriz de similitud, aplicando un coeficiente de distancia y otro de asociación.
2. A partir de alguna de dichas matrices, construya un fenograma entre OTU, mediante el tipo de ligamiento UPGMA.
3. Construya la matriz cofenética correspondiente al fenograma obtenido.

Tabla V. Matriz de datos de cuatro OTU (A, B, C, D) y ocho caracteres presencia/ausencia.

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

## EJERCICIO 2

Cigliano *et al.* (1989) realizaron análisis multivariados para resolver un problema taxonómico entre cuatro especies de tucuras (Orthoptera) distribuidas en el norte de Chile: *Philippiacris rabiosus* Liebermann, *P. wagenknechti* Liebermann, *Elasmoderus lutescens* Blanchard y un grupo de individuos que según los autores del trabajo representarían una nueva especie.

Las OTU analizadas fueron individuos de las supuestas cuatro especies de tucuras, procedentes de 32 localidades de Chile. Machos y hembras se analizaron por separado, ya que la influencia de los caracteres del dimorfismo sexual podría alterar los resultados. Asimismo cada una de las matrices de datos se analizó aplicando coeficientes de distancia y de correlación. En las figuras 3-4 se brindan algunos de los resultados obtenidos.

1. ¿Qué información brindan los fenogramas con respecto a las especies estudiadas? ¿Se deberían seguir considerando como taxones independientes o no? Justifique su respuesta.
2. Considera que los resultados obtenidos avalan la decisión de describir una nueva especie?
3. Los fenogramas de las figuras 3-4 justificarían la asignación de las especies *P. rabiosus* y *P. wagenknechti* a un mismo género separado de *Elasmoderus*? ¿Por qué?

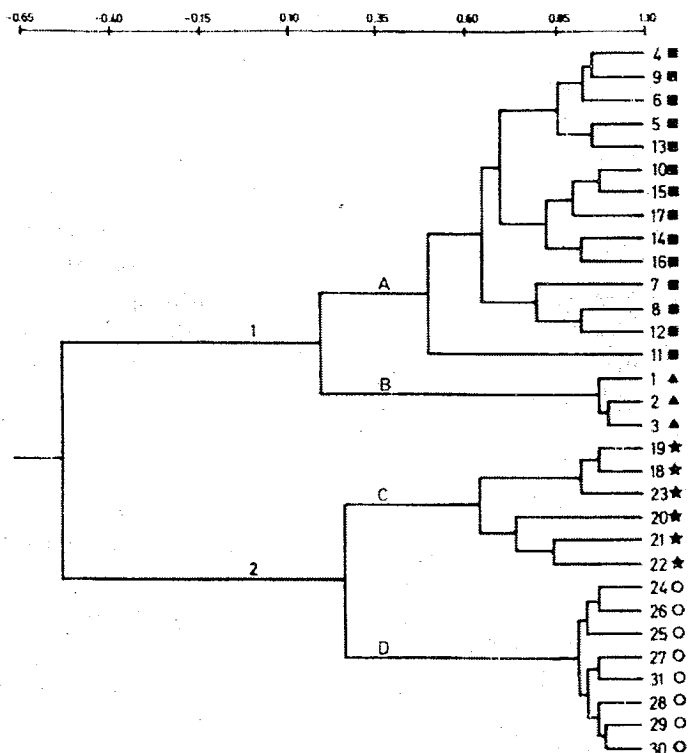


Figura 3. Fenograma UPGMA de correlación entre hembras de *P. rabiosus* (estrella), *P. wagenknechti* (círculo blanco), *E. lutescens* (cuadrado negro) y sp. nueva? (triángulo negro) (tomado de Cigliano *et al.*, 1989).

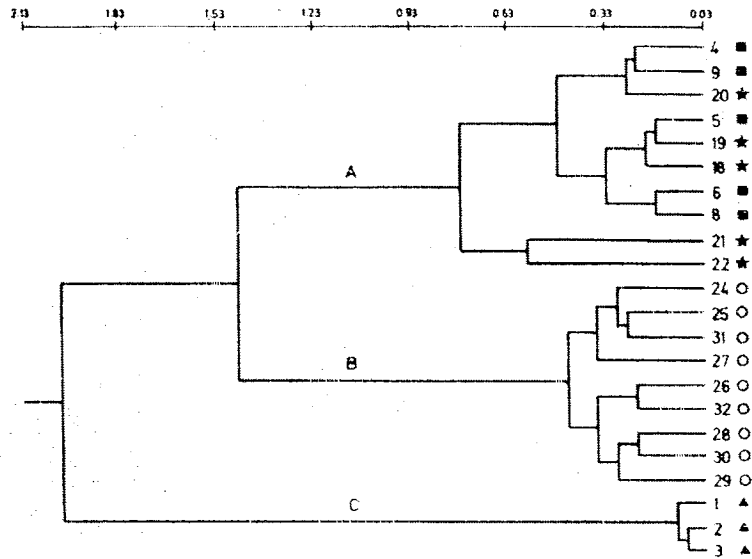


Figura 4. Fenograma UPGMA de correlación entre machos de *P. rabiosus* (estrella), *P. wagenknechti* (cuadrado negro), *E. lutescens* (círculo blanco) y sp. nueva? (triángulo negro) (tomado de Cigliano *et al.*, 1989).

### EJERCICIO 3

La especie de tucura *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera: Acrididae) se distribuye a lo largo de toda América. En algunas poblaciones sudamericanas de zonas montañosas se observaron inversiones cromosómicas pericéntricas, presentes en determinadas frecuencias; las poblaciones norteamericanas, en cambio, no presentan dichas inversiones (son monomórficas). Matrajt *et al.*, (1996) llevaron a cabo un estudio cromosómico de poblaciones de la Argentina, distribuidas a lo largo de varios gradientes altitudinales, con el fin de establecer si el polimorfismo cromosómico observado se correlaciona con alguna variable ambiental (mayor altitud y/o de temperaturas más bajas).

El cariotipo de los machos de *T. pallidipennis* consiste en 23 cromosomas (22 + X0), los pares 1-3 son grandes, 4-8 medianos y 9-11 pequeños. Los cromosomas grandes son submetacéntricos (SM), el cromosoma X es metacéntrico (M), y los restantes son acrocéntricos (A). Las inversiones pericéntricas se presentan en los pares de cromosomas medianos y como consecuencia de ellas la forma acrocéntrica básica cambia en submetacéntrica (SM1, SM2, SM3 y SM4), metacéntrica (M) o acrocéntrica invertida (AI). Los valores de frecuencia de aparición de estos reordenamientos en poblaciones de Mendoza, se pueden observar en la tabla VI, donde 0 significa ausencia de determinada morfología cromosómica (A, SM o M), y 1 indica que todos los individuos de la población presentan dicha morfología.

En las figuras 5 y 6 se representan los fenogramas obtenidos al analizar la matriz de frecuencias cromosómicas de la tabla VI y una matriz de datos de frecuencias de aloenzimas (Matrajt *et al.*, 1996; Confalonieri *et al.*, 1998). En la figura 7 se ilustra el fenograma resultante de un análisis de frecuencias cromosómicas que incluye cuatro de las poblaciones mendocinas previamente estudiadas (todas menos Chosmes y Cacheuta) y otras dos poblaciones, de Quilmes (Tucumán, 2150 m) y de Bariloche (Río Negro, 863 m). Esta última localidad y Puente del Inca son las que registran temperaturas mínimas más bajas, entre todas las muestras estudiadas.

1. ¿Considera Usted que los fenogramas basados en datos de frecuencias cromosómicas y frecuencias de aloenzimas postulan agrupamientos similares?
2. ¿Los agrupamientos observados se correlacionan con algún parámetro ambiental?
3. La nueva información sobre temperaturas mínimas registradas ¿afecta la interpretación de los datos realizada previamente por Usted? Evalúe los efectos de la altura y las temperaturas mínimas en el surgimiento de reordenamientos cromosómicos.

**Tabla VI.** Frecuencias cromosómicas observadas en poblaciones mendocinas de la especie *Trimerotropis pallidipennis* (Orthoptera: Acrididae), para los cromosomas medianos 4, 6, 7 y 8 (Matrajt et al., 1996). Acrónimos de los cromosomas: A (acrocéntrico), AI (acrocéntrico invertido), SM (submetacéntrico), M (metacéntrico). Localidades estudiadas: CHO (Chosmes), OBS (Observatorio), TUN (Tunuyán), CAC (Cacheuta), USP (Uspallata), PTI (Puente del Inca) (modificado de Confalonieri et al., 1998).

Nº de los cromosomas	Morfología	CHO	OBS	TUN	CAC	USP	PTI
4	A	0.11	0	0.069	0.173	0.184	1
4	AI	0.89	1	0.899	0.827	0.739	0
4	SM1	0	0	0.031	0	0.076	0
6	M	0.84	0.59	0.641	0.333	0.136	0
7	SM2	0.88	0.818	0.719	0.405	0.046	0
8	A	0.04	0	0.047	0.143	0.561	1
8	SM3	0.62	0.727	0.766	0.524	0.364	0
8	SM4	0.34	0.273	0.188	0.33	0.076	0

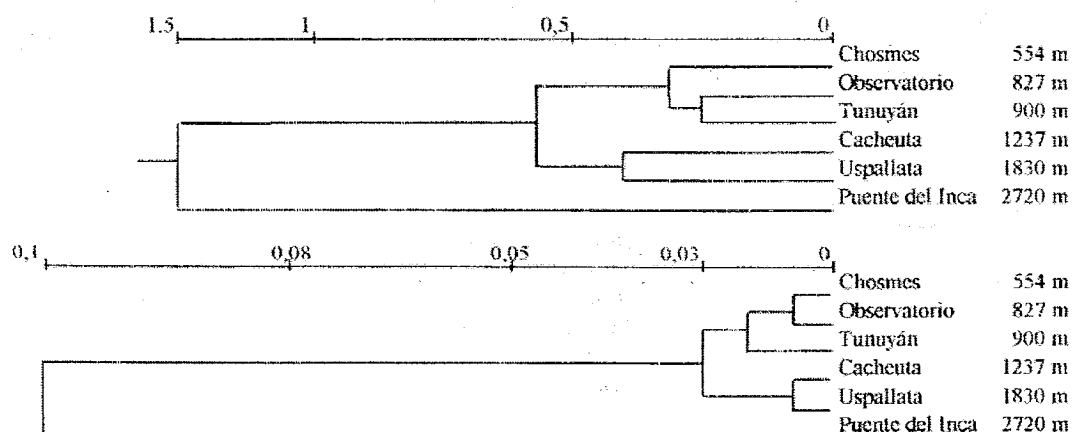


Figura 5 y 6. Fenogramas UPGMA de poblaciones de la especie *T. pallidipennis* (Orthoptera: Acrididae) basados en los datos de frecuencias cromosómicas de la tabla VI y en frecuencias de aloenzimas. Para cada localidad se brindan los datos de altitud. (Modificado de Matrajt et al., 1996).

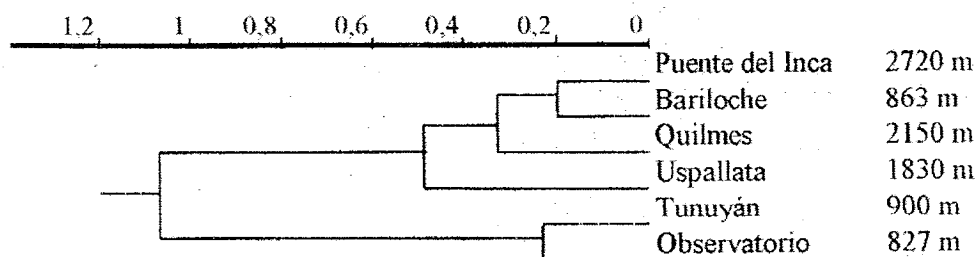


Figura 7. Fenograma UPGMA basado en datos de frecuencias cromosómicas de poblaciones de la especie *T. pallidipennis* (Orthoptera: Acrididae). Incluye cuatro localidades de Mendoza (= Tabla VI) y dos localidades de otras provincias, Quilmes (Tucumán) y Bariloche (Río Negro), para las cuales se brindan los correspondientes datos de altitud. (Modificado de Confalonieri et al., 1998).

#### EJERCICIO 4

1. Grabe la matriz de datos obtenida para las especies próximas a *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae) al realizar el ejercicio 1 del Capítulo 4, según el formato del programa NTSYS-pc.
2. Construya a partir de dicha matriz, un fenograma empleando un coeficiente de distancia y otro, utilizando un coeficiente de correlación.
3. Calcule la distorsión de dichos fenogramas, mediante el coeficiente de correlación cofenética.
4. Describa los fenogramas y señale qué especies presentan mayor similitud.

#### EJERCICIO 5

El fenograma de la figura 8 pertenece a 13 taxones específicos y subespecíficos de hominoideos no humanos vivientes. *Hylobates* (gibón) y *Pongo* (orangután) son monos asiáticos; *Gorilla* (gorila) y *Pan* (chimpancé) son monos africanos. La matriz de datos que dio origen al fenograma fue obtenida a partir de 19 *landmarks* del complejo maxilo-facial, analizados por el método de deformación (ver Capítulo 7).

1. Describa las relaciones de similitud expresadas en el fenograma.
2. ¿Existe correlación entre los principales agrupamientos y la distribución de los monos asiáticos y africanos?

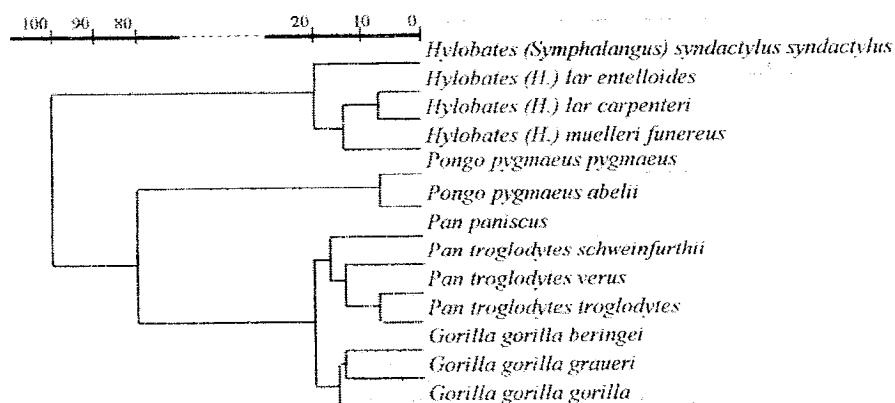


Figura 8. Fenograma UPGMA obtenido a partir de una matriz de distancias de Mahalanobis D2, entre 13 taxones de hominoideos no humanos vivientes (modificado de Guy *et al.*, 2003).

#### EJERCICIO 6

*Anthonomus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) es una especie plaga conocida vulgarmente como "picudo mexicano del algodón". El insecto se considera originario de zonas selváticas del sur de México, donde se alimenta de diversas especies de malváceas de las tribus Gossypieae e Hibisceae. Desde esa área se habría dispersado hacia el norte durante el Pleistoceno, siguiendo la distribución de sus huéspedes nativos, y hacia fines del siglo XIX invadió el cinturón algodónero del sur de EE.UU. ocasionando cuantiosos daños. Su presencia en América del Sur, a partir de la segunda

mitad del siglo XX, fue interpretada por los especialistas, como consecuencia de una introducción accidental desde EE.UU. debida al comercio del algodón. La expansión de dicho cultivo en Brasil y Paraguay habría sido la causa de su ingreso a la Argentina en 1993. El primer hallazgo de la especie, sin embargo, se produjo en un área protegida, el Parque Nacional Iguazú (Misiones). Luego se detectó en las provincias de Formosa, Corrientes y Chaco, en zonas algodonereras.

Scataglini *et al.* (2000) caracterizaron poblaciones de *A. grandis* mediante el marcador molecular denominado RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*) y construyeron una matriz de datos de poblaciones por caracteres de frecuencias de alelos dominantes, a partir de la cual obtuvieron un árbol de *Neighbor-Joining* (Fig.9). El objetivo principal de ese trabajo fue establecer el origen de las poblaciones de picudos de Argentina, Brasil y Paraguay. Para ello compararon muestras procedentes de los tres países sudamericanos, con muestras patrón de México y EE.UU.

1. Realice una sintética descripción del árbol de *Neighbor-Joining* ilustrado en la figura 9, señalando cuáles son las poblaciones genéticamente más similares.
2. Las distancias genéticas expresadas en el árbol ¿se correlacionan con las distancias geográficas entre las poblaciones estudiadas? ¿En qué casos?
3. Sobre la base de las evidencias obtenidas ¿Considera que las poblaciones de Formosa (Nn) y Misiones (Pe, Ig) tendrían el mismo origen geográfico? Justifique su respuesta.
4. ¿Las muestras coleccionadas en áreas algodonereras o próximas a ellas (la mayoría de las estudiadas) tienen una mayor afinidad genética entre sí, que con aquellas asociadas con zonas de vegetación nativa (las de México o Iguazú)?
5. ¿Podría haber una explicación alternativa a la hipótesis que propone que *A. grandis* ha sido introducida en Sudamérica desde EE.UU., como consecuencia de actividades económicas relacionadas con el comercio del algodón?

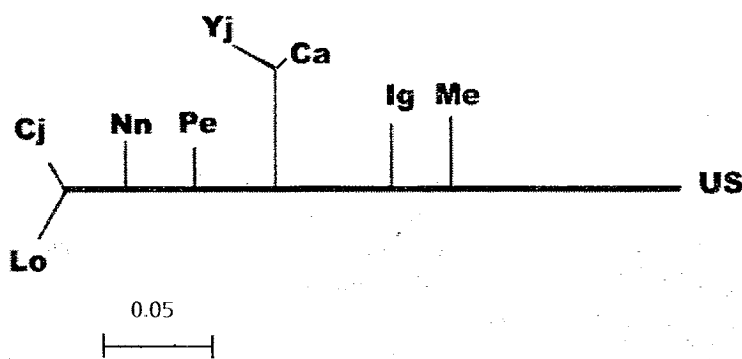


Figura 9. Árbol de *Neighbor-Joining* correspondiente a nueve poblaciones de *Anthrenus grandis* (Coleoptera: Curculionidae) (modificado de Scataglini *et al.*, 2000). Acrónimos: US, Estados Unidos de América; ME, México; Cj, Carajá (Brasil); Lo, Londrina (Brasil); Yj, Yjhoví (Paraguay); Ca, Caacupé (Paraguay); Nn, Laguna Naick-Neck (Formosa, Argentina); Pe, Puerto Península (Misiones, Argentina); Ig, Parque Iguazú (Misiones, Argentina). La mayoría de las muestras poblacionales estudiadas procede de zonas de cultivos de algodón, con excepción de la población del Parque Nacional Iguazú. La escala indica distancia genética.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- CIGLIANO, M. M., R. A. RONDEROS & W. P. KEMP. 1989. Revision of the genus *Elasmoderus* Saussure (Orthoptera: Tristiridae). *The Canadian Entomologist* 121: 225-243.
- CONFALONIERI, V. A., A. S. SEQUEIRA, L. TODARO & J. C. VILARDI. 1998. Mitochondrial DNA and phylogeography of the grasshopper *Trimerotropis pallidipennis* in relation to clinal distribution of chromosome polymorphisms. *Heredity* 81: 444-452.
- CRISCI, J.V. & M.F. LÓPEZ ARMENGOL. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Sec. Gral. O.E.A. Monografías Científicas, Serie Biología, N° 26, 132 pp.
- FARRIS, J. S. 1981. Distance data in phylogenetic analysis. Pp. 1-22. En: Funk V. A. & D. R. Brooks (eds.) *Advances in Cladistics*. Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society, New York Botanical Garden, New York.
- FITCH, W.M. 1977. The phyletic interpretation of macromolecular sequence information: simple methods. Pp. 169-204. En: Hecht, M.K., P.C. Godoy & B.N. Hecht (eds.) *Major patterns in Vertebrate evolution*. Plenum Press, New York.
- FITCH, W.M. 1981. A nonsequential method for constructing trees and hierarchical classifications. *Journal of Molecular Evolution* 13: 30-34.
- FITCH, W.M. & E. MARGOLIASH. 1967. Constructing trees and hierarchical classifications. *Science* 155: 279-284.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R.W. SCOTLAND, D.J. SIEBERT & D.M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GUY, F., M. BRUNET, M. SCHMITTBUHL, & L. VIRIOT. 2003. New approaches in Hominid Taxonomy: Morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 21: 198-218.
- JAMES, F.C. & C.E. McCULLOCH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review in Ecology and Systematics* 21:129-166.
- MARCUS, M. L., M. CORTI, A. LOY, G. NAYLOR, & D. SLIDE. 1996. *Advances in morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- MATRAJT, M., V. CONFALONIERI & J. VILARDI. 1996. Parallel adaptive patterns of allozyme and inversion polymorphisms on an ecological gradient. *Heredity* 76: 246-354.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- NEI, M. 1972. Genetic distances between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.
- PIELOU, E.C. 1986. *The interpretation of ecological data*. Wiley Interscience, Alberta.
- ROHLF, F.J. 1998. NTSYS-pc. *Numerical Taxonomy and multivariate analysis system*. Ver.2. Exeter Software, New York.
- SAITOU, N. & M. NEI. 1987. The Neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- SCATAGLINI, M. A., V. A. CONFALONIERI & A. A. LANTERI. 2000. Dispersal of the cotton boll weevil (Coleoptera: Curculionidae) in South America: evidence of RAPD analysis. *Genetica* 108: 127-136.
- SCHUH, R.T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SNEATH, P.H.A. & R.R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman & Co., San Francisco.
- SOKAL, R.R. 1986. Phenetic Taxonomy: Theory and methods. *Annual Review in Ecology and Systematics* 17: 423-442.
- SWOFFORD, J. 1999. PAUP. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Version 4.0, Illinois, Saunders.



## CAPÍTULO 7

# ANÁLISIS MULTIVARIADO: MÉTODOS DE ORDENACIÓN. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

POR CIGLIANO, M. MARTA, MARTA S. FERNÁNDEZ Y ANALÍA A. LANTERI.



### MÉTODOS DE ORDENACIÓN

Los métodos de ordenación permiten proyectar y representar las unidades de estudio (individuos, muestras, especies, etc.) como puntos en un espacio bi o tridimensional, de modo que una mayor similitud entre dichas unidades se expresa en una mayor proximidad espacial entre las mismas (Fig. 1). Estos métodos se basan en la premisa de que cada atributo que caracteriza a las OTU representa una dimensión en un espacio multidimensional (James & McCulloch, 1990), si dicho espacio se reduce a dos o tres dimensiones, podrá representarse geoméricamente y de este modo se facilitará la representación de las relaciones de similitud entre las unidades de estudio, en función de los caracteres.

A diferencia de las técnicas de agrupamientos (fenogramas), la delimitación de grupos debe realizarla el especialista, de acuerdo con algún criterio de ponderación de las discontinuidades observadas (Crisci & López Armengol, 1983; Pielou, 1986). Por ejemplo, en la figura 1 las unidades señaladas con símbolos negros se ubican en los cuadrantes de la izquierda, y las señaladas con color blanco, en los cuadrantes de la derecha, razón por la cual podrían ser consideradas como pertenecientes a dos grupos diferentes. Sin embargo, dado que algunas OTU ocupan una posición intermedia, distintos especialistas podrían adoptar una decisión diferente con respecto a la delimitación de dichos grupos.

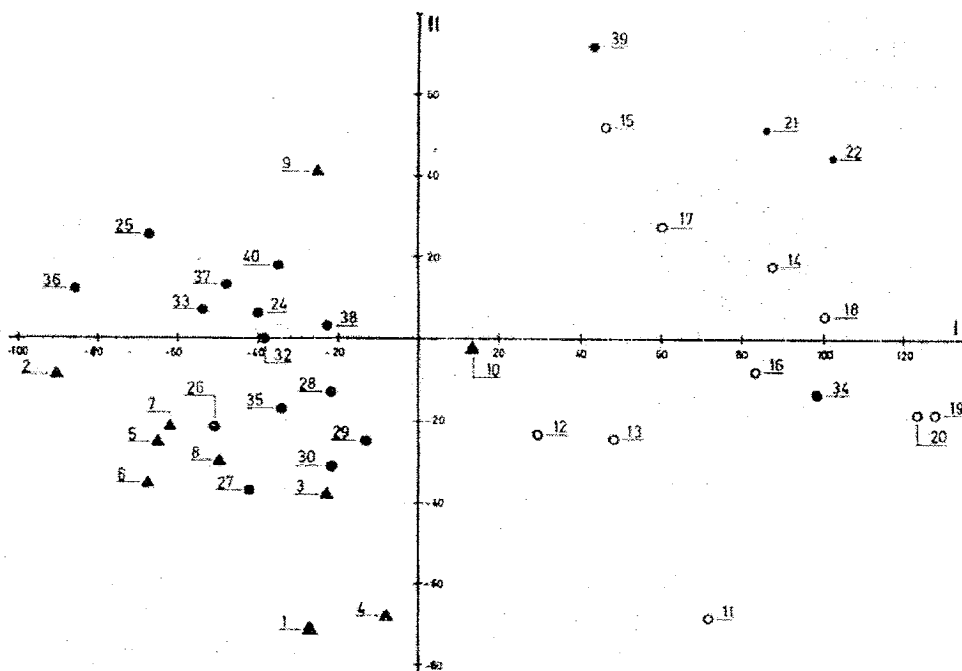


Figura 1. Gráfico bidimensional de ordenación (Análisis de Componentes Principales). Los ejes I y II representan componentes principales y los puntos en el espacio de dichos componentes corresponden a 40 OTU (individuos de tres muestras poblacionales, indicadas con triángulos negros, círculos negros y círculos blancos).

Algunos métodos de ordenación se aplican a matrices de similitud entre OTU y otros, a matrices de similitud entre caracteres (Crisci & López Armengol, 1983; James & McCulloch, 1990). Entre los primeros cabe citar el Análisis de Coordenadas Principales (Gower 1966; Pielou 1986), el cual parte de una matriz de distancia entre OTU. Dentro del segundo grupo cabe mencionar al Análisis de Componentes Principales = PCA (Sneath & Sokal, 1973; Pielou, 1986), que parte de una matriz de correlación entre caracteres o de una matriz de varianza-covarianza (Fig. 2). En ambos casos la representación gráfica final es similar, pues expresa relaciones de similitud entre OTU, sin embargo el PCA proporciona mayor información sobre la importancia de cada uno de los caracteres en la discriminación de dichas OTU.

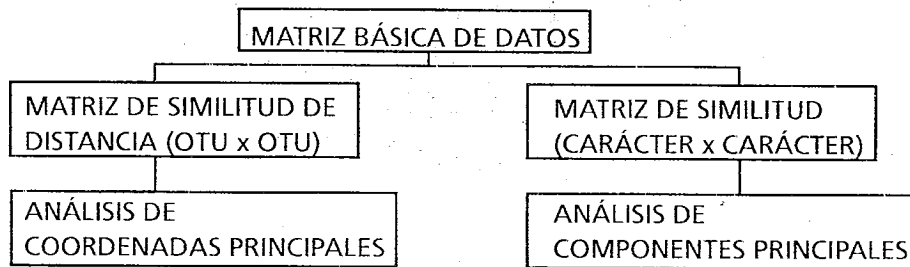


Figura 2. Diagrama de flujo simplificado, para la aplicación de dos métodos de ordenación: Análisis de Componentes Principales y Análisis de Coordenadas Principales.

## Análisis de Componentes Principales (PCA)

### Generalidades y pasos de procedimiento

Esta técnica permite describir los patrones de similitud entre las unidades de estudio, reduciendo una matriz de correlación entre caracteres o una matriz de varianza-covarianza, a unas pocas dimensiones, de modo que las OTU se ubican en un espacio bi o tridimensional en que los ejes o **componentes principales**, son combinaciones lineales de caracteres (James & McCulloch, 1990) (Fig. 1). Al reducir el número de dimensiones de un conjunto de datos, genera un menor número de variables abstractas que son combinaciones lineales de las variables originales (Pielou, 1986).

La contribución individual de cada carácter a cada componente principal está expresada por el **eigen-vector**. Asimismo, en cada componente los caracteres tienen una contribución diferencial, es decir que el carácter 1 puede realizar un importante aporte al primer componente pero no al segundo y así sucesivamente. El cuadrado de la contribución de un carácter para un componente representa la varianza de ese carácter para el citado componente. La sumatoria de las varianzas de todos los caracteres para un determinado componente principal se conoce como **eigen-valor**.

El primer componente es el que reúne el mayor porcentaje de variación y en los restantes componentes la variabilidad decrece en forma progresiva (ver tabla I). Cada componente contiene información de todos los caracteres pero en diferentes proporciones. Los componentes principales no están correlacionados entre sí, por lo que se interpretan independientemente unos de otros. Por lo general, en un gráfico bidimensional donde cada una de las dimensiones (eje cartesiano) representa un componente principal, es posible expresar entre un 70-90 % de la variabilidad total acumulada en los caracteres. En la figura 1, el componente I contiene 61.89 % de la variación total y el componente II un 22.11 %, por lo tanto el gráfico de estos componentes está representando el 84 % de la variación total contenida en las OTU.

**Tabla I.** Columnas de la izquierda: Eigen-valores correspondientes a los componentes I a III (= i), indicando porcentaje de contribución a la variabilidad total y porcentaje acumulado. Columnas de la derecha: Eigen-vectores correspondientes a los tres primeros componentes principales x= caracteres 1 a 3.

i	Eigen-valores	%	% acumulado	x	I	II	III
I	5.56989	61.89	61.89	1	0.566	0.357	0.293
II	1.08978	22.11	84.00	2	-0.173	0.933	0.078
III	0.79568	9.98	93.98	3	0.787	0.173	-0.008

Los pasos a seguir para la aplicación de las técnicas de Análisis de Componentes Principales, a partir de una matriz de correlación entre caracteres son los siguientes (Rohlf, 1998):

- Elección de las OTU a estudiar
- Selección de los caracteres
- Registro de los mismos y codificación en el caso que resulte necesario
- Construcción de una matriz de datos de OTU por caracteres (MBD)
- Estandarización de la MBD original por caracteres
- Obtención de una matriz de correlación entre caracteres
- Cálculo de eigen-vectores y eigen-valores
- Proyección de las OTU en un gráfico delimitado por los componentes
- Visualización de las OTU en un gráfico bidimensional

Los cuatro primeros pasos no difieren de los que se realizan para llevar a cabo un análisis de agrupamientos (ver Capítulo 6).

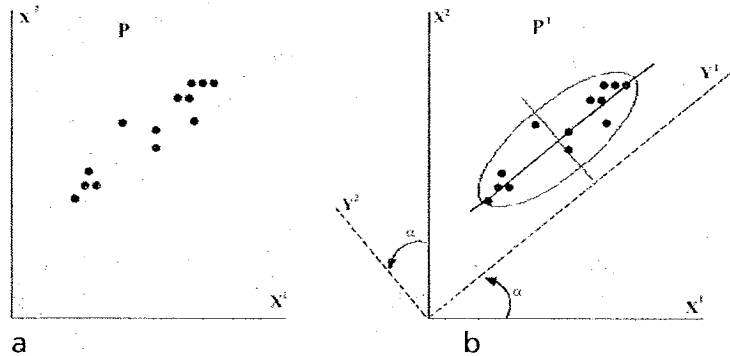
- *Estandarización de la MBD original por caracteres.* La estandarización de la MBD se realiza siempre y cuando los datos no estén expresados en la misma unidad de medida, de lo contrario no es necesario realizar este paso.
- *Obtención de una matriz de correlación entre caracteres.* Se lleva a cabo mediante el cálculo del coeficiente de correlación del Momento Producto de Pearson (ver Capítulo 6).
- *Cálculo de eigen-vectores y eigen-valores.* A partir de la matriz de correlación entre caracteres obtenida en el paso anterior se calculan los eigen-vectores (contribución de cada carácter a cada componente) y los eigen-valores (porcentaje de contribución de los componentes principales a la variabilidad total) obteniéndose una matriz de factores.
- *Proyección de las OTU.* Las OTU se proyectan en el espacio delimitado por los factores o componentes y se calcula una nueva matriz de proyección.
- *Visualización de las OTU en un gráfico bidimensional.* Los resultados de esta técnica se grafican sobre ejes ortogonales que representan los componentes principales que delimitan un espacio bi o tridimensional, según se utilicen dos o tres ejes por vez. Las OTU se sitúan dentro de este espacio delimitado por los componentes según los valores de sus coordenadas con respecto a éstos. Generalmente se representan los dos o tres primeros componentes ya que son los que contienen la mayor parte de la variabilidad. Las representaciones gráficas deben ir acompañadas por la siguiente información acerca de los componentes principales: eigen-valores, porcentaje de traza, acumulación del porcentaje a medida que se extraen los componentes y valor de contribución de cada carácter a cada componente.
- *Interpretación de los resultados.* La técnica de PCA permite determinar las relaciones de similitud entre las unidades de estudio y el valor discriminatorio de los caracteres con respecto a las relaciones establecidas. La mayor similitud entre OTU se determina, como se dijo anteriormente, por su proximidad en el espacio de los componentes. Por ejemplo, en el gráfico de la figura 1, el componente I es un buen discriminante entre el grupo conformado por los triángulos y círculos negros, y el grupo formado por los círculos blancos. Los caracteres que más contribuyen a diferenciar esos grupos son los que tienen un mayor peso en dicho componente.

### Fundamentos teóricos para la obtención de componentes principales

La técnica PCA va construyendo, en forma sucesiva, componentes que no están correlacionados entre sí. El objetivo es transformar el espacio de representación P en un nuevo espacio P1, en el cual los datos no estén correlacionados (Fig. 3). Se trata de encontrar un nuevo conjunto de ejes

ortogonales en que la varianza de los datos sea máxima, reduciendo el número de dimensiones (variables que caracterizan las unidades de estudio), una vez realizada la transformación.

Figura 3. a, OTU representadas en el espacio bidimensional P, delimitado por los caracteres  $X^1$  y  $X^2$ ; b, OTU representadas en el nuevo espacio bidimensional  $P'$ , donde la máxima separación de las OTU se produce a lo largo del eje mayor de la elipse,  $Y^1$  (primer componente principal).



En la figura 3a se representa un par de caracteres ( $X^1$ ,  $X^2$ ), que tienen cierto grado de correlación, y que delimitan un espacio bidimensional, donde se ubican las unidades de estudio. Si se proyectan estos caracteres en un nuevo espacio generado por las variables  $Y^1$  e  $Y^2$  (Fig. 3b), que se corresponden con los ejes de la elipse y se considera únicamente  $Y^1$ , la proyección de las OTU sobre este eje determina que su dispersión sea mayor que sobre cualquier otro eje, y en particular sobre cualquiera de los ejes originales.

Si en P los datos están correlacionados, la dirección de máxima varianza en  $P'$  es la del eje principal de la elipse que los caracteriza. Este nuevo eje,  $Y^1$ , se calcula como una rotación de magnitud del primer eje de P,  $X^1$ . Si el nuevo sistema de coordenadas es ortogonal, el segundo eje,  $Y^2$ , se establece en base al segundo eje del sistema original,  $X^2$ , mediante una rotación de la misma magnitud que la aplicada al primero. En definitiva, la relación entre los nuevos ejes y los ejes anteriores, consiste en una relación lineal, que asume únicamente una rotación, manteniendo el origen de coordenadas común para los sistemas de coordenadas ( $X^1$ ,  $X^2$ ) e ( $Y^1$ ,  $Y^2$ ). Con esta transformación, la longitud del eje mayor  $Y^1$  indicará el rango de los datos a lo largo de este nuevo eje, que será necesariamente mayor que sobre cualquiera de los ejes originales,  $X^1$  ó  $X^2$ . En consecuencia, dependiendo de la relación entre los ejes originales, la mayor parte de la información contenida en el espacio P puede retenerse únicamente en el primer eje principal,  $Y^1$ , lo que implica una selección de características en el espacio transformado  $P'$ .

Si se trabaja con datos de dimensionalidad mayor que 2 el procedimiento es similar: los nuevos ejes se definen en forma sucesiva de manera que un nuevo eje se corresponde con aquél que es perpendicular al seleccionado anteriormente, y su dirección es la de la máxima varianza entre todos los ejes posibles. Desde una perspectiva geométrica, es equivalente a una rotación de magnitud alrededor del origen:

$$Y^1 = \cos \alpha X^1 - \sin \alpha X^2$$

$$Y^2 = \sin \alpha X^1 + \cos \alpha X^2$$

El problema entonces se reduce a encontrar el ángulo de rotación (Fig. 3b). Sin embargo, la solución se aborda desde una perspectiva diferente, a través de cálculos de álgebra matricial (Blackith & Reyment, 1971; Pielou, 1986).

Los ejes de la elipse o componentes principales se reconocen, pues las distancias cuadráticas de las unidades de estudio con respecto a ellos es mínima. Matemáticamente, este paso se realiza a través del cálculo de la matriz de varianza-covarianza cuando todos los caracteres estén originalmente expresados en la misma unidad de medida. En el caso de emplearse una matriz de correlación entre caracteres, registrados originalmente en distintas escales, dicha matriz se debe estandarizar (ver Capítulo 6).

### Análisis de Coordenadas Principales

El Análisis de Coordenadas Principales (Gower, 1966) aplica un procedimiento más simple que el PCA, pues la representación de las OTU en el gráfico bidimensional, se determina a partir

del cálculo de una matriz de distancia entre OTU (James & McCulloch, 1990). Por lo tanto la distancia que separa a las OTU en el gráfico, equivale a aquella resultante del cálculo de un coeficiente de similitud entre cada par posible de OTU (Pielou, 1986). En consecuencia esta técnica no brinda información sobre la contribución de los caracteres a cada coordenada principal, lo cual en el PCA resulta de gran utilidad para identificar los caracteres más discriminativos (los que más contribuyen a la separación de los grupos).

Los pasos a seguir para la aplicación de técnicas de Análisis de Coordenadas Principales, son los siguientes (Rohlf, 1998):

- Elección de las OTU a estudiar
- Selección de los caracteres
- Registro de los mismos y codificación en el caso que resulte necesario
- Construcción de una matriz de datos de OTU por caracteres
- Obtención de una matriz de distancia entre OTU
- Centrado de la matriz de distancia
- Proyección de las OTU en un gráfico delimitado por las coordenadas principales
- Visualización de los resultados en un gráfico bi o tridimensional

La aplicación del Análisis de Componentes Principales y de Coordenadas Principales puede realizarse a través de la implementación de una serie de subprogramas que contiene el NTSYS-pc (Rohlf, 1998).

## ANÁLISIS MULTIVARIADO Y MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

La morfometría comprende la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y del cambio morfológico en Biología (Rohlf, 1990; Rohlf & Marcus, 1993). Es el estudio de la variación de la forma y su covariación con otras variables (Bookstein, 1991). La variación orgánica se puede expresar en gran medida, en diferencias de tamaño y forma, definidas como proporciones, magnitudes relativas o deformaciones localizadas. La morfometría geométrica permite analizar la variación de la forma y el tamaño de las estructuras, con un nivel de detalle mayor que la morfometría tradicional basada en análisis de colecciones de medidas (=distancias, ángulos y proporciones) (Bookstein, 1991; Rohlf, 1990), dado que estas últimas no permiten discernir cuál es la localización específica donde se halla la variación (Strauss & Bookstein, 1982).

Tradicionalmente los estudios morfométricos comprendían la aplicación de análisis estadísticos multivariados a conjuntos de variables cuantitativas, pero en los últimos años se ha producido un gran desarrollo de los estudios morfométricos y se han planteado nuevos enfoques (Rohlf & Marcus, 1993; Bookstein, 1996; Marcus *et al.*, 1996; Marcus & Corti, 1996).

Entre otras aplicaciones, las técnicas de morfometría geométrica se han utilizado para la resolución de problemas sistemáticos (Loy *et al.*, 1993), tales como el reconocimiento de especies y subespecies (Sarà, 1996). Además han sido empleadas para el estudio del dimorfismo sexual (Wood & Lynch, 1996), el análisis de la variación geográfica (Baylac & Daufresne, 1996), y el análisis de la variación alométrica y de la covariación del tamaño y la forma durante el desarrollo ontogenético de un organismo, o entre miembros de una población, o entre poblaciones de una especie (Klingenberg, 1996).

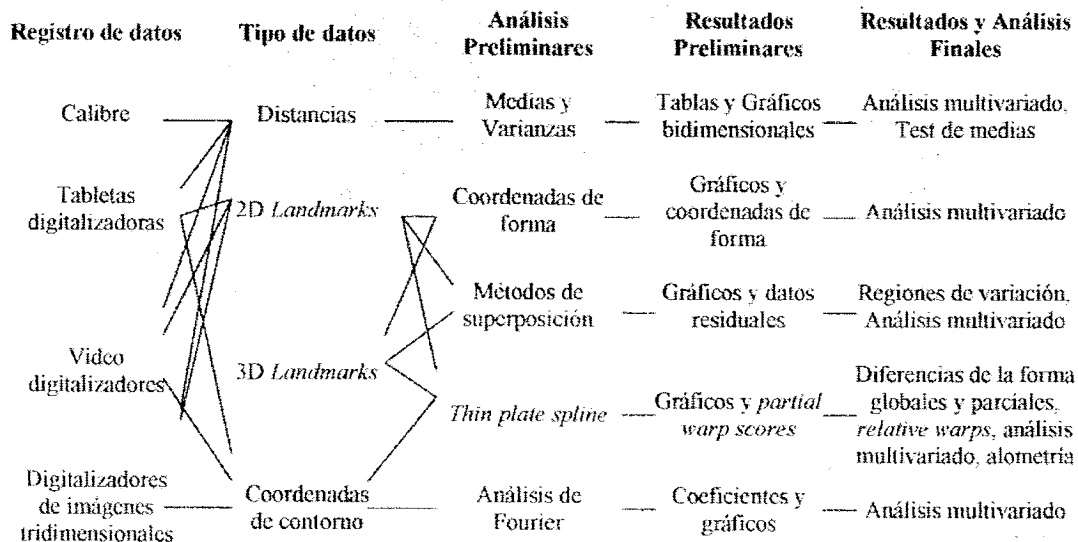
La morfometría geométrica permite abstraer la forma de los organismos como un conjunto de datos de coordenadas en dos o tres dimensiones, y sus técnicas se aplican a:

- Coordenadas de *Landmarks* (=puntos de referencia)
- Coordenadas de contornos (*outline coordinates*)

En la tabla II se resumen distintas estrategias de análisis morfométrico y los principales pasos que se llevan a cabo en cada una de ellas. Como puede apreciarse, para la adquisición de datos se utilizan instrumentos tecnológicamente más complejos que en morfometría tradicional. Una vez que se registran los datos, se pueden analizar mediante diferentes métodos, por ejemplo en

el caso que se trabaje con *landmarks* se aplican métodos de superposición, cuyos resultados se someten a distintos tipos de análisis estadísticos uni y multivariados (análisis de la variación canónica, análisis discriminante, etc.). De este modo se intenta remover la variación no debida a la forma (e.g. variación en tamaño), e identificar las áreas donde se produce mayor variación morfométrica. Asimismo, a partir de los resultados de los estudios multivariados es posible obtener matrices de distancia (e.g. aplicando el coeficiente de distancia de Mahalanobis), que pueden ser analizadas para establecer relaciones de similitud entre OTU (poblaciones, especies, subespecies), con fines sistemáticos.

**Tabla II.** Pasos alternativos a seguir en un análisis de la Morfometría geométrica (adaptado de Marcus et al., 1996).



### Tipos de landmarks

El término *landmark* significa "punto de referencia", pues el "elemento morfológico" queda caracterizado por una serie de puntos que representan zonas anatómica o geoméricamente homólogas. Bookstein (1991) reconoció tres tipos de *landmarks*: (1) yuxtaposición de tejidos; (2) máxima curvatura o procesos morfogenéticos locales; (3) puntos extremos o de inflexión. El primer tipo de *landmarks* corresponde a puntos homólogos ya que se pueden localizar en todos los especímenes (uniones entre suturas craneanas, forámenes, fenestras, etc), en tanto que los tipos (2) y (3) corresponden a *landmarks* geoméricos o funcionales. La elección de los *landmarks* depende del tipo de resultado que se desee obtener. Los mismos pueden a su vez estar definidos por dos coordenadas, en un espacio bidimensional (2D), o por tres coordenadas en un espacio tridimensional (3D).

### Análisis de landmarks mediante el método de superposición o Procrustes.

Para comparar *landmarks* homólogos en distintos organismos, se suelen emplear métodos de superposición, como el de Procrustes (Siegel & Benson, 1982). En este caso se utilizan programas computarizados y algoritmos matemáticos que permiten superponer las imágenes a comparar y realizar la rotación, traslación y escalados mínimos necesarios, para que los *landmarks* de los distintos especímenes coincidan o se acerquen lo más posibles. Los métodos de Procrustes tratan de reducir la distancia entre los conjuntos de *landmarks* homólogos. Estas técnicas de superposición proveen resultados gráficos constituidos por constelaciones superpuestas de *landmarks* y de vectores que indican la dirección del cambio de cada *landmark*, entre especímenes. La media de las longitudes de los vectores entre *landmarks* constituye una estimación de la "distancia morfológica" entre los contornos comparados (Fig. 4) y se emplea para generar matrices de distancia que luego pueden ser analizadas mediante técnicas de agrupamientos UPGMA (ver Capítulo 6).

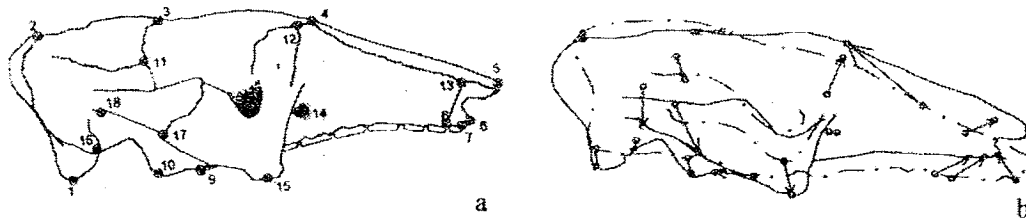


Figura 4. Comparación de cráneos de dos géneros de mamíferos (Xenarthra: Pamphathiidae) aplicando un método de superposición de Procrustes. a, Imagen del cráneo de *Vassallia* indicando los landmarks; b, resultado de la superposición de imágenes correspondientes al cráneo de *Euphractus* (especimen base, indicado con líneas interrumpidas) y *Vassallia* (tomado de Vizcaino et al., 1998).

### Análisis de landmarks mediante el método de *Thin-plate-spline*

Otros métodos utilizados en morfometría geométrica son más complejos, por ejemplo el de deformación o *Thin-plate-spline*, basado en la deformación total de dos o más colecciones de landmarks (Rohlf, 1993). En este caso se calcula una matriz de energía de deformación (*bending energy matrix*) que determina el esfuerzo necesario para transformar las coordenadas de los landmarks de cada individuo, en una configuración tomada como referencia (=individuo consenso). La configuración de referencia define un espacio marco dentro del cual se analizan las demás configuraciones. Luego se calculan las deformaciones principales o *principal warps* (eigenvalores de la matriz de energía de deformación) y las deformaciones parciales o *partial warps* (variables que describen la variación de forma a diferente escala geométrica) (Bookstein, 1991; Rohlf, 1996). Los parámetros de estas transformaciones pueden ser usados como nuevas variables en un Análisis de Componentes Principales o Análisis de Variación Canónica, y la magnitud de las deformaciones de los individuos en estudio, con respecto a aquél tomado como referencia, se pueden apreciar en grillas de deformación (Fig. 5).

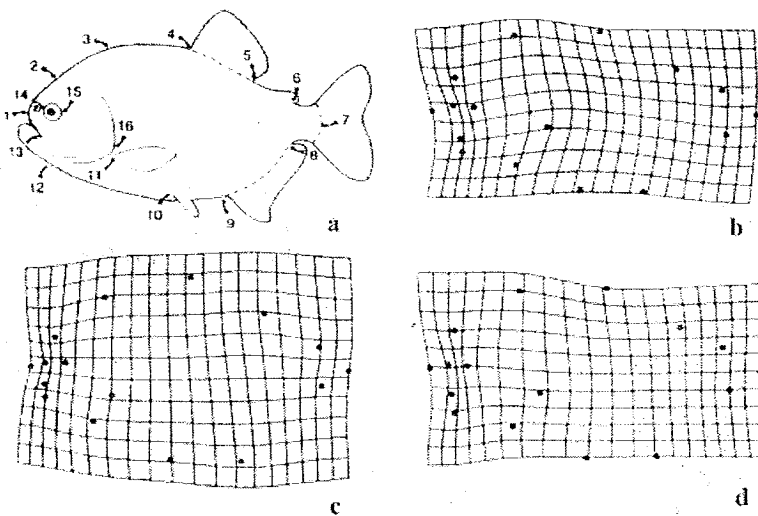


Figura 5. Landmarks y grillas de deformación que describen las transformaciones ontogénicas en tres especies de pirañas (modificado de Zelditch et al., 1995). a, landmarks registrados en *Pygopristis denticulata*; b, grilla de deformación de *Pygocentrus cariba*; c, grilla de deformación de *Pygopristis denticulata*; d, grilla de deformación de *Pygocentrus nattereri*.

### Análisis de variables a partir de contornos

Se emplea cuando resulta difícil identificar landmarks, en consecuencia, se analizan y comparan contornos completos. Se pueden aplicar distintos tipos de análisis (de Fourier, *eigen-shape analysis*, *semi-landmarks*, fractales), que se basan en la idea de que los contornos muy complejos son repeticiones de otros más simples (Lohmann, 1983; Rohlf, 1990; Slice, 1993). El fundamento matemático de estos métodos es bastante complejo. Este tipo de análisis se ha aplicado no sólo en biología sino además en geografía, por ejemplo, para comparar líneas de costas marítimas.

Existen en la actualidad numerosos programas de computación que son utilizados para determinar la colección de *landmarks* a partir de las imágenes tomadas de la estructura en estudio, que luego serán analizados por programas estadísticos como el SAS (*Statistical Analysis System*). El programa NTSYS-pc permite realizar el análisis de Fourier, *Shape coordinate*, análisis de *relative warp*, y otros análisis de morfometría geométrica (Marcus & Corti, 1996).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

En el sudoeste de la provincia de Buenos Aires se hallan representadas dos subespecies de abejas *Apis mellifera mellifera* (abeja germánica) y *Apis mellifera ligustica* (abeja italiana) (Hymenoptera: Apidae), y existen además ejemplares con características intermedias entre ambas subespecies. Las abejas italianas presentan por lo general menor grado de agresividad y mayor productividad, es por eso que los apicultores de la zona se interesaron en conocer en qué proporción se hallaban presentes en sus apiarios. Para ello De Santis *et al.* (1983) realizaron un estudio de varias muestras de la zona referida, que compararon con un par de muestras patrón de ejemplares puros de las dos subespecies. Se construyeron matrices de datos de 40 abejas (10 de *Apis mellifera mellifera*, 10 de *Apis mellifera ligustica* y 20 no identificadas) por 9 caracteres (8 cuantitativos continuos y 1 cualitativo), las cuales se analizaron mediante técnicas de agrupamientos (fenogramas de distancia y correlación) y de Análisis de Componentes Principales.

1. Describa los gráficos resultantes del Análisis de Componentes Principales (Fig. 6). ¿A qué subespecie pertenece la mayoría de los individuos de cada una de las cuatro muestras analizadas?
2. ¿Considera que algunos de estos individuos podrían ser híbridos desde el punto de vista genético? Justifique su respuesta.
3. Sobre la base de la lista de caracteres utilizados en el análisis (Tabla III) y de los eigen-valores y eigen-vectores calculados (Tabla IV), indique qué caracteres contribuyen más a la discriminación de las dos subespecies de abejas (haga referencia a los dos primeros componentes).

**Tabla III.** Lista de caracteres utilizados en el análisis de muestras de abejas (*Apis mellifera*), para diferenciar las subespecies *A. m. mellifera* y *A. m. ligustica*.

- 1- Largo del tercer par de patas (en mm).
- 2- Ancho del ala anterior (mm).
- 3- Largo de los urotergitos III + IV (mm).
- 4- Ancho del uroesternito III (mm).
- 5- Ancho del uroesternito V (mm).
- 6- Ancho del uroesternito VI (mm).
- 7- Índice de la delgadez abdominal.
- 8- Índice cubital.
- 9- Color de los tres primeros urotergitos:  
con predominio de amarillo (1)  
con predominio de castaño oscuro (2)



**Tabla IV.** Columnas de la izquierda: Eigen-valores correspondientes a los componentes 1 a 9 (= i), indicando porcentaje de contribución a la variabilidad total y porcentaje acumulado. Columnas de la derecha: Eigen-vectores correspondientes a los tres primeros componentes principales. x = caracteres 1 a 9. Los datos corresponden a la figura 6a y fueron tomados del trabajo realizado por De Santis *et al.* (1983), sobre *Apis mellifera*.

i	Eigen-valores	%	%acumulado	x	I	II	III
1	5.56989	61.89	61.89	1	0.655	0.257	0.193
2	1.08978	12.11	74.00	2	-0.176	0.944	0.087
3	0.79568	8.84	82.84	3	0.877	0.190	-0.002
4	0.60872	6.76	89.60	4	0.512	-0.217	0.804
5	0.37917	4.21	93.81	5	0.860	-0.097	-0.242
6	0.23246	2.58	96.40	6	0.960	-0.069	-0.081
7	0.18611	2.07	98.46	7	0.929	0.088	-0.035
8	0.10907	1.21	99.68	8	-0.831	0.120	0.190
9	0.0291	0.32	>100%	9	0.929	0.119	-0.047

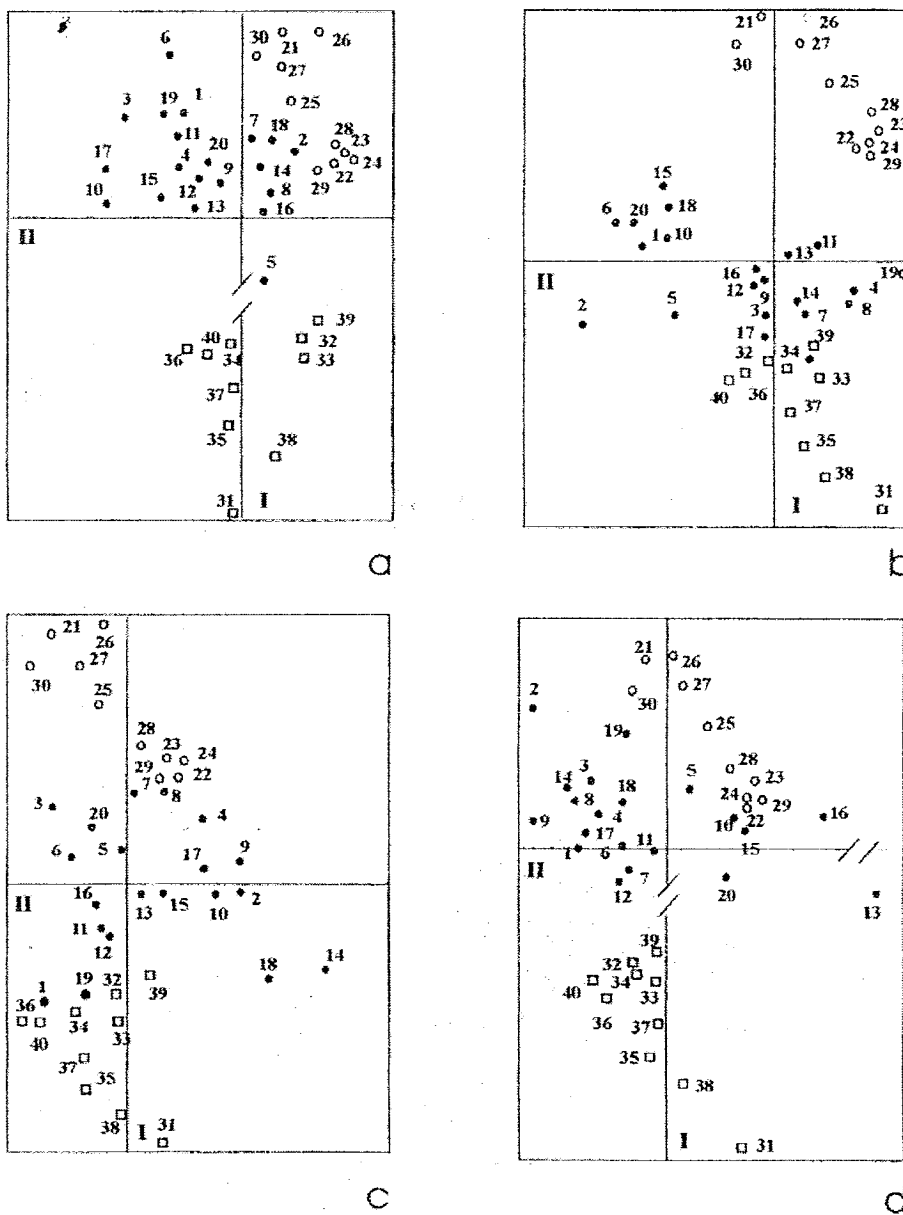


Figura 6. Ilustración de los gráficos resultantes de la técnica de Análisis de Componentes Principales (PCA), aplicado a muestras de abejas (*Apis mellifera*) de cuatro apiarios (a, b, c, d). Los individuos de la muestra problema se numeraron del 1 al 20 (círculos negros), los de *Apis mellifera mellifera* del 21 al 30 (círculos blancos) y los de *Apis mellifera ligustica* del 31 al 40 (cuadrados blancos) (modificado de De Santis *et al.*, 1983).

## EJERCICIO 2

En las figuras 7-8 se ilustran los resultados de la aplicación de la técnica de Análisis de Componentes Principales a individuos pertenecientes al grupo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae), cuyas especies y morfotipos se ilustraron en el Capítulo 4 (modificado de Lanteri *et al.*, 1987). La figura 7 representa los componentes I y II, y la figura 8, los componentes II y III.

1. ¿Qué diferencia observa entre ambos gráficos? ¿Cuál de ellos resulta más discriminativo para las especies del grupo de *A. durius*? ¿Cuál de ellas se encuentra más diferenciada de las restantes?
2. ¿Considera que las relaciones de similitud expresadas en los resultados del PCA son congruentes con las expresadas en los fenogramas obtenidos en el ejercicio 4 del Capítulo 6?

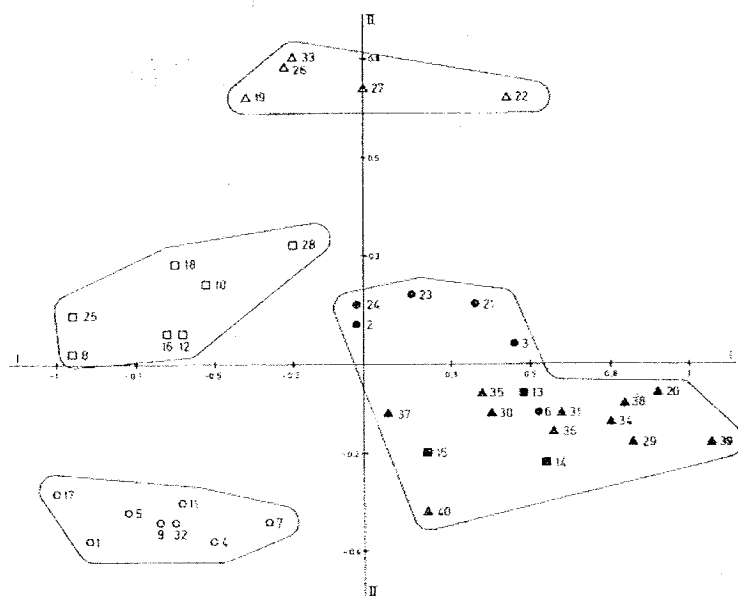


Figura 7. Gráfico bidimensional correspondiente a un Análisis de Componentes Principales, aplicado al estudio de las especies del grupo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae) (modificado de Lanteri *et al.*, 1987). El componente I (abcisa) acumula el 41.42% de la variación y el II (ordenada), el 13.37%. Las unidades de estudio son individuos.

*Asynonychus durius* (círculos blancos); *A. santafecinus* (cuadrados blancos); *A. viridipallens* (triángulos blancos); *A. tessellatus* (círculos negros); *A. pallidus* morfotipo I (triángulos negros); *A. pallidus* morfotipo II (cuadrados negros).

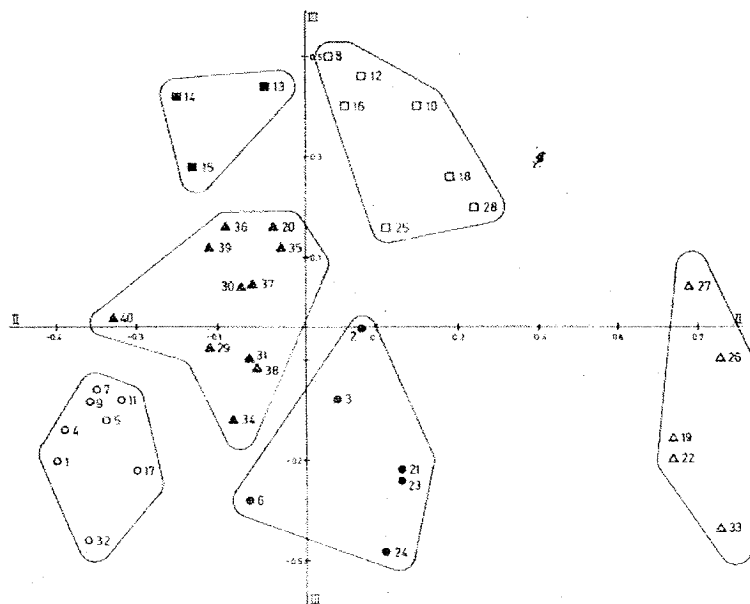


Figura 8. Idem Figura 7. Representación de los componentes II (abcisa), que acumula el 13.37% de la variación y el componente III (ordenada), que acumula el 9.55%.

### EJERCICIO 3

Analice los gráficos resultantes del Análisis de Componentes Principales (Figs. 9-10) de cuatro supuestas especies de *Elasmoderus* Saussure y *Philippiacris* Lieberman (Insecta: Orthoptera) (ver Capítulo 5). Se ha representado la distribución de machos y hembras, en el espacio de los componentes I y II.

1. ¿Qué diferencias observa entre los dos gráficos? ¿Ambos avalarían las mismas decisiones taxonómicas con respecto a la delimitación de las especies?
2. Compare estos resultados con los fenogramas del Capítulo 6 (Figs. 3-4) ¿En qué medida se corresponden? Adopte una decisión definitiva con respecto al estatus de las especies.

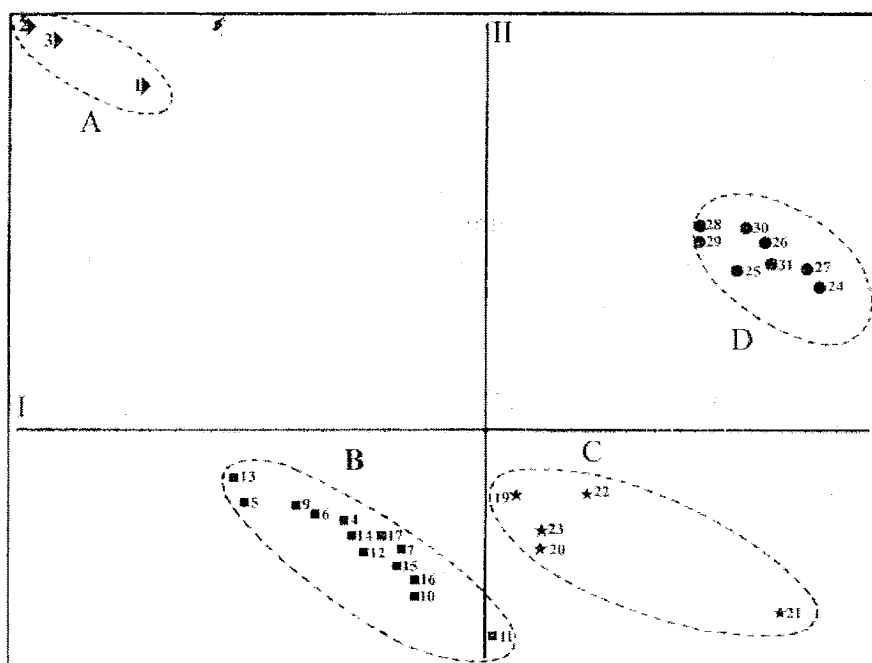


Figura 9. Proyección de los componentes I y II del Análisis de Componentes Principales de cuatro supuestas especies de *Elasmoderus* y *Philippiacris* (Orthoptera). Las unidades de estudio son hembras, sp. nov.? (triángulos = A), *E. lutescens* (cuadrados = B), *P. rabiosus* (estrellas = C), *P. wagenknechti* (círculos = D) (tomado de Cigliano et al., 1989).

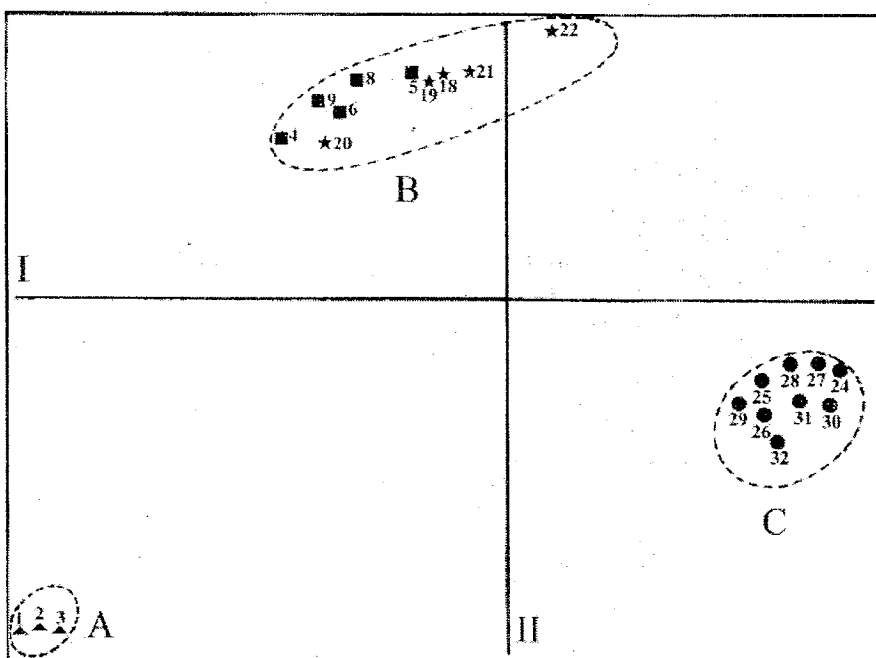


Figura 10. Proyección de los componentes I y II del Análisis de Componentes Principales de cuatro supuestas especies de *Elasmoderus* y *Philippiacris* (Orthoptera). Las unidades de estudio son machos, sp. nov.? (triángulos = A), *E. lutescens* (cuadrados = B), *P. rabiosus* (estrellas = C), *P. wagenknechti* (círculos = D) (tomado de Cigliano et al., 1989).

## EJERCICIO 4

La especie de tucura *Metaleptea brevicornis* (Orthoptera: Acridoidea) tiene una amplia distribución en las Américas. Dentro de este taxón se reconocían dos subespecies: *M. brevicornis brevicornis*, distribuida en la costa este de América del Norte hasta Costa Rica, y *M. brevicornis adspersa*, distribuida desde Panamá hasta el centro de la Argentina. Posteriormente estas subespecies fueron elevadas a la categoría de especies sobre la base de diferencias en las estructuras genitales (Donato & Cigliano, 2000). Como parte de este trabajo los autores realizaron un análisis multivariado, a fin de establecer si cada una de las especies presentaba variación clinal en el tamaño corporal, ya que diferentes especialistas sostenían que la variación morfométrica observada en dichos taxones se correspondía con un gradiente ambiental, geográfico. Examinaron especímenes de ambas especies y construyeron dos matrices separadas, una de machos y otra de hembras, ya que existe dimorfismo sexual en el tamaño, y reunir los dos sexos en una misma matriz podría inducir a error. Los individuos estudiados proceden de las localidades que se enumeran en la Tabla V (las localidades del trabajo original de Donato & Cigliano se agruparon por países y se redujo el número de las mismas para simplificar la ejercitación).

1. Realice un Análisis de Componentes Principales mediante el uso del programa NTSYS-pc sobre la base de una matriz de hembras de las dos especies en estudio.
2. ¿Las dos especies de *Metaleptea* se hallan claramente separadas en el análisis de ordenación?
3. ¿La variación observada es continua o se forman grupos bien diferenciados dentro de cada especie?
4. Considera usted que hay variación geográfica clinal en estas especies? Justifique su respuesta.

**Tabla V.** Datos de procedencia de los ejemplares hembra de *Metaleptea brevicornis* y *M. adspersa* (Orthoptera: Acridoidea).

Acrónimo	Estado/País	Acrónimo	Estado/País	Acrónimo	Estado/País
Ala	Alabama (EE.UU)	Hon	Honduras	Pan	Panamá
Arg	Argentina	Illi	Illinois (EE.UU)	Par	Paraguay
Bol	Bolivia	La	Lousiana (EE.UU)	Per	Perú
Bra	Brasil	Ma	Maryland (EE.UU)	Su	Surinam
Del	Delaware (EE.UU)	Mex	Méjico	Ten	Tennessee (EE.UU)
Ec	Ecuador	Mich	Michigan (EE.UU)	Te	Texas (EE.UU)
Flo	Florida	Mis	Missouri (EE.UU)	Va	Virginia (EE.UU)
Ga	Georgia (EE.UU)	Nic	Nicaragua	U	Uruguay
Gu	Guatemala	NJ	New Jersey (EE.UU)		

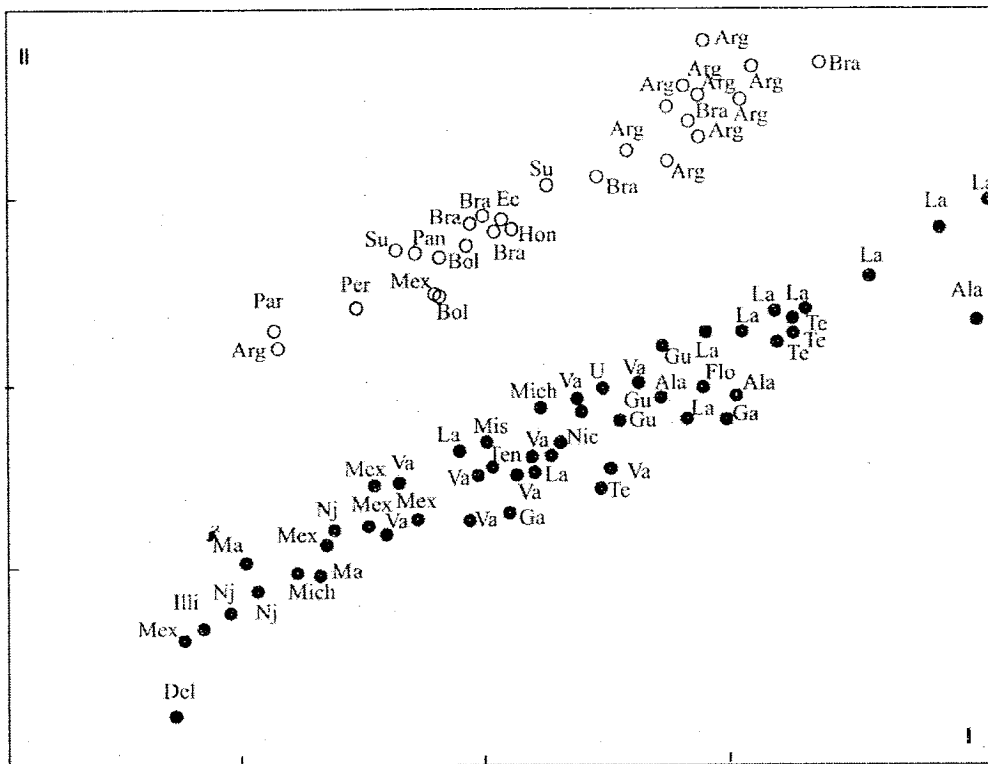


Figura 11. Gráfico bidimensional correspondiente a un Análisis de Componentes Principales, aplicado al estudio de las especies de *Metaleptea* (Orthoptera: Acridoidea) (modificado de Donato & Cigliano, 2000). El componente I (abscisa) acumula el 49.5% de la variación y el II (ordenada), el 23.30 %. Las unidades de estudio son individuos hembra. Círculos blancos: *M. dispersa*; círculos negros: *M. brevicormis*.

## EJERCICIO 5

Las especies del género *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) han sido objeto de diversos estudios taxonómicos, utilizando datos cariológicos, electroforesis de aloenzimas, morfometría tradicional (empleando variables del cráneo) y morfometría geométrica (utilizando el método de superposición de Procrustes para analizar *landmarks* de la mandíbula). En las figuras 13 y 14 se ilustran los gráficos resultantes de dos técnicas de análisis multivariado: un PCA obtenido a partir de 14 variables del cráneo (morfometría tradicional), cuyas unidades de estudio son poblaciones correspondientes a siete especies (Fig. 13); y un fenograma UPGMA (Fig. 14) obtenido a partir de 15 *landmarks* de la mandíbula (Fig. 12), cuyas unidades de estudio son cuatro poblaciones correspondientes a las especies *C. sicula* y *C. canariensis*. Estas dos especies son las más conflictivas a criterio de los especialistas, ya que presentan el mismo cariotipo (en las demás especies del género los cariotipos son distintos) y escasa distancia genética.

1. ¿Observa congruencia entre los resultados de la morfometría tradicional y los de la morfometría geométrica?
2. ¿Cree Usted que *C. sicula* y *C. canariensis* deberían ser consideradas especies, o sería más pertinente tratarlas como subespecies= razas geográficas? Justifique su respuesta.

Figura 12.  
Landmarks de la mandíbula registrados en 21 poblaciones correspondientes a siete especies de *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) (tomado de Sará, 1996).

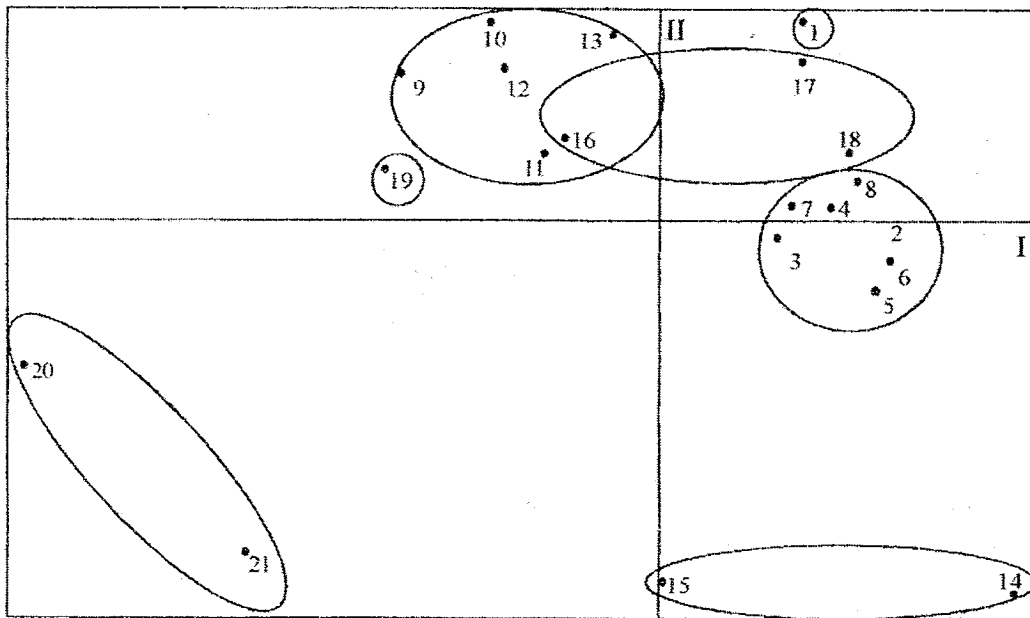
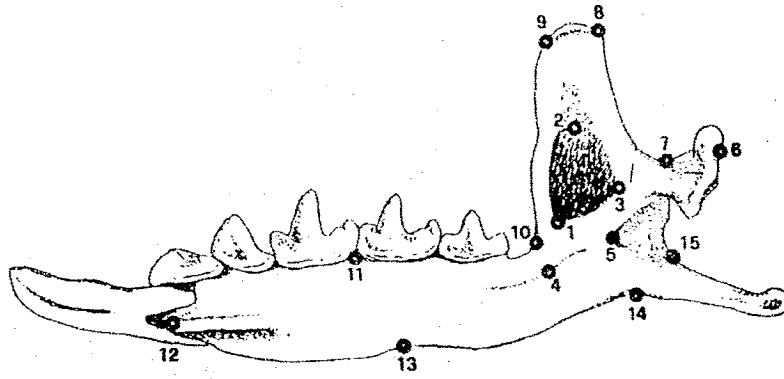


Figura 13. Análisis de Componentes Principales, obtenido a partir de 15 variables métricas, registradas en el cráneo de 21 poblaciones correspondientes a siete especies de *Crocidura* (Mammalia: Soricidae): 1, *C. esuae* (sp. del Pleistoceno); 2-8, *C. sicula* (Sicilia); 9-12, *C. sicula* (otras islas del archipiélago Siciliano); 13, *C. canariensis* (Is. Canarias); 14-15, *C. leucodon* (Italia y Polonia); 16-18, *C. russula* (Marruecos, Sardinia y Tunisia); 19, *C. suaveolens* (Italia); 20-21, *C. whitakeri* (Marruecos y Tunisia). El componente I reúne el 65.4 % de la variación y el componente II, el 15.8 % (modificado de Sará, 1996).

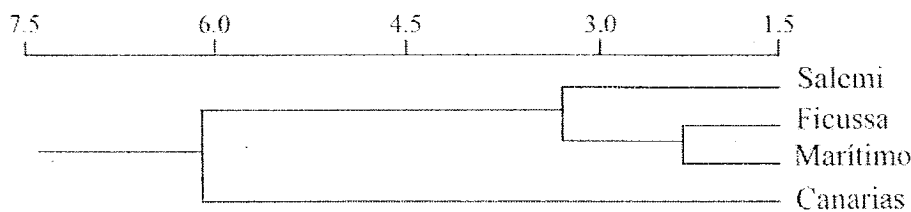


Figura 14. Fenograma UPGMA de cuatro poblaciones correspondientes a *Crocidura sicula* (poblaciones de Salemi, Ficussa y Marítimo) y *C. canariensis* (Islas Canarias), basado en distancias de Mahalanobis. Salemi se halla situada al noroeste de Sicilia, Ficuzza en el centro oeste de la isla, y Marittimo, en el archipiélago Egadi, próximo a Sicilia. (modificado de Sará, 1996).

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BAYLAC, M. & T. DAUFRESNE. 1996. Wing venation variability in *Monarthropalpus buxi* (Diptera, Cecidomyiidae) and the quaternary coevolution of box (*Buxus sempervirens* L.) and its midge: a geometrical morphometric analysis. Pp 285-301. En: Marcus, L. F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- BLACKITH, R.E. & R. A. REYMENT. 1971. *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, London.
- BOOKSTEIN, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and biology*. Cambridge University Press, New York.
- BOOKSTEIN, F.L. 1996. Combining the tools of geometric morphometrics. Pp 131-151. En: Marcus, L.F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics* NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- CIGLIANO, M. M., R. A. RONDEROS & W. P. KEMP. 1989. Revision of the genus *Elasmoderus* Saussure (Orthoptera: Tristiridae). *The Canadian Entomologist* 121: 225-243.
- CRISCI, J.V. & M.F. LÓPEZ ARMENGOL. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Sec. Gral. O.E.A. Monografías Científicas, Serie Biología N° 26.
- DE SANTIS, L., A. BOLOGNESE, L. CORNEJO, J. V. CRISCI, N. DIAZ, A. A. LANTERI & J. VIDAL SARMIENTO. 1983. Estudio taxonómico de dos subespecies de *Apis mellifera* (*A. m. mellifera* y *A. m. ligustica*) en proceso de hibridación, mediante el empleo de técnicas numéricas. *Revista del Museo de La Plata (N. S. Zool.)* 13: 45-63.
- DONATO, M. & M. M. CIGLIANO. 2000. Revision of the Genus *Melanoptea* Brunner von Wattenwyl (Orthoptera; Acrididae; Hyalopterygini). *Transactions of the American Entomological Society* 126:145-173.
- GOWER, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in Multivariate Analysis. *Biometrika* 53: 325.
- JAMES, F. C. & C. E. McCULLOCH. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box?. *Annual Review in Ecology and Systematics* 21:129-166.
- KLINGENBERG, C.P. 1996. Multivariate allometry. Pp. 23-49. En: Marcus L. F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- LANTERI, A. A., N. B. DÍAZ, M. S. LOIÁCONO & M. DEL C. COSCARÓN. 1987. Aplicación de técnicas numéricas al estudio sistemático del grupo de *Asynonychus durius* (Germar) (Coleoptera: Curculionidae). *Entomological. Arbaiten Museu Frey*, 35/36: 171-198.
- LOHMANN, G. P. 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric method for describing changes in shape. *Mathematical Geology* 15:659-672.
- LOY, A.; CORTI, M. & M. F. MARCUS. 1993. Landmark data: size and shape in systematics. A case study on Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora). En: Marcus, L. F., E. Bello & A. Garcia-Valdecasas (eds) *Contributions to morphometrics*, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales 3, Madrid.
- MARCUS, L. F. & M. CORTI. 1996. Overview of the new, or geometric morphometrics. Pp: 1-13. En: Marcus, L. F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- MARCUS, M. L., M. CORTI, A. LOY, G. NAYLOR & D. SLICE (eds.). 1996. *Advances in Morphometrics*, NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- PIELOU, E.C. 1986. *The interpretation of ecological data*. Wiley Interscience, Alberta.
- ROHLE, F. J. 1990. Fitting curves to outlines. Pp 167-177. En: Carpenter, K. & P. T. Currie (eds.) *Dinosaurs Systematics: Perspectives and Approaches*, Cambridge Univ. Press, London.
- ROHLE, F. J. 1993. *TPSRW Thin-plate spline relative warp*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.
- ROHLE, F. J. 1996. Introduction to outlines. Pp. 209-210. En: Marcus, L. F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- ROHLE, F.J. 1993. *NTSYS-pc. Numerical Taxonomy and multivariate analysis system*. Ver. 2. Exeter Software, New York.
- ROHLE, F. J. & L. F. MARCUS. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129-132.

- SARÁ, M. 1996. A Landmark-based morphometrics approach to the systematics of Crocidurinae: A case study on endemic Shrews *Crocidura sicula* and *C. canariensis* (Soricidae, Mammalia). Pp 335-344. En: Marcus, L.F., M. Corti, A. Loy, G. J. P Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- SIEGEL, A. F. & R. H. BENSON. 1982. A robust comparison of biological shape. *Biometrics* 38:341-350.
- SLICE, A. F. 1993. The fractal analysis of shape. Pp. 162-190. En: Marcus, L. F., E. Bello & A. Garcia-Valdecasa (eds.). *Contributions to morphometrics*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman & Co., San Francisco.
- STRAUSS, R. E. & F. L. BOOKSTEIN. 1982. The truss: body reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology* 31:113-135.
- VIZCAÍNO, S.F., G. de IULIIS & M.S. BARGO. 1998. Skull shape, masticatory apparatus and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae): when anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5(4): 291-32.
- WOOD, C.G. & J.M. LYNCH, 1996. Sexual dimorphism in the craniofacial skeleton of modern humans. Pp. 407-414. En: Marcus, L. F., M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds.). *Advances in Morphometrics*. NATO ASI Series A: Life Sciences Vol. 284. Plenum Press, New York.
- ZELDITCH, M. I., W. L. FINK & D. L. SWIDERSKI. 1995. Morphometrics, homology and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. *Systematic Biology* 44: 179-189.



## CAPÍTULO 8

### SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: ARGUMENTACIÓN HENNIGIANA

FERNÁNDEZ, MARTA S., M. MARTA CIGLIANO Y ANALÍA A. LANTERI



#### POSTULADOS DE LA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

En 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig desarrolló una metodología para construir clasificaciones biológicas que constituyen hipótesis sobre los patrones evolutivos de ancestralidad común, y por lo tanto sirven como sistema general de referencia en Biología (Eldredge & Cracraft, 1980). Uno de los principios fundamentales de la Sistemática Filogenética o Cladística es que en la naturaleza existe un orden jerárquico que se refleja a través de los patrones de similitud homóloga entre los grupos de organismos, como resultado del proceso de la evolución.

El concepto de evolución implica "descendencia con modificación". Esto significa que en los descendientes de un mismo antecesor aparecen nuevas características (e.g. la presencia de glándulas mamarias en los mamíferos), y que al mismo tiempo existe continuidad en ciertos caracteres del antecesor y los descendientes (e.g. la columna vertebral está presente en todos los Vertebrados). El hecho de que algunos caracteres aparezcan antes que otros (columna vertebral antes que glándulas mamarias) es lo que determina la jerarquía de los caracteres, y en consecuencia, de los taxa.

Los patrones de similitud homóloga entre los grupos de organismos pueden representarse a través de diagramas jerárquicos denominados cladogramas, donde cada nivel está definido por una o más novedades evolutivas denominadas sinapomorfías. Los grupos que comparten sinapomorfías se denominan monofiléticos (tienen una historia filogenética única), grupos naturales o clados. El objetivo final de todo análisis filogenético es reconocer dichos grupos y establecer sus relaciones genealógicas.

Los postulados de la Sistemática Filogenética o Cladística según Eldredge & Cracraft (1980), Forey *et al.* (1992), Kitching *et al.* (1998) y Schuh (2000) se resumen a continuación:

- Los taxones manifiestan un patrón jerárquico en la naturaleza que está dado por sus relaciones genealógicas.
- Ese patrón puede representarse mediante cladogramas, los cuales son diagramas jerárquicos ramificados que reflejan las relaciones de ancestralidad común (= cladísticas) entre taxa.
- El patrón de relaciones de parentesco expresado en un cladograma puede trasladarse a una clasificación filogenética.
- El cladograma se construye de tal manera que los cambios de un estado de carácter a otro sean mínimos. El principio en que se sustenta esta regla es el de *simplicidad o parsimonia*.
- Los taxa de una clasificación filogenética deben ser grupos naturales o monofiléticos (= clados).
- Los grupos monofiléticos se reconocen por los caracteres derivados compartidos por sus miembros (= sinapomorfías).
- La condición primitiva (= plesiomorfa) o derivada (= apomorfa) de un carácter depende de su distribución en los distintos niveles de la jerarquía taxonómica. Los caracteres presentes en todos los integrantes de un grupo o en un nivel jerárquico superior al mismo (= plesiomorfos), no serán informativos de las relaciones de parentesco dentro de dicho grupo.

- La congruencia entre caracteres es el último test a aplicar, para distinguir entre similitud homóloga (debida al antecesor común) y similitud homoplásica (debida a paralelismo, convergencia o reversión).

## CRITERIOS DE HOMOLOGÍA PRIMARIA Y SECUNDARIA

En el contexto de la Sistemática Filogenética es preciso distinguir entre homología primaria (concepto tradicionalmente relacionado con la Anatomía Comparada) y homología secundaria (concepto relacionado con la práctica de la Sistemática Filogenética o Cladística). La homología primaria se determina antes de realizar el análisis cladístico y se aplican dos criterios principales (De Pinna, 1991):

- *De similitud*: Los homólogos presentan semejanza estructural, embriológica, y de disposición espacial (similitud topográfica). Además en algunos casos exhiben una continuidad a través de formas intermedias, por ejemplo los huesos articular, cuadrado e hiomandibular de la mandíbula de los reptiles, se transforman en el martillo, yunque y estribo del oído medio de los mamíferos. Esto se evidencia en el registro fósil a través de grupos taxonómicos que presentan estados intermedios (reptiles mamiferoides) (Wiley, 1981).
- *De conjunción o no coexistencia*: Dos supuestos homólogos no pueden encontrarse en un mismo organismo. Si dos o más estados de un carácter se hallaran en un mismo organismo, se deberá admitir que se ha cometido un error en la determinación de su homología primaria, por lo tanto dichos estados deberán considerarse como caracteres independientes y no como parte de la misma serie de transformación (Patterson, 1982).

En la figura 1 se ilustran los miembros anteriores de un tetrápodo generalizado (a) y tres ictiosaurios (reptiles marinos extinguidos) (b-d), donde se puede observar la homología de los huesos húmero, radio, ulna e intermedio, los cuales cambian su forma pero no su posición. Nótese que en los ictiosaurios del Jurásico (c-d) desaparece la primera falange y aparecen dígitos accesorios, que no tienen huesos homólogos ni en los tetrápodos ni en los ictiosaurios del Triásico (Motani, 1999; Fernández, 2001).

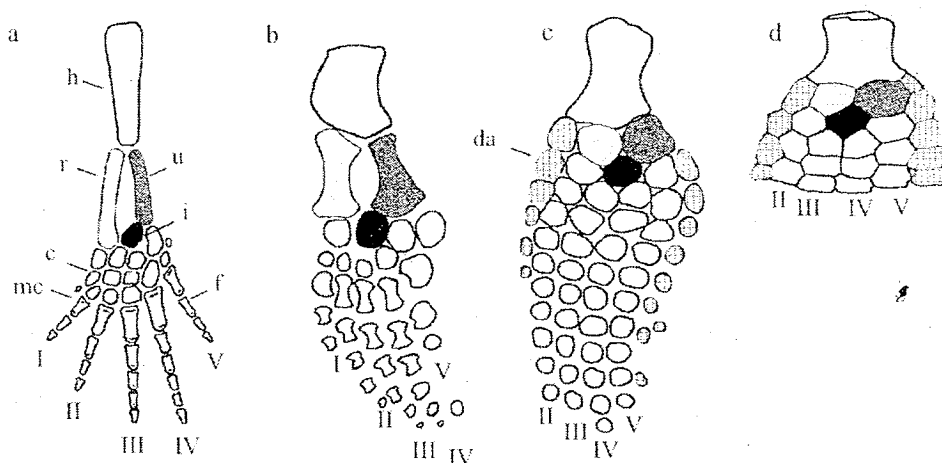


Figura 1. Homología de los huesos del miembros anterior, determinada mediante la aplicación de los criterios de similitud (estructural, embriológica y topográfica) y de conjunción: a, tetrápodo generalizado; b, ictiosaurio del Triásico Inferior; c, ictiosaurio del Jurásico Medio; d, ictiosaurio del Jurásico Superior. Acrónimos: h: húmero; r: radio; u: ulna; i: intermedio; c: carpales; mc: metacarpales; f: falanges; I-V: dígitos primarios; da: dígitos accesorios.

Cuando se analizan secuencias de ADN también es preciso determinar su homología primaria. Se trata de una **homología posicional** que se determina al alinear las secuencias a comparar, de modo tal que los sitios o posiciones de los nucleótidos sean equivalentes (ver Capítulo 10).

La homología secundaria supone la realización de un "test filogenético" o "test de congruencia de caracteres" (Kitching *et al.*, 1998), que se lleva a cabo cuando se obtiene el o los cladogramas de mayor simplicidad. Entonces aquellos caracteres que además de haber superado los criterios de similitud y conjunción (homología primaria), superan el de congruencia de caracteres y se expresan como sinapomorfías, se consideran secundariamente homólogos.

## DEFINICIONES RELATIVAS A LOS CARACTERES, EN SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Existen distintos términos para referirse a los estados de caracteres en Sistemática Filogenética o Cladística (Hennig, 1968; Eldredge & Cracraft 1980; Nelson & Platnick 1981; Wiley 1981; Ax, 1987):

**Estados homólogos:** Se originan filogenéticamente uno de otro preexistente, o en el mismo estado del más reciente antecesor común del grupo en estudio (Wiley, 1981). Dos caracteres son primariamente homólogos si han superado los tests de similitud, conjunción, y congruencia de caracteres (Kitching *et al.*, 1998).

- **Estado primitivo o plesiomorfía:** Es el homólogo que surge primero en el tiempo y deriva posteriormente en uno o más estados apomorfos o apomórficos.
- **Estado derivado o apomorfía:** Es el homólogo que ha evolucionado directamente a partir de otro preexistente, como resultado de una transformación dentro del grupo en estudio.
- **Autapomorfía:** Estado apomórfico de un único taxón dentro de un grupo.
- **Sinapomorfía:** Estado apomórfico compartido por dos o más taxa de un mismo grupo.
- **Simplesiomorfía:** Estado plesiomórfico compartido por dos o más taxa de un mismo grupo.

**Estados no homólogos u homoplásicos:** Se han originado independientemente unos de otros, por paralelismo o convergencia (Wiley, 1981). Son similares desde el punto de vista estructural, embriológico y topográfico, pero después del análisis filogenético se demuestra que se han originado independientemente en distintos taxa o en diferentes momentos, y no a partir de un antecesor común.

- **Paralelismo:** Evolución independiente de caracteres similares, dentro de un grupo. Los caracteres que producen paralelismo superan el test de similitud estructural y de conjunción, pero no el de congruencia de caracteres (Kitching *et al.*, 1998).
- **Convergencia:** Los caracteres que presentan evolución convergente superan el test de conjunción, pero no los tests de similitud estructural y de congruencia de caracteres (Kitching *et al.*, 1998).
- **Reversión:** Apomorfía que se pierde subsecuentemente (revierte a un estado plesiomórfico) en alguno de los taxa de un grupo monofilético.

Los términos apomórfico y plesiomórfico son siempre relativos y su condición cambiará de acuerdo con el nivel jerárquico del cladograma. Una autapomorfía de un taxón, por ejemplo un género, es una sinapomorfía de las especies de dicho género, la cual a su vez puede derivar en un nuevo estado apomórfico, en alguna de estas especies. Las sinapomorfías en un determinado nivel, son irrelevantes para resolver relaciones en niveles subordinados, ya que se convierten en simplesiomorfías. Tanto en las sinapomorfías como en las simplesiomorfías se infiere que los estados homólogos se hallaban en el antecesor común del grupo. Su diferencia fundamental es que en las simplesiomorfías los homólogos se habrían originado en un antecesor común más lejano, y en las sinapomorfías, en el antecesor común más próximo. Por ejemplo, el carácter presencia de amnios (anexo embrionario) es una simplesiomorfía para las aves, pues se infiere que estuvo presente no sólo en su antecesor más próximo, sino además en el antecesor común de reptiles, aves y mamíferos. Hennig (1968) consideró que sólo los caracteres derivados en común (= sinapomorfías) sirven para reconocer los taxones naturales de una clasificación.

## PRINCIPIO DE SIMPLICIDAD (= PARSIMONIA)

La Simplicidad o Parsimonia es un principio o criterio general para la elección de hipótesis que compiten entre sí para explicar los datos de la forma más simple y eficiente (Kitching *et al.*,

1998). Este principio se aplica en diversas ramas de la ciencia, e implica que cuando varias hipótesis compiten entre sí deben ser sometidas a un test de contrastación (= falsación), de modo que aquellas que no superen este test deberán ser reemplazadas por otras conjeturas especulativas (Popper, 1983, 1985). Las hipótesis menos simples requieren numerosos supuestos *ad-hoc* para explicar los datos y su contenido informativo es menor que el de las hipótesis más parsimoniosas (Wiley, 1981).

En el caso de la Sistemática Filogenética una hipótesis podría ser que la especie A está más relacionada con B que con C. La ley general en que se apoya esta hipótesis es que existen relaciones genealógicas entre los taxa como producto de la evolución. El principio auxiliar, es que dichas relaciones genealógicas pueden ser reconstruidas tomando en cuenta la similitud homóloga expresada en los caracteres. Es por eso que varios autores han destacado la estrecha relación entre los postulados básicos de la Sistemática Filogenética y la filosofía de Karl Popper conocida como Empirismo lógico o Falsacionismo (Gaffney, 1979; Platnick, 1979; Wiley, 1975, 1981).

La Sistemática Filogenética aplica el principio de Simplicidad o Parsimonia para elegir el cladograma o árbol filogenético óptimo entre varias hipótesis alternativas (Farris, 1982; Kluge, 1984). Este criterio minimiza el número de supuestos *ad-hoc* (paralelismos y reversiones) que deben postularse para explicar las observaciones (caracteres) (Smith, 1994). En consecuencia, se prefiere la o las hipótesis filogenéticas (cladogramas) donde se observa una mayor congruencia entre los caracteres que justifican los agrupamientos. Por ejemplo, existen tres hipótesis posibles de relaciones dicotómicas entre las especies A-B-C (Fig. 2 a-c). Cuando los caracteres apomórficos se utilizan para poner a prueba dichas hipótesis, se observa que la hipótesis "c", registra el menor número de homoplasias (=paralelismos). En ella el carácter 1 es una sinapomorfía de los tres taxones en estudio, los caracteres 2 y 4 exhiben una distribución congruente y justifican la relación entre los taxa A-B (son sinapomorfías), los caracteres 3 y 5 no justifican ninguna relación (son autapomorfías), y los caracteres 6 y 7 se han originado independientemente más de una vez (son paralelismos). En las otras dos hipótesis ("a" y "b") el número de caracteres que producen homoplasias es mayor que en "c", de modo que se prefiere esta última hipótesis, por considerarse más simple o "parsimoniosa". Asimismo la evolución de los caracteres 6 y 7 también podría interpretarse como se ilustra en "d", es decir que se puede inferir que dichos caracteres estaban presentes en el antecesor del grupo (sinapomorfía basal) y que luego "revirtieron" a la condición plesiomórfica en el taxón A (carácter 6) y en el taxón B (carácter 7).

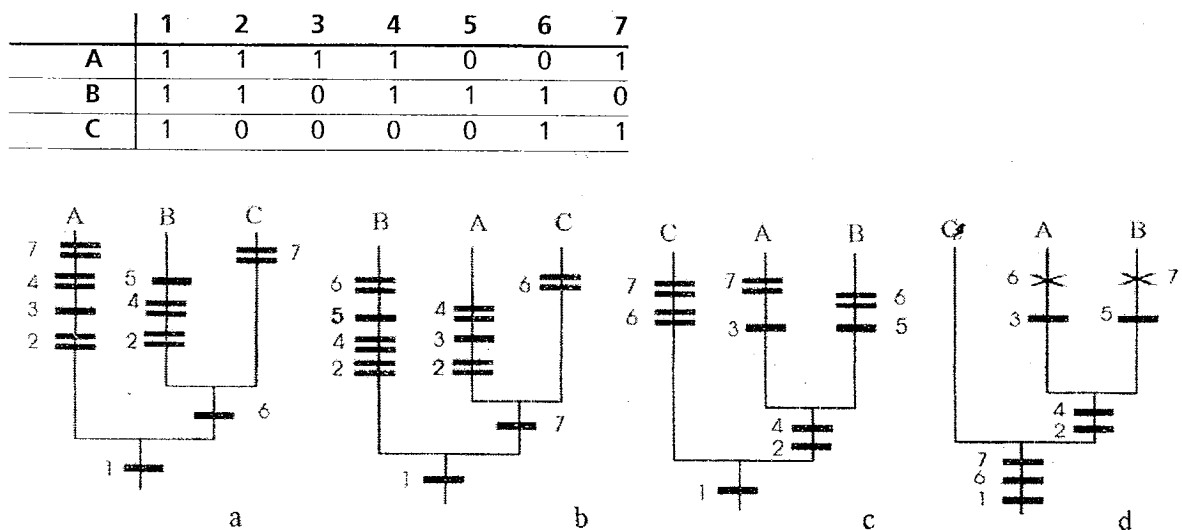


Figura 2. Matriz de datos de tres taxones (A, B, C) y siete caracteres; a-c, tres cladogramas posibles. (las autapomorfías y sinapomorfías se indican con un guión y los paralelismos con dos guiones); d, mismo cladograma que en c, pero interpretando la evolución de los caracteres 6 y 7 de manera diferente (el asterisco señala reversiones).

## PASOS PARA LA OBTENCIÓN MANUAL DE CLADOGRAMAS = ARGUMENTACIÓN HENNIGIANA

- Delimitación del grupo (*ingroup*) y de las unidades de estudio.
- Selección de caracteres. Establecimiento de homologías primarias. Codificación. Determinación de la polaridad *a priori*.
- Construcción de una matriz de datos.
- Obtención de cladogramas de mayor simplicidad. Test de homologías secundarias de los caracteres.

### Delimitación del grupo (*ingroup*) y de las unidades de estudio.

El grupo a estudiar o grupo interno (*ingroup*) puede ser un taxón de cualquier rango (orden, familia, género, etc.), en lo posible monofilético, aunque esta condición no es imprescindible para realizar un análisis filogenético (Goloboff, 1998). Para justificar la monofilia del *ingroup* se debe buscar alguna(s) sinapomorfía(s) de todos sus miembros y esto requiere contar con una hipótesis filogenética previa. Asimismo, se asume que cada uno de los taxones del *ingroup* son *a priori* monofiléticos, pudiendo pertenecer a diferentes categorías taxonómicas. Por ejemplo, si el objetivo del trabajo es reconstruir la filogenia de una familia de organismos, los taxa a analizar podrán ser tribus, subtribus, o géneros cuya asignación a determinadas tribus o subtribus resulte dudosa.

### Selección de caracteres. Establecimiento de homologías primarias. Codificación. Determinación de la polaridad *a priori*.

Los caracteres a utilizar en un análisis cladístico pueden provenir de diferentes fuentes, con la condición de que sean discretos, doble estado o multiestados (ver Capítulos 4 y 9). En la actualidad las fuentes de caracteres más utilizadas son la morfológica y las secuencias de ADN de distintos genes.

El reconocimiento de los caracteres y de sus estados, como así también la codificación de los mismos, es un paso fundamental del análisis filogenético, ya que esto puede afectar drásticamente las hipótesis de relación entre los taxa en estudio (Kitching *et al.*, 1998). Para codificar las observaciones (= caracteres) es necesario aplicar algún criterio que no altere el principio de independencia de los caracteres (ver Capítulo 4). A continuación se brinda un ejemplo de las distintas alternativas que podrían ser consideradas para la codificación de un mismo conjunto de caracteres, en cuatro taxones (Fig. 3).



Figura 3. Conjunto de caracteres presentes en cuatro taxones (modificado de Pleijel, 1995).

**Codificación compuesta** (un carácter multiestado donde se asume una serie de transformación) (Wilkinson, 1995)

Caracteres: cuadrado negro (0); cuadrado blanco (1); triángulo negro (2); triángulo blanco (3).

**Codificación intermedia** (dos caracteres doble estado, donde se asumen dos series de transformación)

Carácter 1: cuadrado (0); triángulo (1).

Carácter 2: negro (0), blanco (1).

**Codificación reductiva** (cuatro caracteres doble estado, donde no se asume una serie de transformación) (Wilkinson, 1995).

Carácter 1: cuadrado ausente (0); presente (1).

Carácter 2: triángulo ausente (0); presente (1).

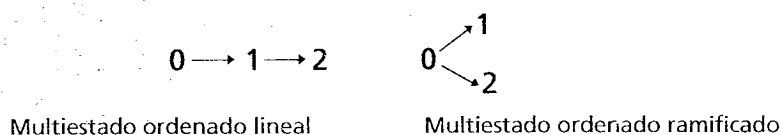
Carácter 3: negro ausente (0); presente (1).

Carácter 4: blanco ausente (0); presente (1).

La codificación reductiva es la menos aconsejada desde el punto de vista de la óptica cladística, ya que no asume ninguna serie de transformación. En los ejemplos de codificación compuesta e intermedia se asumen "series de transformación" (Mickey, 1982), integradas por dos o más estados considerados primariamente homólogos, a los cuales es posible asignarles una **polaridad**, y en el segundo caso, también un **orden** (Schuh, 2000).

Los caracteres multiestados morfológicos se pueden ordenar en una secuencia determinada, sobre la base de una magnitud creciente o decreciente en la cualidad estudiada (morfocline o estados del desarrollo ontogenético). Dicha secuencia puede ser lineal o ramificada (Fig. 4). Los caracteres multiestados ramificados pueden ser codificados aplicando la codificación binaria. En la matriz de datos los caracteres así codificados ocuparán tantas columnas como número de estados derivados tenga cada uno (Tabla I).

Figura 4. Representación de caracteres multiestados ordenados lineal y ramificado



**Tabla I.** Codificación de caracteres multiestados.

**Carácter multiestado lineal**

Carácter	Estado	Codificación lineal	Codificación binaria
Dientes	Cónicos	0	00
	Comprimidos lisos	1	10
	Comprimidos estriados	2	11

**Carácter multiestado ramificado**

Carácter	Estados	Codificación binaria
Dientes	Cónicos	00
	Comprimidos	10
	Globosos	01

Determinar la polaridad es establecer la dirección del cambio evolutivo de cada carácter, es decir, identificar su estado plesiomorfo y su o sus estados apomorfos. Por convención se asigna el código "0" al estado plesiomorfo y "1" o "1, 2, 3 etc." al estado o los estados apomórficos. La Sistemática Filogenética en el sentido de Hennig (1968) o Argumentación hennigiana (Kitching *et al.*, 1998), se basa casi exclusivamente en la evidencia morfológica, y considera a la polarización de los caracteres como un paso fundamental, que el especialista debe realizar *a priori* del análisis cladístico. Cuando se emplean métodos de cladística cuantitativa la determinación de la polaridad *a priori* no es necesaria (ver Capítulo 9). Se han propuesto varios criterios para determinar la polaridad de los caracteres de los cuales los más utilizados son el de comparación con el grupo externo (*outgroup*) y el ontogenético:

**Criterio ontogenético** (Nelson, 1978, 1985; Nelson & Platnick, 1981). El criterio ontogenético considera como estado primitivo a aquél que aparece en las etapas más tempranas del desarrollo ontogenético de los integrantes del grupo en estudio, y como derivados al o los estados subsecuentes. Este criterio es considerado directo, ya que no necesita de la información de una clasificación previa para su aplicación.

**Criterio de la comparación con el grupo externo** (Watrous & Wheeler, 1981; Wiley, 1981; Nixon & Carpenter, 1993). Establece que el estado primitivo es aquél que se halla tanto en el grupo en estudio (*ingroup*) como en el grupo más afín o superior al estudiado (*outgroup*) (Fig. 5). Este criterio supone que si un carácter homólogo está al mismo tiempo presente en el *ingroup* y en el *outgroup*, es porque ha sido heredado de un antecesor común a ambos, mientras que si está solo en el grupo en estudio se interpreta como novedad evolutiva. El criterio de la comparación con el

grupo externo es indirecto ya que no se basa en evidencias del mismo taxón sino en supuestos filogenéticos previos, y es el que se emplea con mayor frecuencia en la actualidad.

Los grupos interno y externo deben presentar sinapomorfías en común, no compartidas con otros grupos, y en algunos casos (cuando hay evidencias basadas en una filogenia previa entre taxones de mayor nivel), se considera que son grupos hermanos (*sister groups*). Estas sinapomorfías son más inclusivas que las que agrupan a los integrantes del *ingroup*.

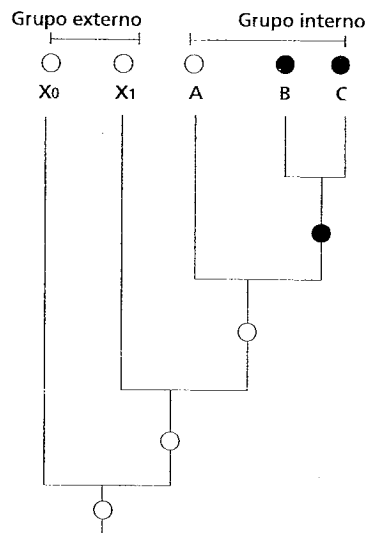


Figura 5. Cladograma con cinco taxones terminales, dos (X0, X1) conforman el *outgroup* y tres el *ingroup* (A, B, C). Círculos blancos: plesiomorfías; círculos negros: apomorfías.

### Confección de una matriz de datos.

Todos los estados de caracteres registrados para cada taxón a analizar, se vuelcan en una tabla de taxones por caracteres denominada matriz de datos. Por convención, los taxones se suelen representar en las filas y los caracteres en las columnas.

### Construcción de los cladogramas de mayor simplicidad. Test de homología secundarias de los caracteres.

Los cladogramas se construyen sobre la base de las evidencias que aportan los caracteres y la congruencia entre los mismos permite agrupar a los taxones en estudio por sinapomorfías (Hennig, 1968). Mediante el test de congruencia de caracteres (= de homología secundaria o test filogenético) se ponen a prueba las hipótesis de homología primaria propuestas al principio del análisis (De Pinna, 1991). Como resultado del mismo puede ocurrir que estados de caracteres considerados primariamente homólogos sean no homólogos u homoplásicos.

El procedimiento propuesto inicialmente por Hennig (1968) para la construcción de cladogramas resulta relativamente sencillo para un reducido número de taxa y para matrices que presentan escaso conflicto entre sus caracteres, pero en el caso de matrices de datos con numerosos taxa y/o caracteres, se deberá recurrir al uso de programas de computación específicos (ver Capítulo 9). Por ejemplo, para 4 taxa existen 15 cladogramas dicotómicos posibles; para 5 taxa, 105 cladogramas; y para 7 taxa, 10.395 cladogramas (Felsenstein, 1978). A continuación se describen los pasos del procedimiento conocido como argumentación hennigiana o regla de la inclusión/exclusión (Forey *et al.*, 1992):

1) Para cada uno de los caracteres de la matriz de datos se construye un cladograma, de acuerdo con los estados apomórficos compartidos (=sinapomorfías) por los taxa (Fig. 6).

2) Se comienzan a combinar los cladogramas de caracteres a fin de obtener un cladograma de taxa o hipótesis filogenética única, basada en todos los caracteres. Esto es posible cuando los grupos justificados por los distintos caracteres se incluyen o se excluyen totalmente (Fig. 7).

3) Si los cladogramas de caracteres no se pueden combinar, porque contienen información conflictiva o incongruente (=postulan distintos agrupamientos), se plantean todas las soluciones alternativas o hipótesis posibles, y se elige la más simple (con menor número de homoplasias).

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

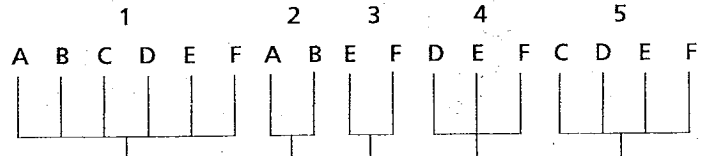


Figura 6. Matriz de datos de seis taxones (A-F) y cinco caracteres (1-5), y cladogramas de caracteres correspondientes.

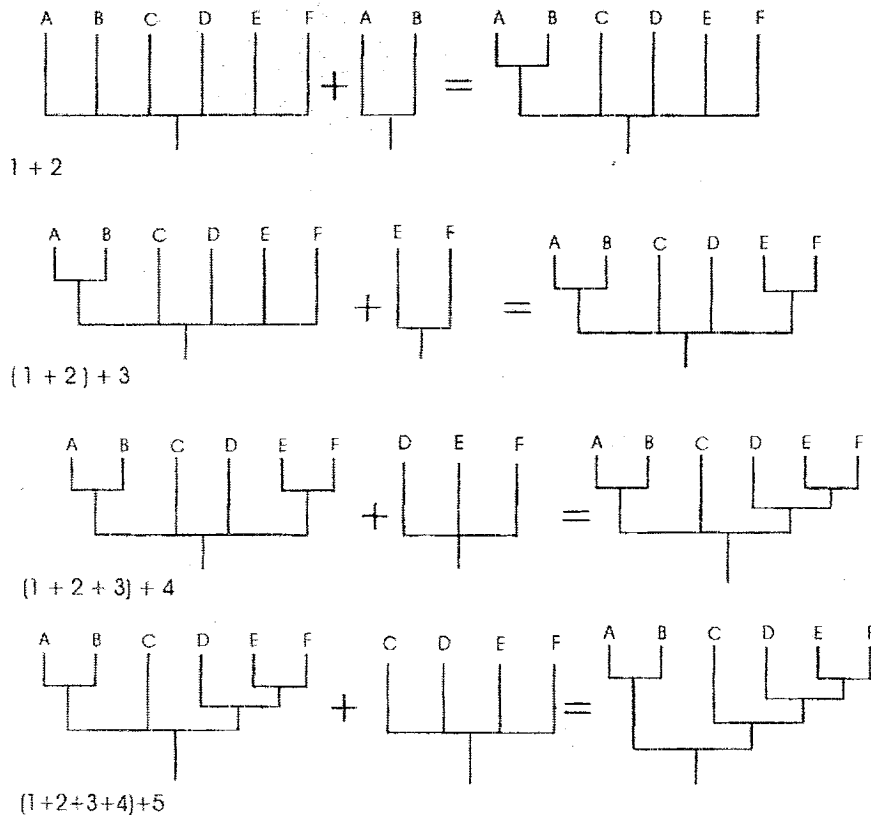


Figura 7. Combinación de la información que aporta cada uno de los caracteres, para la obtención del cladograma óptimo o "más parsimonioso", donde se postulan patrones de relaciones cóngruentes.

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

En la figura 8 se brindan ejemplos de caracteres multiestados, ordenados en una secuencia ramificada. Codifique dichos caracteres mediante codificación binaria, de modo de representar el orden y ramificación de los estados correspondientes.



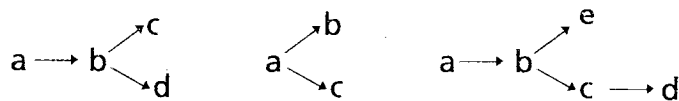


Figura 8. Caracteres multiestados ramificados.

### EJERCICIO 2

En la figura 9 se hallan representados los plastrones de cuatro grupos de tortugas pleurodiras. En tres de ellos se encuentran presentes e indicadas con color oscuro, las placas denominadas mesoplastrones: *Proganochelys* (género de tortugas del Triásico, filogenéticamente basal con respecto a los demás taxones), pelomedúsido actual y quélido del Cretácico. En los quélidos actuales dichas placas están ausentes.

1. Reconozca el o los caracteres y estados de caracteres derivados de los mesoplastrones y codifíquelos.

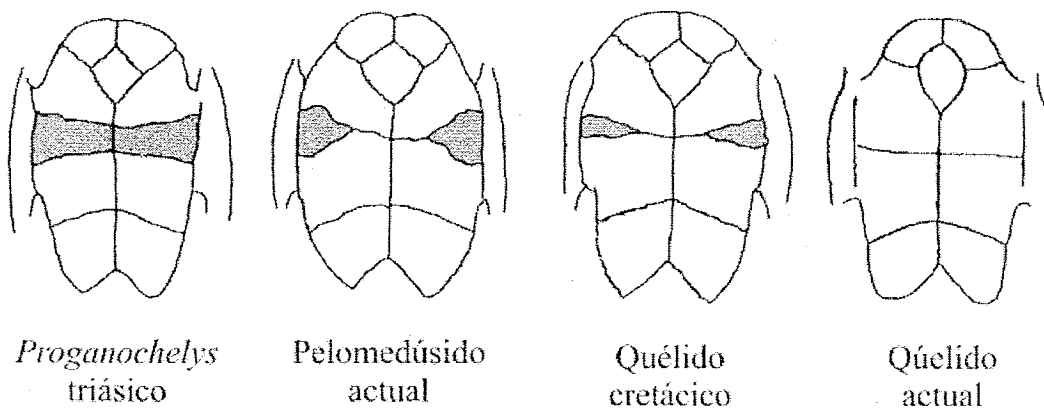


Figura 9. Plastrones de tortugas pleurodiras, indicando los mesoplastrones.

### EJERCICIO 3

En la figura 10 se ilustran ocho especies hipotéticas correspondientes a invertebrados parásitos diseñados por Brooks *et al.* (1984). Las especies A hasta G constituyen un grupo monofilético (*ingroup*) y X es el primer *outgroup*. El segundo *outgroup* X' (no está ilustrado), es similar a X en todos sus caracteres, excepto por la presencia de carretel de color blanco.

1. Elabore una lista de caracteres lo más exhaustiva posible, reconozca sus estados, codifíquelos, establezca su polaridad aplicando los criterios del grupo externo y ontogenético (información brindada a través del desarrollo de las especies B y G) (Fig. 11) y vuelque la información obtenida en una matriz de datos.
2. Obtenga un cladograma aplicando la regla de inclusión/exclusión.
3. Señale cuántas y cuáles homoplasias se registran en el árbol.
4. Describa el cladograma y reconozca los grupos monofiléticos.

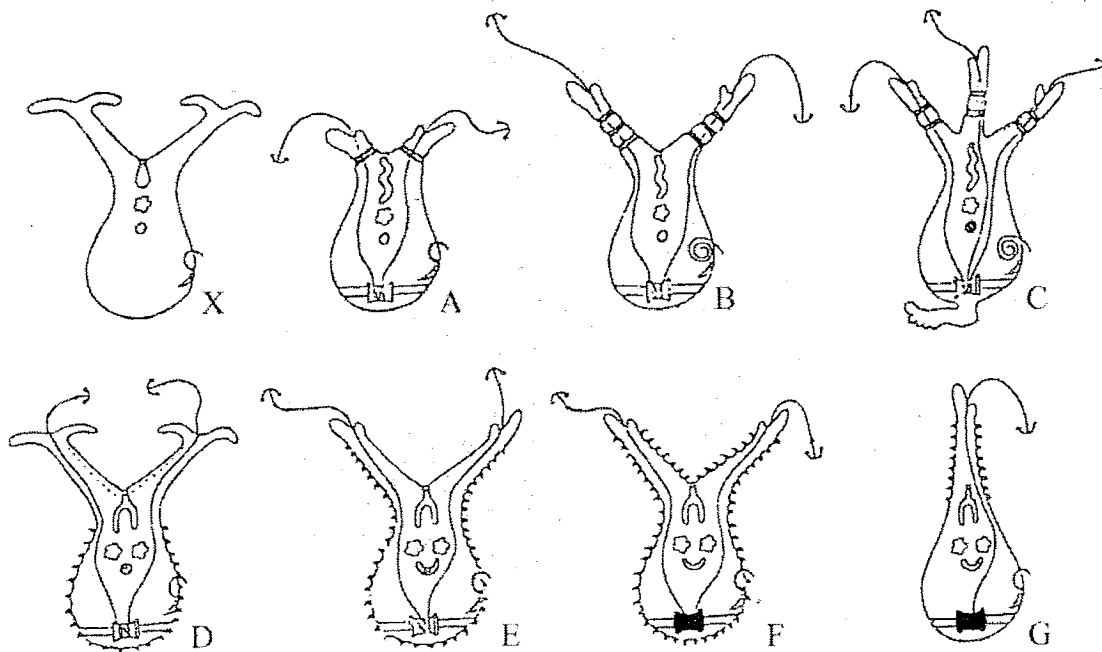
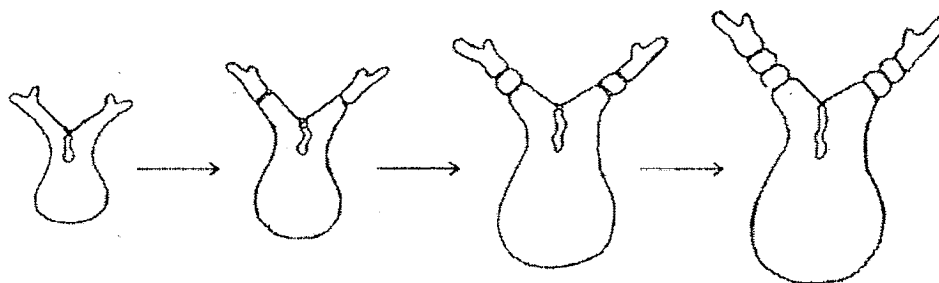


Figura 10. Parásitos hipotéticos diseñados por Brooks *et al.* (1984). El receptáculo que desemboca entre los brazos es el sistema digestivo cerrado. Dado que se trata de organismos hermafroditas, presentan testículos (círculos o cuñas negras) y ovarios (círculos blancos de contorno irregular). También suelen presentar anclas y espinas en los brazos, un cirro u oவில்lo y un pie para su fijación al huésped.

#### Taxón B



#### Taxón G

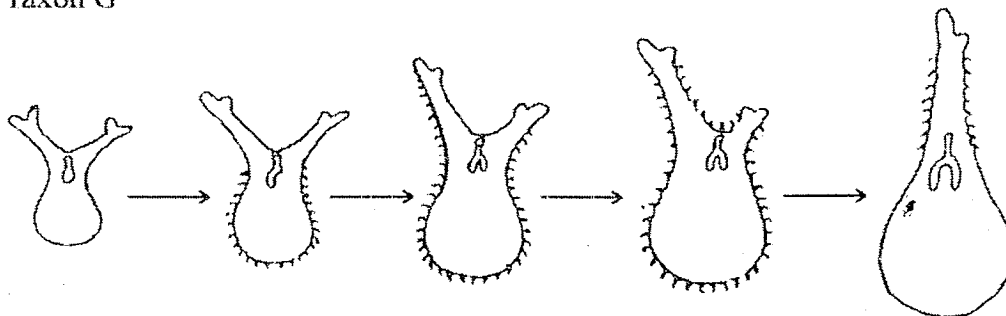


Figura 11. Desarrollo ontogenético de las especies B y G.

### EJERCICIO 4

Sobre la base de la siguiente matriz de datos de cuatro taxones (*ingroup* A, B, C y *outgroup* X) por seis caracteres:

1. Plantee todas las hipótesis de relaciones genealógicas posibles.
2. Indique las sinapomorfías, autapomorfías, paralelismos y reversiones.
3. Señale qué caracteres producen homoplasias y elija la hipótesis de mayor simplicidad.

	1	2	3	4	5	6
X	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	1	0	1
B	1	1	0	0	1	0
C	1	0	0	1	0	1

### EJERCICIO 5

En la figura 12 se ilustran los cráneos de ocho géneros de reptiles hipotéticos: *Conosaurus* pertenece a la familia Conosauridae, y es el taxón hermano de los restantes siete géneros, agrupados en la familia Saurocephalidae. Esta última se divide en dos subfamilias, Saurocephalinae (cresta nasal ausente y dientes premaxilares y maxilares de igual tamaño), incluyendo *Saurocephalus*, *Paracephalus*, *Temnocephalus* y *Campycephalus*, y Rhynocephalinae con los géneros *Rhynocephalus*, *Nesocephalus* y *Gnatocephalus* (cresta nasal presente y dientes premaxilares hipertrofiados). La lista de caracteres seleccionados se brinda en la tabla II.

1. Obtenga un cladograma de mayor simplicidad (=más parsimonioso u óptimo).
2. ¿Cuáles son los caracteres que mejor definen los nuevos agrupamientos y cuáles los que producen homoplasia?
3. Indique sobre el cladograma obtenido las sinapomorfías, autapomorfías, reversiones y/o paralelismos.
4. ¿Cuáles son los principales grupos monofiléticos del cladograma? ¿Cuál o cuáles son los taxones cuya ubicación en el cladograma no coincide con la clasificación preexistente? ¿Qué cambio(s) propondría en la clasificación de Saurocephalidae a fin de que sus dos subfamilias sean monofiléticas?

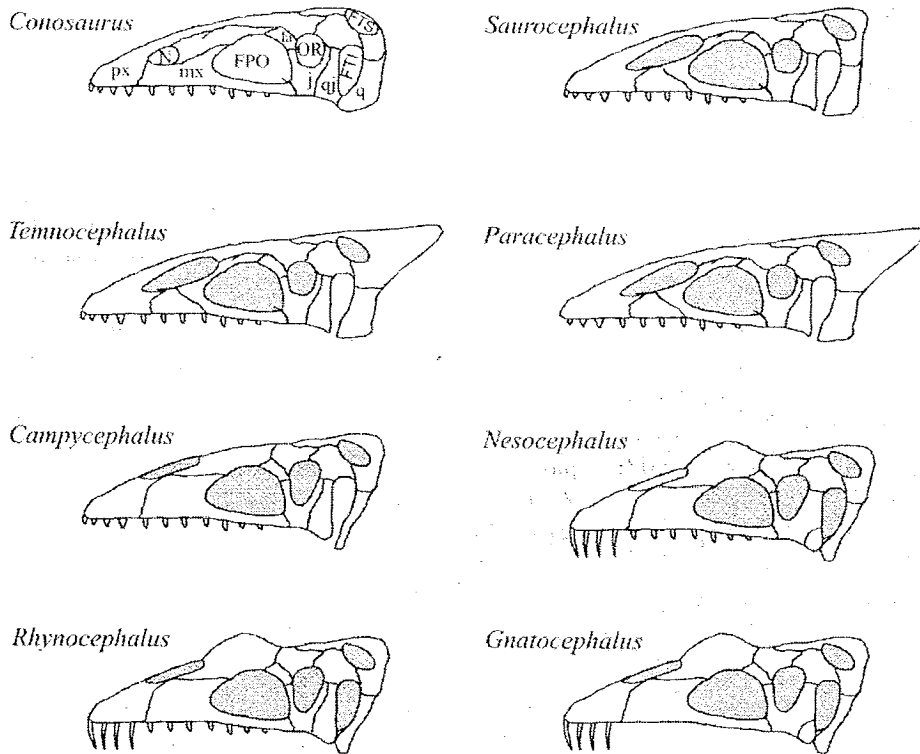


Figura 12. Cráneos correspondientes al género *Conosaurus* (Conosauridae) y a siete géneros de Saurocephalidae. Acrónimos: Aberturas craneanas: FPO, fenestra preorbitaria; FTI, fenestra temporal inferior; FTS, fenestra temporal superior; N, narinas; OR, órbita. Huesos: j, yugal; la, lagrimal; mx, maxilar; px, premaxilar; q, cuadrado; qj, cuadrado-yugal.

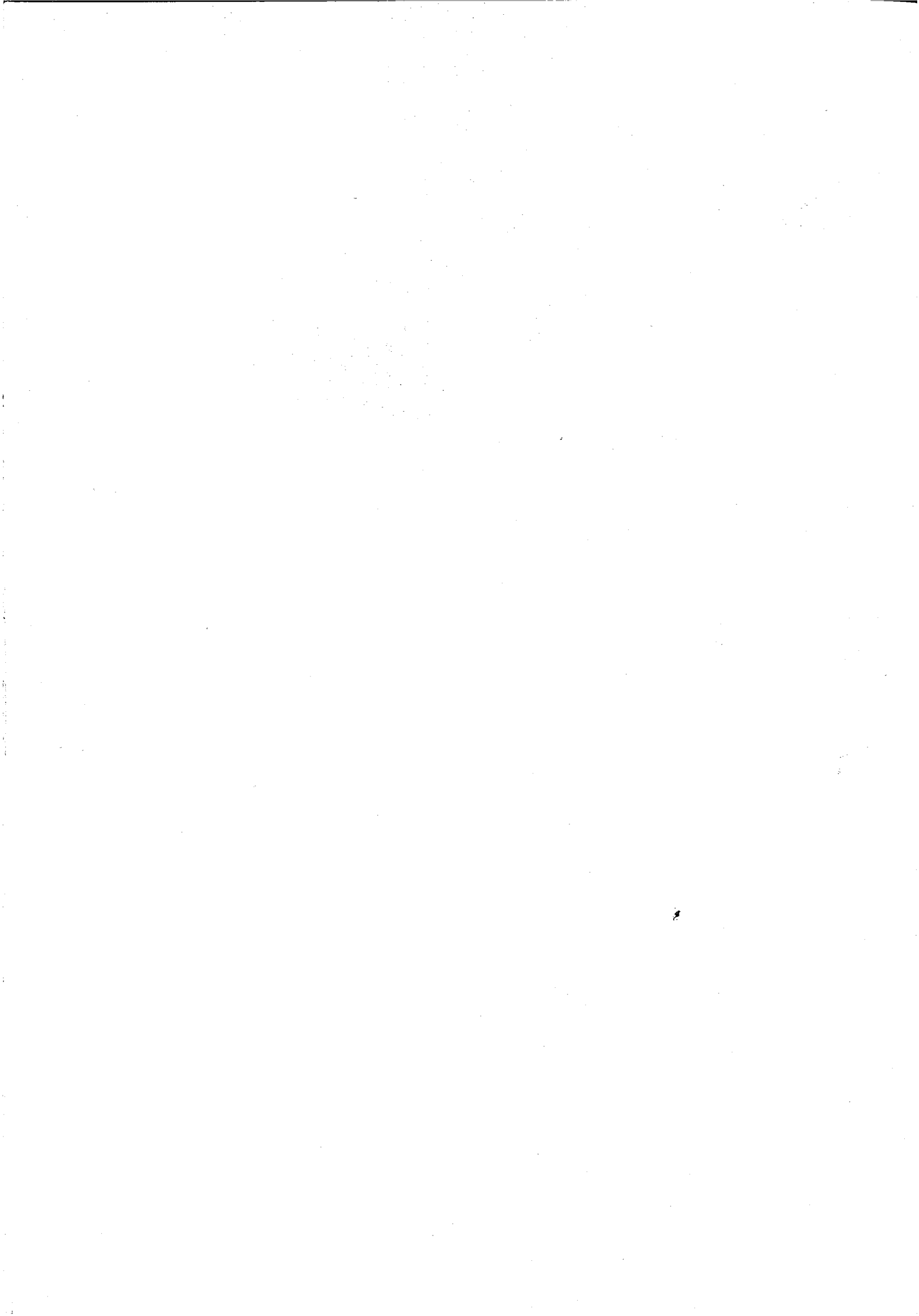
**Tabla II.** Lista de caracteres craneanos, correspondientes al género *Conosaurus* (Conosauridae) y a siete géneros de Saurocephalidae.

1. Cresta sagital: ausente (0), presente y pequeña (1), hipertrofiada (2).
2. Orbita: reducida (0), grande (1).
3. Fenestra temporal inferior: cerrada ventralmente (0), abierta (1).
4. Narinas: laterales reducidas (0), laterales agrandadas (1), dorsales (2).
5. Exposición lateral del maxilar: amplia (0), reducida (1).
6. Dientes premaxilares: homodontes (0), hipertrofiados (1).
7. Dientes maxilares: presentes (0), ausentes (1).
8. Cuadrado-yugal: ampliamente expuesto en vista lateral (0), reducido (1).
9. Cuadrado en vista lateral: vertical y ancho (0), inclinado hacia atrás y reducido (1).
10. Cresta nasal: ausente (0), presente (1).
11. Lagrimal: presente (0), ausente (1).

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AX, P. 1987. *The phylogenetic system. The systematization of organisms on the basis of their phylogenies*. John Wiley & Sons, New York.
- BROOKS, R. F., J. N. CAIRA, T. R. PLATT & M. H. PRITCHARD. 1984. *Principles and methods of Phylogenetic Systematics: A workbook*. University of Kansas, Museum of Natural History, Special publication 12.
- DE PINNA, M. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- ELDREDGE, N. & J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. Press, New York.
- FARRIS, J.S. 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology* 31: 413-444.
- FELSENSTEIN, J. 1978. The number of evolutionary trees. *Systematic Zoology* 27: 27-33.
- FERNÁNDEZ, M. 2001. Dorsal or Ventral?: homologies of the forefin of *Caypullisaurus* (Ichthyosauria: Ophthalmosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:515-520.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT & D. M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GAFFNEY, E. S. 1979. An introduction to the logic of phylogenetic reconstruction. En: Cracraft, J. & N. Eldredge (eds.). *Phylogeny analysis and paleontology*. Columbia Univ. Press, New York.
- COLOBOFF, P. 1998. *Principios básicos de la cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- KITCHING, I. J., P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES & D. M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition, The Systematics Association Publication No. 11. Oxford University Press Inc., New York.
- KLUGE, A.G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan T. & F. Stuessy (eds). *Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia Univ. Press, New York.
- MICKEVICI, M.F. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31:461-468.
- MOTANI, R. 1999. On the evolution and homology of ichthyosaurian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19:28-41.
- NELSON, G. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law. *Systematic Zoology* 27: 324-345.
- NELSON, G. 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics* 1: 29-45.
- NELSON G.J. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- NIXON, K.C. & J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. En: Joysey K. A. (ed). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.

- PLATNICK, N. I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 26:282-284.
- PLEHJEL, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* 11: 309-315.
- POPPER, K. R. 1983. *Conjeturas y refutaciones. El desarrollo del conocimiento científico*. Paidós Studio básica, Ed. Paidós, Barcelona.
- POPPER, K. R. 1985. *La lógica de la investigación científica*. Ed. Tecnos, Madrid.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological systematics. Principles and applications*. Cornell University Press, Ithaca and London.
- SMITH, A. W. 1994. *Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific publications, London.
- WATROUS, L. E. & Q. D. WHEELER, 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- WILEY, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics, and classification- A reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology* 24: 233-243.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.
- WILKINSON, M. 1995. A comparison of methods of character construction. *Cladistics* 11: 297-308.



## CAPÍTULO 9

### CLADÍSTICA: MÉTODOS CUANTITATIVOS

CIGLIANO, M. MARTA, MARTA S. FERNÁNDEZ Y ANALÍA A. LANTERI



#### GENERALIDADES

La Cladística es un método de reconstrucción filogenética desarrollado a partir de las ideas del entomólogo alemán Willi Hennig y basado en el principio de Simplicidad o Parsimonia. Sin embargo, ha sido James Farris el autor que más ha contribuido al desarrollo numérico de la Cladística (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970, 1980, 1983, 1986; Farris *et al.*, 1982). En la práctica, este principio se aplica mediante algoritmos matemáticos computarizados, que tienen por objeto hallar el o los árboles más cortos (con menor número de pasos o cambios entre los estados de caracteres = mínima homoplasia) para un conjunto de datos determinado. Como generalmente resulta impracticable evaluar todos los árboles posibles para un set de datos (excepto que los taxones analizados no sean más de 10 o 20), se generan árboles cuya longitud es evaluada durante el procedimiento computacional y se retienen aquéllos más cortos (Goloboff, 1998). La obtención del árbol más corto (= óptimo) no es un procedimiento directo, sino que existen distintas estrategias de análisis, a partir de las cuales se obtendrán resultados más o menos confiables en cuanto a la posibilidad de haber obtenido el árbol más corto o todos los árboles más cortos.

En la figura 1a, se ilustra un cladograma con sus componentes. Términos tales como raíz, taxa terminales o nodos no fueron utilizados por Hennig (1968) sino que se asocian con los análisis de la Cladística cuantitativa o numérica. Asimismo en cladogramas publicados en la actualidad, que incluyen numerosos taxa y a veces varios miles de caracteres (cuando se emplean secuencias de ADN), las sinapomorfías y homoplasias no se indican sobre las ramas (ver cladogramas en Capítulo 8) sino que directamente se brindan valores que expresan el grado de soporte de dichas ramas (ver Capítulo 10). En Cladística se suelen usar los términos cladograma y árbol como sinónimos, aunque por lo general no se ilustran como árboles (con las longitudes de las ramas proporcionales a la cantidad de cambio acumulado).

**Raíz.** Es la base del cladograma.

**Taxa terminales.** Son las unidades de estudio.

**Nodos internos.** Son los puntos de ramificación del cladograma. Los nodos que unen los taxa terminales pueden ser rotados sobre sí mismos expresando las mismas relaciones (Fig. 1 b-c)

**Ramas internas.** Son los segmentos que unen los nodos internos.

**Ramas externas.** Son los segmentos que unen los nodos internos y los *outgroups*.

En el cladograma de la figura 1a las relaciones entre los taxa son todas dicotómicas (cada nodo interno está conectado con otros dos nodos internos o taxones terminales); en la figura 1b, hay una politomía, ya que uno de los nodos internos está conectado con más de dos nodos internos o taxones terminales; en la figura 1c se han rotado los nodos del cladograma 1b, pero las relaciones entre los taxa no se alteran.

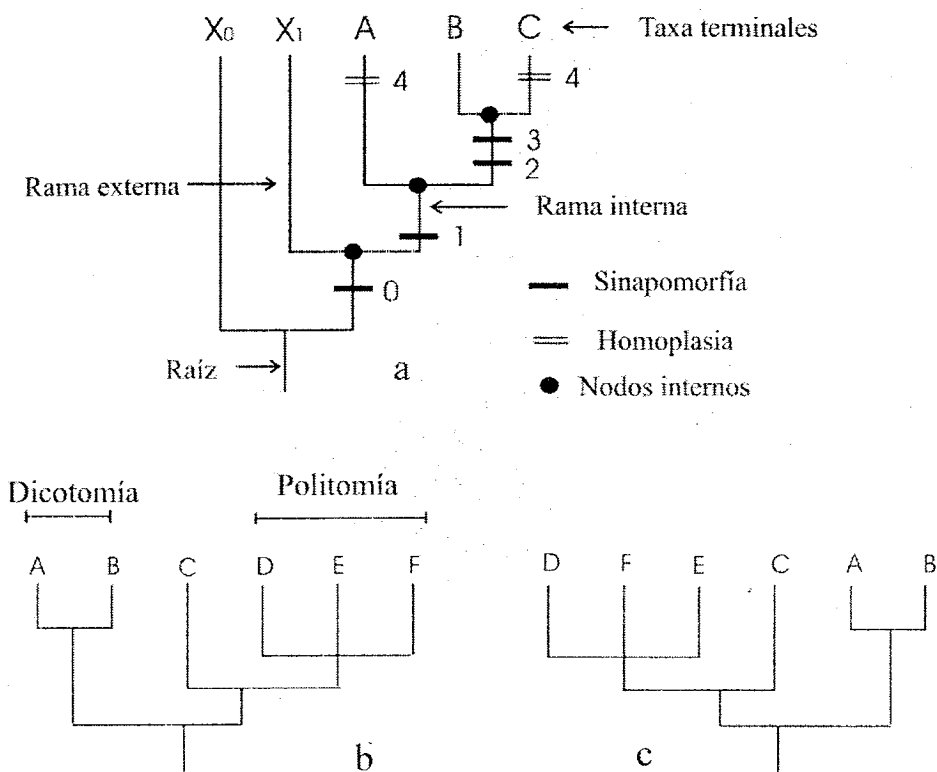


Figura 1. a, componentes de un cladograma; b, cladograma con indicación de una dicotomía y una politomía; c, cladograma de la figura 1b con los nodos rotados.

### ELECCIÓN DE TAXONES TERMINALES

En Cladística cuantitativa se emplean como taxa terminales, además de los integrantes del *ingroup*, uno, dos o más grupos externos (*outgroups*), filogenéticamente próximos al *ingroup*. Esta es una diferencia importante con la argumentación hennigiana clásica, en que el *outgroup* se empleaba para polarizar los caracteres *a priori*, pero raramente se incluía en el análisis. En Cladística numérica la polaridad se infiere a partir del cladograma (Nixon & Carpenter, 1993), es decir *a posteriori* del análisis cladístico.

Un tipo de estrategia que se aplica con frecuencia en Cladística, es el análisis "simultáneo y no restringido" de *ingroup* y *outgroups* (Kitching *et al.*, 1998). Se denomina simultáneo porque los integrantes de ambos grupos son analizados al mismo tiempo, y no restringido o de parsimonia global, porque las relaciones del *outgroup* no están definidas antes del análisis. La ventaja es que mediante este tipo de análisis se ponen a prueba las hipótesis previas sobre la delimitación de *ingroup* y *outgroups*, de modo que podría suceder que al cabo del mismo, algunos de los miembros del *ingroup* se ubicaran fuera del grupo, o que algún *outgroup* resultara ser parte del *ingroup*.

En caso que los taxa terminales sean supraespecíficos, se han propuesto dos alternativas para su tratamiento (Yeates, 1995): el método del ejemplar (*exemplar*) y el del plan base (*groundplan*). Este último consiste en examinar todas las especies que conforman el taxón supraespecífico (familia, tribu, género, etc.) y deducir cual es la condición o estado ancestral del mismo. El método del ejemplar consiste en incluir como taxones terminales solo uno o algunos representantes de dicho taxón, por ejemplo la especie tipo de cada género (ver Capítulo 2). Cuanto mayor sea la diversidad dentro de un taxón terminal, tanto más especies "ejemplares" deberán incluirse en el análisis.

Si algunos taxones terminales fueran polimórficos para ciertos caracteres, lo cual es bastante frecuente, se recomienda dividir dichos taxones en dos o más grupos, de acuerdo con los estados de dichos caracteres. Por ejemplo, los géneros se podrían separar en subgéneros o grupos de especies, y emplear estos últimos como taxones terminales, en vez de los géneros.



## ELECCIÓN DE UN CRITERIO DE OPTIMALIDAD O MODELO DE PARSIMONIA

En Cladística cuantitativa o numérica, la selección de caracteres, el establecimiento de homologías primarias y la codificación se realiza de modo similar al explicado en el Capítulo 8 referido a Cladística no numérica. Los programas de computación utilizados admiten dos opciones para tratar los datos: en forma no ordenada o no aditiva, y en forma ordenada o aditiva.

**Caracteres no ordenados o no aditivos:** Los estados no pueden ser ordenados en una secuencia de grados de atributos, por ejemplo, el color de ojos azul, rojo y amarillo; o los nucleótidos de las bases nitrogenadas Adenina, Timina, Citosina, y Guanina, cuando se trabaja con secuencias de ADN (ver Capítulos 4 y 10).

**Caracteres ordenados o aditivos:** Los estados se pueden ordenar en una secuencia determinada, sobre la base de una magnitud creciente o decreciente en la cualidad estudiada (morfocline o estados del desarrollo ontogenético). El reconocimiento de un orden implica la postulación de una hipótesis sobre la secuencia de cambio entre los diferentes estados del carácter o serie de transformación, sobre la base de su similitud. Dicha secuencia puede ser lineal o ramificada (ver Capítulo 8). Algunos programas de computación como el PAUP, permiten ingresar secuencias ramificadas.

La decisión de analizar los datos multiestados como ordenados tiene una gran incidencia en los resultados del análisis cladístico, y comporta la elección de un "criterio de optimalidad o modelo de parsimonia", es decir la elección de un modelo de transformación de los caracteres. Si bien la parsimonia busca minimizar el número de pasos en las transformaciones entre estados de caracteres, los distintos modelos difieren en las restricciones que imponen a dichas transformaciones (Forey *et al.*, 1992; Lipscomb, 1994). Los modelos empleados con mayor frecuencia en el análisis de datos morfológicos son los de Wagner (= Farris) y de Fitch; y para secuencias de ADN, el de Fitch o el de parsimonia generalizada (Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000). Cuando los datos multiestado se analizan de forma ordenada, se está aplicando parsimonia de Wagner (= Farris), pero si los datos se analizan como no ordenados, el modelo que se aplica es el de Fitch, por esa razón, la longitud e inclusive la topología de los árboles puede variar según los caracteres se analicen de una u otra forma. Los modelos de Wagner y de Fitch admiten que durante su transformación, los estados de caracteres homoplásicos se expresen como paralelismos o como reversiones, otros modelos como el de Dollo, no admite los paralelismos (Kitching *et al.*, 1998).

### Parsimonia de Wagner ó de Farris (Wagner, 1961; Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970)

Se emplea cuando se analizan caracteres binarios y multiestados ordenados. Las probabilidades de cambios en ambos sentidos son iguales y se suma un paso por cada transformación de un estado a otro, de modo que cambios 0-1 y 1-2 tienen un costo 1, pero cambios 0-2 tienen un costo 2. Para un carácter con tres estados ordenados, las transformaciones posibles son tres:

0 → 1 → 2                  2 → 1 → 0                  0 ← 1 → 2

### Parsimonia de Fitch (Fitch, 1971)

Se aplica para caracteres binarios (en este caso no difiere de Wagner) o multiestados desordenados, tales como los datos de secuencias de ácidos nucleicos. Cada paso puede derivarse de otro en cualquier orden y se contabiliza siempre un paso por cada transformación de modo que cambios 0-2 o 0-1 tienen un costo de 1. Por ejemplo, para un carácter con tres estados habrá 9 transformaciones posibles.

0 → 1 → 2                  0 → 2 → 1                  1 ← 0 → 2  
1 → 2 → 0                  1 → 0 → 2                  0 ← 1 → 2  
2 → 0 → 1                  2 → 1 → 0                  1 ← 2 → 0

## CODIFICACIÓN DE DATOS FALTANTES E INAPLICABLES. TAXA CON CARACTERES POLIMÓRFICOS

Varios especialistas han discutido algunos problemas derivados de la codificación de los caracteres empleados en análisis numéricos, por ejemplo cómo deben codificarse los datos inciertos (faltantes e inaplicables). A estos datos muchas veces se los suele codificar de igual forma (con un signo de pregunta "?"), pero no deberían ser tratados de este modo pues la naturaleza de los mismos es diferente (Platnick *et al.*, 1991).

**Datos faltantes o no observables.** Esto puede deberse al deficiente estado de conservación de algunos de los ejemplares en estudio, a que un determinado estado de desarrollo (e.g. larva, huevo) o alguno de los sexos (macho o hembra) aún no han sido hallados o estudiados; a que alguna posición nucleotídica no pudo secuenciarse correctamente, etc. El signo "?" en tales casos representa cualquiera de los estados existentes en los restantes taxa. Por ejemplo, si se tratara de un carácter binario, el ? podría representar **1 o 0**. Cuando se construye el árbol ambas posibilidades son evaluadas en la búsqueda del cladograma más corto (Lipscomb, 1998).

Taxa con numerosos datos faltantes pueden dificultar la búsqueda del árbol más corto y en ciertos casos conviene excluirlos del análisis (Lipscomb, 1998). Esto ocurre frecuentemente cuando se analizan datos en Paleontología.

**Datos inaplicables o inexistentes.** El carácter no existe en el taxón en estudio. Es relevante para resolver una parte del cladograma, pero irrelevante o inaplicable para resolver otra parte (Lipscomb, 1998). Por ejemplo, si se desea analizar la filogenia de los hexápodos, el carácter tipo de alas es inaplicable a los apterigotas. El "?" no representa ninguno de los estados existentes en los restantes taxa. Si se tratara de un carácter binario, el "?" no representaría **ni 1 ni 0**. En este caso se recomienda corregir la codificación a fin de evitar los datos inaplicables, por ejemplo, incorporando la ausencia como un estado más, al principio de la serie de transformación. Una corrección posible en el caso de los hexápodos sería la siguiente: alas ausentes (0), alas membranosas (1), alas anteriores membranosas y posteriores transformadas en balancines (2), alas anteriores transformadas en hemiólitros y posteriores membranosas (3), alas anteriores transformadas en élitros y posteriores membranosas (4).

También se suelen codificar erróneamente con un "?" los **caracteres polimórficos** (con más de un estado del mismo carácter en cada taxón). En este caso el "?" representa **1 y 0** (Platnick *et al.*, 1991). Nixon & Davis (1991) criticaron este tipo de codificación ya que no tiene en cuenta la variación en los taxa terminales durante el análisis cladístico. El problema se puede resolver dividiendo los taxa con caracteres polimórficos en distintas unidades terminales, del modo que se indicó previamente en este capítulo, bajo el título "Elección de taxa terminales". Otra estrategia, es usar un programa computarizado, como el NONA (Goloboff, 1996) o el PAUP (Swofford, 1999), que permiten ingresar los distintos estados presentes en un taxa polimórfico y analizar dichos taxa.

Como se ha dicho previamente, la Cladística cuantitativa no requiere ninguna información *a priori* acerca de la polaridad de los caracteres. Las distribuciones de los caracteres en los taxa es la única información necesaria para establecer las hipótesis de relación en el grupo estudiado. Esto es así, dado que la mayoría de los algoritmos computarizados para obtener cladogramas construyen primeramente redes (= *networks*), es decir árboles no enraizados, y al ubicar la raíz, generalmente entre el grupo interno y el o los grupos externos, se determina la polaridad de los caracteres (Nixon & Carpenter, 1993).

## BÚSQUEDA DE LOS ÁRBOLES DE LONGITUD MÍNIMA

Los algoritmos de Parsimonia implementados para obtener cladogramas, mediante el uso de programas de computación como el Hennig 86 (Farris, 1988), NONA y Pee-Wee (Goloboff, 1996), PAUP (Swofford, 1999) y TNT (Goloboff *et al.*, 2003) construyen árboles no enraizados (*networks*),

procedimiento que reduce el número de cálculos a realizar, ya que para cada árbol no enraizado, existen varios árboles con raíz posibles (Fig. 2). El número de pasos del árbol o la parsimonia global de los caracteres no depende de la posición de la raíz, sin embargo la ubicación de la raíz determina, además de la polaridad de los caracteres, la topología final del árbol (Nixon & Carpenter, 1993).

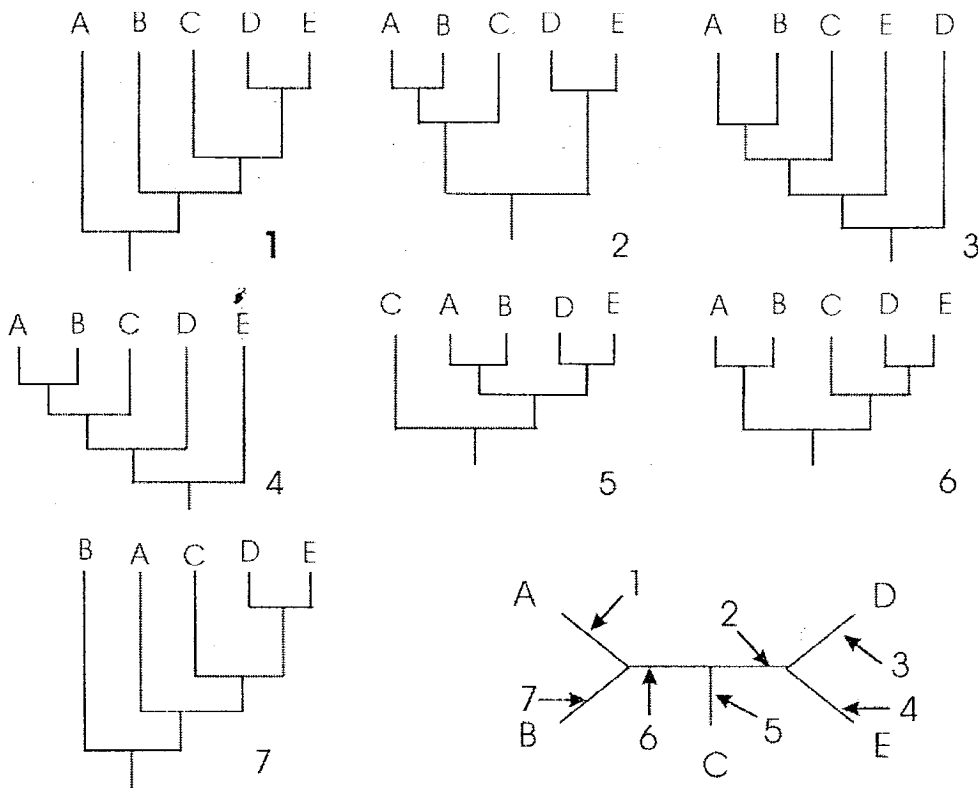


Figura 2. Árbol no enraizado de cinco taxones (A hasta E) y los árboles con raíz derivados del mismo (1-7). Las flechas con números 1 a 7 indican las diferentes posiciones en que se puede insertar la raíz (modificado de Nieto Feliner, 1999).

El primer algoritmo para construir árboles no enraizados corresponde a Kluge & Farris (1969) y Farris (1970) y se conoce como algoritmo de Wagner. Este algoritmo genera árboles óptimos en ausencia de homoplasia, sin embargo, para matrices de más de 15-20 taxa y datos con considerable homoplasia, es probable que no permita encontrar el árbol más corto o todos los árboles más cortos (Goloboff, 1998).

### Algoritmo de Wagner (Fig. 3)

Procede de la siguiente manera:

a. Conecta el primer taxón terminal que aparece en la matriz de datos (generalmente coincide con el *outgroup*) con el taxón más próximo (es el que se diferencia en un menor número de caracteres). En el ejemplo de la figura 3 el *outgroup* OG se conecta con A, ya que éste difiere sólo en dos caracteres, en tanto que B y C difieren en tres y cuatro caracteres, respectivamente.

b. Busca el siguiente taxón más próximo y lo inserta en el punto que produce un menor incremento en la longitud del árbol (en el ejemplo se debe incorporar B). En caso de empate suele ingresar el taxón que aparece primero en el orden de la matriz de datos. En el punto de unión se ubica el primer nodo (nodo 1), para el cual será preciso calcular los estados de los caracteres. El estado de cada carácter del nodo, será igual a la mediana (valor medio) entre los estados registrados para dicho carácter, en los tres taxa a los cuales se ha conectado (mediana entre OG, A y B).

c. El próximo taxón (en el ejemplo es C) se incorporará al segmento que comporte el menor incremento en longitud del árbol y en el punto de unión se ubicará el nodo 2. Para saber a qué segmento del *network* deberá conectarse C, es preciso calcular todas las opciones posibles, es

decir, las distancias entre C y los segmentos OG-Nodo 1, Nodo 1-A, Nodo 1-B. Una vez realizados estos cálculos, se elegirá la opción que produzca menor incremento en longitud. En el ejemplo de la figura 3 la conexión de C que menos incrementa la longitud del *network* es con el Nodo1-B.

d. Para incorporar los restantes taxones, si los hubiera, se procede de igual modo que en el paso anterior, solo que al incrementarse el número de taxones y de caracteres, aumenta también el número de cálculos que es preciso realizar.

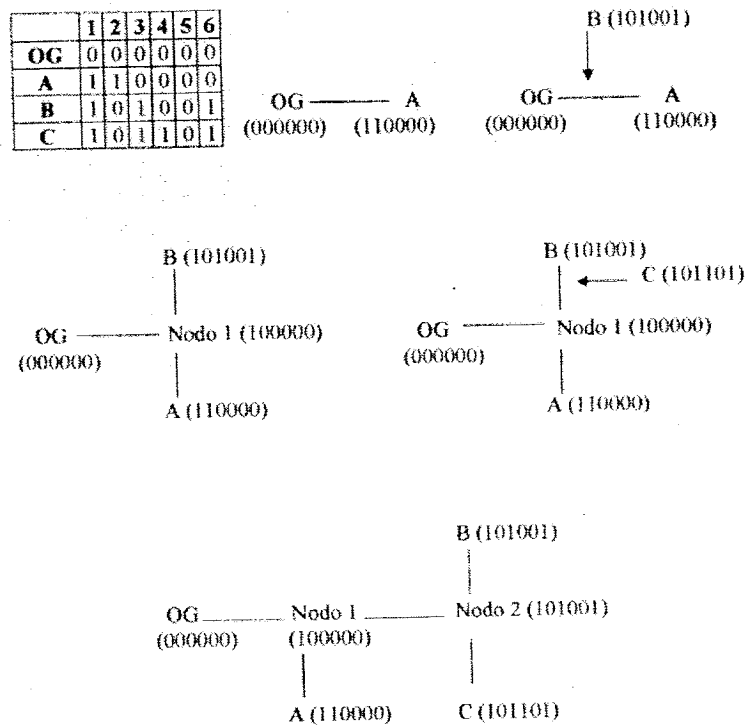


Figura 3 Matriz de datos y pasos para la construcción de un árbol de Wagner de cuatro taxones (A-B-C y un *outgroup*).

El algoritmo de Wagner permite encontrar árboles más cortos que si se generaran al azar y por lo tanto constituye un buen punto de partida para la aplicación de otras estrategias de búsqueda más exhaustivas. Existen distintas opciones en lo que respecta a las secuencias de incorporación de los taxa al árbol de Wagner (Forey *et al.*, 1992): incorporación según su ubicación u orden en la matriz de datos, al azar, o de acuerdo con los valores de distancia con respecto al *outgroup* (Fig. 3). En algunos casos, a partir de distintas opciones de secuencia de adición de los taxa al árbol, se pueden obtener distintas topologías.

Dado que el algoritmo de Wagner no garantiza que se haya encontrado el árbol más corto o todos los árboles más cortos, se han propuesto otras alternativas de búsqueda, aunque muchas de ellas parten del citado algoritmo. Existen dos tipos de búsquedas principales, exactas y heurísticas.

#### Búsquedas exactas

Garantizan que se han hallado todos los árboles de longitud mínima, pero esto sólo es posible cuando se analizan matrices de menos de 20-25 taxa. Existen dos tipos de algoritmos exactos, los exhaustivos y el algoritmo de *branch and bound = bandb* (Hendy & Penny, 1982; Swofford & Olsen, 1990).

La búsqueda exhaustiva o enumeración implícita (Goloboff, 1998; Lipscomb, 1998) consiste en revisar todos los cladogramas totalmente resueltos posibles y elegir el más corto. Dado que el número de árboles posibles crece muy rápidamente, este algoritmo es solo aplicable para sets de datos con menos de 11 taxones (Forey *et al.*, 1992).

El algoritmo de *bandb* se usa para matrices que no superen los 20-25 taxones y permite llegar a un resultado exacto sin calcular todos los árboles posibles. Para ello construye primero un árbol mediante el algoritmo de Wagner y considera que su longitud será el límite superior (*upper bound*)

que no podrán exceder otros árboles hallados. El algoritmo de *bandb* va incorporando taxones secuencialmente y evaluando la longitud de los árboles parciales generados, pero abandona los caminos que resultan en una longitud mayor que la del árbol de Wagner de referencia asegurando de este modo la recuperación de todos los árboles más cortos (Swofford & Olsen, 1990).

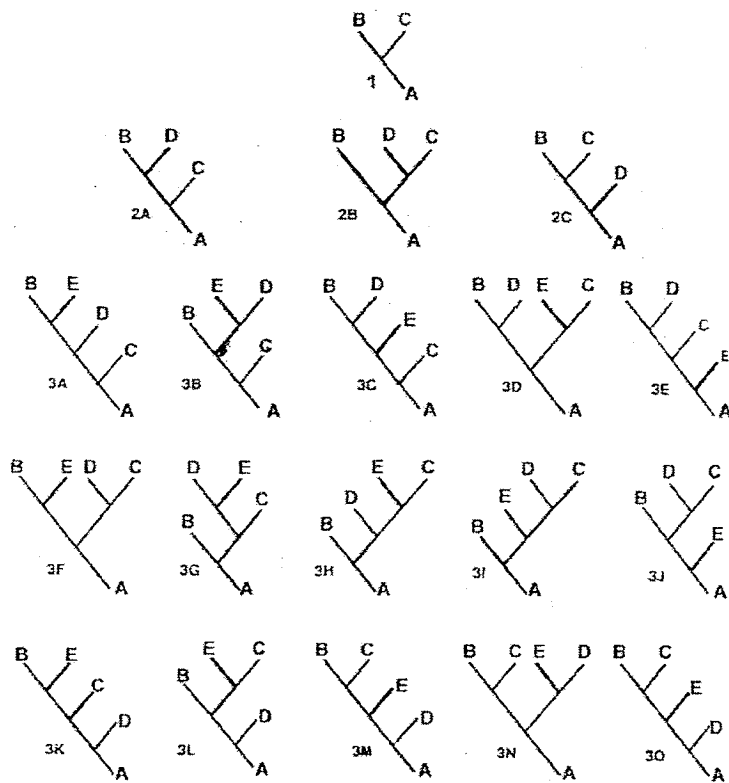


Figura 4. Ilustración de la estrategia de búsqueda *branch and bound* para la obtención del cladograma más parsimonioso entre cinco taxones (A-E). Dado un cladograma inicial de tres taxones (A,B,C), D podrá incorporarse en tres posiciones diferentes (2A, 2B, 2C). Dados tres cladogramas de cuatro taxones E podrá incorporarse en 15 posiciones diferentes (3A hasta 3O), pero el algoritmo abandonará los caminos que resulten de un árbol más largo que el de referencia (tomado de Swofford & Olsen, 1990).

### Búsquedas heurísticas

Se utilizan en el análisis de matrices de más de 20- 25 taxa y proporcionan soluciones aproximadas, que no garantizan el hallazgo de todos los árboles de mínima longitud. Los métodos heurísticos buscan árboles más cortos a base de prueba y error, usando como punto de partida uno o más árboles iniciales. El programa de cómputo aplica un procedimiento de permutación de ramas (*branch swapping*) que consiste en mover las ramas del árbol inicial a diferentes partes del árbol, contar los pasos y guardar los árboles de igual longitud o los más cortos. El movimiento de ramas se repite hasta evaluar todas las combinaciones posibles en los árboles guardados en memoria y se detiene cuando ya no hay árboles de igual longitud o más cortos, o cuando no alcanza la memoria disponible. La búsqueda de árboles requiere de una estrategia definida por el usuario.

Las formas más comunes de permutación de ramas (Fig. 5) son NNI (*Nearest Neighbour Interchange*), SPR (*Subtree Pruning and Regrafting*) y TBR (*Tree Bisection Reconnection*) siendo la última la más exhaustiva (Swofford & Olsen, 1990). En NNI los árboles se dividen en subárboles con una rama libre cada uno, que intercambian ramas con los vecinos; en SPR uno de los subárboles conserva una rama libre y el otro no, de modo que la rama libre se conecta en diferentes puntos al otro subárbol. En TBR ninguno de los subárboles tiene ramas libres, y cada uno se conecta a través de sus ramas internas, a las ramas internas del otro subárbol. Para una matriz de 40 taxones se realizan aproximadamente 5000 reacomodamientos SPR y 25.000 TBR.

Un problema que surge con el uso de los algoritmos de *branch swapping* es la formación de islas de árboles (= grupos de topologías de árboles), que son conjuntos de árboles igualmente parsimoniosos separados entre sí por un solo *swap* o una sola permutación de sus ramas (Swofford & Olsen, 1990). Las permutaciones de ramas permiten encontrar las distintas topologías presentes en una misma isla, pero por definición, no permitirán hallar las topologías presentes en otras islas. En consecuencia, si hubiera varias islas con topologías muy diferentes, lo

más recomendable es partir de más de un árbol de Wagner inicial, e.g. diez, obtenidos por secuencias de adición al azar, y aplicar a ellos permutación de ramas. Cuando la permutación de ramas se aplica a un sólo árbol de Wagner inicial, sólo podrán hallarse los árboles óptimos, si éstos pertenecen a la misma isla.

También surgen problemas para encontrar el o los árboles mas cortos cuando se analizan matrices de datos muy grandes (por ejemplo la matriz Zilla de 500 taxones de plantas). Para estos casos se han propuesto estrategias de búsqueda tradicionales más eficientes (Schuh, 2000) y nuevas estrategias como la denominada *Parsimony ratchet*, desarrollada por Nixon (1999 a) e implementada en el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003).

Las estrategias de búsqueda tradicionales eficientes se llevan a cabo de la siguiente manera:

- Se realizan varios análisis de TBR a partir de diferentes árboles de Wagner construidos por secuencias de adición al azar, reteniendo relativamente pocos árboles en cada búsqueda (a mayor número de terminales menor cantidad de árboles retenidos).

- Se retienen los árboles más cortos y se realizan TBR más exhaustivos, reteniendo en este paso un mayor número de árboles en la memoria.
- Se repiten los pasos anteriores varias veces.

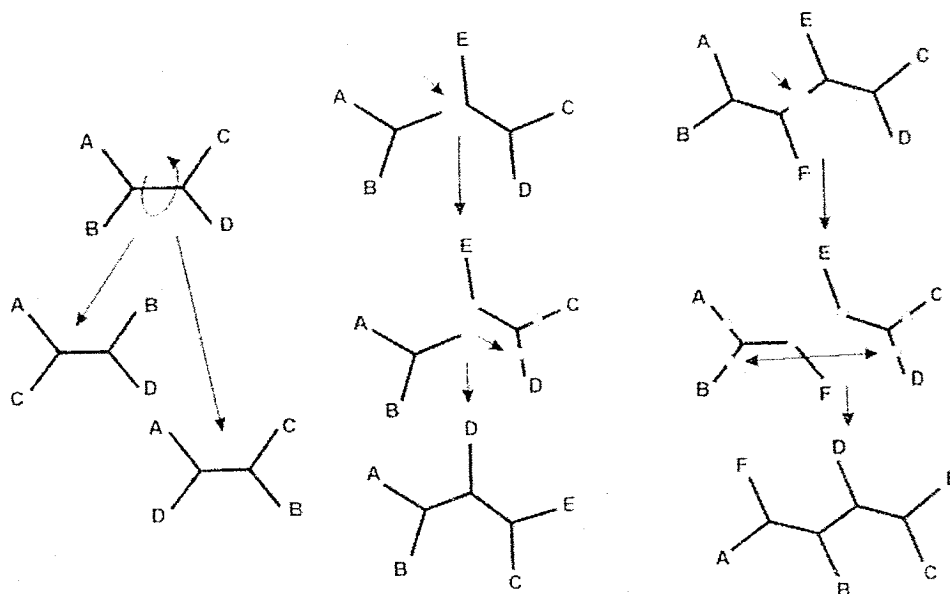


Figura 5. Esquemas de distintos procedimientos de permutaciones de ramas. A la izquierda NNI (*Nearest Neighbour Interchange*), en el centro SPR (*Subtree Pruning and Regrafting*), a la derecha TBR (*Tree Bisection Reconnection*). El último tipo de permutación es el más exhaustivo y uno de los más utilizados.

## OPTIMIZACIÓN DE CARACTERES

Optimizar un carácter en un árbol dado, significa asignar un estado definitivo a cada nodo interno del árbol, de modo que el número de transformaciones entre los estados de los caracteres sea mínimo (Schuh, 2000). Una vez optimizados los caracteres, es posible calcular su número de pasos y la longitud de todo el árbol. Para optimizar un carácter es preciso realizar un procedimiento de lectura desde los taxones terminales del cladograma hacia la raíz, asignando a los nodos internos los estados compartidos por los taxones hermanos. En el caso de registrarse ambigüedades, éstas se resuelven mediante una lectura hacia arriba, en que a cada nodo interno se le asigna el estado que reporte menor costo de transformación, de acuerdo con el modelo de parsimonia elegido. Si se optimiza con Wagner o Fitch, que aceptan tanto los paralelismos como las reversiones, hay dos opciones: ACCTAN (*Accelerated transformation*) o FAST, que optimiza cerca de la raíz y favorece las reversiones, y DELTRAN (*Delay transformation*) o SLOW, donde los cambios se producen más lejos de la raíz, y se da prioridad a los paralelismos (Fig. 6).

La opción UNAMBIGUOUS de los programas WINCLADA, NONA y TNT, representa sólo los clados soportados bajo ambos tipos de optimización (FAST y SLOW) dado que es posible que aparezcan clados soportados por un solo tipo de optimización (Fig. 7), y si ésta cambia, dichos clados o ramas colapsan.

Reglas para la lectura hacia abajo:

1. Si los taxones hermanos comparten el mismo estado de carácter, o uno de los estados, el nodo tendrá dicho estado.



2. Si los taxones hermanos tienen estados de caracteres diferentes, el nodo tendrá ambos (el estado es ambiguo), y la ambigüedad se resolverá en la lectura hacia arriba según la opción elegida sea FAST (Fig. 6, izquierda) o SLOW (Fig. 6, derecha).

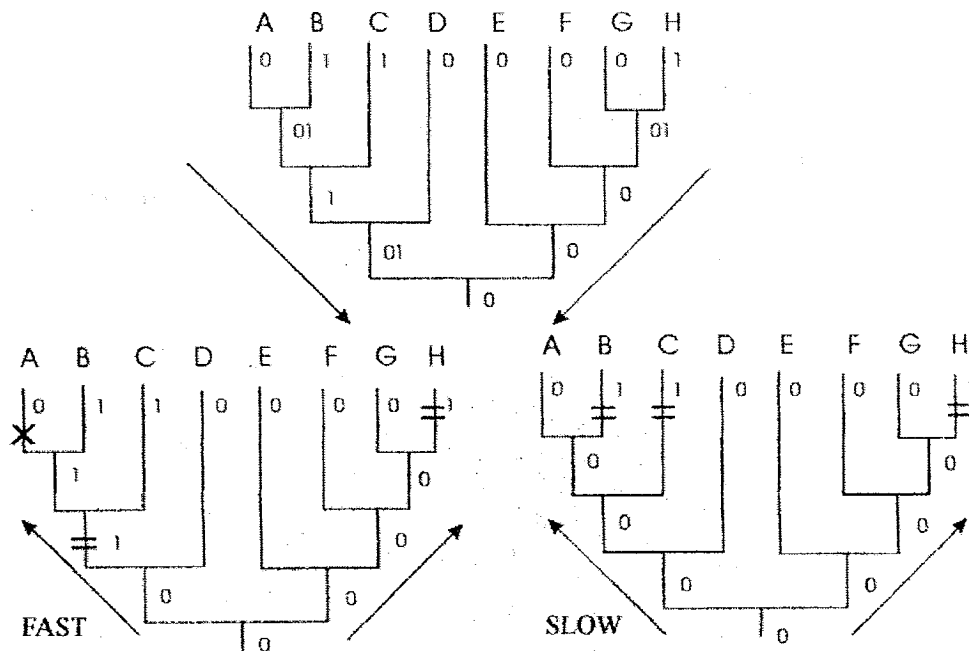
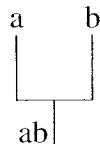


Figura 6. Optimización de un carácter doble estado, según parsimonia de Wagner (en este caso igual a Fitch). En el primer cladograma se muestra la lectura hacia abajo, lo que determina ambigüedad en la asignación de estados a algunos nodos. En los otros dos cladogramas se muestra la resolución de dichas ambigüedades mediante la lectura hacia arriba, y bajo las opciones FAST (prioriza reversiones) y SLOW (prioriza paralelismos).

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

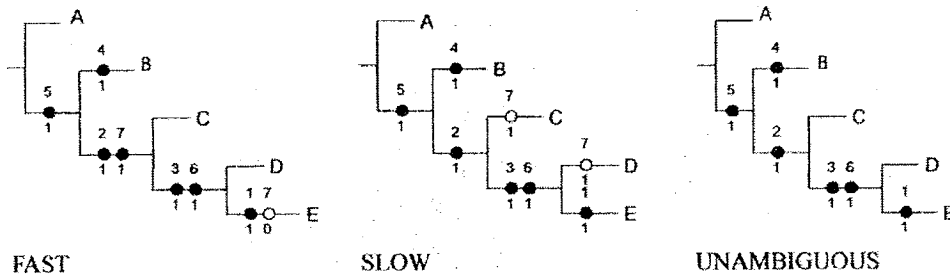


Figura 7. Matriz de datos de cinco taxones (A-E) y siete caracteres, y optimización de los caracteres según Parsimonia de Wagner (en este caso igual a Fitch), obtenida mediante el programa WINCLADA (Nixon, 1999 b). El carácter 7 cambia su distribución de acuerdo con la optimización elegida: Opción FAST; opción SLOW y opción UNAMBIGUOUS (en esta última no aparece dicho carácter por ser ambigua la optimización).

## PARÁMETROS DEL ÁRBOL

### Longitud del árbol

La longitud de un árbol es el parámetro más simple para evaluar el grado de homoplasia o ajuste de sus caracteres. Se calcula como la suma del número de transformaciones de todos los caracteres, multiplicado por el peso de dichos caracteres. El peso es generalmente 1, para todos los caracteres, al principio del análisis cladístico. Otra forma de medir el grado de ajuste de los caracteres a un árbol dado, es mediante la aplicación de los índices de consistencia (CI) y de retención (RI).

### Índice de consistencia (Kluge & Farris, 1969)

El valor de este índice varía entre 0 y 1. Se aproxima a 1 cuando no se producen cambios o transformaciones "extras" en los caracteres, y tiende a cero a medida que aumentan los paralelismos y las reversiones. Se calcula para cada carácter en forma individual y para todo el árbol:

Para cada carácter  
 $ci = m/s$

Para el cladograma  
 $CI = M/S$

**m:** cantidad de cambios (= pasos) mínimos posibles entre los estados de un carácter (= rango del carácter).

**s:** número de cambios registrados para cada carácter, en un árbol dado.

**M:** sumatoria de "m" de todos los caracteres (= sumatoria de los rangos).

**S:** sumatoria de "s", o de los cambios registrados en todos los caracteres.

Los valores de CI son influenciados por las autapomorfías de los caracteres y los caracteres invariantes, razón por la cual conviene calcularlo excluyendo los mismos.

### Índice de retención (Farris, 1989)

Fue propuesto con posterioridad al índice de consistencia, para representar la relación entre sinapomorfías aparentes y sinapomorfías reales (o su complemento, homoplasia relativa con respecto a homoplasia máxima posible). En ausencia de homoplasia es igual a 1. No está influido por las autapomorfías o los caracteres invariantes.

Para cada carácter  
 $ri = (g - s) / (g - m)$

Para el cladograma  
 $RI = (G - S) / (G - M)$



**g:** número máximo de pasos o transformaciones posibles de un carácter. Equivalente a una politomía total.

**G:** sumatoria de "g" de todos los caracteres.

**Índice de consistencia re-escalado (Farris, 1989)**

Resulta de multiplicar *ci* por *ri* (*rci*) o *CI* por *RI* (*RCI*). El *rci* se utiliza para asignar pesos diferenciales a los caracteres, de acuerdo con su grado de homoplasia, durante el procedimiento de pesado sucesivo.

**Tabla I.** Matriz de datos y cálculo de los índices de consistencia (*ci*) y retención (*ri*) para los caracteres 6 y 8, según su ajuste al cladograma de la figura 8. Dichos caracteres presentan el mismo valor de *ci* (0.5), pero difieren en el *ri* (0.5 y 0) (modificado de Wiley *et al.*, 1991).

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

Carácter 6                      Carácter 8  
 $ci = 1/2 = 0.5$                        $ci = 1/2 = 0.5$   
 $ri = 3-2/3-1 = 0.5$                        $ri = 2-2/2-1 = 0$

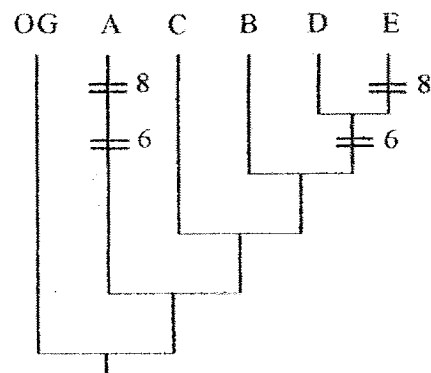


Figura 8. Cladograma donde se observa la distribución paralela de los caracteres 6 y 8. El carácter 6 registra menos homoplasia que el 8, pues una de las ocurrencias paralelas justifica la sinapomorfía aparente de los taxa D y E; el carácter 8, en cambio, no justifica ningún agrupamiento.

**PESADO DE CARACTERES**

La asignación de pesos diferenciales a los caracteres, *a priori* del análisis cladístico, no resulta recomendable, debido a que es un procedimiento arbitrario. Por lo contrario, se acepta la asignación de pesos en función del comportamiento de los caracteres en el análisis cladístico, y de este modo se puede reducir el número de árboles igualmente parsimoniosos que en muchos casos se obtienen como resultado. Se han implementado distintos procedimientos de pesado, que se aplican durante o *a posteriori* del análisis. Uno de los más utilizados y que está implementado en el programa Hennig86 es el "pesado sucesivo de caracteres" (Farris, 1969; Carpenter, 1988, 1994), otro es el "Análisis de parsimonia bajo pesos implicados" (Goloboff, 1993) implementado en el programa Pee-Wee.

El pesado sucesivo opera del siguiente modo, una vez obtenidos los árboles más parsimoniosos a partir de una matriz donde todos los caracteres tienen igual peso, se les asigna mayor peso a aquellos caracteres que registran valores de índice de consistencia re-escalado más elevados, y se vuelven a calcular los cladogramas. Por ejemplo, el programa Hennig86 suele asignarles un peso de 10 a los caracteres con *rci* = 1 (no producen ninguna homoplasia); a aquellos caracteres con *rci* = 0 (máxima homoplasia) no les asigna peso; y a los caracteres con valores de homoplasia intermedios, les suele asignar pesos entre 3 y 5. El procedimiento de pesado sucesivo es iterativo, de forma tal que una vez pesados y recalculados los árboles de mínima longitud, el procedimiento se repite hasta que se estabiliza el número de árboles obtenidos y sus índices de consistencia y retención no varían. Un inconveniente posible del pesado sucesivo es que al cambiar los pesos iniciales, se puede llegar a una solución estable diferente (Goloboff, 1998).

## PROGRAMAS DE COMPUTACIÓN EN CLADÍSTICA

Los programas de computación utilizados en Cladística pueden servir para llevar a cabo las siguientes tareas de un análisis cladístico: edición de la matriz de datos, alineación de las secuencias nucleotídicas (ver Capítulo 10), obtención de cladogramas por parsimonia o *Maximum Likelihood* (ver Capítulo 10), y análisis y edición de cladogramas con alta calidad gráfica. A continuación se brinda información acerca de los programas de uso más frecuente.

### Programas que aplican algoritmos de simplicidad para la construcción de cladogramas

Existen varios programas para obtener árboles por parsimonia (Crisci *et al.*, 1994), algunos de los más utilizados son Hennig86 (Farris, 1988), NONA y Pee-Wee (Goloboff, 1996), PAUP (Swofford, 1999) y TNT (Goloboff, *et al.* 2003). Estos programas han sido desarrollados para computadoras IBM-PC compatibles, exceptuando el PAUP que fue desarrollado para Macintosh, pero tiene una versión beta para usar en sistema IBM. En general, el NONA y TNT son los que calculan árboles con mayor rapidez.

Hennig86 (Farris, 1988) es un programa de análisis muy rápido, desarrollado en MS-DOS, pero que no permite leer directamente datos de secuencias nucleotídicas (los estados de caracteres expresados como A, T, C y G deben ser codificados con valores numéricos, por ejemplo 0, 1, 2, 3), y no puede procesar matrices mayores de 128 taxa y 900 caracteres. En consecuencia es un programa útil para analizar matrices no muy grandes y con datos morfológicos. Para mayor información consultar el sitio [www.cladistics.org](http://www.cladistics.org).

NONA (Goloboff, 1996) es un programa desarrollado en MS-DOS, que tiene una variedad de opciones para encontrar el árbol más parsimonioso y para evaluar el soporte de sus ramas. Puede leer matrices con más de 128 taxa y 900 caracteres, con datos de secuencias nucleotídicas. Usa comandos similares al Hennig86 y es más fácil de utilizar en conjunto con WINCLADA. Una versión demo de este programa está disponible en el sitio [www.cladistics.com](http://www.cladistics.com).

Pee-Wee (Goloboff, 1996) es similar al NONA, pero se diferencia porque permite calcular árboles aplicando el procedimiento de pesos implicados. Una versión demo de este programa está disponible en el sitio [www.cladistics.com](http://www.cladistics.com).

PAUP (Swofford, 1999) además de realizar el análisis cladístico de los datos permite editar la matriz de datos. Contiene una vasta selección de opciones para el análisis tanto de datos morfológicos como de secuencias nucleotídicas, incluyendo la obtención de árboles a partir del cálculo de *Maximum Likelihood* (ver Capítulo 10). En general este programa demora más tiempo que el NONA en obtener los resultados. Información sobre este programa puede obtenerse en el sitio [www.sinauer.com](http://www.sinauer.com).

TNT (Goloboff *et al.*, 2003) a diferencia de los restantes programas permite obtener árboles, a partir de matrices de datos muy grandes (e.g. 300-500 taxa), en tiempos razonables, y también se aplica para el análisis de dichos árboles. Una versión demo está disponible en el sitio [www.cladistics.com](http://www.cladistics.com).

### Programas auxiliares para la edición de matrices y análisis de cladogramas

WINCLADA (Nixon, 1999 b) no realiza por sí solo todos los cálculos inherentes al análisis cladístico y es utilizado principalmente para editar y combinar matrices, visualizar y reordenar árboles, optimizar caracteres y mapearlos directamente sobre el árbol, e imprimir cladogramas con alta calidad gráfica. Trabaja bajo el entorno de Windows y permite leer matrices de datos con formato MS-DOS de Hennig86, NONA y PeeWee; además, provee una serie de menús que actúan como interfase para realizar el procesamiento de los datos o ciertos subprocesos mediante dichos programas. WINCLADA está disponible en el sitio [www.cladistics.com](http://www.cladistics.com).

MacClade (Maddison & Maddison, 2001) permite realizar tareas similares a WINCLADA pero con archivos obtenidos a partir de PAUP, en computadoras Macintosh. Información sobre este programa puede obtenerse en el sitio: [www.sinauer.com](http://www.sinauer.com).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

En la figura 9 se ilustra un árbol no enraizado de cuatro taxones (A-D) y la matriz de datos correspondiente. Dicha matriz incluye cuatro caracteres doble-estado, cuya polaridad no ha sido establecida *a priori*, de modo que los estados "a" y "b" representarán los códigos "0" y "1" o viceversa, dependiendo de la posición de la raíz.

1. Construya todos los árboles con raíz posibles, utilizando para ello cada una de las ramas terminales del *network* de la figura 9.
2. ¿Algunos de esos árboles presenta ramas no soportadas por caracteres? En este caso ¿cómo representaría las relaciones entre dichos taxa?
3. Entre todas las opciones de enraizamiento posibles ¿cuál le parece mejor, de acuerdo con la evidencia que brindan los caracteres?

	1	2	3	4
A	a	a	a	b
B	a	b	a	a
C	a	b	b	a
D	b	b	b	a

Figura 9. Matriz de datos para cuatro taxones (A-D) y el árbol no enraizado correspondiente.

### EJERCICIO 2

Sobre la base de los cladogramas obtenidos en el capítulo 8 para las especies hipotéticas de Brooks *et al.* (1984), y para los géneros de Saurocephalidae, realice los siguientes procedimientos:

*Sin computadoras*

1. Calcule la longitud y el índice de consistencia de los árboles.
2. Calcule los índices de consistencia y retención para algunos de sus caracteres.

*Con computadoras*

3. Grabe las matrices de datos construidas para las especies hipotéticas de Brooks *et al.* y para los géneros de Saurocephalidae, con el formato adecuado para ser analizadas mediante un algoritmo de parsimonia computarizado.
4. Obtenga el cladograma de mayor simplicidad y observe la distribución de los caracteres sobre el árbol. Distinga sinapomorfias, autapomorfias y homoplasias.

### EJERCICIO 3

El género *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae), distribuido en las islas Galápagos y en las costas de Ecuador y Perú, incluye 15 especies, reunidas en dos grupos prin-

cipales, el grupo *femoratus* con las especies *G. femoratus* y *G. howdenae*, y el grupo *darwini*, con las restantes especies (Lanteri 1992). En la figura 10 se representa uno de los cladogramas óptimos obtenidos por Lanteri (1992) sobre la base de una matriz de datos morfológicos. Los caracteres multiestado 1, 14, 17 y 30 fueron analizados como no ordenados y los restantes como ordenados. Sobre la base de este resultado responda las siguientes preguntas:

*Sin computadoras*

1. ¿Qué grupo de especies se halla mejor soportado por sinapomorfías? ¿el grupo *femoratus* o el grupo *darwini*?
2. ¿Qué especies se hallan mejor justificadas por la evidencia de los caracteres empleados?
3. ¿Cuál es el número mínimo de colonizaciones independientes del archipiélago de Galápagos, a partir del continente, que podría postularse sobre la base del cladograma ilustrado?

*Con computadoras*

4. Analice la matriz de datos de Lanteri (1992) mediante distintas estrategias de búsqueda (exactas y heurísticas) y cambiando las opciones de "ordenados" y "no ordenados" de los caracteres multiestado. ¿Cuántos árboles óptimos obtuvo en cada caso? ¿Cuáles son los índices de consistencia y retención obtenidos para los mismos?
5. En los casos que haya obtenido más de un árbol óptimo, aplique el procedimiento de pesado sucesivo. ¿Se reduce el número de árboles? ¿Qué cambio observa en los valores de los índices de consistencia (CI) y de retención (RI) de dichos árboles? Compare los valores de estos índices, al calcularlos con y sin autapomorfías incluidas.
6. Analice los valores de los índices de consistencia (ci) y retención (ri) de los caracteres, antes y después de aplicado el procedimiento de pesado sucesivo.

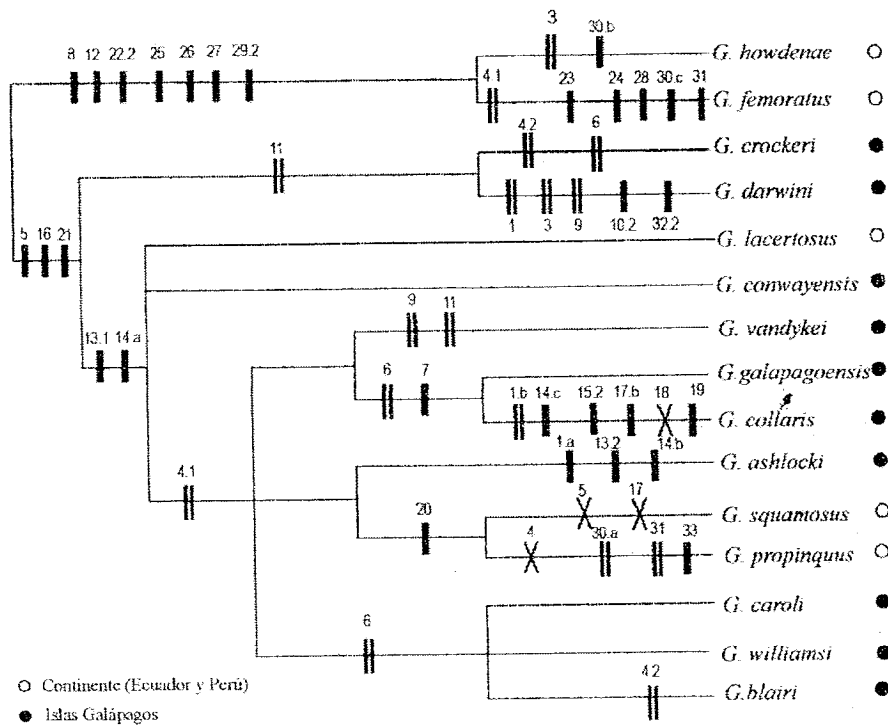


Figura 10. Cladograma de las especies de gorgojos del género *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) según Lanteri (1992). Aquellas especies indicadas con un círculo blanco se distribuyen en el continente (Perú y Ecuador) y las señaladas con un círculo negro, en el archipiélago de Galápagos.

## EJERCICIO 4

El género de gorgojos *Erycideus* (Coleoptera: Curculionidae) se halla distribuido en el continente americano, desde la Argentina hasta Arizona en los Estados Unidos de América. Según Lanteri (1995) dicho género incluye 16 especies: *Erycideus bahiensis*, *E. hancocki*, *E. schoenherri*, *E. nigropunctatus*, *E. sedecimpunctatus*, y *E. argentinensis* se distribuyen en Sudamérica; *E. yucatanus* (endémica de la provincia de Yucatán), *E. roseiventris*, *E. quadripunctatus*, *E. cupreolus*, *E. modestus*, *E. viridans*, *E. duodecimpunctatus* y *E. forreri*, se distribuyen en el sur de México y América Central; y *E. lautus* y *E. placidus* se hallan restringidas al noroeste de México y suroeste de USA (Arizona). El cladograma ilustrado en la figura 11 se obtuvo sobre la base de 35 caracteres morfológicos, considerando a los multiestado 14, 16 y 25, como no aditivos y a los restantes como aditivos. Sobre la base de estos datos responda las siguientes preguntas:

### Sin computadoras

1. ¿Las especies sudamericanas de *Erycideus* se separan en el cladograma óptimo de la figura 11, de las restantes distribuidas en México, América Central y USA? ¿Observa una dirección del cambio evolutivo con sentido geográfico norte-sur o sur-norte?
2. ¿Cuáles son los grupos monofiléticos del cladograma mejor soportados por sinapomorfias?

### Con computadoras

3. Analice la matriz de datos morfológicos del trabajo de Lanteri (1995) aplicando distintas estrategias de búsqueda (exactas y heurísticas) y considerando a los caracteres multiestado como ordenados y no ordenados. ¿Cuántos árboles obtuvo en cada caso? ¿Cuáles son los valores de los índices de consistencia (CI) y retención (RI)?
4. El cladograma de *Erycideus* fue enraizado con el género *Lamprocyphus* como *outgroup*. Cambie la raíz del árbol, colocando alguna de las especies del *ingroup* en la base. ¿Qué cambios observa en la topología del cladograma? ¿Cambian los valores de CI y de RI con respecto al árbol original?

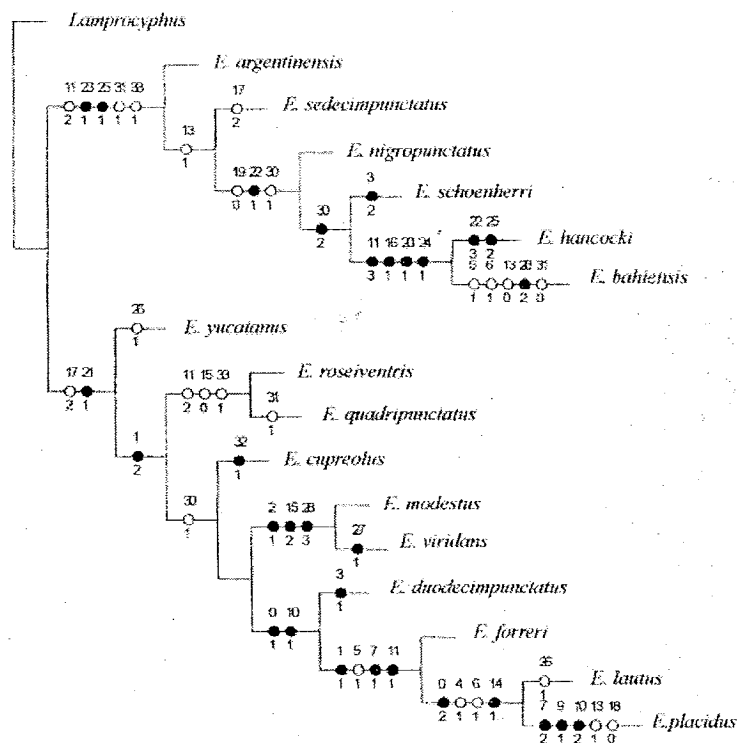


Figura 11. Cladograma más parsimonioso correspondiente a las especies de *Erycideus* (Coleoptera: Curculionidae) según Lanteri (1995). Puntos negros: apomorfias; puntos blancos: homoplasias. Los caracteres están numerados desde 0.

## EJERCICIO 5

La familia Tristiridae (Orthoptera) comprende 18 géneros endémicos de América del Sur y su monofilia está definida por características del complejo fálico. El análisis filogenético llevado a cabo por Cigliano (1989) dio como resultado el cladograma que se ilustra en la figura 12. Los 29 caracteres morfológicos utilizados corresponden a la morfología externa (caracteres 0 a 10), genitalia de la hembra (carácter 11), y genitalia de los machos (caracteres 12 a 28). Sobre la base de esta información responda las siguientes preguntas:

### Sin computadoras

1. ¿Qué caracteres justifican o brindan mayor soporte a los principales grupos del cladograma? ¿los de la morfología externa o los de la genitalia?
2. ¿Considera Usted que la diferenciación de los caracteres genitales de los machos ha precedido a la diferenciación de otros caracteres? Justifique su respuesta.

### Con computadoras

3. Sobre la base de la matriz de datos publicada por Cigliano (1989) obtenga un cladograma óptimo, analizando los caracteres 14, 16 y 25 como no ordenados.
4. Mediante el uso del programa WINCLADA visualice la transformación de los caracteres, empleando distintas opciones de optimización: FAST, SLOW y UNAMBIGUOUS. ¿Qué caracteres registran cambios en su evolución al emplear las distintas opciones de optimización?

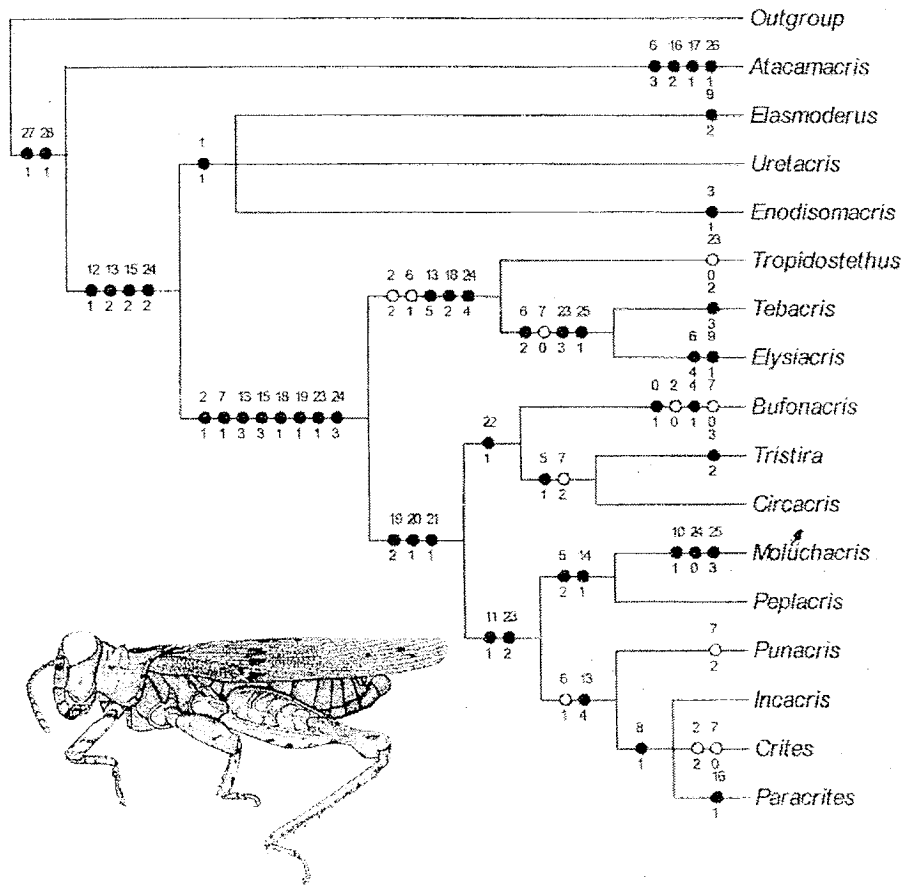


Figura 12. Cladograma de la familia Tristiridae (Orthoptera) según Cigliano (1989). Círculos negros: apomorfias; círculos blancos: homoplasias. Los caracteres están numerados desde 0.

## EJERCICIO 6

En la figura 13 se ilustra un cladograma correspondiente a 12 géneros de lagartos marinos mesozoicos, en el cual se indican los estados de un carácter doble-estado.

1. Optimice el carácter, mediante Parsimonia de Wagner, utilizando las opciones ACCTRAN y DELTRAN.

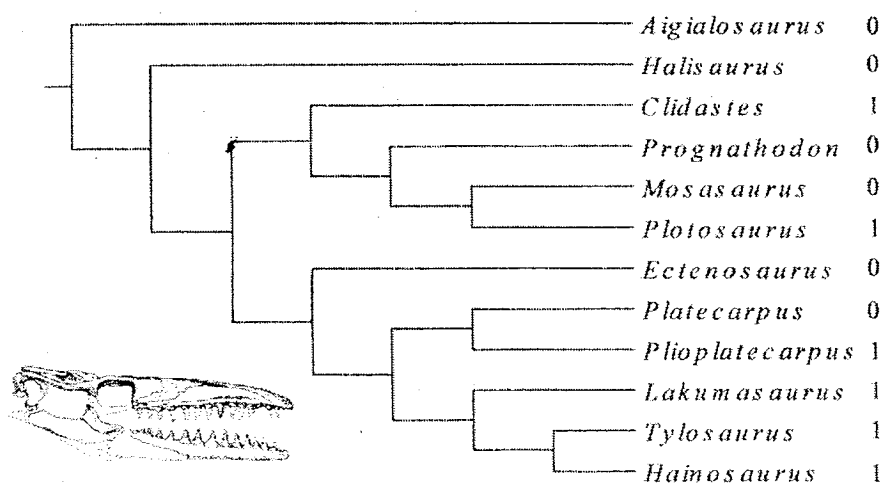


Figura 13. Cladograma correspondiente a 12 géneros de lagartos marinos mesozoicos (mosasaurios). Los códigos 1-0 son los estados de un carácter presente en los taxones terminales (modificado de Novas et al., 2002).

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BROOKS, R.F., J. N. CAIRO, T. R. PLATT & H. H. PRITCHARD. 1984. *Principles and methods of Phylogenetic Systematics. A cladistic workbook*. Univ. Kansas, Museum of Natural History, Special Publication Nº 12.
- CARPENTER, J. M. 1988. Choosing among multiples equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4: 291-296.
- CARPENTER, J. M. 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics* 10: 215-220.
- CIGLIANO, M. M. 1989. A cladistic analysis of the Tristiridae (Orthoptera, Acrididae). *Cladistics* 5: 379-393.
- CRISCI, J. V., A. A. LANTERI & E. ORTIZ JAUREGUIZAR. 1994. Programas de computación en Sistemática y Biogeografía Histórica: revisión crítica y criterios para su selección. Pp. 207-228. En: Llorente Bousquets, J. & I. Luna Vega (comp.). *Taxonomía Biológica*, UNAM, Fondo de Cultura Económica, México.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18:374-385.
- FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- FARRIS, J. S. 1980. The efficient diagnoses of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 29: 386-401.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36. En: Platnick N. I. & V. Funk (eds.). *Advances in Cladistics*. New York Botanical Garden, New York.
- FARRIS, J. S. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* 35: 298-315.
- FARRIS, J. S. 1988. Hennig86 reference. Versión 5.1. Published by the author.
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- FARRIS, J. S., A. G. KLUGE & M. F. MICKEVICH. 1982. Phylogenetic analysis, the monothetic group

- method, and myobatrachid frogs. *Systematic Zoology* 31: 317-327.
- FITCH, N. M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT & D. M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GOLOBOFF, P. 1993. Methods for faster parsimony analysis. *Cladistics* 12: 199-220.
- GOLOBOFF, P. 1996. Pec-Wee, NONA, SPA and Phast programs and documentation. Willi Hennig Society Web-Site: <http://www.vims.edu/~mes/hennig/hennig.html>.
- GOLOBOFF, P. 1998. *Principios básicos de la cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- GOLOBOFF, P.; K. NIXON & J. FARRIS. 2003. (TNT), Tree analysis using New Technology. Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- HENDY, M. D & D. PENNY. 1982. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Mathematical Bioscience* 59: 271-290
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- KITCHING, I.J., P.L. FOREY, C.J. HUMPHRIES & D.M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. The Systematics Association Publication No. 11. Oxford University Press Inc., New York.
- KLUGE, A.G. & J.S. FARRIS 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18:1-32.
- LANTERI, A. A. 1992. Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus, *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from Galápagos islands, and coasts of Ecuador and Perú. *Transactions of the American Entomological Society* 118:227-267.
- LANTERI, A. A. 1995. Systematic revision of *Ericydeus* Pascoe (Coleoptera: Curculionidae). *Entomologica Scandinavica* 26(4): 393-424.
- LIPSCOMB, D. 1994. *Cladistic analysis using Hennig86*. George Washington University, Washington D. C.
- LIPSCOMB, D. 1998. *Basics of cladistic analysis*. George Washington University, Washington D. C.
- MADDISON, W.P. & D.R. MADDISON. 2001. MacClade. Interactive analysis of phylogeny and character evolution. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- NIETO FELINER, G. 1999. Tres décadas de Cladismo. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26:85-93.
- NIXON, K.C. 1999 a. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15(4): 407-414.
- NIXON, K. C. 1999 b. WINCLADA, Ithaca, Nueva York, publicado por el autor.
- NIXON, K.C. & J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- NIXON, K.C. & J. I. DAVIS. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- NOVAS, F., M. FERNÁNDEZ, Z. CASPARINI, J.M. LIRIO, H. NÚÑEZ & P. PUERTA. 2002. *Lakumasaurus antarcticus*, n.gen. et sp., a new mosasaurus (Reptilia, Squamata) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ameghiniana* 39 (2):245-249.
- PLATNICK, N. I., C. E. GRISWOLD & J. A. CODDINGTON. 1991. On missing entries in cladistic analysis. *Cladistics* 7: 337-343.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SWOFFORD, D. L. 1999. PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0. Illinois, Sauders.
- SWOFFORD, D. L. & G. J. OLSEN. 1990. Phylogeny reconstruction. Pp. 411-501. En: Hillis, D.M. & C. Moritz (eds.). *Molecular Systematics*. Sinauer, Sunderland.
- WAGNER, W.H. 1961. Problems in classification of ferns. *Recent Advances in Botany* 1:841-844.
- WILEY, E.O, D. SIEGEL-CAUSEY, D.R. BROOKS & V.A. FUNK. 1991. *The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication 19.
- YEATES, D. K. 1995. Groundplans and exemplars: paths to the tree of life. *Cladistics* 11:343-357.



## CAPÍTULO 10

# ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE DATOS MOLECULARES. CONGRUENCIA TAXONÓMICA. SOPORTE Y CONFIANZA ESTADÍSTICA DE GRUPOS Y ÁRBOLES

LANTERI, ANALÍA A., M. MARTA CIGLIANO Y CECILIA MARGARÍA



### ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE DATOS MOLECULARES

El espectacular avance de la Biología molecular en las dos últimas décadas del siglo XX ha tenido un gran impacto en todas las ramas de la Biología, contribuyendo al planteo de nuevos interrogantes y dando lugar a nuevos enfoques metodológicos y técnicas de análisis (Hillis & Moritz, 1990; Hillis *et al.*, 1996; Soltis *et al.*, 1998). En el campo específico de la Sistemática, el incremento del número de publicaciones sobre reconstrucción filogenética basada en información del ADN ha sido enorme, de tal suerte que en la actualidad la mayor parte de los trabajos que se publican en revistas especializadas tales como *Systematic Biology* y *Cladistics*, incluyen la evidencia molecular.

Entre las ventajas de los datos moleculares cabe señalar, que permiten estudiar más directamente el genoma del organismo y proveen numerosos caracteres, los cuales pueden definirse de un modo relativamente objetivo (Hillis, 1987; Hillis & Wiens, 2000). Sin embargo, la proporción de datos variables con respecto al número total de caracteres registrados suele ser baja (e.g. en una secuencia de 1200 pares de bases puede haber sólo 100 o 200 caracteres variables) y el número de caracteres informativos de relaciones entre taxones, es aun menor. Asimismo algunos problemas, como la determinación de homologías, son de difícil solución, tanto si se trabaja con datos morfológicos como si se analizan secuencias de ADN (Hillis & Wiens, 2000).

Los datos moleculares más utilizados en inferencia filogenética son las secuencias de distintos genes, y en menor medida y como una primera aproximación, datos sobre sitios de restricción. Dado que ambas fuentes de información proveen variables discretas, su análisis mediante los algoritmos de Parsimonia propuestos por la Cladística, resultan los más apropiados. La búsqueda de los árboles más cortos y otros aspectos del análisis de Parsimonia se realizan de modo similar al explicado en el Capítulo 9, pero el estudio de la evidencia molecular plantea algunos problemas particulares, por ejemplo la selección de los genes a estudiar, la determinación de homologías moleculares, las distintas estrategias de pesado *a priori* aplicadas a datos de secuencias y los modelos de Parsimonia utilizados. Se han planteado además otros enfoques analíticos alternativos a la Parsimonia como el de Máxima Verosimilitud.

#### Selección de los genes a estudiar

Los genes nucleares de los eucariotas están compuestos por diferentes partes funcionales, los exones, que se traducen a proteínas, y los intrones, que no codifican para proteínas (Hillis & Moritz, 1990). Las regiones del ADN de utilidad en Sistemática pueden ser zonas codificantes o no codificantes, pero no zonas hipervariables o de ADN altamente repetitivo, como las que se analizan en estudios de paternidad mediante técnicas de *finger printing* (= huellas digitales del ADN). Las zonas hipervariables evolucionarían a tasa rápida y constante, por lo que permiten analizar variaciones a nivel individual (Hillis *et al.*, 1996).

La selección de los genes depende del objetivo del trabajo y del rango de los taxones cuyas relaciones filogenéticas se quiere analizar. En el caso de taxones superiores se deberán elegir genes conservados (e.g. genes ribosomales) (Bult & Zimmer, 1993; Conti *et al.*, 1993), por lo contrario, si se quieren estudiar relaciones genealógicas entre especies próximas, será conveniente seleccionar secuencias de ADN que tengan una tasa de mutación más rápida (e.g. genes mitocondriales en animales) (Normark & Lanteri, 1998; Sequeira *et al.*, 2000).

Una de las ventajas de estudiar genes que codifican para ARN ribosómico (ADNr) en eucariotas, es la existencia de múltiples copias de cada uno de ellos por célula, razón por la cual resultan más fáciles de amplificar que los genes nucleares de copia única. En plantas los genes ribosomales más estudiados son el 18S y el 26S (correspondientes a la subunidad pequeña y grande del ribosoma, respectivamente). Se han empleado para analizar relaciones filogenéticas entre familias y tribus (Soltis *et al.*, 1998). El primero tiene aproximadamente 1800 pb (pares de bases) y el segundo, unas 3000 pb. En animales, los genes ribosomales más estudiados son el 18S y en menor medida el 28S y el 5.8S.

Otros genes de copias múltiples utilizados con frecuencia en estudios filogenéticos son los del ADN mitocondrial (ADNmt), en animales y los del ADN de los cloroplastos (ADNc), en plantas. El genoma mitocondrial es similar al de los procariontes, con muy pocas regiones no codificantes, lo cual facilita notablemente su estudio. Dado que las mitocondrias se heredan por vía uniparental (la gameta masculina a menudo es la que no tiene mitocondrias) y que generalmente existe homoplasia (todas las mitocondrias de un organismo son genéticamente iguales), los genes mitocondriales tales como el de la Citocromo Oxidasa I y II, son particularmente útiles para reconstruir filogenias en grupos de organismos con reproducción partenogenética (Normark & Lanteri, 1998) y también en estudios de filogeografía (Avice, 2000; Lanteri & Confalonieri, 2003). Recientemente se ha propuesto un sistema de identificación global de especies animales basado en el gen COI. La base de datos con las secuencias de dicho gen se denomina "Barcode of life" y puede consultarse en la página [www.barcodinglife.com](http://www.barcodinglife.com).

Los cloroplastos contienen ADN y ribosomas, al igual que las mitocondrias se hallan en gran número de copias por célula y pueden ser separados fácilmente del genoma nuclear. Es un tipo de ADN muy conservado, más que el ADN nuclear y muchísimo más que el de las mitocondrias. Algunos de los genes estudiados son *rbcL* y *rbcS*, localizados en la zona del genoma del cloroplasto de copia simple, que codifica para las subunidades grande (*large*) y pequeña (*small*) de Rubisco, que es una enzima crítica para la fotosíntesis (Soltis *et al.*, 1998).

## Homología a nivel molecular

Con frecuencia, los genes nucleares forman parte de familias génicas, algunas con numerosos *loci* y otras con un pequeño número de *loci* (e.g. *Adh* = alcohol dehidrogenasa, es un gen bien estudiado en bacterias, animales, hongos y plantas, con dos o tres *loci* en estas últimas). En estos casos, puede resultar difícil establecer inicialmente si los genes a estudiar son ortólogos (derivados de un evento de especiación) o parálogos (derivados de un evento de duplicación génica).

El problema de la ortología de los genes ha sido abordado en el contexto del análisis cladístico, pues se relaciona con la determinación de homología (De Pinna, 1991). Según Patterson (1982, 1988) los mismos tests que se aplican para establecer la homología de los caracteres morfológicos (de similitud, de conjunción y de congruencia) (ver Capítulo 8) pueden ser aplicados a los datos moleculares. Este autor describe diferentes tipos de secuencias, algunas de las cuales superan todos los criterios de homología (secuencias o genes ortólogos) y otras que sólo superan algunos de estos tests. Asimismo, se ha establecido una analogía con las situaciones que se plantean a nivel de caracteres morfológicos (Tabla I):

**Tabla I.** Tipos de secuencias, tests de homología, y situación análoga en caracteres morfológicos (según Forey *et al.*, 1992).

Secuencias de ADN	Test de Similitud	De Conjunción	De Congruencia	Equivalencia en morfología
Ortólogas	Positivo	Positivo	Positivo	Homología
Parálogas	Positivo	Negativo	Positivo	Homonomía
Xenólogas	Positivo	Positivo	Negativo	Paralelismo
Plerólogas	Positivo	Negativo	Negativo	Homeosis

**Secuencias ortólogas** (*ortho* = recto, exacto): Son homólogas y reflejan la filogenia de especies. Equivalen a estados homólogos en morfología. Sólo las secuencias ortólogas pueden contribuir a la resolución de filogenias de taxones (Forey *et al.*, 1992).

**Secuencias parálogas** (*para* = paralelo, al lado de): Pueden coexistir en el mismo organismo y reflejan la historia de los genes. Se explican por duplicación génica, lo cual equivale a homonomía u homología serial en morfología (e.g. animales metaméricos). La familia de las globinas, está formada por varios genes parálogos, en animales, algunas plantas y microorganismos. Los denominados pseudogenes también son secuencias parálogas de un gen funcional, pero no codifican, pues tienen un defecto (Forey *et al.*, 1992).

**Secuencias xenólogas** (*xeno* = extraño). Reflejan en parte, la historia de los genes. Son incongruentes con el genoma del organismo, pues se adquieren por transferencia horizontal (e.g. a través de virus) o transfección (Forey *et al.*, 1992).

**Secuencias plerólogas** (*pleres* = lleno, completo). Son genes compuestos por "partes" de otros genes. Esto ocurre cuando el orden o posición de los exones e intrones cambia dentro de un gen o entre genes, y en consecuencia se originan nuevas configuraciones entre intrones y exones, y también nuevas funciones de las proteínas (Forey *et al.*, 1992). La equivalencia en morfología es homeosis (homeo significa "parecerse a"), e.g. alas posteriores bitórax de algunas *Drosophila* (Diptera) y alas posteriores de Hymenoptera (Patterson, 1988). En este caso no se cumple el criterio de conjunción, pues las alas posteriores de los himenópteros en todos los dípteros se transforman en balancines, y en las citadas *Drosophila* aparecen ambas estructuras, balancines y alas membranosas, de modo que estas últimas, aunque muy parecidas a las de himenópteros, no son homólogas.

### Alineación de secuencias

El problema de las homología a nivel molecular no sólo se refiere a la ortología de los genes. Dado que las secuencias génicas de distintos organismos suelen tener diferente longitud, debido a mutaciones de tipo *indel* (inserciones y deleciones) (ver Capítulo 4), para poder compararlas, es preciso realizar una alineación, procedimiento que consiste en establecer una homología de los sitios (caracteres) a fin de realizar comparaciones válidas entre sus estados (bases nitrogenadas) (Swofford *et al.*, 1996).

En el proceso de alineación, o determinación de la homología posicional, cada nucleótido debe ser "rastreado" hasta el antecesor común del grupo. En este camino puede suceder que una base nitrogenada no haya cambiado (dato invariante), que hayan ocurrido sustituciones o cambios de una base por otra, o que se hayan agregado o perdido bases (mutaciones *indel*). En este último caso para alinear las secuencias se deben agregar *gaps* (= espacios). La alineación manual consiste, precisamente, en reconocer visualmente algunos segmentos más o menos conservados y en minimizar el agregado de *gaps*.

En el ejemplo que sigue la segunda secuencia. se alineó con la primera agregando *gaps*:

A C A G T C

A - - - - C

También es posible realizar la alineación de la secuencia más corta, incorporando *gaps* en uno de los extremos:

A C A G T C

A C - - - -

Entre dos alineaciones posibles, se elegirá aquella que comporte la incorporación del menor número de *gaps* (o menor extensión de los ya existentes). Sin embargo, en algunos casos puede haber más de una alineación alternativa. Asimismo, en la alineación manual de secuencias, es posible aplicar diferentes criterios, por ejemplo minimizar las sustituciones (a), o minimizar las inserciones y deleciones, (b y c). Las alternativas de alineación a, b, c, presentan diferente número de *gaps*, que a su vez tienen distinto tamaño.

a) ACTTCCGAATTTGGCT  
ACT- - CGA - - TTG -CT

En esta alineación no se registran sustituciones pero hay 3 *gaps*.

b) ACTTCCGAATTTGGCT  
ACTC - - - - GATT -GCT

En esta alineación se registran 3 sustituciones (4º, 9º y 10º posición) y 2 *gaps*.

c) ACTTCCGAATTTGGCT  
ACTC - - - - -GATTGCT

En esta alineación se registran 4 sustituciones (4º, 10º, 11º y 13º posición) y 1 *gap*.

Dado que con el agregado de suficientes *gaps* se podría alinear casi cualquier par de secuencias, a dichos *gaps* se les asignan "costos" o "penalizaciones" de acuerdo con los criterios elegidos (Tabla II). Solo algunos de estos *gaps* representarían mutaciones *indel*.

Tabla II. Ejemplo de asignación de costos, a las alineaciones alternativas a, b, c:

	Sustituciones- Costo 1	Gaps o indels= Costo 2	Costo final
a	0 x 1= 0	3 x 2= 6	0 + 6= 6
b	3 x 1= 3	2 x 2= 4	3 + 4= 7
c	4 x 1= 4	1 x 2= 2	4 + 2= 6

Aplicando un costo de 1 a las sustituciones y de 2 a los *gaps* (es bastante frecuente asignar mayor costo a estos últimos), se obtienen valores iguales, para los costos finales de las alineaciones a) y c) (valor = 6), en comparación con b) (valor = 7). En este caso podría elegirse la alineación a) (sin sustituciones) o c) (con menor cantidad de *gaps*). Por otra parte, si se hubiera aplicado un costo de 1 a ambos tipos de cambios, los costos finales serían para a), valor = 3, y para b) y c), valor = 5, en consecuencia, se debería elegir a). Todavía no se ha llegado a un acuerdo definitivo entre los especialistas con respecto a la mejor estrategia a seguir en la asignación de costos y la elección de alineaciones alternativas (Schuh, 2000). Inclusive, algunos autores proponen asignar mayor costo a las transversiones que a las transiciones, ya que las primeras ocurren con menos frecuencia, o aplicar mayor costo a los *gaps* más largos (en el ejemplo hay *gaps* de diferente tamaño pero a todos se les asignó igual costo).

En caso de realizar una alineación manual, o a fin de corroborar alineaciones realizadas mediante algoritmos computarizados, resulta de gran utilidad editar la secuencia de ADN y superponer sobre ella la secuencia aminoacídica correspondiente, pues en segmentos muy conservados no cabría esperar que hubiese mutaciones que afecten la secuencia de aminoácidos. Por lo general, los cambios de bases en la tercera posición de los codones del ADN, no determinan cambios en el reconocimiento de los aminoácidos (existen 64 codones posibles y 20 aminoácidos, por lo tanto, varios codones posibles para un mismo aminoácido) (Hillis *et al.*, 1996).

Cuando se alinean numerosas secuencias surge además el problema del orden, ya que las secuencias que se alinean primero, tienen más chance de agruparse entre sí. La longitud de las secuencias a estudiar (cientos a miles de pares de bases) y la posible subjetividad en relación con ciertas decisiones, justifican el alineamiento mediante algoritmos computarizados. Algunos de estos algoritmos aplican criterios estadísticos o de similitud, como el CLUSTAL (Higgins & Sharp,

1988), otros se basan en Parsimonia, como el MALIGN (Wheeler & Gladstein, 1994), y también se ha propuesto que la alineación sea parte del análisis cladístico. Esta última opción se denomina *alignment optimization* (Wheeler, 1996), pues sigue un procedimiento similar al de la optimización de caracteres (ver Capítulo 9) y se realiza mediante el programa POY. Sin embargo, para poder utilizar dicho programa es preciso disponer de computadoras con una enorme capacidad de memoria (Gladstein & Wheeler, 1997).

En síntesis, existe todavía mucha discusión en torno a la alineación de secuencias, lo cual no es un problema menor en el análisis filogenético, dado que constituye un aspecto central de dicho análisis. Algunos de los temas más discutidos son las penalizaciones o costos a aplicar por la incorporación de *gaps*, los criterios de optimalidad a elegir para realizar la alineación, la exhaustividad que deberían tener las búsquedas de alineaciones alternativas, como así también cuántos alineamientos óptimos se pondrán a prueba.

### **Pesado de caracteres y modelos de Parsimonia**

El análisis cladístico de matrices muy grandes o con caracteres conflictivos, exige que se aplique algún tipo de peso a los caracteres, a fin de reducir el número de árboles que compiten entre sí para explicar los datos. Los procedimientos más ampliamente aceptados son los de pesado *a posteriori* o durante el análisis (ver Capítulo 9), sin embargo, contrariamente a lo que ocurre con los datos morfológicos, cuando se trabaja con secuencias de ADN se suelen asignar antes de realizar dicho análisis (Swofford *et al.*, 1996). Algunas de las alternativas propuestas son las siguientes (Kitching *et al.*, 1998):

1. Considerando diferentes posiciones de una secuencia
  - Aplicar mayor peso a la 1<sup>o</sup> o 1<sup>o</sup> y 2<sup>o</sup> posición de los codones, que a la 3<sup>o</sup>.
  - Eliminar las 3<sup>o</sup> posiciones.
2. En las mismas posiciones
  - Aplicar mayor peso a las transversiones que a las transiciones.
  - Aplicar diferentes pesos a cada uno de los cambios posibles entre bases (12 en total), de acuerdo con las frecuencias observadas o esperadas.

La idea de asignar menor peso o peso nulo a las terceras posiciones de los codones, se basa en que éstas tienen una tasa de sustitución mayor que la primera y la segunda, debido a que en general no producen cambios de aminoácidos (= sustituciones sinónimas) (Swofford *et al.*, 1996). Sin embargo, autores como Källersjö *et al.* (1999) demostraron que muchas veces la estructura de un cladograma puede estar soportada en gran medida por las terceras posiciones, y por lo tanto al eliminarlas se perdería información filogenética significativa.

Entre los modelos de Parsimonia de Wagner, Fitch, Dollo y Camin-Sokal (Forey *et al.*, 1992), el más adecuado para el análisis de secuencias de ADN es el de Fitch (1971), dado que se puede emplear para datos multiestado no aditivos, de manera tal que todos los cambios entre caracteres (bases nitrogenadas) tienen igual costo de transformación. También se suelen utilizar modelos de Parsimonia en que ciertas transformaciones entre estados de caracteres tienen mayor costo que otras, por ejemplo las transversiones podrían tener un costo 2 y las transiciones un costo 1. Las distintas opciones de transformación entre estados de caracteres se vuelcan en matrices de costos (Tabla III), y constituyen casos particulares de lo que se ha denominado Parsimonia generalizada (Sankoff & Rousseau, 1975; Swofford & Olsen, 1990; Swofford *et al.*, 1996; Arnedo, 1999).

**Tabla III.** Matrices de costos para datos de secuencias de ADN, según Parsimonia de: a, Fitch (con igual costo para transiciones y transversiones); b, de transiciones rebajadas (las transversiones tienen un costo 2 y las transiciones 1); c, de transversiones (las transversiones tienen un costo 1 y las transiciones un costo 0).

	A	C	G	T
A	-	1	1	1
C	1	-	1	1
G	1	1	-	1
T	1	1	1	-

	A	C	G	T
A	-	2	1	2
C	2	-	2	1
G	1	2	-	1
T	2	1	2	-

	A	C	G	T
A	-	1	0	1
C	1	-	1	0
G	0	1	-	1
T	1	0	1	-

a
b
c

La optimización de caracteres en los nodos del árbol, se realiza según los procedimientos de lectura hacia abajo y hacia arriba explicados en el Capítulo 9. A continuación se brinda un ejemplo de optimización de caracteres de secuencias de ADN según el modelo de Parsimonia de Fitch.

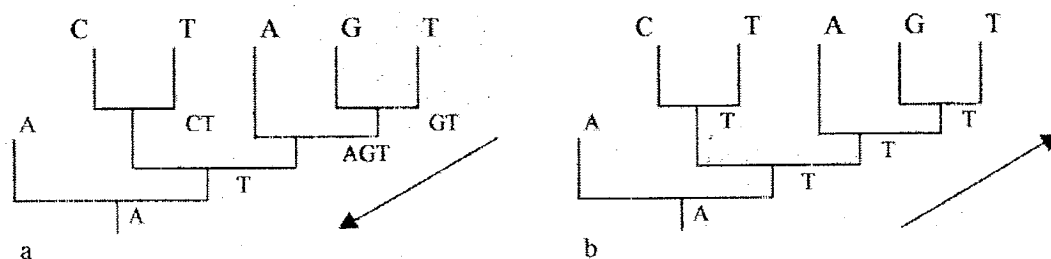


Figura 1. Optimización de caracteres de secuencias de ADN, según el modelo de Parsimonia de Fitch, en que los estados de caracteres son los nucleótidos del ADN de una posición determinada de dicha secuencia. a: lectura hacia abajo, en la cual se observan algunas ambigüedades en los nodos; b: lectura hacia arriba, en la cual se resuelven las ambigüedades.

Cuando se trabaja con sitios de restricción en vez de secuencias, el modelo de Parsimonia más adecuado es el de Dollo (Farris, 1977), que considera más plausible que cada estado apomórfico haya surgido una sola vez y todas las homoplasias se expresen como reversiones (o pérdidas secundarias). En este caso la polaridad de los caracteres se debe establecer antes del análisis. En los análisis de sitios de restricción se ha observado una marcada asimetría entre la baja probabilidad de ganar un sitio nuevo y la alta probabilidad de perder un sitio, de allí la conveniencia de utilizar Dollo (Kitching *et al.*, 1998).

En el procedimiento de optimización mediante Dollo, la diferencia más importante con Fitch o Wagner, es que cuando los nodos son ambiguos (01), en la lectura hacia arriba se les asigna siempre el valor 1 (Fig. 2). En consecuencia, al optimizar con Dollo es frecuente obtener árboles más largos que con Wagner o Fitch. Por ejemplo, la optimización de Dollo (Fig. 2b) produce una sinapomorfía basal y cinco reversiones, en tanto que bajo los modelos de Fitch y Wagner (Fig. 2a), habría una opción más parsimoniosa, con dos paralelismos.

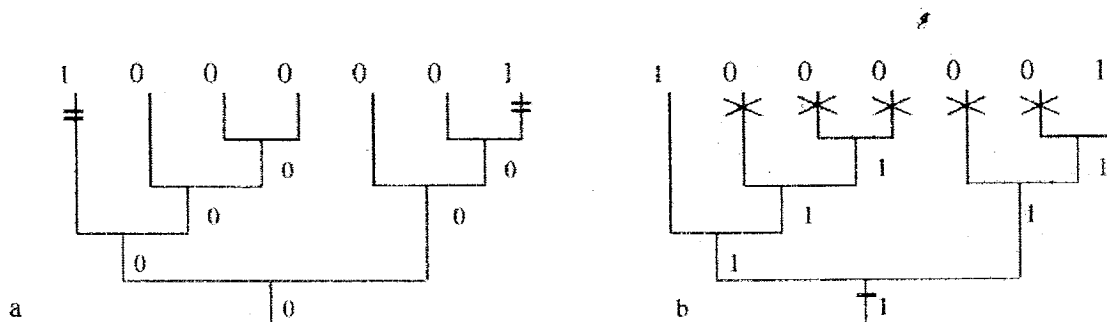


Figura 2. Comparación del resultado de la optimización de un carácter doble estado presencia-ausencia, mediante: a, Wagner; b, Dollo.

## Cambios múltiples y atracción de ramas largas

El análisis de secuencias de ADN plantea otros problemas, además de los ya mencionados, como el de los cambios múltiples y la atracción de ramas largas:

**Cambios múltiples (*Multiple hits*):** Cuanto más frecuente es un tipo de sustitución de bases (e.g. una transición) mayor será la probabilidad de que hayan ocurrido cambios múltiples en un mismo sitio (Arnedo, 1999). Por ejemplo, si dos taxones tienen una "A" (adenina) en un mismo sitio, se interpretará que dichos estados son homólogos; sin embargo podría haber sucedido que en uno de ellos la "A" hubiera cambiado numerosas veces en el curso de la evolución (a "G", "T" o "C") hasta volver nuevamente al estado inicial. Este tipo de situaciones son difíciles de detectar y pueden conducir a errores o incongruencias en los resultados de distintos análisis. En general el número de sustituciones aumenta a medida que se incrementa la divergencia entre taxones, pero llegado un momento, el número de cambios permanece constante, pues éstos ocurrirán en las posiciones que ya habían cambiado. En este caso, si se emplean curvas de saturación, se observa que el número de cambios aumentará hasta un punto en que la curva se convierte en asíntota (Arnedo, 1999).

**Atracción de ramas largas (*Long branch attraction*):** Se ha propuesto que la tasa de cambio en las ramas terminales del cladograma es mucho mayor que en el resto del árbol, por lo tanto dichas ramas tenderán a atraerse, dando por resultado filogenias erróneas. Felsenstein (1978) considera que la Parsimonia aumentaría este defecto, pero esto no ha sido comprobado en datos reales.

## Máxima verosimilitud (= *maximum likelihood*)

El análisis de Máxima verosimilitud se ha propuesto como una alternativa a la Parsimonia, en el análisis de datos de secuencias de ADN. La verosimilitud es un concepto estadístico general, basado en la probabilidad de obtener los datos observados. La verosimilitud de una hipótesis (H), para un grupo de datos (d) y un modelo (m), es proporcional a la probabilidad de obtener esos datos (d) dada dicha hipótesis (H) (de Queiroz & Poe, 2001). Para aplicar un análisis de Máxima verosimilitud, es preciso elegir previamente un modelo de evolución molecular o de sustitución nucleotídica, entre varios posibles (Felsenstein, 1981; Lewis, 1998). Se evaluará la probabilidad de que las observaciones (caracteres) coincidan con determinado modelo, de modo que el árbol de máxima verosimilitud será el más ajustado al modelo elegido (Schuh, 2000). Es decir que para cada topología se evalúa la probabilidad de que el modelo evolutivo seleccionado haya generado la distribución de estados observada y se elige el árbol que tiene la mayor probabilidad (Swofford *et al.*, 1996; Posada & Crandall, 2001). Asimismo cabe destacar que la probabilidad de transformación de un estado en otro va a depender, no sólo de la secuencia de ramificaciones, sino también de la cantidad de cambios que se hayan acumulado en las ramas de dicho árbol hasta ese momento (largo de las ramas).

Un ejemplo de modelo evolutivo utilizado en el análisis de *Maximum likelihood* es el de Jukes & Cantor (1969), que asume una tasa de transición/transversión de 0.5. Los distintos modelos de Parsimonia, también podrían ser considerados como modelos evolutivos alternativos (Arnedo, 1999).

Desde la óptica cladista, proponer un modelo antes de estimar la filogenia es erróneo, pues presupone conocer previamente cómo opera la evolución; lo correcto sería analizar los mecanismos de la evolución, después de conocida la filogenia (Goloboff, 1998). Otras críticas formuladas a *Maximum likelihood* se refieren a que los modelos más simples asumen que cada sitio tiene la misma tasa evolutiva, aunque en el proceso real de la evolución las tasas evolutivas suelen ser diferentes entre sitios y en las diferentes ramas del árbol, lo cual puede provocar inconsistencia en los resultados obtenidos. Los defensores de *Maximum likelihood* señalan que el método de Parsimonia es estadísticamente inconsistente, pues no permite encontrar el árbol correcto, aun cuando se llegara a analizar un número indefinidamente grande de caracteres (Felsenstein, 1978), pero tampoco la Máxima verosimilitud garantizaría tal consistencia.

Mediante el programa PAUP (Swofford, 1999) se pueden realizar ambos tipos de análisis (de Parsimonia y Máxima verosimilitud). Los resultados suelen ser similares, aunque pueden diferir cuando las tasas de sustitución nucleotídica son altas o varían mucho entre las ramas del árbol. La evaluación por *Maximum likelihood*, sin embargo, insume mucho más tiempo que la de Parsimonia.

## TÉCNICAS DE CONSENSO Y COMPROMISO

Como resultado de los análisis filogenéticos es frecuente obtener varios árboles óptimos. En este caso conviene aplicar algún procedimiento de pesado *a posteriori* (e.g. pesado sucesivo de caracteres) a fin de reducir el número de cladogramas y/o mejorar sus parámetros (ver Capítulo 9). Si no fuera posible arribar a un único resultado, se calcula un árbol de consenso (Forey *et al.*, 1992; Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000).

Los árboles de consenso permiten combinar la información contenida en distintos cladogramas obtenidos para los mismos taxones. Los cladogramas comparados podrán estar basados en la misma matriz de datos o en diferentes matrices de datos. En el árbol de consenso se hallarán representados sólo algunos de los grupos presentes en los árboles comparados.

Se han propuestos diferentes técnicas para obtener árboles de consenso, algunas de las cuales se han utilizado previamente para comparar fenogramas entre sí, o cladogramas con fenogramas (Schuh & Farris, 1981). Los árboles de consenso más utilizados son los siguientes (Fig. 3):

### Árbol de consenso estricto (Schuh & Polhemus, 1980).

Este árbol contiene sólo los grupos monofiléticos que se repiten en todos los cladogramas comparados. En algunos casos estos árboles tienen muy escasa resolución e incluyen numerosas politomías. Según Nixon & Carpenter (1996) sólo el árbol de consenso estricto debería denominarse árbol de consenso, en tanto que los demás deberían llamarse árboles de compromiso, ya que estos últimos pueden incluir grupos sustentados en forma ambigua.

### Árboles de compromiso

**De mayoría** (Margush & McMorris, 1981): Incluye los grupos monofiléticos que se repiten en más del 50% de los cladogramas comparados.

**De Bremer o de Componentes combinables** (Bremer, 1990): Incluye los grupos monofiléticos presentes en al menos uno de los cladogramas comparados, pero compatible (no conflictivo) con los restantes árboles. Por ejemplo, si en varios árboles apareciera una rama politómica, y en uno de los árboles esta rama se resuelve, el árbol de compromiso de Bremer incluirá el grupo resuelto.

### Notación parentética

La topología de un cladograma puede representarse mediante notación parentética. En este caso los taxones que forman parte del mismo clado, se incluirán entre paréntesis, y se irán adicionando nuevos paréntesis para representar las distintas jerarquías de los grupos monofiléticos del cladograma (ver ejemplos basados en los cladogramas de la figura 3). Cuando los cladogramas resultantes de un análisis de Parsimonia se graban en archivos, se utiliza la notación parentética. De este modo se pueden ingresar también, topologías de cladogramas publicados por otros autores, a fin de compararlas con los resultados obtenidos.

#### Notación parentética para los cladogramas 1-3

- 1) (C (A B)) (((D E) F) G H)
- 2) (A (B C)) ((DE) (F G) H)
- 3) (B (A C)) (((D F) E) (G H))

Notación parentética para los árboles de consenso y compromiso correspondientes a los cladogramas 1-3



- 4) (A B C) (D E F G H) Consenso estricto  
 5) (A B C) (((D E) F) G H) Compromiso de mayoría

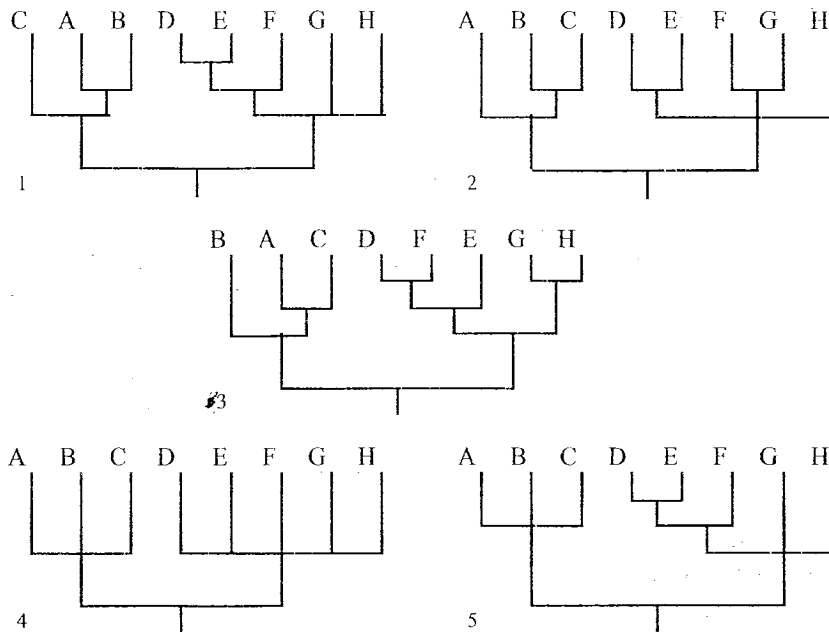


Figura 3. Cladogramas alternativos referidos a un mismo grupo de taxones (A-H) y árboles de consenso y compromiso respectivos. 1-3: cladogramas comparados; 4; árbol de consenso estricto; 5, árbol de compromiso de mayoría.

## ANÁLISIS SIMULTÁNEO *VERSUS* ANÁLISIS DE CONGRUENCIA

### Estrategias de análisis de particiones

El uso de datos moleculares en Sistemática ha reactualizado el problema de la congruencia taxonómica, es decir, del grado de correspondencia entre diferentes clasificaciones o agrupamientos, producidos a partir de diferentes conjuntos de datos o particiones (Mickevich, 1978; Crisci, 1984). Algunas de las comparaciones realizadas frecuentemente por los taxónomos son las siguientes:

- Caracteres morfológicos *versus* secuencias de ADN de distintos genes.
- Caracteres de los adultos *versus* caracteres de las larvas u otros estados del desarrollo ontogenético.
- Caracteres de la morfología externa *versus* caracteres anatómicos.
- Caracteres reproductivos *versus* caracteres vegetativos.
- Genes nucleares *versus* genes mitocondriales o de los cloroplastos.

Diferentes autores han planteado distintas estrategias de análisis de los conjuntos de datos; algunos prefieren analizarlos por separado, a fin de poner en evidencia los puntos de conflicto entre distintas particiones, y otros han señalado que es mejor combinar todos los datos en una misma matriz, y analizarlos simultáneamente (Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000):

- **Análisis separado, de consenso o de congruencia taxonómica** (Miyamoto & Fitch, 1995): Postula que la mejor estrategia es analizar los conjuntos de datos por separado y una vez obtenidos los respectivos cladogramas, calcular un árbol de consenso. En la actualidad lo más frecuente es presentar los resultados del análisis separado como se indica en la figura 4.
- **Análisis simultáneo o combinado** (Kluge & Wolf, 1993; Nixon & Carpenter, 1996; Kluge, 1998): Señala que la mejor estrategia es reunir los conjuntos de datos disponibles en una matriz única y analizarlos conjuntamente.

• **Análisis combinado condicionado** (Bull *et al.*, 1993; de Queiroz *et al.*, 1995; Huelsenbeck *et al.*, 1996): Propone realizar primero un análisis separado de los distintos conjuntos de datos y evaluar su congruencia. Si resultara que son muy incongruentes se recomienda no combinarlos, al menos hasta que se puedan identificar y/o corregir las causas de incongruencia.

Existen argumentos a favor y en contra de cada una de estas estrategias. Los árboles obtenidos a partir de análisis simultáneos tienen un mayor poder informativo y explicativo de los datos y en general, producen cladogramas más resueltos que los análisis separados (Chippindale & Wiens, 1994). El análisis separado, a pesar de sus limitaciones en cuanto a la resolución de algunas filogenias, contribuye a la identificación de los grupos conflictivos, y de las causas de la incongruencia.

Los defensores del análisis separado sostienen que en la combinación de datos, aquéllos más numerosos (e.g. secuencias de ADN), podrían enmascarar la evidencia de los menos numerosos (datos morfológicos); sin embargo esta diferencia estaría equilibrada, pues los análisis moleculares incluyen unos pocos genes, en tanto que en la morfología se expresan numerosos genes. Según Miyamoto & Fitch (1995), la combinación de datos sólo es posible si se cumplen ciertas condiciones, asimismo estos autores identifican criterios para establecer particiones (e.g. que los genes no están genéticamente ligados, que no especifiquen la misma función, etc).

En la figura 4 se ilustran dos cladogramas óptimos correspondientes a mamíferos euterios. El cladograma de la izquierda es uno de los tres más parsimoniosos, obtenidos sobre la base de secuencias combinadas de tres genes, dos nucleares (IRBP de 1260 pb del exón 1; vWF de 1293 pb del exón 28) y uno ribosomal (12S ARN de 1063 pb del gen entero). Las transiciones y transversiones fueron pesadas 2:1. El cladograma de la derecha: es uno de los cuatro más parsimoniosos, obtenidos a partir de secuencias de los tres genes mencionados y 89 caracteres morfológicos. Sobre las ramas se indican valores de *bootstrap* (soporte de los grupos). Las líneas interrumpidas de los cladogramas señalan los grupos comunes a los cladogramas comparados.

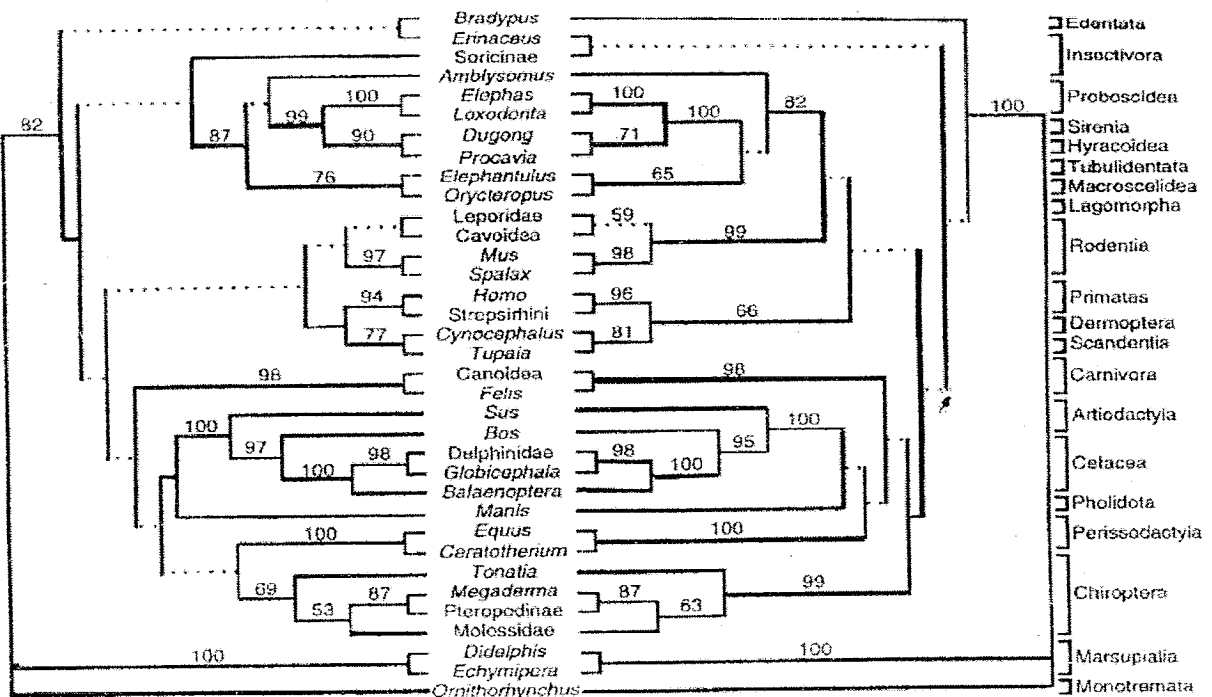


Figura 4. Cladogramas obtenidos para taxones de mamíferos euterios. A la izquierda, cladograma basado en secuencias de tres genes (dos nucleares y uno ribosomal); a la derecha, cladograma basado en una matriz combinada, compuesta por los tres genes mencionados y 84 caracteres morfológicos (modificado de Liu & Miyamoto, 1999).

## Causas de incongruencia

En la actualidad prevalece la opinión de realizar análisis simultáneos (reuniendo la mayor cantidad de evidencia posible) y de brindar alguna medida de la incongruencia de los datos analizados (ver más adelante test de incongruencia). Asimismo existe un gran interés en ahondar tanto en las causas biológicas como metodológicas de la incongruencia. Algunas de estas causas serían las siguientes:

### Causas biológicas

- Diferentes tasas evolutivas de los genes.
- Hibridación o evolución reticulada (muy frecuente en plantas).
- Transferencia horizontal de genes (transposones o genes saltarines se transmiten entre especies generalmente por medio de endoparásitos).

### Causas metodológicas

- Insuficiente muestreo de caracteres.
- Determinación errónea de las homologías primarias de los caracteres morfológicos y de la ortología de los genes.
- Errores en la secuenciación de algunos fragmentos de ADN.
- Diferentes alineaciones posibles para las secuencias de ADN.
- Aplicación de distintas estrategias de análisis de los datos (optimización y pesado de caracteres, tipos de búsqueda del árbol más corto, etc.).

## Medidas de la incongruencia

Se han propuesto distintas medidas de la congruencia entre diferentes *data sets*, una de ellas es el *Incongruence length difference* (ILD) (Mickeych & Farris, 1981):  $D_{xy} = L(x+y) - (L_x + L_y)$ . Donde  $D_{xy}$  es igual a la longitud del árbol obtenido a partir de una matriz combinada  $L(x+y)$  menos la suma de las longitudes de los árboles calculados a partir de las matrices de *data sets* separados ( $L_x$  y  $L_y$ ). Si ILD es muy elevado, significa que al combinar los datos aumenta la incongruencia (surgen nuevas homoplasias).

Además, Farris *et al.* (1994) propusieron un test estadístico de incongruencia que se puede calcular mediante el programa WINCLADA, y cuyo resultado es un valor P que indica si las matrices comparadas son significativamente incongruentes o no. Para ello se realiza primero el cálculo del ILD del modo descrito previamente, y luego se lo calcula considerando matrices de *data sets* mezclados al azar (*random partition technique*), del mismo tamaño que las matrices separadas originales. Por ejemplo:

Cálculo de ILD tomando en cuenta dos matrices separadas originales:

$$L(x+y) = 59; L_x = 30; L_y = 27 \quad \text{ILD} = 59 - (30+27) = 2$$

Cálculo de ILD considerando cinco pares de matrices mezcladas, de igual tamaño que las separadas originales:

$$\text{ILD1} = 59 - (33 + 24) = 2$$

$$\text{ILD2} = 59 - (34 + 24) = 1 (*)$$

$$\text{ILD3} = 59 - (33 + 26) = 0 (*)$$

$$\text{ILD4} = 59 - (29 + 28) = 2$$

$$\text{ILD5} = 59 - (29 + 29) = 1 (*)$$

Se parte de un número "W" de particiones al azar (en el ejemplo son 5) y sobre ese número se estima "S" que es el número de particiones que dieron valores de D menores que el obtenido para las matrices originales (en el ejemplo son 3, indicadas con asterisco). El valor P de la prueba estadística se calcula del siguiente modo:

$$P = 1 - S/(W+1) = 1 - 3/(5+1) = 0.5$$

Se concluye que las matrices originales son "no significativamente incongruentes" (= la hipótesis nula de congruencia no se rechaza), pues la probabilidad P obtenida (0.5) es mayor que una probabilidad de error del 0.05, de que las matrices difieran por causas diferentes al azar.

## SOPORTE Y CONFIANZA ESTADÍSTICA DE GRUPOS Y ÁRBOLES

### Soporte de clados individuales

Se han propuesto distintas medidas de soporte de los grupos de los cladogramas, las cuales permiten identificar los clados que están mejor justificados por caracteres (Kitching, *et al.*, 1998; Schuh, 2000). En el caso de que se trabaje con matrices morfológicas de pocos caracteres, una estima directa del grado de soporte de los grupos se podría realizar observando el número de sinapomorfías presentes en sus nodos respectivos. Si se trabaja con datos moleculares y/o matrices de numerosos caracteres esto resulta imposible, y es preciso cuantificar el grado de apoyo de los clados. Algunas de las medidas propuestas, como el *jackknife* y el *bootstrap* (Felsenstein, 1985), se basan en técnicas de remuestreo, y otras como el *Bremer support* (Bremer, 1994) tienen un fundamento diferente.

#### *Bootstrap* (Felsenstein, 1985)

El procedimiento consiste en realizar un remuestreo con reposición, de las columnas de la matriz de datos (posiciones de las secuencias de ADN) para obtener una matriz del mismo tamaño que la original (matriz remuestreada o pseudorréplica). El proceso se realiza gran cantidad de veces (100-1000), de modo que en cada pseudorréplica algunos caracteres pueden estar repetidos y otros, faltar. Por cada matriz remuestreada se calcula un cladograma y el grado de conflicto entre los mismos se estima mediante un árbol de consenso de mayoría, que incluirá todos los grupos que estén soportados en más del 50% de las pseudorréplicas (Kitching *et al.*, 1998). El porcentaje de veces que aparecen dichos grupos en todos los árboles comparados, se interpreta como una medida estadística de soporte de los mismos, aunque en sentido estricto, no brinda límites de confianza. Según Felsenstein (1985) una rama con 95% de *bootstrap* tiene que estar soportada al menos por tres caracteres.

#### *Jackknife* (Lanyon, 1985)

La diferencia principal con *bootstrap*, es que las pseudorréplicas se crean eliminando columnas (= caracteres) (Kitching *et al.*, 1998), o filas (= taxones) (Lanyon, 1985; Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000). En consecuencia, las matrices remuestreadas serán de menor tamaño que la matriz original. Cada columna o fila tiene la misma probabilidad de ser eliminada en cada pseudorréplica. Las matrices remuestreadas tendrán sólo el 50% o el 25% de los caracteres de la matriz original. El valor de *jackknife* de cada clado, indica el porcentaje de ocurrencia de dicho clado, en los cladogramas resultantes de las matrices remuestreadas. Según Schuh (2000) esta técnica de remuestreo es más eficiente que *bootstrap*.

#### *Soporte de Bremer* (Bremer, 1994)

El soporte de Bremer de una rama determinada se define como el número de pasos extras necesarios para que dicha rama colapse (se pierda) en el consenso de los árboles subóptimos (uno o unos pocos pasos más largos que el óptimo o más parsimonioso). Una manera simple de calcularlo es buscar árboles subóptimos (por ejemplo 3 pasos más largos que el óptimo) y hacer un consenso entre ellos. Aquellas ramas que no hayan colapsado tendrán un *Bremer support* de 3 o más.

El soporte de Bremer también puede definirse como el menor número de caracteres que es necesario remover para que una rama se pierda en el árbol de consenso. Si removiendo un solo carácter la rama se pierde, significa que su soporte es bajo, por lo tanto el clado es inestable. Los grupos bien soportados recién colapsarán cuando se hayan removido numerosos caracteres. Por lo general los valores de soporte de Bremer se indican por encima y los de *bootstrap* por debajo de las ramas del cladograma.

## Confianza estadística de los árboles

La estructura o señal filogenética contenida en un conjunto de datos se relaciona con la confianza que se puede tener en los cladogramas resultantes del análisis de esos datos (Felsenstein, 1988; Kitching *et al.*, 1998). Se han propuesto diferentes medidas para evaluar la confianza estadística de los árboles:

### **Skewness o distribución del largo de los árboles (DCL) (Hillis, 1991)**

Mide el grado de sesgo de la distribución de los árboles, de acuerdo con su longitud. Cuanto mayor sea la congruencia de los caracteres menor será el número de árboles óptimos y subóptimos (árboles un poco más largos que el/los óptimos), en este caso el DCL es altamente negativo o sesgado hacia la izquierda de la distribución, y la señal filogenética por ende será robusta. Por lo contrario, si se obtienen muchos cladogramas subóptimos la señal filogenética es débil, significa que la topología del árbol óptimo es inestable, y el DCL tenderá a ser simétrico.

### **Decisividad (Goloboff, 1991)**

Los *data sets* decisivos son los que permiten decidir o elegir una hipótesis filogenética sobre otras. Una decisividad baja indica que hay razones muy débiles para preferir un cladograma más parsimonioso sobre otros, incluyendo aquéllos un paso más largos. Goloboff (1991) demostró además, que no existe una relación directa entre *data sets* poco decisivos y elevada homoplasia (cladograma con valores bajos de CI y RI). Es decir que algunos *data sets* podrían producir cladogramas con considerable homoplasia, pero ser decisivos. Por ejemplo, si a partir de un conjunto de datos moleculares se obtiene un solo cladograma, y a partir de la evidencia morfológica se obtienen 10 cladogramas, se puede inferir que la decisividad de los datos moleculares es mayor aun cuando los valores de CI y RI puedan ser más bajos.

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

A partir de las siguientes secuencias de nucleótidos de distinta longitud:

Especie A TCCGCCCCACCCGTGGGGCCGGAGGC  
Especie B CCGCCTTACGAGGTGGGGC  
Especie C CGGGGCTCTGGCTCCGGGC  
Especie D CGTGCCGCGAGATCGGCACTCGA  
Especie E CTCCCGGAGACGGGACGGGC

1. Proponga una alineación de las secuencias correspondientes a las especies B-E, con respecto a la secuencia de la especie A.
2. Aplique distintos criterios para la asignación de costos a las sustituciones y *gaps*, y elija una de las opciones de alineamiento. Justifique su elección.

### EJERCICIO 2

En la figura 5 se observan seis cladogramas correspondientes a siete géneros y una tribu de la familia Onagraceae obtenidos a partir de distintos conjuntos de caracteres: Secuencias *rbcl* y *rbcS* (subunidad grande y pequeña de rubisco), sitios de restricción de ADN nuclear y ADN de los cloroplastos, secuencias de ADN ribosómico

nuclear y morfología (modificado de Conti *et al.*, 1993). A partir de dichos cladogramas:

1. Construya los árboles de consenso estricto y de mayoría.
2. Represente los seis cladogramas originales y los árboles de consenso obtenidos, mediante notación parentética.

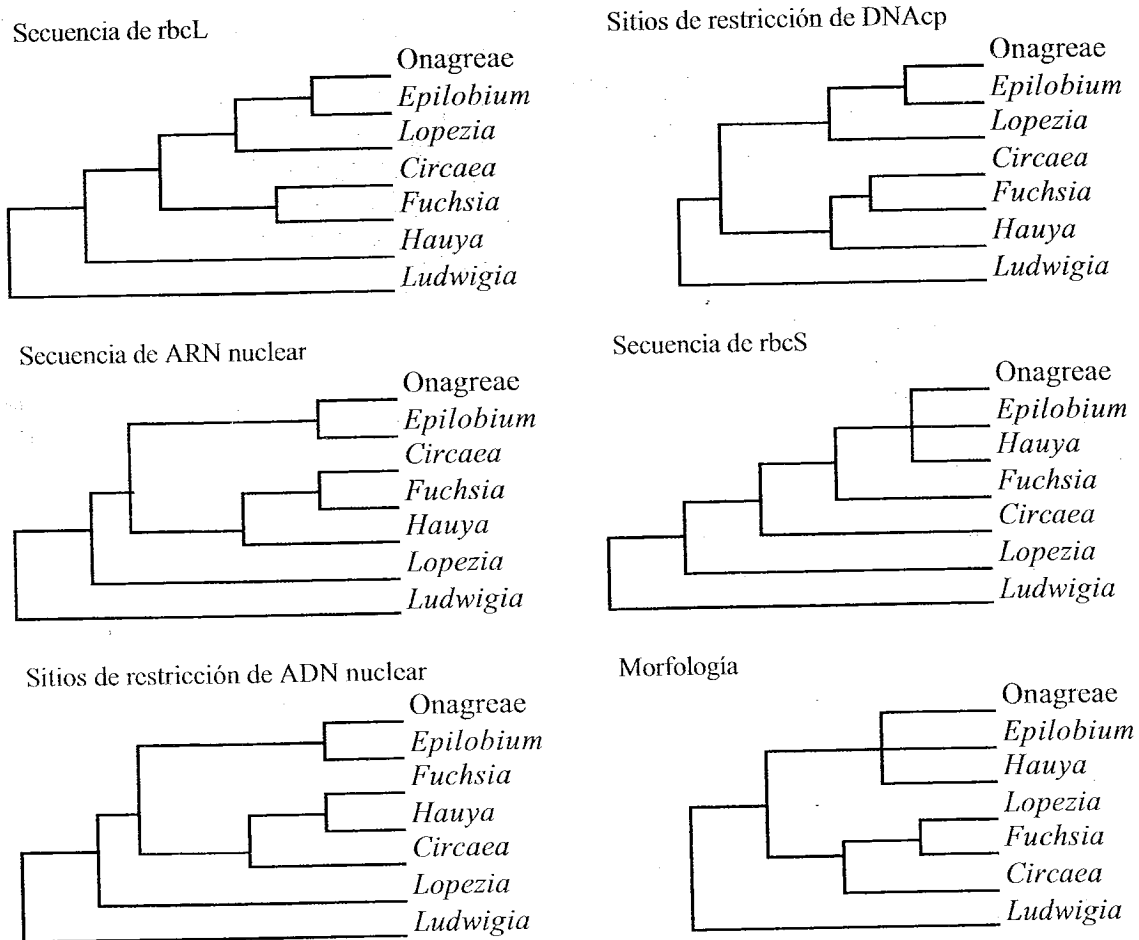


Figura 5. Cladogramas obtenidos para seis géneros y una tribu de Onagraceae, empleando distintos conjuntos de datos, moleculares y morfológicos (modificado de Conti *et al.*, 1993).

### EJERCICIO 3

En la figura 6 se ilustran dos árboles de consenso estricto obtenidos para especies y linajes infraespecíficos del género de gorgojos *Aramigus* (Coleoptera: Curculionidae) (Normark & Lanteri, 1998). El cladograma de la izquierda está basado en datos morfológicos, y el de la derecha, en secuencias del gen mitocondrial de la Citocromo Oxidasa I.

1. ¿Qué evidencia, morfológica o molecular, brinda una mejor resolución de las relaciones entre las especies y linajes de *Aramigus*?
2. ¿Existe congruencia entre los resultados de ambos análisis? Justifique su respuesta.
3. Sobre la base de los valores de soporte de grupos (Bremer y *bootstrap*), indique qué clados se encuentran mejor apoyados por los caracteres del ADN mitocondrial.

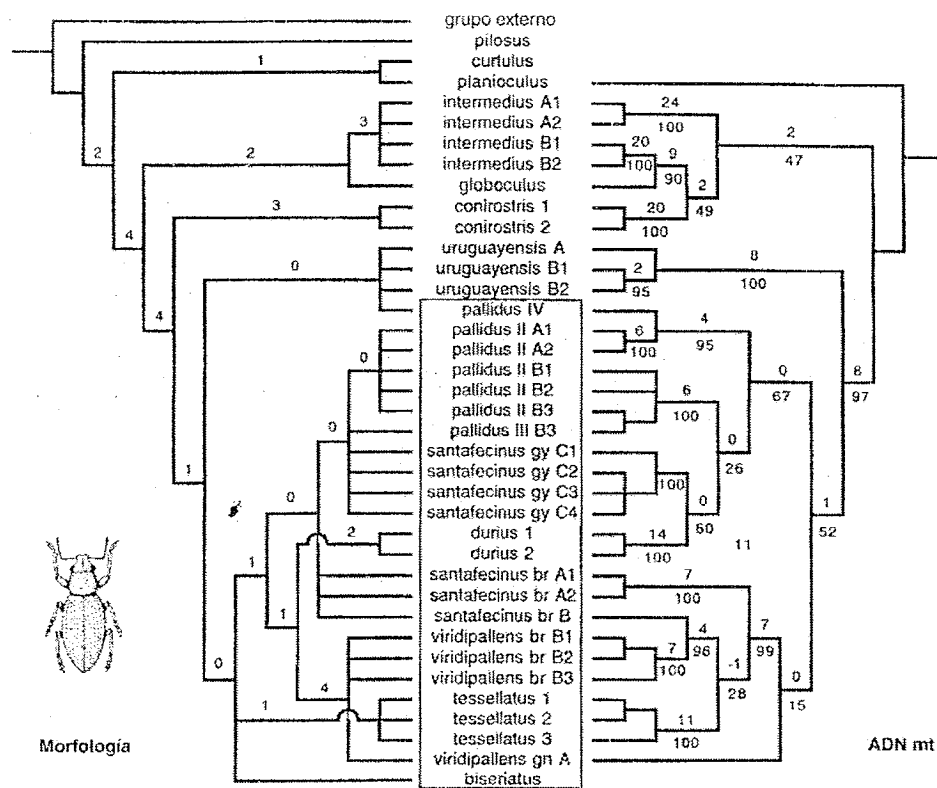


Figura 6. Árboles de consenso basados en datos morfológicos (izquierda) y secuencias de ADN mitocondrial, gen de la Citocromo Oxidasa I (derecha), correspondientes a individuos de las ocho especies del género de gorgojos *Aramis* (Coleoptera: Curculionidae): *A. pilosus*, *A. curtulus*, *A. planiocolus*, *A. intermedius*, *A. globoculus*, *A. conirostris*, *A. uruguayensis* y *A. tessellatus* (recuadrada y con la indicación de los nombres de distintos morfotipos). Sobre las ramas se indican valores de soporte de Bremer y debajo de las mismas, valores de *bootstrap* (modificado de Normark & Lanteri, 1998).

#### EJERCICIO 4

Realice un análisis separado y otro combinado, a partir de dos conjuntos de datos (moleculares y no moleculares) registrados para siete géneros de plantas de la familia Onagraceae (Myrtales) y el *outgroup* *Lythrum* (Lythraceae) (ejemplo basado en Hoch *et al.*, 1993).

**Taxones terminales:** *Lythrum*, *Ludwigia*, *Fuchsia*, *Circaea*, *Lopezia*, *Hauya*, *Oenothera* y *Epilobium*.

**Matriz de datos moleculares** (Tabla IV): Incluye 8 taxones y 17 caracteres, correspondientes a secuencias de ADN ribosomal, 18S y 26S (Bult & Zimmer, 1993). Los primeros 15 caracteres son sustituciones de bases nitrogenadas y los caracteres 16 y 17 representan eventos de inserción/delección. Inicialmente se habían analizado 1819 nucleótidos, de los cuales 1638 (90%) resultaron ser invariantes y los restantes, ambiguos o no informativos (autapomorfías).

**Matriz de datos no moleculares:** Incluye 8 taxa y 17 caracteres de distintas fuentes: morfología, anatomía, embriología, citología y palinología, la mayoría de los cuales son multiestado, excepto los caracteres 4, 6, 7, 9 y 10 (Hoch *et al.*, 1993).

1. Grabe las matrices de datos, y analícelas mediante un algoritmo exacto, considerando a todos los caracteres como no aditivos (parsimonia de Fitch). ¿Cuántos árbo-

- les obtuvo al analizar cada matriz? ¿Qué tipo de datos producen resultados más estables, los moleculares o los no moleculares? ¿Qué géneros tienen una posición variable en los cladogramas? En caso de obtener más de un cladograma para cada conjunto de datos calcule un árbol de consenso estricto para cada uno de ellos.
2. Combine los datos no moleculares y moleculares en una única matriz. Analicela utilizando un programa de Parsimonia. ¿Cuántos árboles obtuvo? ¿Alguno de ellos coincide con los árboles basados en las matrices separadas?
  3. Obtenga para dichos árboles los valores de soporte de *bootstrap* y *jackknife*. De acuerdo con esos valores ¿Qué grupos están mejor soportados?
  4. ¿Qué cladograma prefiere para representar la filogenia del grupo en estudio? ¿Alguno de los árboles separados o el combinado? Justifique su respuesta.
  5. Aplique el test de incongruencia de Farris *et al.* (1994) a las matrices de datos moleculares y no moleculares, utilizando el programa WINCLADA. ¿Considera que son congruentes?

Tabla IV. Matriz de datos de ocho taxones (géneros de Onagraceae + el *outgroup*) y 17 caracteres moleculares (secuencias de los genes de ADN ribosomal 18S y 26S).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Lythrum</i>	C	A	C	T	T	T	A	C	C	G	C	G	G	C	C	-	-
<i>Ludwigia</i>	T	A	C	T	C	T	A	A	A	G	C	G	G	C	C	-	-
<i>Circaea</i>	G/T	T	T	C	T	C	T	T	T	A	T	T	G	C	A	-	-
<i>Hauya</i>	G/T	T	T	C	T	C	T	T	T	A	C	G	G	C	C	-	-
<i>Fuchsia</i>	T	T	T	C	A	C	T	A	A	A	T	T	G	C	A	-	-
<i>Lopezia</i>	T	T	T	T	C	C	T	A	A	G	?	G	G	C	A	+	-
<i>Oenothera</i>	G/T	T	T	C	A	C	T	T	A	G	C	A	C	T	A	+	+
<i>Epilobium</i>	A/C	T	T	C	C	C	T	T	T	G	C	G	C	T	A	+	+

## EJERCICIO 5

Morrone & Marvaldi (1998) realizaron un análisis separado y otro combinado o simultáneo, sobre un grupo de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae), empleando caracteres morfológicos de larvas y adultos. De los 10 taxones terminales, tres son especies asignadas tentativamente al género *Listroderes* (*L. abditus*, *L. costirostris* y *L. bruchi*) y otros siete, son géneros diferentes (*Rhigopsidius*, *Antarctobius*, *Listronotus*, *Tristanodes*, *Steriphus*, *Gromilus* y *Nestrius*). Las matrices de datos separadas incluyen 32 caracteres de larvas y 24 caracteres de adultos.

1. Analice la topología de los cladogramas de la figura 7 y señale si existe congruencia entre los cladogramas basados en datos morfológicos de larvas y adultos.
2. ¿Qué datos considera Usted que son más decisivos? ¿Los de las larvas o los de los adultos? Justifique su respuesta.
3. ¿El cladograma resultante del análisis combinado (Fig. 8) coincide con alguno de los cladogramas de los análisis separados?
4. ¿Qué decisión adoptaría con respecto a las tres especies asignadas provisoriamente a *Listroderes*? ¿Pertenece a dicho género o alguna de ellas podría ser transferida a otro género? ¿En qué cladograma basaría su decisión?



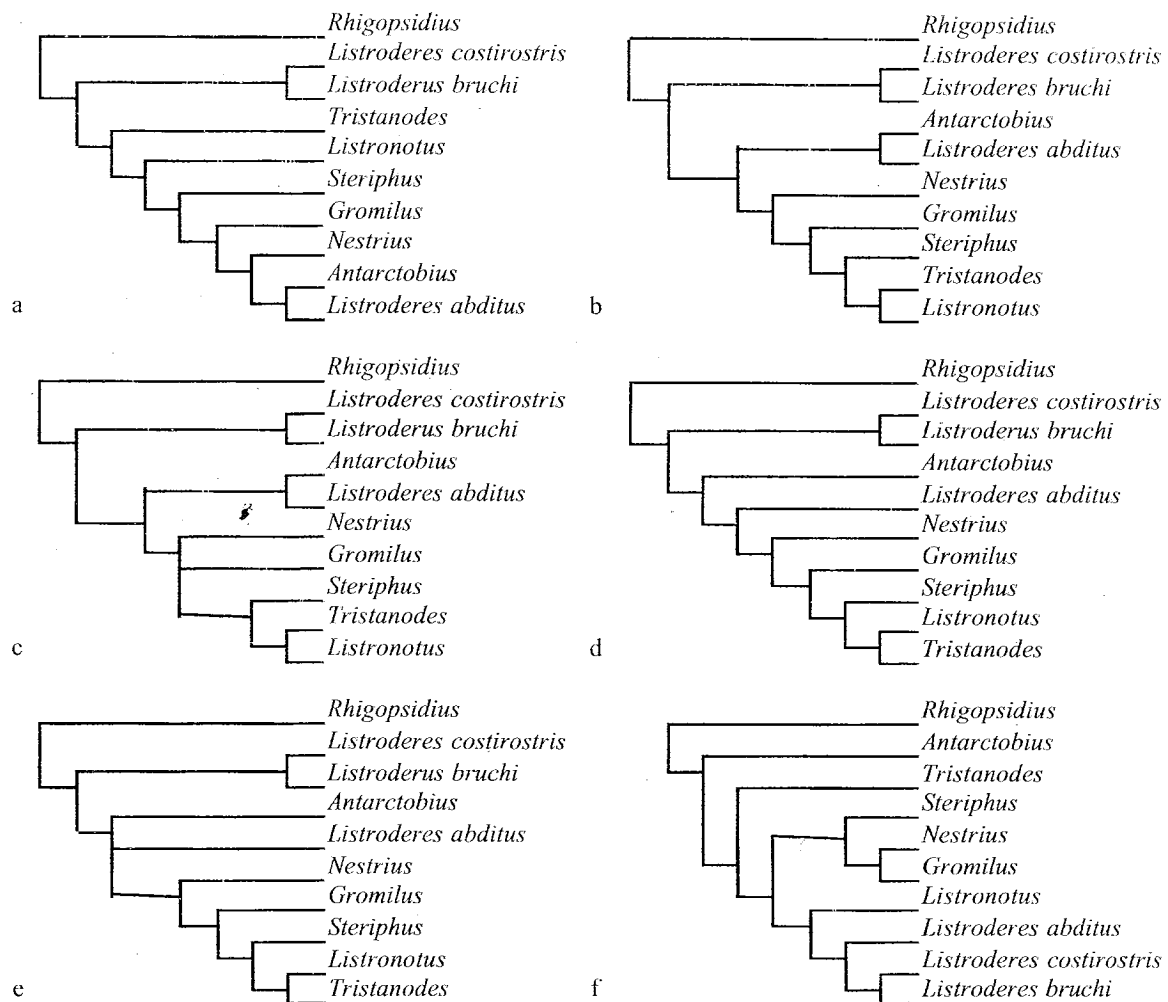


Figura 7. Cladogramas obtenidos a partir del análisis separado de un grupo de géneros de Curculionidae (Coleoptera): a-e, cladogramas basados en caracteres de los adultos; f, cladograma basado en caracteres larvales (modificado de Morrone & Marvaldi, 1998).

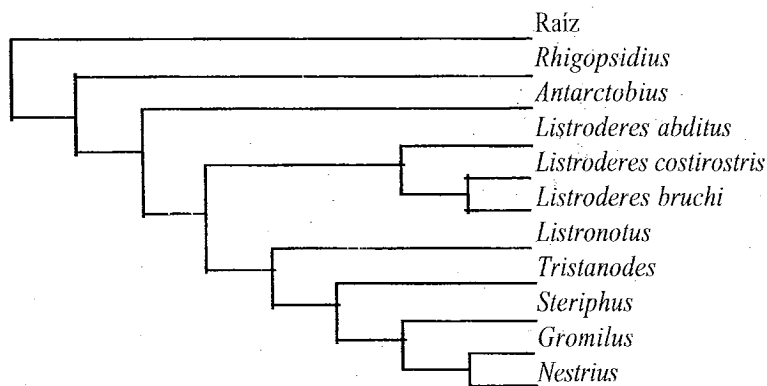


Figura 8. Cladograma obtenido a partir del análisis simultáneo de caracteres de larvas y adultos de un grupo de géneros de Curculionidae (Coleoptera) (modificado de Morrone & Marvaldi, 1998).

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ARNEDO, M. A. 1999. La reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 57-84.
- AVISE, J. C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- BREMER, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics* 6: 369-372.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- BULT, C. J. & E. A. ZIMMER. 1993. Nuclear ribosomal RNA sequences for inferring tribal relationships within Onagraceae. *Systematic Botany* 18: 48-63.
- BULL, J.J., J.P. HUELSENBECK, C.W. CUNNINGHAM, D.L. SWOFFORD & R.J. WADDELL. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42: 384-397.
- CONTI, E., A. FISHBACH & K.J. SYSTMA. 1993. Tribal relationships in *Onagraceae*: implications from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 672-685.
- CRISCI, J. V. 1984. Taxonomic congruence. *Taxon* 33: 233-239.
- CHIPPINDALE, P.T. & J.J. WIENS. 1994. Weighting, partitioning and combining characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 43: 278-287.
- DE PINNA, M. C. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- de QUEIROZ, A., M.J. DONOGHUE & J. KIM. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review in Ecology and Systematics* 26: 657-681.
- de QUEIROZ, A. & S. POE. 2001. Philosophy and phylogenetic inference. A comparison of Likelihood and Parsimony Methods in the context of Karl Popper's Writings on Corroboration. *Systematic Biology* 50: 305-321.
- FARRIS, J. S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's law. *Systematic Zoology* 26: 77-88.
- FARRIS, J.S., M. KÄLLERSJO, A.G. KLUGE & C. BULT. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- FELSENSTEIN, J. 1978. Cases in which parsimony or compatible methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 27-33.
- FELSENSTEIN, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FELSENSTEIN, J. 1988. Phylogenies from molecular sequences: Inference and reliability. *Annual Review in Genetics* 22: 521-565.
- FITCH, N. M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R.W. SCOTLAND, D.J. SIEBERT & D.M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GLADSTEIN, D. S. & W. C. WHEELER. 1997. *POY: The optimization of alignment characters*. American Museum of Natural History, New York.
- GOLOBOFF, P. A. 1991. Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics* 7: 215-232.
- GOLOBOFF, P. 1998. *Principios básicos de la cladística*. Sociedad Argentina de Botánica.
- HIGGINS, D.G. & P.M. SHARP. 1988. CLUSTAL. A package for performing multiple sequence alignment on a microcomputer. *Gene* 73: 237-244.
- HILLIS, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches in Systematics. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18: 23-42.
- HILLIS, D. M. 1991. Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. Pp. 278-294. En: Miyamoto M. M. & J. Cracraft (eds.). *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. Oxford Univ. Press, New York.
- HILLIS, D. M. & C. MORITZ. 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Publish. Sunderland, Mass.
- HILLIS, D. M., C. MORITZ & B. K. MOBLE. 1996. *Molecular Systematics*, 2<sup>o</sup> ed., Sinauer, Associates, Inc. Publish., Sunderland, Mass.
- HILLIS, D. M. & J. J. WIENS. 2000. Molecules versus morphology in Systematics. Pp. 1-19. En: Wiens J. J. (ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press. Washington & London.
- HOCH, P. C., J. V. CRISCI, H. TOBE & P. E. BERRY. 1993. A cladistic analysis of the plant family Onagraceae. *Systematic Botany* 18: 31-47.
- HUELSENBECK, J.P., J.J. BULL & C.W. CUNNINGHAM. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 152-158.

- JUKES, T. H. & C. R. CANTOR, 1969. Evolution of protein molecules. Pp. 21-132. En: Munro, H. N. (ed.), *Mammalian protein metabolism*. New York Academic Press, New York.
- KÄLLERSJÖ, M., V. A. ALBERT & J. S. FARRIS. 1999. Homoplasy increases phylogenetic structure. *Cladistics* 15: 91-93.
- KITCHING, I. J., P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES & D. M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd Ed. The Systematics Assoc. Publication N° 11, Oxford Univ. Press Inc., New York.
- KLUGE, A. G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: Cladistics: or consensus classification. *Cladistics* 14: 151-158.
- KLUGE, A. G. & A. J. WOLF. 1993. Cladistic What's in a word? *Cladistics* 9: 183-199.
- LANTERI, A. A. & V. A. CONFALONIERI. 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. Pp. 185-193. En: Llorente Bousquets, J. & J. J. Morrone (eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- LANYON, S. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34: 397-403.
- LEWIS, P. O. 1998. Maximum likelihood as an alternative to parsimony for inferring phylogeny using nucleotide sequence data. Pp. 32-162. En: Soltis D. E., P. S. Soltis & I. J. Doyle (eds.). *Molecular systematics of plants II. DNA Sequencing*. Kluwer Academic Publications, Boston, Dordrecht, London.
- LIU, F. R. & M. M. MIYAMOTO. 1999. Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for Eutherian Mammals. *Systematic Biology* 48: 54-64.
- MARGUSH, T. & F. R. Mc MORRIS. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology* 43: 239-244.
- MICKEVICH, M. 1978. Taxonomic congruence. *Systematic Zoology* 27: 143-158.
- MICKEVICH, M. & J. S. FARRIS 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology* 30: 351-370.
- MIYAMOTO, M. M. & W. M. FITCH. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44: 64-76.
- MORRONE, J. J. & A. E. MARVALDI. 1998. *Listroderes abditus* or *Antarctobius abditus*? A simultaneous analysis of larval and adult characters (Coleoptera: Curculionidae). *European Journal of Entomology* 95: 429-436.
- NIXON, K. & J. M. CARPENTER. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* 12: 221-241.
- NORMARK, B. B. & A. A. LANTERI. 1998. Incongruence between morphological and mitochondrial DNA characters suggest hybrid origins of parthenogenetic weevil lineages (Genus *Aramigus*). *Systematic Biology* 47: 459-478.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. Pp. 21-74. En: Joysey, K. A. & A. E. Friday (eds.). *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London, New York.
- PATTERSON, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603-625.
- POSADA, D. & K. A. CRANDALL. 2001. Selecting models of nucleotide substitution: An application to human immunodeficiency virus 1 (HIV-1). *Molecular Biology and Evolution* 18: 897-906.
- SANKOFF, D. & P. ROUSSEAU. 1975. Locating the vertices of a Steiner tree in an arbitrary space. *Mathematical Program* 9: 210-246.
- SEQUEIRA, A., A. A. LANTERI, M. A. SCATAGLINI, V. A. CONFALONIERI & B. FARRELL. 2000. Are flightless *Galapaganus* weevils older than the Galápagos Islands they inhabit? *Heredity* 85: 20-29.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SCHUH R. T. & J. S. FARRIS. 1981. Methods for investigating taxonomic congruence and their applications to the Leptodomorpha. *Systematic Zoology* 30: 331-351.
- SCHUH R. T. & J. T. POLHEMUS. 1980. Analysis of taxonomic congruence among morphological, ecological and biogeographic data sets for the Leptodomorpha (Hemiptera). *Systematic Zoology* 29: 1-26.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS & I. J. DOYLE. 1998. *Molecular Systematics of plants II. DNA sequencing*. Kluwer Academic Publications, Boston, Dordrecht, London.
- SWOFFORD, D. L. 1999. PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0, Illinois, Sunders.
- SWOFFORD, D. L. & G. L. OLSEN. 1990. Phylogeny reconstruction. Pp. 411-501. En: Hillis, D. M. & C. Moritz. 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Mass.
- SWOFFORD, D. L., G. L. OLSEN, P. J. WADDLE & D. M. HILLIS. 1996. Phylogenetic inference. Pp. 407-514. En: Hillis, D. M., C. Moritz & H. K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. 2<sup>a</sup> Ed. Sinauer Assoc., Inc. Publish., Sunderland, Mass.
- WHEELER, W. C. 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* 12: 1-9.
- WHEELER, W. C. & D. S. GLADSTEIN. 1994. MALIGN: A multiple sequence alignment program. *Journal of Heredity* 85: 417.



## CAPÍTULO 11

### CLADÍSTICA, CLASIFICACIÓN Y DECISIONES TAXONÓMICAS

LANTERI, ANALÍA A., M. MARTA CICLIANO Y MARTA S. FERNÁNDEZ



#### TAXONES MONO, PARA Y POLIFILÉTICOS

##### Definiciones y ejemplos

Uno de los objetivos principales de la Sistemática es producir clasificaciones formales para las especies y taxones superiores. El criterio para el ordenamiento de dichos taxones en un esquema jerárquico linneano ha variado a lo largo de la historia de la Taxonomía, de acuerdo con los distintos enfoques filosóficos de la clasificación (Lanteri, 1989). En la actualidad prevalecen los criterios propuestos por la Cladística, escuela según la cual los taxones reconocidos en las clasificaciones deben ser monofiléticos (Hennig, 1968; Farris, 1974; Forey *et al.*, 1992; Kitching *et al.*, 1998).

Los **grupos monofiléticos** (Hennig 1968; Farris, 1974) se identifican por las sinapomorfías de sus miembros y están integrados por el antecesor común más reciente del grupo y todos sus descendientes (Fig. 1). Por ejemplo, los Quelicerados (arañas, escorpiones, ácaros, etc.) constituyen un taxón monofilético, basado en varias sinapomorfías morfológicas (división del cuerpo en prosoma y opistosoma, ausencia de antena preoral segmentada, presencia de un segundo par de apéndices diferenciados formando un quelícero trisegmentado), las cuales han sido confirmadas por datos moleculares (Wheeler & Hayashi, 1998).

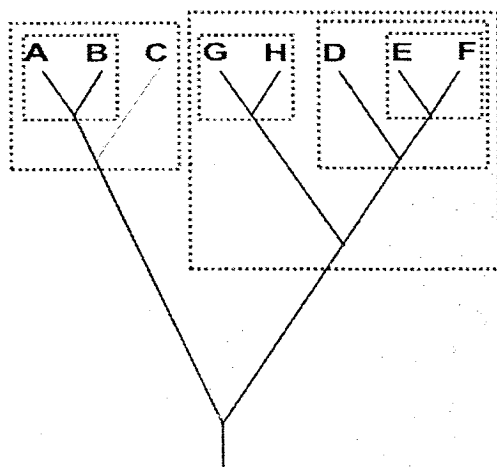


Figura 1. Cladograma indicando distintos grupos monofiléticos subordinados, con líneas punteadas.

Los **grupos parafiléticos** (Hennig, 1968; Farris, 1974) se reconocen por caracteres plesiomórficos e incluyen al antecesor común más reciente y algunos pero no todos sus descendientes (Fig. 2 a). Los vertebrados anamniotas, los reptiles, los prosimios, las gimnospermas, son ejemplos de taxones parafiléticos, dado que sus integrantes forman parte de grupos donde se excluyen, respectivamente, los vertebrados amniotas, las aves, los simios y las angiospermas.

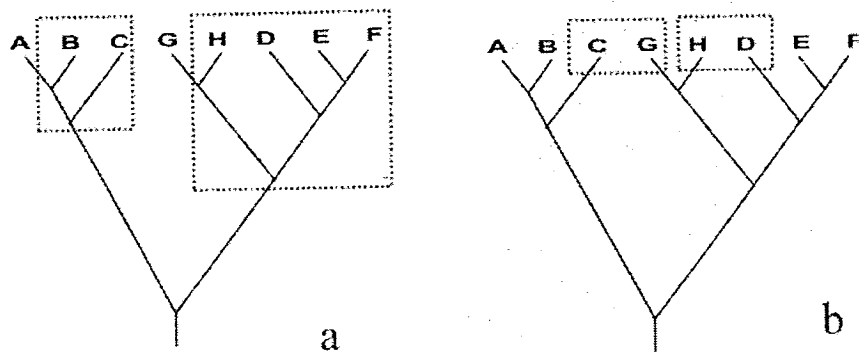


Figura 2. Cladogramas indicando: a, grupos parafiléticos, y b, grupos polifiléticos, con líneas punteadas.

Según los taxónomos evolutivos, tanto los grupos monofiléticos como los parafiléticos de los cladistas, deberían designarse como monofiléticos, dado que incluyen descendientes de un mismo antecesor. La definición de grupo monofilético empleada por los cladistas equivale a la de grupo holofilético de los taxónomos evolutivos (Ashlock, 1974; Mayr & Ashlock, 1991). Para la Taxonomía Evolutiva, los únicos grupos que deberían excluirse de las clasificaciones son los grupos polifiléticos.

Los **grupos polifiléticos** (Hennig, 1968; Farris, 1974) reúnen taxones basados en paralelismos o convergencias (= homoplasias) e incluyen miembros de diferentes fuentes ancestrales. Por ejemplo, los Radiata (Celenterados + Equinodermos) de las clasificaciones antiguas, son claramente polifiléticos, pues se ha comprobado que la presencia de simetría radial evolucionó independientemente en cada uno de estos phyla. También se considera polifilético el grupo Homeotermia (aves + mamíferos), dado que de acuerdo con la hipótesis filogenética de mayor consenso entre los especialistas, aves y mamíferos habrían evolucionado como linajes independientes a partir de diferentes grupos de reptiles (Mayr & Ashlock, 1991).

La condición monofilética o parafilética de muchos taxones es muy discutida y se halla sujeta a frecuentes cambios, según los resultados de distintos análisis filogenéticos. Por ejemplo los mamíferos artiodáctilos (ungulados con dedos pares como los hipopótamos y los camélidos) han sido considerados tradicionalmente monofiléticos de acuerdo con la evidencia morfológica (Ax, 1987). Sin embargo, estudios más recientes indican que Artiodactyla constituye un grupo parafilético con respecto a Cetacea (ballenas, delfines, orcas, etc.), el cual es un taxón monofilético con numerosos caracteres derivados (Gatesy *et al.*, 1999). Por lo contrario, la monofilia de los edentados (= Xenarthra), grupo constituido por tres familias principales, Dasypodidae (mulitas y peludos), Bradypodidae (perezosos) y Myrmecophagidae (osos hormigueros) resultaba difícil de demostrar desde el punto de vista morfológico (Ax, 1987), pero la evidencia molecular indica que estas familias constituyen un grupo claramente monofilético, pues presentan una delección de tres aminoácidos en una proteína de los ojos (alfa A-cristalino), que no se halla en ningún otro orden de mamíferos euterios, ni tampoco en marsupiales o aves (van Dijk *et al.*, 1999).

### Naturaleza de los taxones superiores

En el contexto filosófico de la Cladística se ha propuesto que sólo los taxones monofiléticos (= taxones naturales o clados) tendrían existencia real, en tanto que los grupos parafiléticos y polifiléticos serían conceptos creados por los taxónomos, sin realidad objetiva. En este sentido no existirían diferencias entre la naturaleza de los taxones superiores y la de las especies (Nelson, 1989). Según Wiley (1981) aunque tanto las especies como los taxones superiores serían reales, existe una diferencia entre ambos, dado que las especies exhiben "continuidad" y "cohesión" por medio de la reproducción, pero los taxones supraespecíficos sólo tendrían continuidad histórica, a través de la filogenia.

Asimismo cabe señalar que autores como Mishler & Theriot (2000) han expresado que tanto especies como taxones superiores son grupos definidos arbitrariamente, pues si bien existe la evolución y un orden de la naturaleza, que es real, los cladogramas son sólo hipótesis sobre los

grupos de organismos que han evolucionado, y la decisión de aplicar un nombre a esos grupos, es arbitraria y depende del criterio taxonómico.

### VENTAJAS Y DESVENTAJAS DE LA CLASIFICACIÓN CLADISTA

Las clasificaciones biológicas son sistemas de palabras empleados para organizar la diversidad orgánica (Wiley, 1981) o sistemas de comunicación (Mayr & Ashlock, 1991), pero desde el punto de vista de la Cladística, también constituyen hipótesis científicas con respecto a las relaciones ancestro-descendientes entre los taxones. Esta doble función de las clasificaciones biológicas es a veces motivo de conflicto, dado que una clasificación podría representar una hipótesis filogenética robusta, pero no ser práctica, si los taxones propuestos resultaran difíciles de reconocer, aun por los propios especialistas (Cronquist, 1987; Mayr & Ashlock, 1991). Es por esta razón que aun subsisten controversias en torno a las clasificaciones cladistas, en especial en lo que respecta a la idea de reconocer exclusivamente taxones monofiléticos (Knox, 1998; Schuh, 2000).

Por ejemplo en el cladograma de los vertebrados amniotas (Fig.3), las aves constituyen un taxón monofilético terminal, en una secuencia filogenética que comprende varios linajes de reptiles. Este último es un taxón parafilético, pues no está definido por sinapomorfías (= novedades evolutivas propias del grupo) sino por simplesiomorfías (= novedades evolutivas de un nivel inferior). Las clasificaciones tradicionales reconocen la Clase Reptilia (Cuadro I a), pero no así la clasificación cladista (Cuadro I b), en que los reptiles forman parte de la superclase Sauropsida. Asimismo dentro de esta última, la subclase Archosauria es un taxón heterogéneo (en especial si se consideran solamente las formas actuales) que reúne tanto cocodrilos como aves. Es por eso que autores como Ashlock (1974) o Mayr (1974) prefieren la clasificación que propone la Clase Reptilia (Cuadro I a), que aunque parafilética, es más homogénea que la Subclase Archosauria.

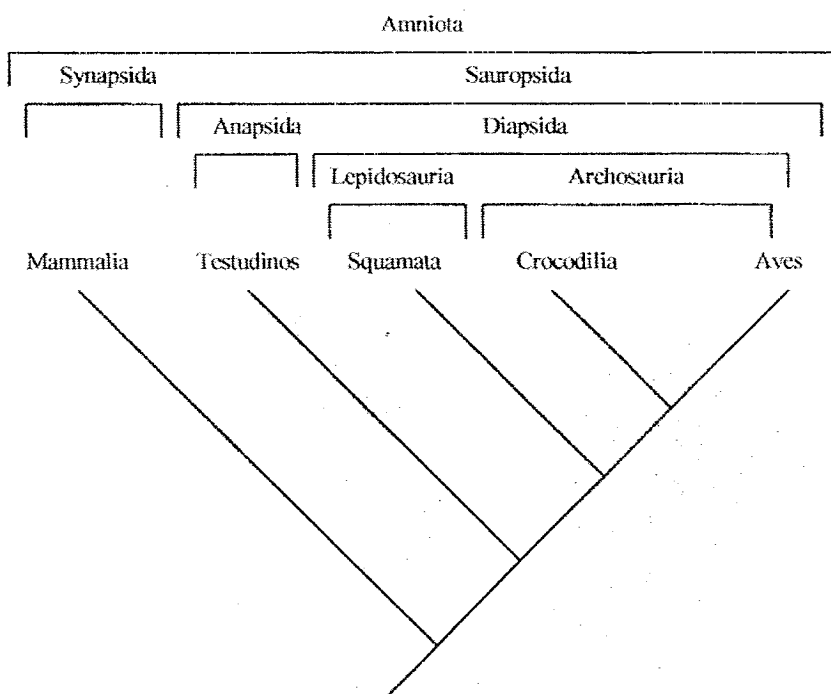


Figura 3. Cladograma de los grupos de amniotas. Las llaves indican los taxones monofiléticos de acuerdo con una clasificación cladista.

**Cuadro I.** Clasificaciones alternativas para taxones de amniotas: a, según los principios de la Taxonomía Evolutiva y b, según el enfoque de la Cladística (Wiley, 1981). La última es congruente con los grupos monofiléticos del cladograma de la figura 3.

**a. Clasificación tradicional**

Clase Mammalia  
 Clase Reptilia  
   Orden Testudinos  
   Orden Squamata  
   Orden Crocodilia  
 Clase Aves

**b. Clasificación cladista**

Superclase Synapsida  
 Clase Mammalia  
 Superclase Sauropsida  
 Clase Anapsida  
   Subclase Testudinos  
 Clase Diapsida  
   Subclase Lepidosauria  
     Orden Squamata  
   Subclase Archosauria  
     Orden Crocodilia  
     Orden Aves

La clasificación de los grandes grupos de insectos (actualmente Hexapoda) también ha cambiado, pues los apterigotas (Cuadro II a) no constituyen un grupo monofilético (Ax, 1987). En su reemplazo fue propuesta otra clasificación (Cuadro II b), en la cual algunos de los insectos primitivos que carecen de alas se incluyen en Entognatha (Diplura, Protura y Collembola) y otros en Ectognatha (Thysanura de la clasificación tradicional, divididos actualmente en Archaeognatha y Zygentoma) (Schuh, 2000). La principal sinapomorfía de los Entognatha es la presencia de mandíbulas y maxilas alojadas profundamente en una cavidad dentro de la cápsula cefálica. En Ectognatha, la presencia de mandíbulas, maxilas y labio libres en la cápsula cefálica (= ectognatismo) es un carácter primitivo, pero el grupo se halla justificado por varias sinapomorfías, entre ellas la presencia de antenas con artejos anillados, sin musculatura, excepto en el escape. En la actualidad la clase Insecta estaría conformada sólo por los Ectognatha (Mackerras, 1991).

**Cuadro II.** Clasificaciones alternativas para taxones de insectos: a, según los principios de la Taxonomía tradicional y b, de acuerdo con el enfoque de la Cladística (Ax, 1987; Schuh, 2000). En este caso se ha empleado una notación numérica como la que utilizó Hennig (1968) en reemplazo de las categorías tradicionales de la jerarquía linneana.

**a. Clasificación tradicional**

1. Apteigota  
   1.1. Diplura  
   1.2. Protura  
   1.3. Collembola  
   1.4. Thysanura

2. Pterygota

**b. Clasificación cladista**

1. Entognatha  
   1.1 Diplura  
   1.2 Ellipura  
     1.2.1 Protura  
     1.2.2 Collembola  
 2. Ectognatha (Insecta)  
   2.1 Archaeognatha (Machilidae)  
   2.2 Dicondylia  
     2.2.1 Zygentoma (Thysanura)  
     2.2.2 Pterygota

- A continuación se brinda una síntesis de los atributos de una buena clasificación biológica:
- Proporciona información detallada sobre las características de los organismos y la distribución de sus caracteres.
  - Refleja la historia evolutiva de los taxones.
  - Es estable, aunque flexible.
  - Es robusta, es decir, está apoyada por numerosas evidencias.
  - Los procedimientos y fundamentos sobre los cuales se basa, han sido claramente explicitados.
  - Sugiere explicaciones y permite realizar predicciones sobre el origen y evolución de los taxones y los caracteres.
  - Sirve como fundamento confiable para realizar estudios en otras áreas de la Biología Comparada.



Según Farris (1979 a, b, 1980, 1983) las clasificaciones cladistas son la que tienen un mayor contenido informativo, es decir, que brindan mayor información sobre las características de los organismos y la distribución de los caracteres. Asimismo sólo los grupos monofiléticos, nombrados formalmente de acuerdo con las reglas de Nomenclatura Biológica o definidos de modo informal, se pueden utilizar para poner a prueba hipótesis en el campo de la Biología Comparada (Biología Evolutiva, Biogeografía Histórica, Paleontología, etc.).

Las clasificaciones se consideran estables cuando no cambian sustancialmente con la adición de nuevos taxones, nuevos caracteres, y/o con la aplicación de distintas estrategias de análisis de datos. En las últimas dos décadas, el uso de datos moleculares y de algoritmos de parsimonia produjo numerosas modificaciones en algunas clasificaciones que habían permanecido estables durante más de un siglo (Mayr, 1998). No obstante, la aplicación de las nuevas metodologías también ha confirmado la monofilia de muchos grupos tradicionalmente reconocidos por los taxónomos, como por ejemplo los mamíferos, los insectos pterigotas, los himenópteros apócrita, etc.

El progreso en la proposición de clasificaciones cada vez más estables y robustas se debe en gran medida, a la posibilidad de emplear nuevas fuentes de información y poderosas herramientas de análisis de datos. Para que esto sea posible, sin embargo, es necesario que los distintos especialistas expliquen y justifiquen las decisiones adoptadas en el tratamiento de dichos datos (codificación de caracteres, algoritmos utilizados, esquemas de pesado de caracteres), los criterios seguidos para transformar un cladograma en una clasificación, para asignar rangos, como así también, los problemas aun no resueltos.

La capacidad de predicción de una clasificación se refiere a dos aspectos principales (Ax, 1987), la predicción del descubrimiento de características ya conocidas, en organismos nuevos o todavía insuficientemente analizados y la predicción del descubrimiento de características desconocidas, en especies o grupos de especies que han sido bien estudiados. Platnick (1978) ha destacado la importancia predictiva de las clasificaciones cladistas, en particular de características no conocidas. Esto se debe a que una vez descubiertos ciertos patrones o regularidades en la distribución de los caracteres, es posible predecir su aparición en determinados taxones. Un ejemplo típico de clasificación natural, predictiva (aunque no jerárquica), es la "tabla periódica de los elementos" (Wiley, 1981). En ella, las entidades (= átomos) se hallan ordenadas de acuerdo con determinadas cualidades (número atómico), de modo que el conocimiento de las leyes que rigen este ordenamiento, permitió predecir ciertos procesos (e.g. reacciones químicas), e inclusive, la existencia de elementos hasta ese momento desconocidos.

## PRINCIPALES CONVENCIONES PARA TRANSFORMAR UN CLADOGRAMA EN UNA CLASIFICACIÓN

### Subordinación y secuenciación

Para transformar un cladograma en una clasificación, sin perder información filogenética, se han propuesto una serie de convenciones (Wiley, 1979; 1981; Ax, 1987; Forey *et al.*, 1992; Morrone, 2000). Las más importantes son las de **subordinación y secuenciación** (Wiley, 1981; Schuh, 2000). La aplicación de una u otra convención se relaciona, en gran medida, con la topología del cladograma obtenido (si es simétrico o asimétrico) (Fig. 4).

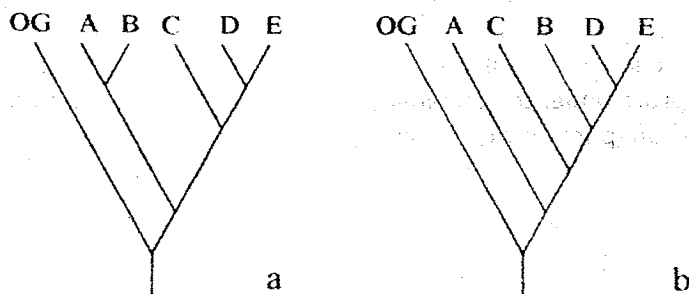


Figura 4. Cladogramas de cinco géneros (A-E) y el *outgroup* (OG), correspondientes a una superfamilia hipotética: a, simétrico; b, asimétrico.

La **subordinación** consiste en asignar a los taxones surgidos a partir de cada ramificación dicotómica del cladograma, un rango menor (categoría subordinada) que a los taxones parentales (Farris, 1976; Wiley, 1979). Asimismo los taxones hermanos subordinados, deberán tener el mismo rango. Para indicar cada uno de los niveles de subordinación de los taxones se utilizan sangrías (Cuadro III a, d).

La **secuenciación** (Nelson, 1972, 1973) se aplica generalmente cuando todo el cladograma es asimétrico, o en las ramas asimétricas de un cladograma. En este caso todos los taxones terminales se listan en una secuencia filogenética, desde la raíz hacia la corona, y se les asigna igual categoría (Cuadro III c). Tanto la convención de secuenciación como la de subordinación respetan la monofilia de los grupos.

**Cuadro III.** Distintas opciones de clasificaciones cladistas para los cladogramas de la figura 4, simétrico (a, b) y asimétrico (c, d).

**a. Por subordinación**

Familia A-B  
     Género A  
     Género B  
 Familia C-E  
   Subfamilia C  
     Género C  
   Subfamilia D-E  
     Género D  
     Género E

**b. Por subordinación-secuenciación**

Familia A-B  
     Género A  
     Género B  
 Familia C-E  
   Género C  
   Género D  
   Género E

**c. Por secuenciación**

Familia A-E  
     Género A  
     Género C  
     Género B  
     Género D  
     Género E

**d. Por subordinación**

Familia A  
     Género A  
 Familia C-E  
   Subfamilia C  
     Género C  
   Subfamilia B, D, E  
     Tribu B  
       Género B  
     Tribu D-E  
       Género D  
       Género E

El hecho de que todos los niveles de la Jerarquía linneana resulten insuficientes para ubicar los grupos monofiléticos de los cladogramas de diferentes grupos de organismos ha dado lugar a la propuesta de sistemas alternativos, que emplean prefijos numéricos en reemplazo de las categorías de la Jerarquía linneana (Morrone, 2000). Estos sistemas, sin embargo, no han tenido mayor aceptación (Christoffersen, 1995).

Una clasificación filogenética debería ser mínimamente redundante y novedosa (Farris, 1976; Wiley, 1979, 1981) es decir que cuando se propone un nuevo esquema clasificatorio se recomienda no emplear categorías innecesarias, y modificar la o las clasificaciones previas, lo mínimo posible. Si siempre se aplicara el procedimiento de subordinación, se llegarían a reconocer cientos y hasta miles de categorías, lo cual sería poco práctico. Es por ello que en la proposición de clasificaciones cladísticas, habitualmente se aplica un **procedimiento combinado** de subordinación (para las ramas simétricas del árbol) y de secuenciación (para las ramas asimétricas) (Cuadro III b).

***Sedis mutabilis, incertae sedis* y clasificación de taxones fósiles (= plesion)**

El enfoque Cladista ha favorecido el análisis filogenético conjunto de taxones fósiles y actuales (Farris, 1976), como así también, la clasificación combinada de los mismos. Debido a lo in-

completo del registro fósil y a que muchos taxones extinguidos son conocidos sobre la base de material fragmentario, suele resultar dificultosa la asignación de los mismos a determinadas categorías (Hennig, 1968; Patterson & Rosen, 1977; Wiley, 1981). Es por ello que en las clasificaciones que incluyen taxones fósiles y actuales, resulta útil el uso de términos como *incertae sedis* y *sedis mutabilis*.

Un **plesion** es un grupo monofilético para un taxón fósil, y en los cladogramas y clasificaciones se lo suele identificar precedido por un símbolo en forma de daga o cruz (Forey *et al.*, 1992). El término *incertae sedis* (del latín posición incierta) se emplea para taxones cuya asignación a una categoría superior de la clasificación resulta dudosa, y el término *sedis mutabilis* (del latín posición cambiante), para taxones involucrados en politomías de los cladogramas (Nelson, 1972; Patterson & Rosen, 1977; Wiley, 1981; Forey *et al.*, 1992; Morrone, 2000). Las politomías pueden ser interpretadas como procesos de especiación o cladogénesis múltiple (politomías duras), o como relaciones filogenéticas aun no resueltas (politomías blandas).

Algunas de las convenciones propuestas para la clasificación de taxones fósiles son las siguientes:

- En las clasificaciones que incluyen taxones fósiles y actuales, los plesion deberán considerarse como grupos hermanos de los restantes, y/o como *incertae sedis* o *sedis mutabilis*. Por ejemplo, la clasificación correspondiente a un cladograma de peces teleósteos, con una especie fósil basal (*Anaethalion vadali*) y una tricotomía que incluye tres órdenes vivos, es la siguiente (Patterson & Rosen, 1977):

Cohorte Elopomorpha

Elopomorpha, *incertae sedis*: plesion *Anaethalion vadali*

Orden Elopiforme, *sedis mutabilis*

Orden Megalopiformes, *sedis mutabilis*

- Los grupos monofiléticos fósiles o actuales cuyas relaciones resulten inciertas, deberán ubicarse como *incertae sedis* en la jerarquía, al nivel cuyas relaciones sean mejor conocidas (Wiley, 1981). A continuación se brinda un ejemplo referido a la clase Aves, orden Palaeognathiformes:

Suborden Tinami (perdices)

Suborden Ratiti (aves no voladoras)

Infraorden Apteryges

Superfamilia Apterygoidea (kiwis)

+ Superfamilia Dinornithoidea (moas)

+ Infraorden Dromornithes (*incertae sedis*)

+ Infraorden Eremopezithes (*incertae sedis*)

Infraorden Struthiones

+ Superfamilia Aepyornithoidea (aves elefante)

Superfamilia Struthionoidea

Familia Casuariidae (casuarios y emúes)

Familia Struthionidae (avestruces y ñandúes)

Patterson & Rosen (1977) han propuesto una convención referida a la incorporación provisoria de grupos parafiléticos en las clasificaciones, pero con los nombres entre comillas, e indicando que son incluidos como *incertae sedis*. Sin embargo la mayoría de los cladistas no está de acuerdo con incorporar grupos no monofiléticos a las clasificaciones (Schuh, 2000).

## PROBLEMA DEL RANKING, TAMAÑO Y EQUIVALENCIA DE LOS TAXONES SUPERIORES

La asignación de categorías a los taxones (= *ranking*) es un procedimiento que comporta subjetividad y arbitrariedad (Mayr & Ashlock, 1991; Cristoffersen, 1995). Mishler & Theriot (2000)

han señalado que las decisiones relativas al *ranking* de los grupos monofiléticos involucran criterios prácticos (e.g. número y calidad de las sinapomorfias que soportan los grupos), y están condicionadas por el uso de la Jerarquía linneana, de modo que la aplicación de nombres científicos a dichos grupos es subjetiva.

Por otra parte no existe una equivalencia entre la categorización de los taxones en distintos grupos de organismos. Esto significa que no hay criterios universales para reconocer taxones de rango familia, tribu, género, etc., razón por la cual una familia de insectos no es equivalente a una de plantas vasculares, ni a una familia de vertebrados. Hennig (1968) propuso correlacionar las edades absolutas de origen de los taxones, con clases de edades delimitadas por convención, sobre la base de una escala de tiempo geológico, y de este modo intentó resolver el problema de la equivalencia de los taxones, pero su propuesta resulta poco práctica y no ha tenido aceptación (Christoffersen, 1995). La última propuesta para resolver el problema del ranking y la falta de ajuste entre el sistema linneano tradicional y el sistema filogenético, es el PhyloCode (ver capítulo 2), el cual provee una serie de reglas para nombrar clados a través de una referencia explícita a sus relaciones filogenéticas. De acuerdo con este código, el cual aun no ha entrado en vigencia, la asignación de rangos no es parte del proceso de asignación de nombres. Para más detalles sobre el PhyloCode se puede consultar la página [www.ohiou.edu/phylocode](http://www.ohiou.edu/phylocode).

Hay una gran variación en el tamaño de los taxones supraespecíficos, e.g. algunos géneros como *Drosophila* (Diptera) reúnen más de 1500 especies, en tanto que otros, como el género vegetal *Ginkgo*, incluye una sola especie, *G. biloba*, y es el único representante de la familia Ginkgoaceae, y del orden Ginkgoales. La presencia de géneros monotípicos o con pocas especies se debe en algunos casos, a que durante la evolución del grupo hubo mucha extinción y/o escasa diversificación (Mayr & Ashlock, 1991). Las extinciones suelen producir discontinuidades o *gaps*, que facilitan el reconocimiento de los grupos taxonómicos, de modo que los taxones más antiguos están generalmente mejor diferenciados que los grupos más recientes. Asimismo, el tamaño de los taxones es una consecuencia del criterio aplicado por los taxónomos para definirlos o delimitarlos. Una de las críticas que los evolucionistas han formulado a los cladistas, es precisamente que las clasificaciones propuestas por estos últimos incluyen taxones demasiado grandes (y por lo tanto heterogéneos) o muy pequeños (frecuentemente monotípicos) (Ashlock, 1974; Mayr, 1974). En todas las escuelas de la sistemática hay especialistas que prefieren reconocer taxones de gran tamaño (*lumpers*) y taxónomos que optan por dividir los taxones grandes en otros más pequeños (*splitters*) (Mayr, 1969). La tendencia que predomina en la actualidad, es conservar los nombres y categorías de taxones monofiléticos muy diversos pero bien conocidos, tales como *Drosophila*, y dividirlos en subgéneros o grupos de especies con nombres informales (no reglamentados por los códigos de nomenclatura). Un criterio similar se emplea para clasificar taxones superiores, por ejemplo Curculionoidea (Coleoptera) es la superfamilia más diversa de los seres vivos, con alrededor de 60.000 especies, y para la misma se han propuesto alrededor de 600 nombres de familias, pero en la actualidad se reconocen sólo seis o siete familias, y unos 70 nombres familiares de las clasificaciones se emplean como nombres de tribus (Kuschel, 1995; Marvaldi *et al.*, 2002).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO I

Los Deuterostomata constituyen un grupo monofilético dentro del cual se incluyen cinco taxa: Echinodermata, Hemichordata, Tunicata, Cephalochordata y Vertebrata (= Craniata). La posición de los Craniata (= Vertebrados) ha sido muy discutida y existen distintas propuestas de clasificación.

A continuación se ilustran dos de estas propuestas, en que los cinco taxa mencionados previamente aparecen formando parte de distintos grupos:

**Clasificación de Schaeffer (1987)**

Deuterostomata  
 Echinodermata  
 Pharyngothremata  
 Hemichordata  
 Chordata  
 Tunicata  
 Myomerozoa  
 Craniata  
 Cephalochordata

**Clasificación de Jeffries (1986)**

Deusterotomata  
 Hemichordata  
 Dexiothetes  
 Equinodermata  
 Chordata  
 Cephalochordata  
 Calcichordata  
 Craniata  
 Tunicata

1. Dibuje los cladogramas correspondientes a cada una de las clasificaciones propuestas para los Deuterostomata, considerando cinco taxones terminales (Echinodermata, Hemichordata, Tunicata, Cephalochordata y Craniata).
2. Señale por medio de una llave, sobre los cladogramas, cuáles son los taxones de rango superior reconocidos en las clasificaciones de Schaeffer (1987) y Jeffries (1986).
3. Compare ambos cladogramas (= clasificaciones) y mencione cuál o cuáles de los taxones de rango superior no son congruentes.

**EJERCICIO 2**

En la figura 5 se mencionan 14 especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae), que diferentes especialistas asignaron a los géneros *Atrichonotus* Buchanan, 1939 (sp. tipo *A. taeniatulus* Berg), *Eurymetopus* Schoenherr, 1840 (sp. tipo *E. fallax* Boheman), *Floresianus* Hustache, 1939 (sp. tipo *F. sordidus* Hustache) y *Floresianellus* Lanteri, 1981 (sp. tipo *F. convexifrons* Hustache, por designación posterior de Lanteri). Un análisis cladístico de este grupo (Lanteri & Morrone, 1995) dio por resultado un cladograma pectinado en que sus 14 especies se ubican en una secuencia filogenética, que comienza con la especie *Atrichonotus pacificus* y termina con *Eurymetopus unicolor*. De acuerdo con dicha secuencia:

1. ¿Qué condición reviste cada uno de los géneros delimitados en la figura 5, según el criterio de los distintos especialistas? ¿Cuáles son monofiléticos y cuáles parafiléticos?
2. ¿Considera que las clasificaciones propuestas son congruentes con los principios básicos de la Cladística? ¿Por qué?
3. ¿Qué modificaciones propondría? ¿Qué cambios nomenclaturales deberían adoptarse?

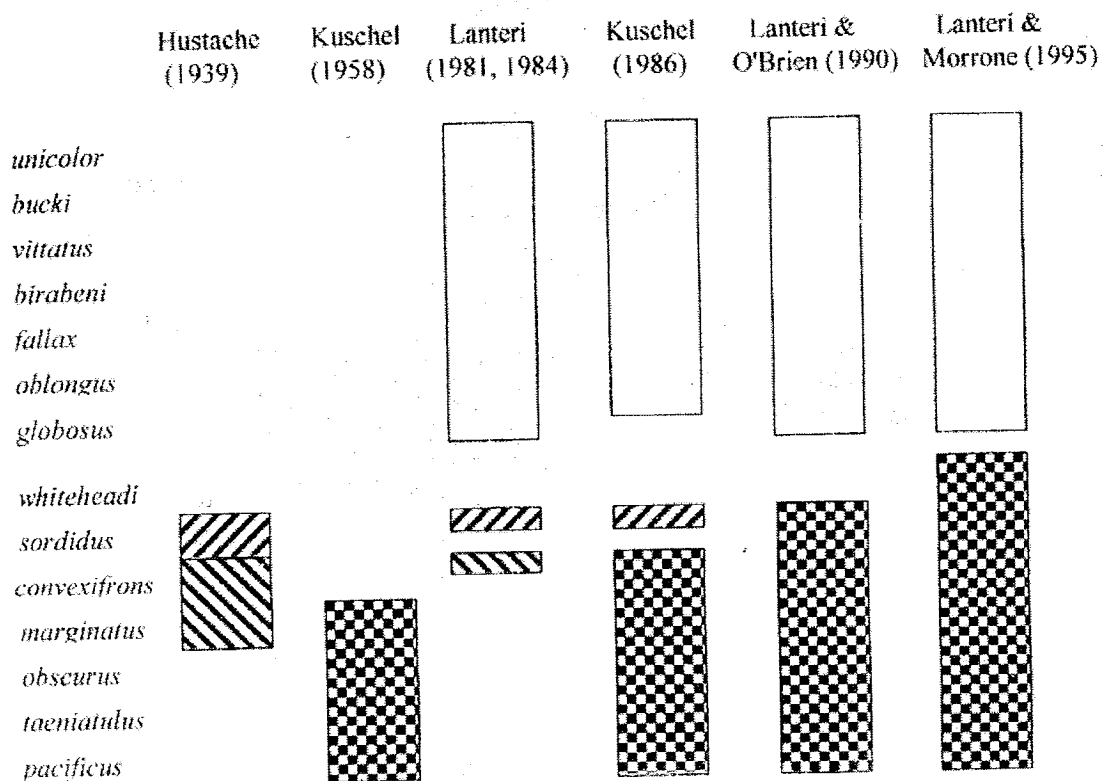


Figura 5. Esquema que muestra distintos agrupamientos para 14 especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae). Los distintos especialistas asignaron dichas especies a los géneros *Atrichonotus* (recuadros cuadriculados), *Eurymetopus* (recuadros blancos), *Floresianus* (recuadros con rayas oblicuas hacia abajo) y *Floresianellus* (recuadros con rayas oblicuas hacia arriba) (modificado de Lanteri & Morrone, 1995).

### EJERCICIO 3

En la figura 6 se ilustra un cladograma correspondiente a 11 especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae), asignadas previamente a los siguientes géneros:

- *Priocyphus* Hustache, 1939: *P. bosqi* (especie tipo), *P. glaucus*, *P. hirsutus*, *P. humeridens*, *P. hustachei*, *P. inops*, *P. kuscheli*, *P. ovalipennis* y *P. viridinitens*.
- *Cyrtomon* Schoenherr, 1833: *C. gibber* (especie tipo con cuatro subespecies).
- *Mendozella* Hustache, 1939: *M. curvispinis* (especie tipo).

1. ¿El cladograma obtenido es consistente con la clasificación previa? Justifique su respuesta.
2. En caso de no haber coincidencia entre la clasificación previa y una que refleje las relaciones expresadas en el cladograma ¿Qué alternativas de clasificación cladista propondría? Considere la posibilidad de redefinir los géneros mencionados y/o de crear nuevos géneros.
3. ¿Qué cambios nomenclaturales deberían acompañar las decisiones taxonómicas adoptadas?

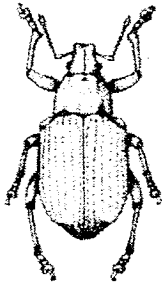
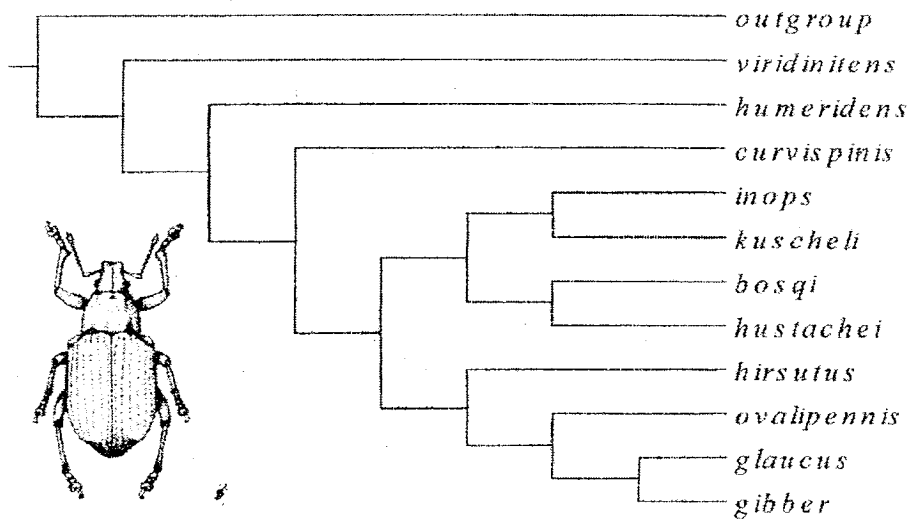


Figura 6. Cladograma correspondiente a 11 especies de Curculionidae de la tribu Naupactini basado en 45 caracteres morfológicos (modificado de Lanteri & Morrone, 1991)

#### EJERCICIO 4

De acuerdo con una clasificación tradicional, los géneros *Pseudostoma* y *Cylindrostoma*, (platelmintos, turbelarios, prolecitofóridos), incluían tres y dos especies, respectivamente: *P. klostermani* Smith, 1836 (= especie tipo); *P. quadriculatum* Smith, 1836, y *P. gracilis* Thompson, 1877; *C. gracilis* Taylor, 1869 y *C. fingalianum* Mayr, 1812 (= especie tipo). Un estudio filogenético hipotético basado en datos moleculares, dio por resultado el siguiente cladograma:

((*P.klostermani*, *P. quadriculatum*) (*C. gracilis* (*P. gracilis*, *C. fingalianum*)))

1. Sobre la base de las relaciones expresadas en el cladograma ¿Cree Usted necesario adoptar alguna decisión taxonómica y nomenclatural a nivel genérico y/o específico? Justifique su respuesta.

#### EJERCICIO 5

Ronderos & Cigliano (1991) llevaron a cabo un análisis cladístico para establecer las relaciones filogenéticas en un grupo monofilético de tucuras de la familia Acrididae, tribu Dichroplini, de distribución Andina. Dicho grupo incluye los géneros *Boliviacris* Ronderos & Cigliano, *Baeacris* Rowell & Carbonell, *Bogotacris* Ronderos, *Chibchacris* Hebard, *Keyacris* Ronderos & Cigliano, y dos grupos de especies de *Dichroplus* Stål, *D. punctulatus* y *D. peruvianus*, que también presentaban las sinapomorfías del grupo. La especie tipo del género *Dichroplus* pertenece al grupo de especies de *D. maculipennis*, el cual no fue incluido en el análisis por no presentar las sinapomorfías referidas. El *outgroup* elegido fue el género *Timotes* Roberts.

1. Sobre la base de la información brindada y de las relaciones expresadas en el cladograma de la figura 7 ¿Qué decisiones taxonómicas y nomenclaturales tomaría?

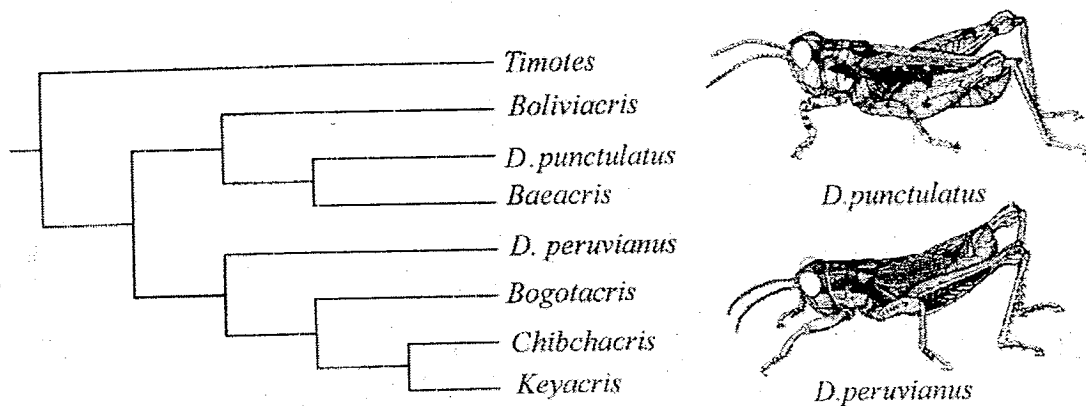


Figura 7. Cladograma de Acridios de la tribu Dichroplini, de distribución andina (modificado de Ronderos & Cigliano, 1991).

### EJERCICIO 6

El cladograma de la figura 8 ilustra las relaciones genealógicas entre siete especies hipotéticas:

1. Construya una clasificación, por subordinación y/o por secuenciación, considerando que todas las especies pertenecen a un mismo orden de animales.
2. Brinde varios ejemplos de grupos mono, para y polifiléticos, indicando en cada caso cuáles son las especies hipotéticas incluidas en ellos.

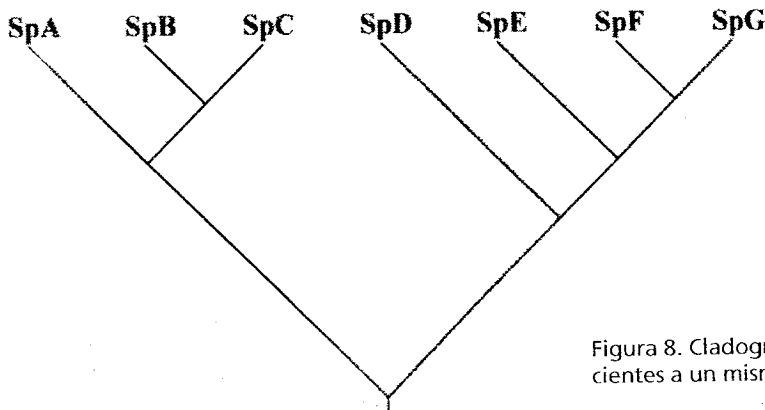


Figura 8. Cladograma de especies hipotéticas pertenecientes a un mismo orden de animales.

### BIBLIOGRAFÍA CITADA

ASHLOCK, P. D. 1974. The uses of Cladistics. *Annual Review in Ecology and Systematics* 5: 81-99.

AX, P. 1987. *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the basis of their Phylogenesis*. John Wiley & Sons, A Wiley-

Interscience Publication, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore.

CHRISTOFFERSEN, M. L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics and evolutionary ranking. *Systematic Biology* 44: 440-454.



- CRONQUIST, A. 1987. A botanical critique of Cladism. *The Botanical review* 53: 1-52.
- FARRIS, J.S. 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Systematic Zoology* 23:548-554.
- FARRIS, J. S. 1976. Phylogenetic classification of fossils with recent species. *Systematic Zoology* 25: 271-282.
- FARRIS, J.S. 1979a. On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology* 28:200-213.
- FARRIS, J.S. 1979b. The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 28:433-519.
- FARRIS, J.S. 1980. The efficient diagnoses of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 29:336-401.
- FARRIS, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36. En: Platnick N. I. & V. Funk (eds), *Advances in Cladistics, vol. 2. Proceedings of the 2<sup>o</sup> meeting of the Willi Hennig Society*, Columbia Univ. Press, New York.
- FOREY, P.L., C. L. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R.W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT & D.M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- GATESY, J., M. MILINKOVITCH, V. WADDELL & M. STANHOPE. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level Artiodactyl taxa. *Systematic Biology* 48(1): 6-20.
- HENNIG, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires.
- JEFFRIES, R.S. 1986. *The origin of the Vertebrates*. British Museum (Natural History), Londres.
- KITCHING, I.J., P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES & D. M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd. edition, The Systematic Association Publication N<sup>o</sup> 11, Oxford University Press Inc., New York.
- KNOX, E. B. 1998. The use of hierarchies as organization models in systematics. *Biological Journal of Linnean Society* 63: 1-49.
- KUSCHEL, G. A. 1995. phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoires of the Entomological Society of Washington* 14: 5-33.
- LANTERI, A. A. 1989. Análisis comparativo de las escuelas clasificatorias actuales. *Actas 1<sup>o</sup> Congreso Argentino de Entomología*, Pp. 51-60, Tucumán.
- LANTERI, A. A. & J. J. MORRONE. 1991. Cladistic analysis of *Priocyphus* Hustache and related genera (Coleoptera: Curculionidae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington* 93: 278-287.
- LANTERI, A. A. & J. J. MORRONE. 1995. Cladistics of the *Naupactus leucoloma* species group, *Atrichonotus*, and *Eurymetopus* (Coleoptera: Curculionidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 54: 99-112.
- MACKERRAS, I. M. 1991. *The Insects of Australia. A textbook for students and research workers. Vol. 1*, Div. of Entomology, CSIRO, Melbourne Univ. Press, Australia.
- MARVALDI, A. E., A. S. SEQUEIRA, C. W. O'BRIEN & B. D. FARRELL. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera: Curculionidae). Do niche shifts accompany diversification? *Systematic Biology* 51(5): 761-785.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. Mc-Graw Hill, Inc., New York.
- MAYR, E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschriften zoologische Systematik Evolutionsforsch* 12: 94-128.
- MAYR, E. 1998. *Así es la biología*. Debate pensamiento, Ed. Debate, Madrid.
- MAYR, E. & P. D. ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. Mc Graw-Hill, Inc., New York.
- MISHLER, B. D. & E. C. THERIOT. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler & Theriot): Monophyly, Apomorphy and Phylogenetic species concepts. Pp. 44-54. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier (eds.). *Species concepts and phylogenetic theory. A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- MORRONE, J. J. 2000. *El lenguaje de la Cladística*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- NELSON, G. J. 1972. Phylogenetic relationships and classification. *Systematic Zoology* 21:227-231.
- NELSON, G. J. 1973. Monophyly again? a reply to P. H. Ashlock. *Systematic Zoology* 22: 310-312.
- NELSON, G. J. 1989. Species and taxa: Systematics and Evolution. Pp. 60-84. En: Otte D. & J. A. Endler (eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, Mass.
- PATTERSON, C. & D. E. ROSEN. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the New York American Museum of Natural History* 158: 172.
- PLATNICK, N. I. 1978. Gaps and prediction in classification. *Systematic Zoology* 27: 272-474.
- RONDEROS, R. A. & M. M. CIGLIANO. 1991. The Andean Dichroplini: Cladistic analysis with description of *Keyacris* n. gen. and *Ponderacris* n. gen. (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae). *Transactions of the American Entomological Society* 117: 167-191.
- SCHAEFFER, B. 1987. Deuterostome monophyly and phylogeny. *Evolutionary Biology* 21: 179-235.

SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.

van DIJK, M. A., M. E. PARADIS, F. CATZEFLIS & W. W. de JONG. 1999. The virtues of gaps: Xenarthra (Edentata) monophyly supported by a unique deletion in alfa A-crystallin. *Systematic Biology* 48: 94-106.

WHEELER, W. C. & C. Y. HAYASHI. 1998. The phylogeny of the extant Chelicerate orders. *Cladistics* 14: 173-192.

WILEY, E. O. 1979. An annotated linnaean hierarchy. With comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology* 28: 308-337.

WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.

## CAPÍTULO 12

# CLADÍSTICA Y SUS APLICACIONES EN BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y PALEONTOLOGÍA

CICLIANO, M. MARTA, MARTA S. FERNÁNDEZ Y ANALÍA A. LANTERI



### GENERALIDADES

La metodología cladista ha tenido un gran impacto no sólo en las ciencias de la clasificación (Taxonomía= Sistemática), sino también en otras disciplinas de la Biología Comparada como son la Biología Evolutiva, la Biogeografía Histórica, la Paleontología, y también en estudios sobre Adaptación, Especiación, Coevolución, Etología y Biología de la Conservación (Nelson & Platnick, 1981; Coddington, 1988; Carpenter, 1989; Brooks & McLennan, 1991; Miles, 1993; Morrone & Crisci, 1995; Grandcolas, 1997; Benton *et al.*, 1999; Humphries & Parenti, 1999; Crisci *et al.*, 2000). Tanto la Sistemática como las demás disciplinas mencionadas intentan recuperar patrones congruentes, ya sea entre diferentes sets de caracteres de un mismo grupo de organismos (Sistemática Filogenética), entre áreas de distribución de distintos taxones (Biogeografía Histórica) o entre relaciones filogenéticas de hospedadores y sus asociados (Coevolución), etc.

Dado que la Cladística contribuye a poner en evidencia dichos patrones, se ha convertido en una herramienta metodológica fundamental para el desarrollo de estas disciplinas. Una vez obtenidos los cladogramas es posible formular explicaciones sobre los posibles procesos biológicos que dieron origen a los patrones expresados en los mismos, en un contexto histórico (Carpenter, 1989). Por ejemplo, en el caso de cladogramas de taxones, se pueden explicar procesos de especiación, la evolución de ciertos caracteres, el surgimiento de adaptaciones, la diversificación de determinados grupos de organismos, etc. La independencia entre los procedimientos para la obtención de dichos patrones (= cladogramas) y la explicación de los procesos que los originaron resulta fundamental para realizar una verdadera contrastación de las teorías biológicas (Carpenter 1989; Brooks & McLennan, 1991; Grandcolas, 1997).

Varios campos de la Biología Comparada, además de la Sistemática, y también diversos estudios de Biología General requieren de los conocimientos que provee la Cladística, ya que ésta contribuye a interpretar críticamente procesos evolutivos. A continuación se enumeran las áreas de la Biología en las cuales la Cladística ha tenido un mayor impacto:

#### 1. Adaptación

- a) Estudio de la evolución y valor adaptativo de caracteres mediante mapeo y optimización.
- b) Análisis de la diversificación de clados hermanos.

#### 2. Especiación

Estudio de los tipos de especiación consistentes con los cladogramas obtenidos.

#### 3. Etología

Estudios sobre evolución del comportamiento.

#### 4. Paleontología y Estratigrafía

Evaluación de la congruencia entre la filogenia y el registro estratigráfico.

#### 5. Biogeografía histórica

Biogeografía vicariante.

## 6. Coevolución

Análisis del grado de congruencia entre cladogramas de organismos asociados, por ejemplo hospedadores-parásitos, plantas- fitófagos, etc.

## 7. Biología de la conservación

Elección de taxones y áreas prioritarias para conservación.

## CLADÍSTICA Y ADAPTACIÓN

Los caracteres adaptativos son aquellos que confieren a los organismos alguna ventaja funcional o utilidad para vivir en un determinado ambiente y que surgieron históricamente como resultado de la Selección Natural (Gould & Vrba, 1982). Según Brooks & McLennan (1991) el proceso de la adaptación tiene tres componentes: el origen, la diversificación, y el mantenimiento o conservación de los caracteres. La Cladística contribuye al estudio del origen y la diversificación de los caracteres adaptativos; en tanto que la Ecología Evolutiva se concentra en el estudio de los procesos responsables de las interacciones entre los organismos y su ambiente, los cuales determinan el mantenimiento de los caracteres adaptativos (Coddington, 1988; Carpenter, 1989; Brooks & McLennan, 1991; Wantrop *et al.* 1990; Grandcolas *et al.*, 1994).

### Análisis del origen de caracteres adaptativos

Para estudiar la historia de transformación de ciertos caracteres supuestamente adaptativos, es preciso identificar los linajes donde se produjo la evolución del carácter, determinar la secuencia de transformación de dicho carácter, y los cambios ambientales que habrían acompañado esta transformación (Wenzel & Carpenter, 1994). Los pasos a seguir para estudiar el origen de caracteres adaptativos aplicando técnicas cladísticas son los siguientes (Baum & Larson, 1991; Andersen, 1995; Cigliano & Morrone, 2000):

- Se construye un cladograma con caracteres independientes de aquéllos cuya evolución se quiere analizar.
- Se optimizan el o los caracteres en estudio sobre el cladograma obtenido en el paso previo. La optimización de caracteres (asignación de los estados de caracteres a los nodos del cladograma) se realiza según el procedimiento explicado en el Capítulo 9 de acuerdo con un criterio de simplicidad previamente establecido, por ejemplo Parsimonia de Wagner.
- Se analiza cuántas veces surgió independientemente el o los caracteres supuestamente adaptativos y su correlación con determinadas funciones.
- Si una función aparece primero y el carácter morfológico asociado, con posterioridad, se interpreta que éste es irrelevante desde el punto de vista de la adaptación que podría conferirle al organismo. Si la función y el carácter morfológico aparecen al mismo tiempo, o aparece primero el carácter morfológico y luego la nueva función, es posible que dicho carácter morfológico sea adaptativo (Fig. 1). Para confirmar esta hipótesis será necesario analizar si existe correlación con alguna variable ambiental.

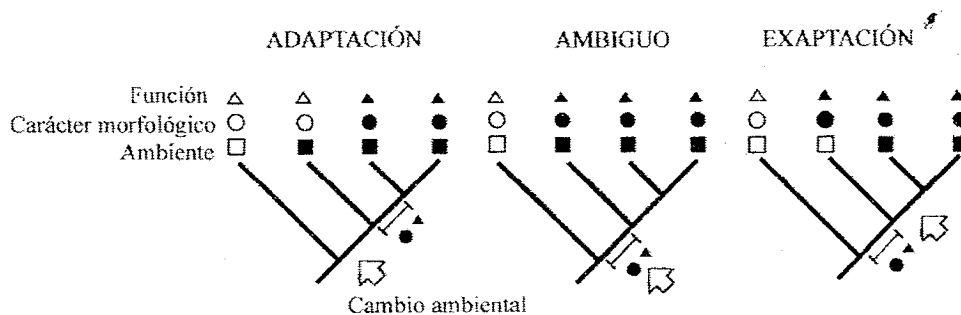


Figura 1. Evolución de un carácter morfológico (círculo) y su función (triángulo) en relación con cambios en las condiciones ambientales (cuadrado). **Adaptación:** Si el estado apomórfico del carácter morfológico (círculo negro) y su función (triángulo negro) evolucionan conjuntamente luego de que se produce el cambio ambiental (cuadrado negro), se interpreta que estos caracteres confieren al organismo alguna ventaja adaptativa. Habrían surgido como respuesta a dicho cambio, por Selección Natural. **Ambigüedad:** Si el carácter

morfológico apomórfico y la función evolucionan simultáneamente con el cambio ambiental, la situación es ambigua con respecto a la adaptación. **Exaptación:** Si el carácter morfológico apomórfico y la función evolucionaron simultáneamente pero surgieron antes del cambio ambiental, se interpreta que hubo exaptación. Los cambios morfo-funcionales no son producto de la Selección Natural. Ilustración modificada de Andersen (1995).

### **Análisis de la diversificación en clados hermanos**

Sirve para poner a prueba hipótesis acerca de la correlación que existiría entre el surgimiento de una novedad evolutiva (apomorfía) y el grado de diversificación alcanzado por un clado determinado. Se interpreta que cuando el carácter adaptativo surge tempranamente en un grupo monofilético, éste podría alcanzar una mayor diversificación con respecto al taxón hermano en el que dicho carácter está ausente. Es decir que el clado cuyos miembros poseen la novedad evolutiva clave, debería ser particularmente diverso o rico en especies, ya que la posesión de la innovación explicaría su éxito evolutivo (Mitter *et al.*, 1988). Por ejemplo si se comparan dos géneros hermanos, el primero con un carácter supuestamente adaptativo y 100 especies, y el segundo sin dicho carácter y con solo 10 especies, se podría inferir que la presencia del carácter ha favorecido la diversificación del grupo que lo posee (Brooks & McLennan, 1991). Los pasos a seguir son los siguientes (Miles & Dunham, 1993):

- Se construye un cladograma y se identifican los grupos monofiléticos que poseen el carácter adaptativo.
- Se identifican los grupos hermanos que carecen de dicha novedad evolutiva.
- Se compara el grado de diversificación alcanzado por los grupos monofiléticos en estudio y sus clados hermanos.

### **CLADÍSTICA Y ESPECIACIÓN**

La especiación es un proceso evolutivo que determina el origen de nuevas especies a partir de una o más especies ancestrales (el último caso ocurre cuando las nuevas especies se originan por hibridación). Las distintas poblaciones de una misma especie ancestral suelen acumular cambios genéticos como son las mutaciones de punto (sustituciones, pérdidas o inserciones de bases nitrogenadas), los reordenamientos cromosómicos o la variación surgida por *crossing over*, los cuales determinan una divergencia genética (ver Capítulo 5). Si aparece algún tipo de barrera reproductiva que impide el cruzamiento entre los individuos de dichas poblaciones ancestrales, éstas pueden originar nuevas especies. Asimismo, el aislamiento o interrupción del flujo génico entre poblaciones suele estar condicionado por la presencia de factores extrínsecos como son las barreras geográficas (ríos, océanos, cadenas montañosas, etc.) y/o ecológicas (poblaciones adaptadas a diferentes hábitats). La presencia o no de barreras geográficas determina los distintos modelos de especiación: alopátrida, peripátrida, parapátrida y simpátrida (Reig, 1983) (ver Capítulo 5).

La cladística contribuye a identificar los distintos modelos de especiación que pueden haber ocurrido durante la diversificación de un grupo monofilético (Brooks & McLennan, 1991). En este tipo de estudios, cuando se analizan los cladogramas se considera que cada uno de los nodos o puntos de ramificación representa un evento de especiación o evento cladogenético (Morrone, 2001). En las figuras 2 y 3 se ilustran modelos de especiación alopátrida y peripátrida, y los cladogramas congruentes con dichos modelos. Se observa que cada evento cladogenético está acompañado por un evento de separación a nivel de las áreas geográficas ocupadas por dichos taxones (evento vicariante). En el modelo de especiación alopátrida (Fig. 2) las especies surgidas a partir de cada evento cladogenético dicotómico, presentan autapomorfías; en el modelo de especiación peripátrida (Fig. 3), en cambio, solo una de las especies descendientes presenta novedades evolutivas (aquella que está más aislada geográficamente) en tanto que la otra no ha adquirido autapomorfías, de modo que es similar a la especie ancestral. La especiación peripátrida ocurre cuando una pequeña población periférica queda aislada geográficamente y en consecuencia experimenta cambios genéticos rápidos (ver Capítulo 5).

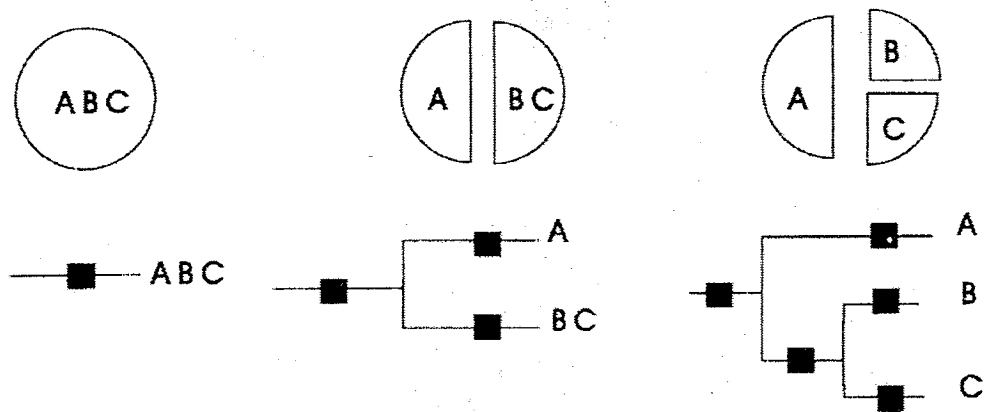


Figura 2. Arriba: Modelo de especiación alopátrida, con tres poblaciones ancestrales (ABC) y su posterior divergencia en presencia de barreras geográficas, hasta originar tres especies nuevas. Abajo: Cladogramas que representan el proceso descrito. Esquemas modificados de Morrone (2001).

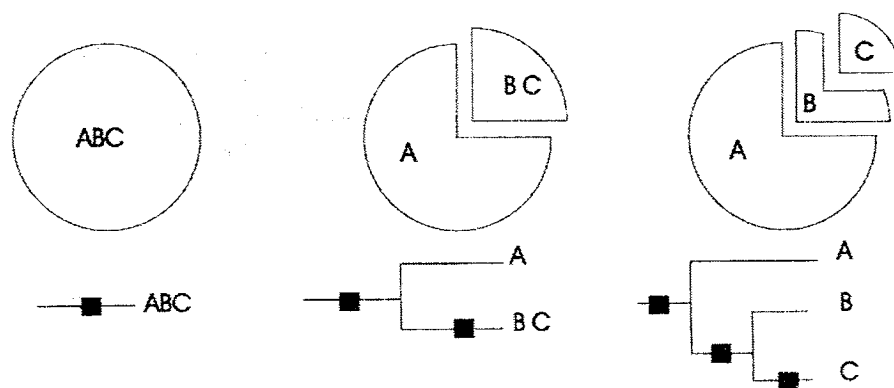


Figura 3. Arriba: Modelo de especiación peripátrida, con tres poblaciones ancestrales (ABC) y su posterior divergencia hasta dar origen a tres especies nuevas. Abajo: Cladogramas que representan el proceso descrito. En este caso la especie C, ha acumulado mayor número de cambios que las especies A y B. Esquemas modificados de Morrone (2001).

## CLADÍSTICA Y ETOLOGÍA

La Cladística contribuye al estudio de la evolución de los patrones de comportamiento en animales, por ejemplo, la evolución del comportamiento de insectos sociales (Carpenter, 1989; Schultz *et al.*, 1999). Es posible emplear cladogramas para establecer si existe correlación entre la evolución de dos o más caracteres etológicos, o entre un carácter morfológico y otro etológico (Brooks & McLennan, 1991). Para realizar este tipo de estudios se suelen llevar a cabo procedimientos de mapeo y optimización de caracteres de comportamiento sobre cladogramas obtenidos a partir de datos morfológicos, de modo similar al explicado al principio de este capítulo (Cladística y adaptación). De esta manera es posible establecer si la aparición de determinados caracteres morfológicos facilitó la evolución de cierto tipo de comportamiento.

En la figura 4 se brinda un ejemplo sencillo donde un carácter etológico apomórfico (comportamiento social avanzado) se mapeó sobre cladogramas de tribus de abejas obtenidos a partir de diferentes fuentes de caracteres. En la familia Apidae (Hymenoptera) el comportamiento presenta tres estados: *solitario o comunal* (estado plesiomórfico presente en las abejas de las orquídeas= Euglossini); *social primitivo* (estado apomórfico intermedio presente en los abejorros= Bombini) y *social avanzado* (estado apomórfico final, presente en las abejas melíferas o Apini y abejas sin aguijón o Meliponini). En las abejas con comportamiento social avanzado se observa una marcada diferenciación en castas y división del trabajo, altruismo entre los miem-

bros de una misma colonia, y gran complejidad en la comunicación química y a través de la danza que realizan las obreras para informar sobre la localización de las fuentes de alimento (Lanteri *et al.*, 2001). Los cladogramas basados en las evidencias morfológica y del ADN no brindan información coincidente sobre el origen del comportamiento social avanzado, ya que postulan uno (Fig. 4 a) y dos orígenes independientes (Fig. 4b); la evidencia total sugiere que este carácter surgió una sola vez en el antecesor de las tribus Apini y Meliponini. Esta última hipótesis es la más aceptada actualmente por los especialistas (Schultz *et al.*, 1999).

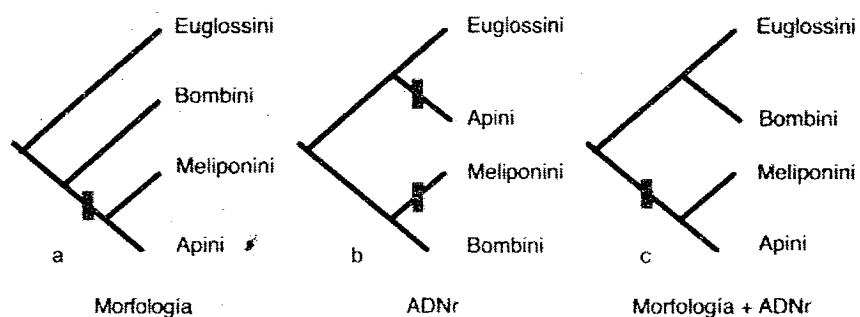


Figura 4. Cladogramas de tribus de abejas: a, basado en caracteres morfológicos; b, basado en caracteres del ADN; c, basado en ambas evidencias combinadas. El carácter apomórfico mapeado es el comportamiento social avanzado. Ilustración tomada de Lanteri *et al.* (2001).

### CLADÍSTICA Y PALEONTOLOGÍA

La Paleontología trabaja con dos fuentes de datos principales: la distribución de los caracteres en los taxones y la distribución temporal de los taxones en el registro fósil. A partir de la combinación de los cladogramas basados en evidencia morfológica (que especifican relaciones atemporales entre taxones hermanos) y de los datos estratigráficos, surgen los árboles evolutivos. Estos árboles son utilizados para evaluar el grado de congruencia entre los cladogramas y los datos estratigráficos (Benton *et al.*, 1999).

Los árboles evolutivos se construyen mapeando un cladograma sobre el registro fósil (Smith, 1994). Los rangos geológicos de los taxones terminales se dibujan sobre la columna estratigráfica, y los grupos hermanos se unen de forma tal que la longitud de las ramas del árbol evolutivo sea mínima (Fig 5).

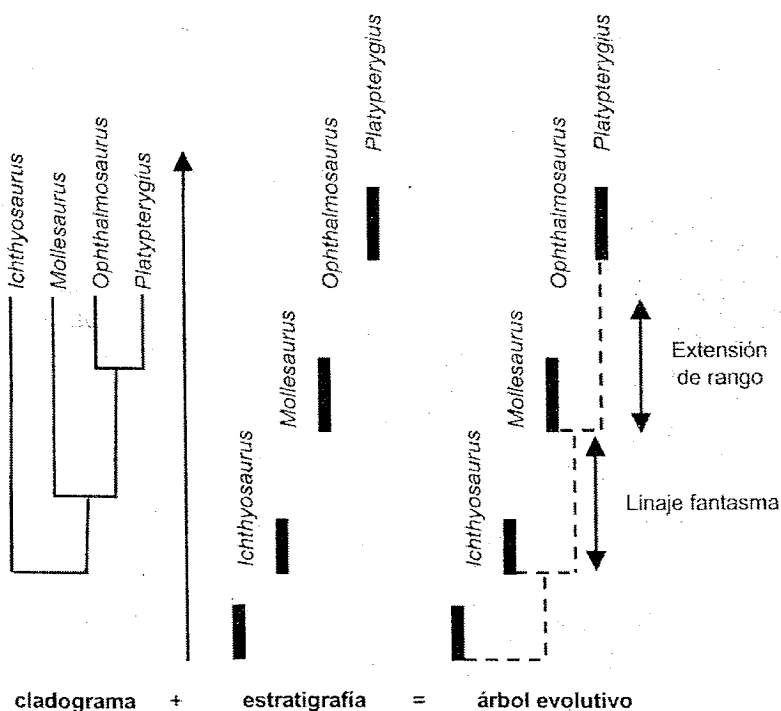


Figura 5. Cladograma de cuatro taxones con su rango estratigráfico (extensión en el tiempo) y el árbol evolutivo resultante de combinar ambas fuentes de información.

Cuando se calibra un cladograma con el registro fósil surgen dos conceptos: las extensiones del rango (*range extensions*) y los linajes fantasmas (*ghost lineages*). Las **extensiones del rango** son supuestos *ad-hoc* sobre hiatos del registro (*gaps*) que ajustan la información del cladograma a la bioestratigrafía (Fig 5). Un **linaje fantasma** es una rama del árbol evolutivo para la cual no existe registro fósil, que se crea hipotéticamente cuando se combina el cladograma con los datos de la Bioestratigrafía. La extensión temporal (= rango estratigráfico) del linaje fantasma se establece convencionalmente, de modo tal que sea mínima (Smith, 1994). Mediante esta información los paleontólogos pueden realizar predicciones sobre la extensión temporal mínima de ciertos taxones y evaluar cuán completo podría resultar el registro fósil.

### **Evaluación de la congruencia entre la filogenia y el registro estratigráfico**

Existen diferentes índices para cuantificar el grado de correspondencia entre los cladogramas y el registro estratigráfico, a continuación se detallan los utilizados con mayor frecuencia:

**a. Índice de consistencia estratigráfica** (*Stratigraphic consistency index, SCI*). Mide la relación entre el número de nodos internos del cladograma consistentes con los rangos estratigráficos y el número total de nodos del cladograma (Huelsenbeck, 1994). Un nodo es consistente con la estratigrafía si los taxones por encima de dicho nodo son más jóvenes o de igual edad (en millones de años = ma) que los taxones por debajo del mismo (Fig. 6).

$$SCI = C / N$$

C es el número de nodos consistentes y N es el número total de nodos internos excluyendo la raíz (la consistencia del nodo raíz no puede ser evaluada pues no se dispone de información sobre su grupo hermano). Este índice varía entre 0 (todos los nodos son inconsistentes) y 1 (todos los nodos son consistentes).

**b. Índice de integridad relativa** (*Relative completeness index, RCI*): Fue propuesto por Benton & Storrs (1994) con el propósito de comparar la cantidad de hiatos (*gaps*) de un registro fósil particular en relación con la parte del registro representada por los fósiles.

$$RCI = [ 1 - (\sum MIG / \sum SRL) ] \times 100$$

El MIG (*Minimum implied gap* o hiato implícito mínimo) de cada taxón es el rango que se extiende hipotéticamente hasta la misma edad que su grupo hermano (extensión del rango); y el SRL (*Simple range length*) es la longitud del rango para cada taxón (rango observado). Los valores de este índice varían desde 100% (ausencia de linajes fantasmas), 0 (rango de linajes fantasmas = rangos observados) hasta valores negativos infinitamente altos (rango fantasma > rango observado).

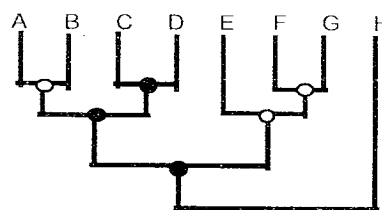
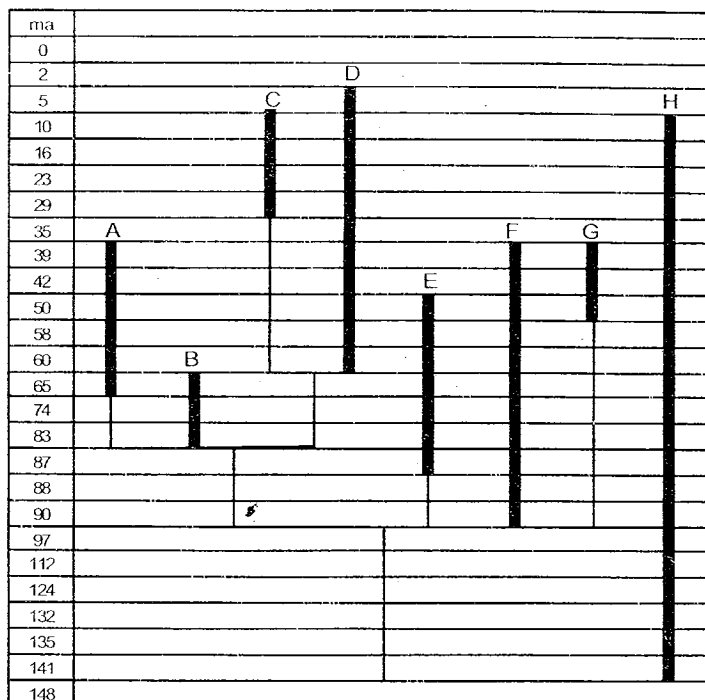
**c. Índice de hiato excesivo** (*Gap excess ratio, GER*): El índice GER mide la diferencia entre la totalidad de rangos fantasmas y el mínimo posible de rangos fantasmas estimados a partir de los datos de un árbol evolutivo (Wills, 1999). Este índice es análogo al índice de retención (RI) de Farris (1989), y varía entre 0 y 1.

$$GER = 1 - (MIG - G_{min}) / (G_{max} - G_{min})$$

$G_{min}$  = mínima extensión de rangos posible, se calcula como la diferencia entre la edad de origen del taxón más viejo y la del taxón más joven del árbol evolutivo.

$G_{max}$  = es la máxima extensión de rangos posible. Este término se calcula como la sumatoria de la diferencia entre la edad de origen del taxón más antiguo, y la edad de origen de cada uno de los otros taxones del árbol evolutivo.





○ nodo inconsistente  
 ● nodo consistente  
 SRL = 386 ma  
 MIG = 173 ma  
 $RCI = [1 - (173/386)] \times 100\% = 55,2\%$   
 $SCI = 3 / 6 = 0,5$   
 $GER = 1 - (173 - 112) / (523 - 112) = 0,85$

Figura 6. Árbol evolutivo de los taxones hipotéticos A-H, distribución estratigráfica e índices de congruencia entre la hipótesis filogenética y el registro fósil (modificado de Wills, 1999).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

En los reptiles y aves marinos actuales se observan distintas glándulas cefálicas que se hipertrofian y segregan soluciones con alto contenido de sales. Dichas glándulas actúan como mecanismos de osmoregulación extrarrenal y han recibido el nombre de "glándulas de la sal". En las serpientes son las premaxilares, en los lagartos (escamados) las nasales, en cocodrilos actuales (*Eusuchia*) las sublinguales, y en las aves, las nasales. La presencia de estas últimas ha sido inferida para aves marinas cretácicas (*Ichthyornis* y *Hesperornis*) y recientemente se han descrito moldes de glándulas de la sal nasales, para cocodrilos metriorrínquidos (Fernández & Gasparini, 2000).

1. Sobre la base del cladograma de la figura 7 y de los datos brindados precedentemente ¿qué estado de carácter ancestral debería atribuirse al nodo Archosauria (crocodilomorfos y aves)?

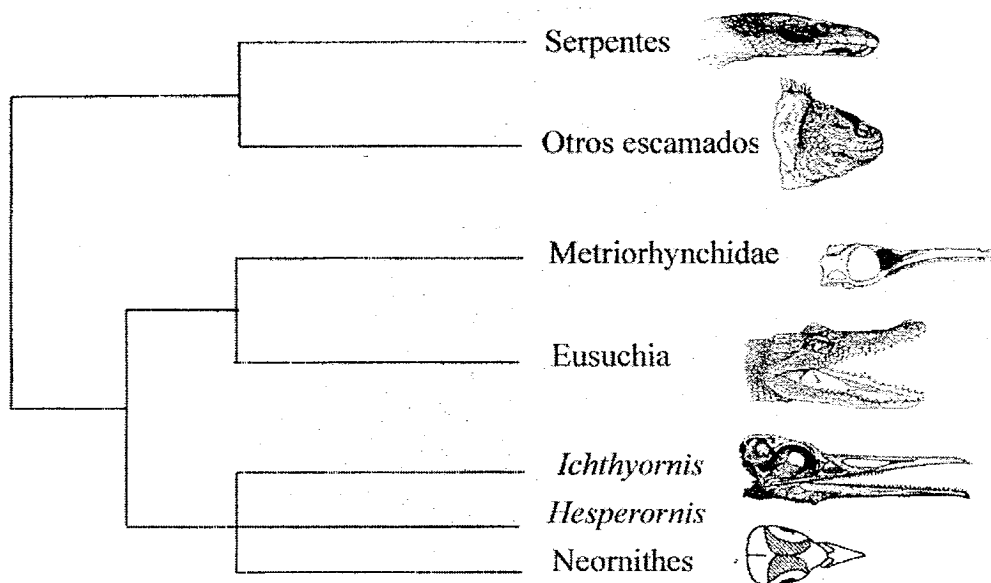


Figura 7. Cladograma correspondiente a siete taxones de reptiles y aves actuales y extinguidos.

## EJERCICIO 2

En la figura 8 se brinda un cladograma de 22 taxones terminales correspondientes a 19 especies de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) sobre el cual se mapeó el carácter presencia de partenogénesis apomíctica (= ameiótica), considerándolo como una condición apomórfica irreversible con respecto a la presencia de reproducción sexual (Lanteri & Normark, 1995). Las especies *Naupactus leucoloma*, *N. peregrinus* y *Eurymetopus oblongus* presentan partenogénesis geográfica, es decir, linajes sexuales (S) y partenogenéticos (P). La mayor parte de las especies representadas en el cladograma tiene el segundo par de alas atrofiado y se distribuye principalmente en áreas de vegetación abierta, con excepción de las dos especies basales (*N. albolateralis* y *N. tucumanensis*), distribuidas en áreas de vegetación cerrada (bosque xerófilo) y con alas presentes. Sobre la base de esta información responda las siguientes preguntas:

1. ¿Cuántos orígenes independientes de la partenogénesis han ocurrido en el grupo? ¿Cuál sería el número de ocurrencias independientes si se considerara que la partenogénesis puede revertir a la condición de reproducción sexual?
2. Analice la correlación entre la pérdida del segundo par de alas, el surgimiento de partenogénesis y el cambio en el ambiente. ¿Considera que los caracteres apomórficos relativos a las alas y al tipo de reproducción, pueden ser interpretados como adaptativos? Justifique su respuesta.

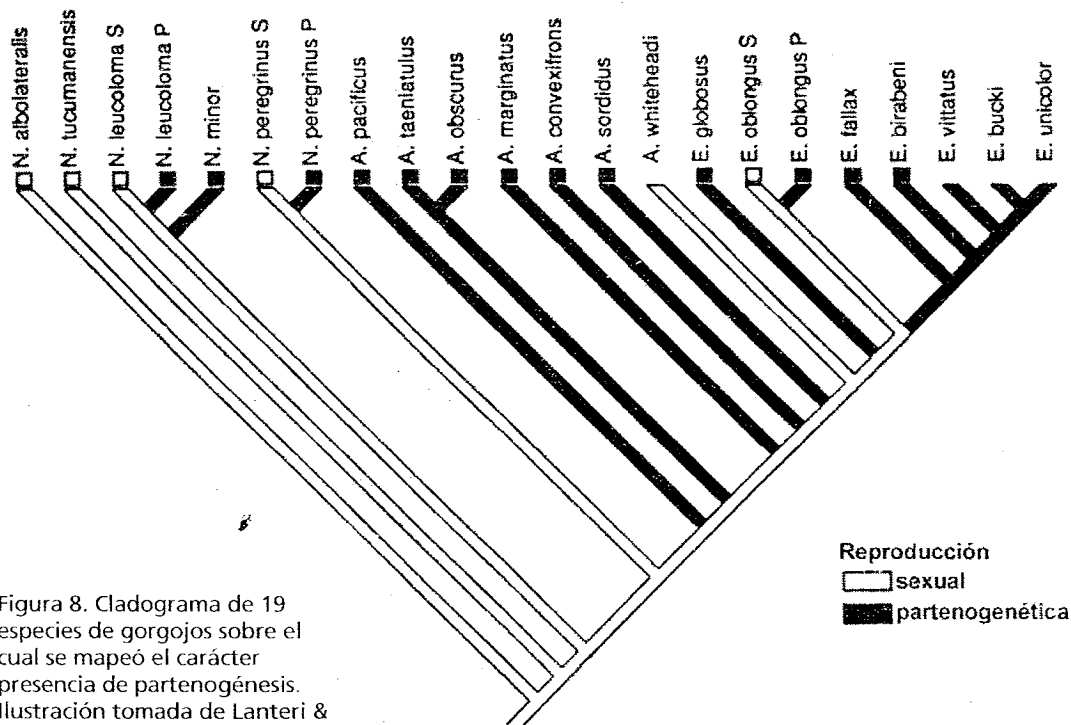


Figura 8. Cladograma de 19 especies de gorgojos sobre el cual se mapeó el carácter presencia de partenogénesis. Ilustración tomada de Lanteri & Normark (1995).

### EJERCICIO 3

En la figura 9 se ilustra un cladograma de nueve especies del género de tucuras *Scotussa* (Orthoptera), su género hermano *Leiotettix* y otros géneros afines, obtenido sobre la base de caracteres morfológicos. Dicho cladograma fue utilizado para analizar la posible asociación entre el cambio estructural en las valvas del ovipositor y el cambio funcional en el hábito de oviposición (Cigliano *et al.*, 1996). La secuencia de cambio en la morfología del ovipositor, desde una forma con valvas curvas a una forma con valvas rectas, se graficó en el cladograma. Además se realizó el mapeo (= optimización) del carácter tipo de hábito de oviposición: las ramas blancas indican oviposición hipodáfica = en el suelo; las ramas grises indican oviposición endofítica = dentro de los tallos de las plantas; y las ramas negras indican oviposición epifítica = sobre los tallos de las plantas. Cigliano *et al.* (1996) señalaron que las especies de *Scotussa*, aunque parcialmente simpátridas con las restantes del grupo, presentan una distribución geográfica más amplia y se asocian con ambientes más húmedos, donde por lo general no llegan las demás especies.

1. Analice la correlación entre los cambios en la estructura de las valvas del ovipositor y los hábitos de oviposición de las especies de *Scotussa*. ¿Considera Usted que la presencia de valvas rectas es un carácter que le ha conferido una ventaja adaptativa a *Scotussa*? ¿Por qué?
2. Compare la diversidad específica de los géneros hermanos *Scotussa* y *Leiotettix*. ¿Considera que la presencia de ovipositor con valvas rectas ha favorecido la diversificación de *Scotussa*?

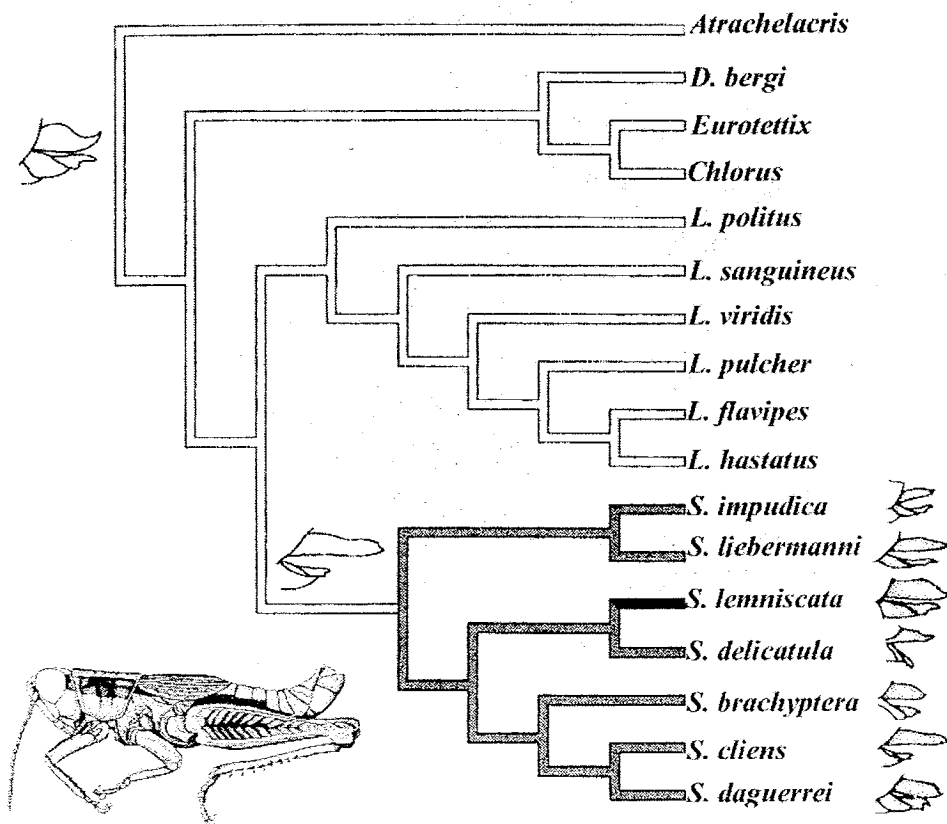


Figura 9. Izquierda: *Scotussa brachyptera* (Orthoptera), ejemplar adulto, vista lateral. Derecha: Cladograma de *Scotussa*, *Leiotettix* y géneros próximos. Sobre el mismo se ilustraron los cambios en la morfología del ovipositor y se mapeó el carácter tipo de oviposición. Las ramas blancas indican oviposición hipodáfica, las ramas grises oviposición endofítica y las ramas negras, oviposición epifítica. Ilustración tomada de Cigliano et al. (1996).

#### EJERCICIO 4

La xilofagia (= hábito de alimentarse de madera) era considerada como un rasgo primitivo dentro del orden Dictyoptera (cucarachas) debido a que su grupo hermano, las termitas, también tienen ese hábito. Además, se suponía que uno de los géneros de Dictyoptera con especies xilófagas, *Cryptocercus*, ocupaba una posición basal en el esquema filogenético de este orden de insectos. En las figuras 10-11 se ilustran los cladogramas de dos subfamilias de Dictyoptera, Polyphaginae y Zetoborinae, que incluyen géneros con especies xilófagas, *Cryptocercus* y *Parasphaeria*, respectivamente. Sobre la base de estos cladogramas Grandcolas (1995) reevaluó la hipótesis previa sobre la naturaleza primitiva de la xilofagia y analizó su posible correlación con la conquista de nuevos ambientes.

1. ¿Considera Usted que la xilofagia es un carácter ancestral dentro de las cucarachas o que se trata de un carácter adquirido recientemente?
2. ¿En qué tipo de ambiente habría vivido el antecesor de los polífagos y de los zetoborinos, respectivamente?
3. ¿Cree Usted que la adquisición de la xilofagia estaría correlacionada con la conquista de nuevos ambientes? Justifique su respuesta.

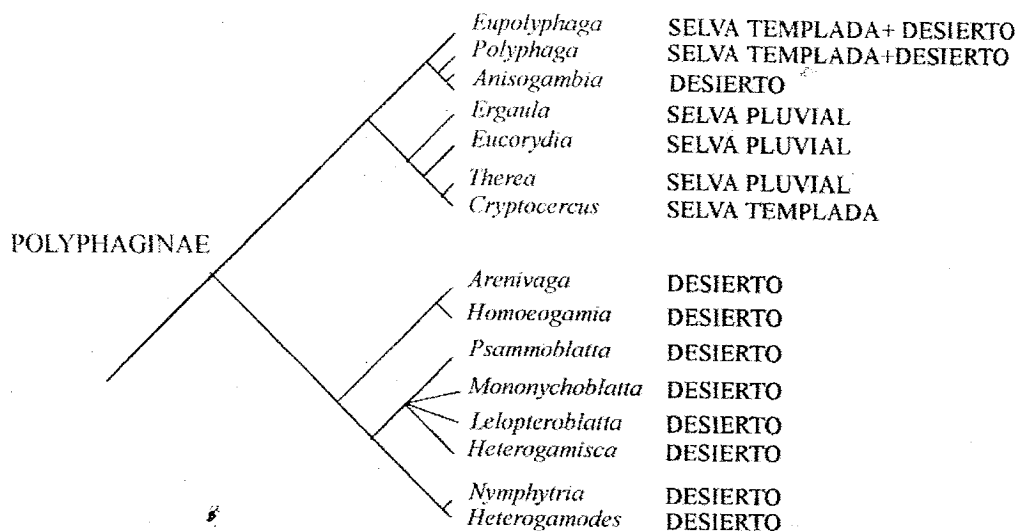


Figura 10. Cladograma correspondiente a géneros de la subfamilia Polyphaginae (Insecta: Dictyoptera) indicando el tipo de ambiente en que se distribuye cada uno de ellos. Dentro del grupo, el único género xilófago es *Cryptocercus*. Ilustración modificada de Grandcolas (1995).

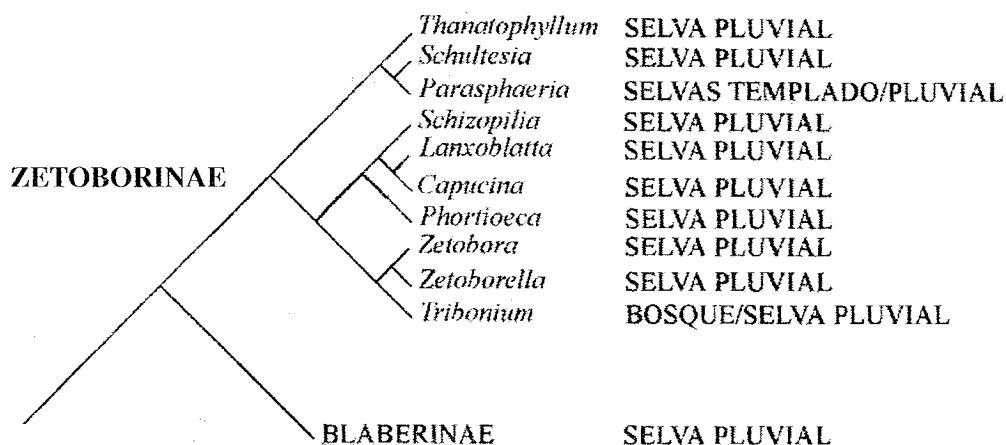


Figura 11. Cladograma correspondiente a géneros de la subfamilia Zetoborinae (Dictyoptera) indicando el tipo de ambiente en que se distribuye cada uno de sus géneros. Dentro del grupo, el único género xilófago es *Parasphaeria*. Ilustración modificada de Grandcolas (1995).

## EJERCICIO 5

El género de Anuros *Ceratophrys* (Leptodactylidae) incluye seis especies endémicas de América del Sur que habitan una amplia variedad de ambientes, selvas tropicales (*C. aurita* y *C. cornuta*), pastizales pampeanos (*C. ornata*), zonas de vegetación xerófila (*C. stolzmanni* y *C. cranwelli*) y zonas de vegetación semixérica (*C. calcarata*). Sobre la base del cladograma obtenido para las especies de *Ceratophrys* y del mapa que muestra su distribución (Fig. 12).

1. ¿Considera Usted que los ambientes en que habitan las diferentes especies de *Ceratophrys* pueden haber favorecido la diversificación del género? Justifique su respuesta.
2. De acuerdo con los datos de distribución y el cladograma de las especies de *Ceratophrys* ¿Qué modelo de especiación habría tenido lugar?

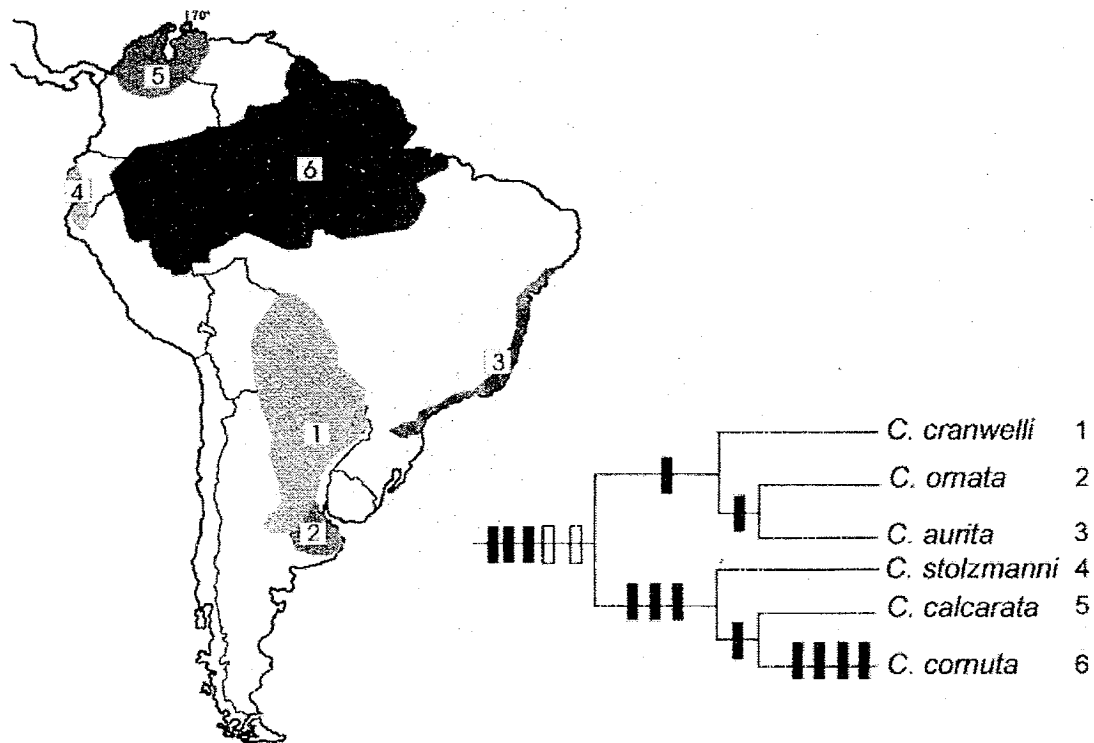


Figura 12. Distribución y cladograma del género de Anuros *Ceratophrys*. Modificado de Morrone *et al.* (1992).

### EJERCICIO 6

En la figura 13 se ilustra el cladograma correspondiente a una subfamilia de avis-  
 pas, Vespinae (Hexapoda: Hymenoptera) cuyos taxones terminales son tres géneros  
 y cuatro grupos de especies. A la derecha del mismo se indican los estados de dos  
 caracteres etológicos: construcción de una o varias celdas en los panales, y hábito  
 alimentario carroñero y/o carnívoro.

1. Optimice ambos caracteres etológicos sobre el cladograma y señale cuál es el  
 estado ancestral presente en el grupo.

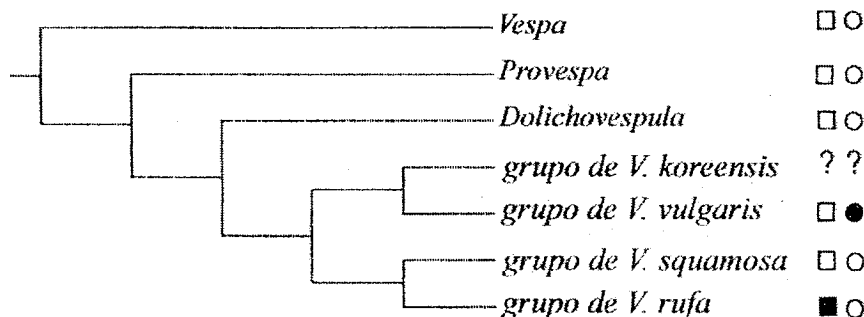


Figura 13. Cladograma de tres géneros y cuatro grupos de especies de Vespinae (Hymenoptera). Cuadrado  
 blanco: panales con más de una celda para obreras; cuadrado negro: panales con una sola celda para obreras;  
 círculo blanco: hábito alimentario de presas vivas y carroña; círculo negro: hábito alimentario de presas vivas  
 solamente. El signo ? indica que los estados de caracteres son desconocidos (datos faltantes) (modificado de  
 Carpenter, 1989).

## EJERCICIO 7

En la figura 14 se ilustra la distribución estratigráfica de seis taxones hipotéticos extinguidos para los cuales se obtuvieron dos cladogramas igualmente parsimoniosos: (((A B) (C D)) E) F) y (((((C D) A) B) E) F). Sobre la base de dicha figura:

1. Construya los árboles evolutivos correspondientes.
2. Calcule los índices SCI, RCI y GER.
3. ¿Cuál de los dos cladogramas obtenidos mediante la evidencia morfológica es más consistente con el registro estratigráfico? ¿Por qué?

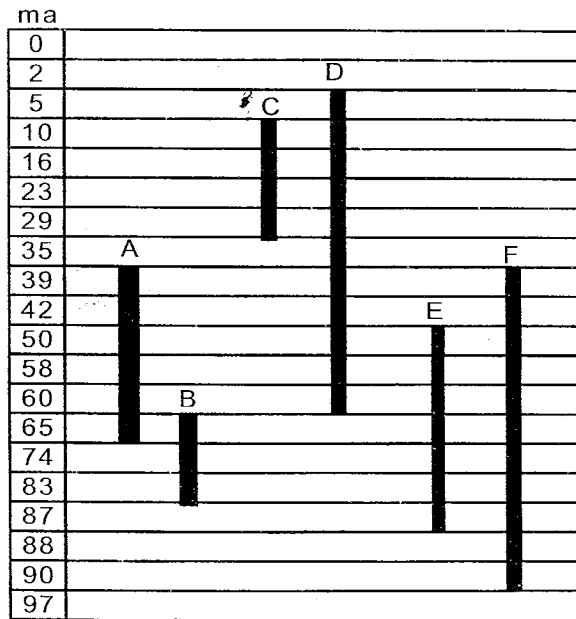


Figura 14. Distribución estratigráfica de seis taxones hipotéticos, extinguidos.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANDERSEN, N.M. 1995. Cladistic inference and evolutionary scenarios: Locomotory structure, function, and performance in water striders. *Cladistics* 11: 279-295.
- BAUM, D.A. & A. LARSON. 1991. Adaptation reviewed: a phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Systematic Zoology* 40: 1-18.
- BENTON, M., R. HITCHING & M.A. WILLS. 1999. Assessing congruence between cladistic and stratigraphic data. *Systematic Zoology* 48: 581-596.
- BENTON, M. & G.W. STORRS. 1994. Testing the quality of the fossil record: Paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111-114.
- BROOKS D. R. & D. A. McLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- CARPENTER, J. M. 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131-144.
- CIGLIANO, M. M. & J. J. MORRONE. 2000. Cladistic methods to analyze adaptation. *Folia Entomológica Mexicana* 110:113-124.
- CIGLIANO, M. M., RONDEROS, R. A. & KEMP W. P. 1996. Phylogenetic relationships of *Scotussa* and *Leiotettix* (Orthoptera: Acrididae). *Cladistics* 12: 125-138.
- CODDINGTON, J.A. 1988. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3-22.
- CRISCI, J. V., L. KATINAS & P. POSADAS. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417- 419.

- FERNÁNDEZ, M. & Z. GASPARINI. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* 33:269-276.
- GOULD, S. J. & E. S. VRBA. 1982. Exaptation, a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4-15.
- GRANDCOLAS, P. 1995. The appearance of xylophagy in Cockroaches: two cases studies with reference to phylogeny. *Journal of Orthoptera Research* 4: 177-184.
- GRANDCOLAS, P. 1997. *The origin of biodiversity in Insects: Phylogenetics tests of evolutionary scenarios*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Tomo 173.
- GRANDCOLAS, P., P. DELEPORTE & L. DESUTTER-GRANDCOLAS. 1994. Why to use phylogeny in evolutionary ecology? *Acta Ecologica* 15: 661-673
- HUELSENBECK, J. P. 1994. Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. *Paleobiology* 40: 470-483.
- HUMPHRIES, C. J. & L. PARENTI, 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press. Second Ed.
- LANTERI, A. A. & B. B. NORMARK. 1995. Parthenogenesis in the tribe Naupactini (Coleoptera: Curculionidae). *Annals of the Entomological Society of America* 88: 722-731.
- LANTERI, A. A., S. P. DURANTE & S. M. SUÁREZ. 2001. El ámbar y la historia evolutiva de los Insectos. *Revista MUSEO* 3: 15-21.
- MILES, D.B. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review in Ecology and Systematics* 24: 587-619.
- MILES, D.B. & A. E. DUNHAM. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: The use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review in Ecology and Systematics* 24: 587-619.
- MITTER, C., B.D. FARRELL & B. WIEGMANN. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: Has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* 132: 107-128.
- MORRONE, J. J. 2001. *El lenguaje de la cladística*. Universidad Nacional Autónoma de México, Primera Edición, México.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review in Ecology and Systematics* 26:373-401.
- MORRONE, J. J., M. M. CIGLIANO & J. V. CRISCI. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia hoy* 4: 26-34.
- NELSON G.J. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- REIG, O. A. 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. Informe final IX Congr. Latinoamer. Zool. Perú. Pp. 37-57.
- SMITH, A. W. 1994. *Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns*. Blackwell Scientific publications, London.
- SCHULTZ, T. R., M. S. ENGEL, & M. PRENTIGE. 1999. Resolving conflict between morphological and molecular evidences for the origin of eusociality in the "corbiculate" bees (Hymenoptera: Apidae): A hypothesis-testing approach. Pp. 125-138. En: Byers, G. W., R. H. Hagen & R. W. Brooks (eds.). *Entomological Contributions in Memory of Byron A. Alexander*. Univ. of Kansas Natural History Museum, Special Publication 24.
- WANNTORP, H. E., D. R. BROOKS, T. NILSON, S. NYLIN, F. RONQUIST, S. C. STEARNS & N. WEDELL. 1990. Phylogeny approach in ecology. *Oikos* 41:119-132.
- WENZEL, J.W. & J. M. CARPENTER. 1994. Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. Pp. 77-101. En: Eggleton, P. & R. I. Vane-Wright (eds.). *Phylogenetics and Ecology*. Linnean Society Symposium Series 17, Academic Press, London.
- WILLS, M. A. 1999. Congruence between phylogeny and stratigraphy: randomization tests and the Gap Excess Ratio. *Systematic Biology* 48:559-580.



# CLADÍSTICA Y SUS APLICACIONES EN BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA Y COEVOLUCIÓN

DAMBORENEA, M. CRISTINA Y M. MARTA CIGLIANO



## CLADÍSTICA Y SU APLICACIÓN EN BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

### Biogeografía Histórica

La Biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio. Dentro de la misma existen dos enfoques, el ecológico y el histórico. La Biogeografía Ecológica analiza patrones de distribución poblacional o de especies a nivel local, teniendo en cuenta procesos de adaptación al ambiente y las relaciones entre dichas poblaciones o especies. La Biogeografía Histórica analiza patrones de distribución de especies y taxones superiores a escala global, en función de factores históricos (procesos tectónicos, movimientos orogénicos, etc.) y macroevolutivos (Myers & Giller, 1988).

### Dispersión-Vicarianza

Existen tres procesos diferentes en el espacio-tiempo que intervienen en la distribución geográfica de los organismos: extinciones, dispersiones y vicarianza. Los dos últimos, dispersión y vicarianza (Fig. 1) compiten entre sí para explicar los patrones de distribución disyunta de los grupos de organismos, aunque se sabe que ambas ocurren en la naturaleza. Por distribución disyunta se entiende aquella donde los miembros de un mismo taxón habitan localidades muy distantes, sin una continuidad geográfica entre ellas (Nelson & Platnick, 1984). La explicación por dispersión señala que los ancestros de los taxones distribuidos en áreas disyuntas de endemismo, se dispersaron a partir de centros de origen, atravesando barreras geográficas preexistentes, hasta alcanzar las áreas de distribución actual de los descendientes (Fig. 1). La explicación por vicarianza sostiene que los ancestros de los taxones con distribución disyunta se encontraban en un área que comprendía las áreas actualmente disyuntas, las cuales serían restos de una distribución ancestral. La población ancestral se habría dividido en subpoblaciones debido al surgimiento de alguna barrera geográfica causante de la disyunción (Fig. 1). Los eventos de vicarianza afectan a varios taxones a la vez (por ejemplo, fenómenos de separación de continentes o Tectónica de placas), mientras que la dispersión afecta, por lo general, a un solo taxón o unos pocos taxones (Nelson & Platnick, 1984). Debido a la generalidad de la vicarianza cabe esperar una alta probabilidad de coincidencia entre los patrones de distribución de taxones que integran dos o más biotas con un origen común (biota= conjunto de taxones que habitan un área determinada).

Hasta la década del 50 la Biogeografía Histórica estuvo dominada por el dispersalismo, ya que no se habían propuesto hipótesis alternativas para explicar la distribución de los organismos, y además, muchos biólogos ignoraban conceptos geológicos, como la teoría de la Deriva Continental de Alfred Wegener (= Tectónica de placas), que contribuyeron a sustentar la vicarianza. En 1958 el botánico italiano Leon Croizat planteó que "la vida y la tierra evolucionaron juntas", es decir que las barreras geográficas evolucionaron conjuntamente con las biotas, y

que las áreas disyuntas constituyen relictos de distribuciones ancestrales. En consecuencia ideó un método denominado Panbiogeografía para reconstruir biotas ancestrales. Dicho método pone su énfasis en el análisis de los patrones de distribución comunes de los taxones animales y vegetales, y no en la capacidad de dispersión de cada uno de ellos. La Panbiogeografía fue uno de los primeros enfoques que consideró a la vicarianza como un proceso fundamental en Biogeografía Histórica (Craw & Page, 1988; Morrone & Crisci, 1995).

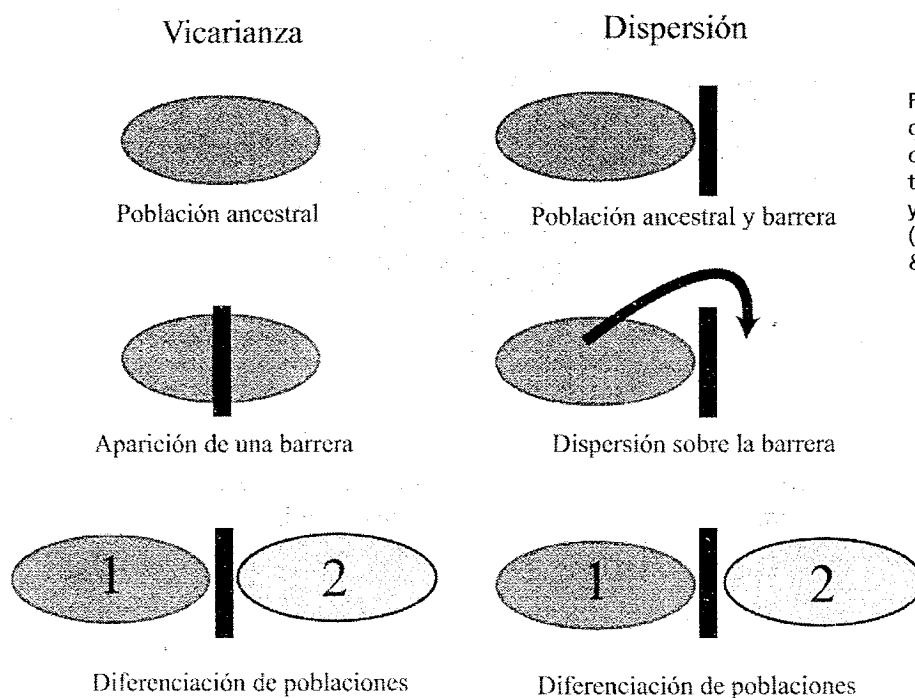


Figura 1. Diagrama que explica la distribución disyunta de dos taxones, por vicarianza y por dispersión (modificado de Nelson & Platnick, 1981).

### Biogeografía Cladística

La Biogeografía Cladística, originalmente desarrollada por Donn Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick (Rosen, 1976; Nelson & Platnick, 1981), asume la vicarianza como la hipótesis que se debe poner a prueba para explicar las distribuciones disyuntas. Combina algunos conceptos teóricos de la Panbiogeografía y de la Cladística, y emplea información sobre las relaciones filogenéticas entre taxones y su distribución geográfica, para proponer hipótesis sobre la historia de las áreas de endemismo. Se fundamenta en la búsqueda de patrones comunes en las relaciones entre las áreas de endemismo, los cuales surgen en forma repetida en la filogenia de los taxones y pueden relacionarse con eventos de la historia de la tierra (Crisci *et al.*, 2000).

Los datos que emplea la Biogeografía Histórica se obtienen a partir de los taxones y las áreas de endemismo. La mayoría de los estudios biogeográficos históricos utilizan como unidades de análisis a las áreas de endemismo, un concepto distinto al de área de distribución, ya que implica la superposición de las distribuciones de dos o más taxones (Crisci *et al.*, 2000). Platnick (1991) definió como área de endemismo aquella delimitada por las distribuciones congruentes de dos o más especies.

El análisis biogeográfico cladístico supone la delimitación previa de las áreas de endemismo y comprende dos pasos fundamentales (Fig. 2):

- Construcción de cladogramas particulares de áreas a partir de cladogramas de diferentes taxones.
- Construcción de cladogramas generales de áreas.

**Construcción de cladogramas particulares de áreas a partir de cladogramas de diferentes taxones.** Se construyen reemplazando los nombres de los taxones terminales en los cladogramas

de taxones, por las áreas de endemismo donde se distribuyen. Este procedimiento es simple si cada taxón es endémico de una única área o si cada área posee un único taxón, pero resulta dificultoso cuando los cladogramas presentan taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y/o áreas ausentes. En estos casos los cladogramas de áreas deben ser transformados en cladogramas de áreas resueltos y para ello se aplican ciertas reglas metodológicas denominadas supuesto 1 y 2 (Nelson & Platnick, 1981) y supuesto 0 (Zandee & Ross, 1987).

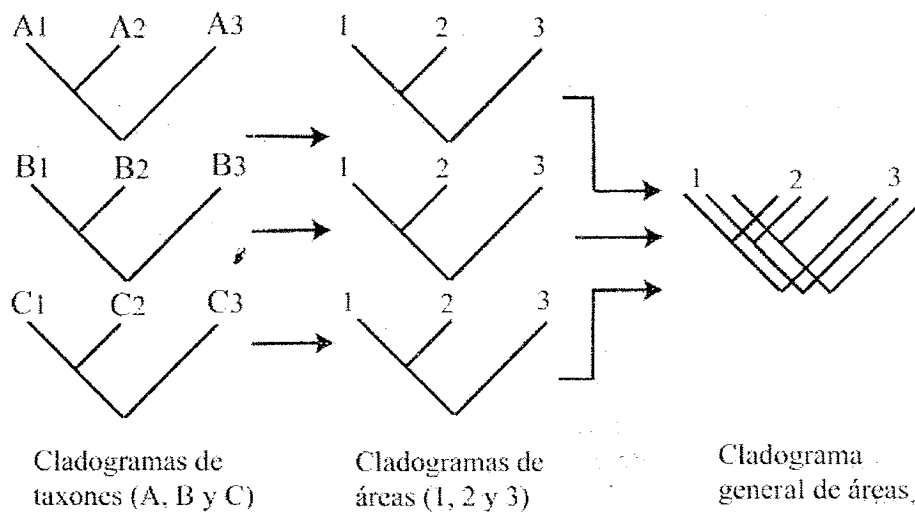


Figura 2. Pasos de un análisis en Biogeografía Cladística (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

**Taxones ampliamente distribuidos:** Son aquellos que se encuentran en dos o más áreas, por lo tanto en los cladogramas de áreas aparecerán ramas terminales con dos o más áreas juntas (en la Figura 3 el primer taxón está distribuido en las áreas 1 y 2). El supuesto 0 trata las áreas en que se halla el taxón ampliamente distribuido como un grupo monofilético (recuadro pequeño de la Figura 3), el supuesto 1 las trata como grupos monofiléticos o parafiléticos (recuadro mediano), y el supuesto 2 las trata como grupos mono, para o polifiléticos (recuadro grande).

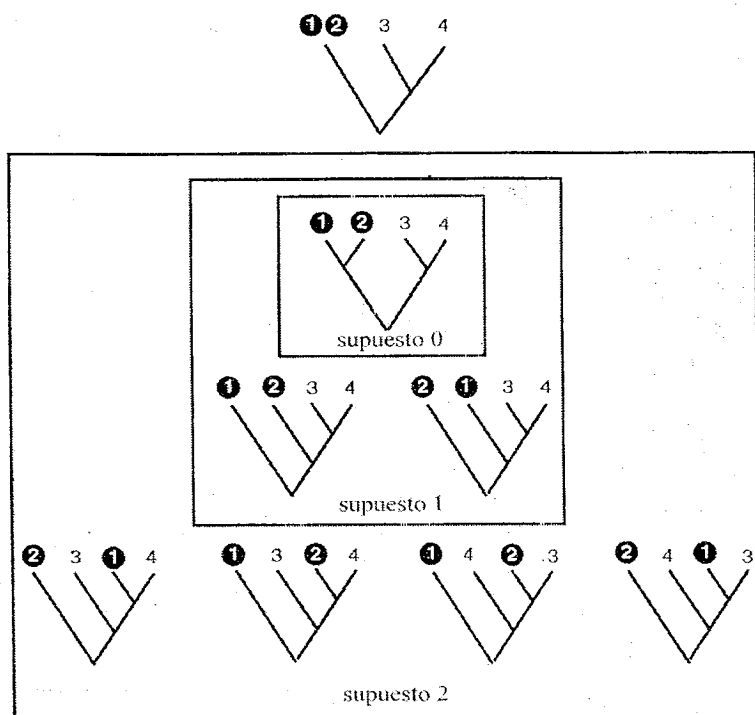


Figura 3. Cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido en las áreas 1 y 2, y su resolución (en recuadros) bajo los supuestos 0, 1 y 2 (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

**Distribuciones redundantes:** Se deben a que al menos una de las áreas está habitada por más de un taxón, por lo tanto en el cladograma de áreas alguna de éstas aparecerá repetida (presente en más de una rama). Los supuestos 0 y 1 consideran que si dos taxones están presentes en la misma área, sus ocurrencias son igualmente válidas, mientras que bajo el supuesto 2 cada ocurrencia de la distribución redundante se considera separadamente (en diferentes cladogramas de áreas resueltos).

**Áreas ausentes o faltantes:** Son áreas presentes en uno o más cladogramas de áreas pero ausentes en otros. Los supuestos 1 y 2 las tratan como no informativas (datos no comparables) y el supuesto 0, como primitivamente ausentes.

**Construcción de cladogramas generales de áreas.** Existen numerosos métodos para realizar este procedimiento (Morrone & Crisci, 1995), pero aquí sólo se verán dos de ellos: el Análisis de los Componentes y el Análisis de Simplicidad de Brooks (BPA).

### Análisis de los Componentes (Fig. 4)

Comprende los siguientes pasos (Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1984; Humphries & Parenti, 1986; Page, 1988):

- Selección de cladogramas de los taxones distribuidos en las áreas en estudio.
- Reemplazo de los taxones terminales de los cladogramas, por las áreas que ocupan dichos taxones, para obtener cladogramas particulares de áreas.
- Inspección de los cladogramas particulares de áreas para identificar las áreas ausentes, distribuciones redundantes y taxones ampliamente distribuidos.
- Aplicación de los supuestos 0, 1 y 2 para resolver los cladogramas particulares de áreas en conjuntos de cladogramas de áreas resueltos.
- Obtención de uno o más cladogramas generales de áreas, mediante la intersección de los conjuntos de cladogramas de áreas resueltos.

El Análisis de los Componentes puede realizarse mediante el programa de computación COMPONENT 1.5 (Page, 1989).

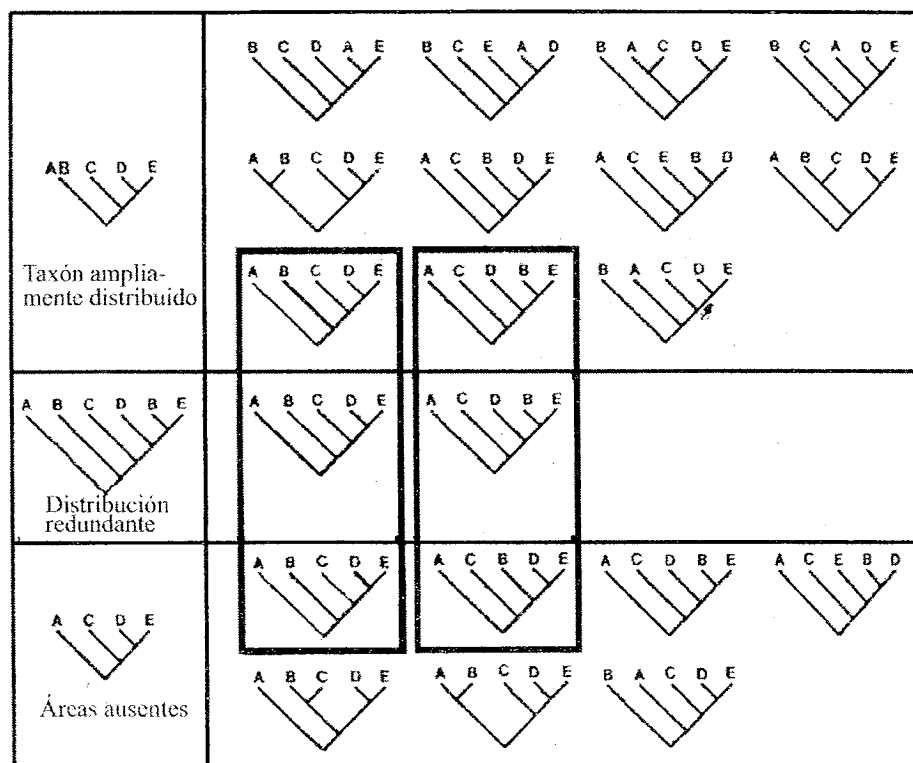


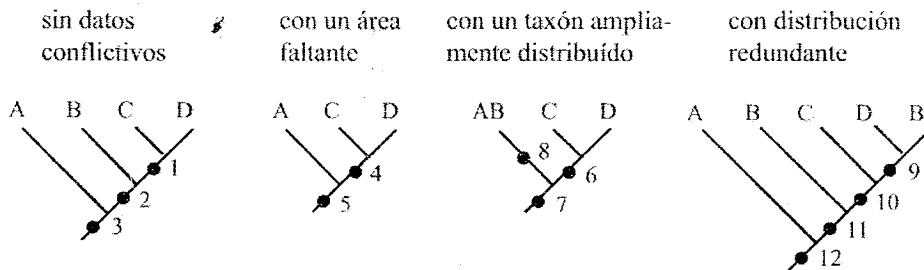
Figura 4. Análisis de los Componentes aplicando el supuesto 2 para la obtención de cladogramas de áreas resueltos. La intersección de los tres conjuntos de cladogramas resueltos (indicada en los recuadros) señala los cladogramas generales de áreas (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

## Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) (Fig. 5)

Este método se basa en el supuesto 0, dado que acepta las relaciones entre áreas que aparecen en el cladograma de áreas original. Comprende los siguientes pasos (Brooks, 1985, 1990; Wiley, 1987):

- Selección de los cladogramas de taxones distribuidos en las áreas en estudio.
- Reemplazo en dichos cladogramas, de los taxones terminales por las áreas que ocupan, para obtener cladogramas particulares de áreas.
- Construcción de una matriz de áreas por componentes (nodos ancestrales) a partir de cada cladograma particular de áreas y combinación de estos datos en una matriz general.
- Obtención de uno o más cladogramas generales de áreas, a partir del análisis de la matriz general, aplicando el algoritmo de simplicidad de Wagner.

### Cladogramas particulares de áreas



### Matrices de áreas por componentes

	1	2	3		4	5		6	7	8		9	10	11	12
A	0	0	1		0	1		0	1	1		0	0	0	1
B	0	1	1		?	?		0	1	1		1	1	1	1
C	1	1	1		1	1		1	1	0		0	1	1	1
D	1	1	1		1	1		1	1	0		1	1	1	1

### Cladograma general de áreas resultante

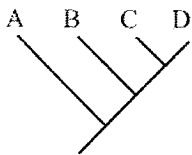


Figura 5. Análisis de Simplicidad de Brooks (BPA): Cladogramas particulares de áreas, matrices de datos (áreas por componentes) y cladograma general de áreas resultante. A-D áreas; 1-12 componentes (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

Un ejemplo de la aplicación de estas técnicas se presenta en el trabajo de Crisci *et al.* (1991), cuyo objetivo fue postular una hipótesis sobre las relaciones del sur de América del Sur con otras áreas geográficas (norte de América del Sur, América del Norte, Australia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia, Tasmania, Nueva Zelandia y África). Para tal fin se recopilaron 17 cladogramas de taxones, incluyendo hongos, vegetales y animales. Los cladogramas generales de áreas se obtuvieron aplicando el Análisis de Simplicidad de Brooks bajo el supuesto 0 (resultado= dos cladogramas generales de áreas, Fig. 6 a-b) y el Análisis de los Componentes bajo los supuestos 1 y 2 (resultado= 5 cladogramas, Fig. 6 c-g). Aunque no se obtuvo una única hipótesis de relación entre las áreas, todas coinciden en señalar que el sur y el norte de América del Sur no constituyen un grupo monofilético. El sur de América del Sur se relaciona con las otras áreas australes (excepto Sudáfrica), mientras que el norte de América del Sur es el área hermana de América del Norte, o ambas forman una tricotomía con África. Estos resultados apoyan la hipótesis de un

origen híbrido para la biota sudamericana, coincidiendo con las ideas de varios autores que sostienen que América del Sur debería ser dividida biogeográficamente en dos áreas principales, una templada meridional y una tropical septentrional (Patterson, 1981; Humphries & Parenti, 1986; Schuh & Stonedahl, 1986).

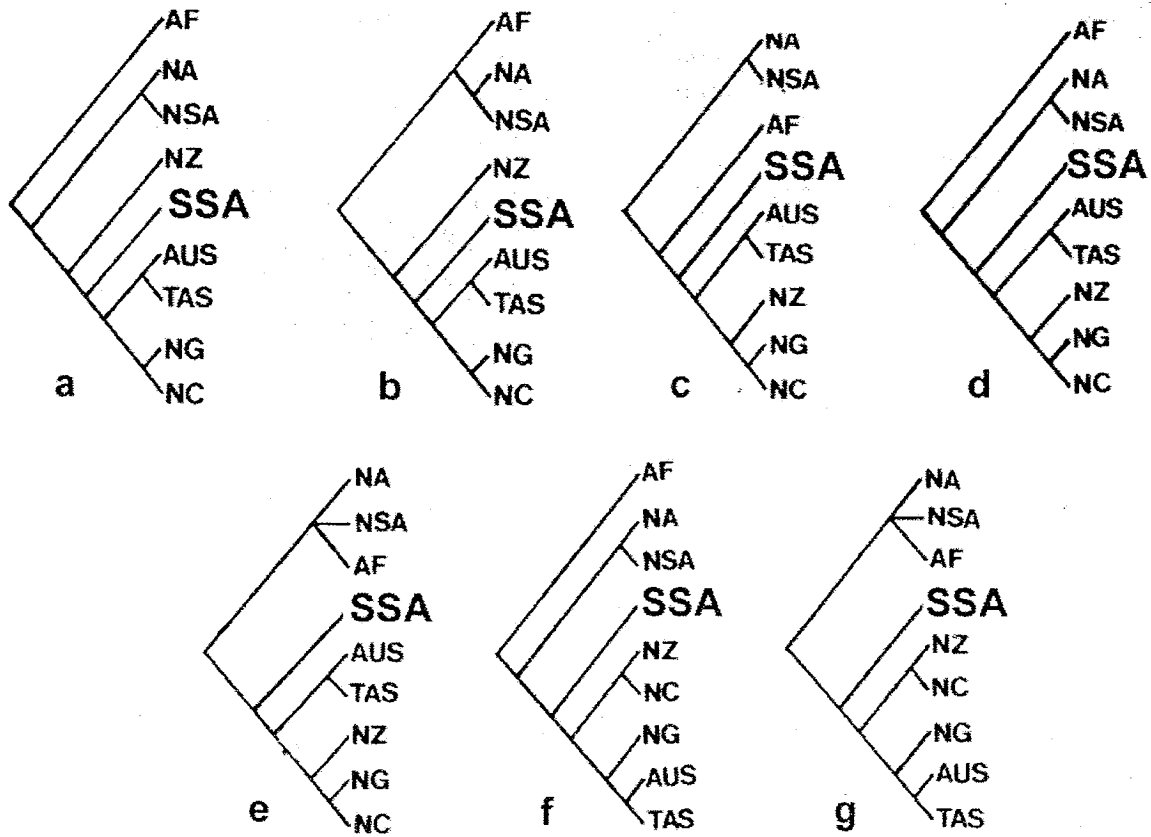


Figura 6. Cladogramas generales de áreas obtenidos aplicando BPA y Análisis de Componentes, extraídos del trabajo de Crisci *et al.* (1991). SSA= sur de América del Sur; NSA= norte de América del Sur; AUS= Australia; NG= Nueva Guinea; NC = Nueva Caledonia; TAS= Tasmania; NZ= Nueva Zelandia; AF= África; NA= América del Norte.

## CLADÍSTICA Y SU APLICACIÓN EN COEVOLUCIÓN

### Coevolución

El término **coevolución** se refiere a las respuestas adaptativas recíprocas entre linajes de organismos que interactúan ecológicamente (Ehrlich & Raven, 1964). Ejemplos de coevolución son las interacciones herbívoro-planta, mutualismo, simbiosis, competencia y los sistemas huésped-parásito. De acuerdo con Brooks & McLennan (1991) las técnicas cladísticas permiten analizar los dos eventos que comprenden la coevolución: la **coespeciación**, a través del análisis de la congruencia entre las filogenias de los asociados, y la **coadaptación**, a través del análisis de la congruencia entre los cambios evolutivos de los taxones asociados.

Las relaciones históricas entre dos taxones asociados pueden deberse a dos procesos (Fig. 7):

- **Asociación por descendencia:** Dos o más taxones se encuentran asociados ecológicamente debido a que sus antecesores se hallaban asociados (Fig. 7a). En este caso los taxones comparten una historia filogenética, por lo tanto la asociación entre ellos es heredada.
- **Asociación por colonización:** Dos o más taxones se encuentran asociados ecológicamente, pero al menos uno de ellos no se hallaba asociado originalmente, sino que ocurrió una asociación posterior, por colonización de un nuevo huésped (Fig. 7b). En este caso los asociados no

comparten una historia filogenética común. También puede ocurrir que los integrantes de una asociación comiencen a compartir una historia filogenética, a partir de un momento en el transcurso de su evolución (Fig. 7c).

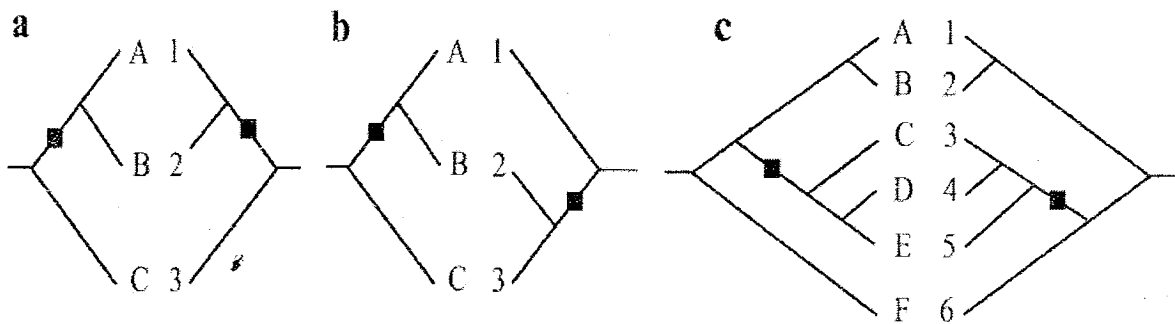


Figura 7. Ejemplo hipotético de dos eventos de coevolución: a, asociación por descendencia; b, asociación por colonización; c, asociación debida a colonización del ancestro del clado C+D+E, por el ancestro del clado 3+4+5 (modificado de Brooks & McLennan, 1991).

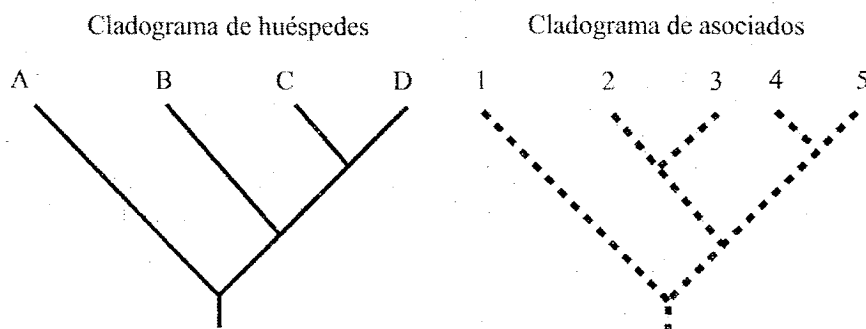
Los estudios de coespeciación tienen por objeto descubrir los patrones de asociación ecológica entre los clados de los **huéspedes** (entidades que en algún sentido hospedan a otras) y los de sus **asociados** (entidades que son hospedadas por un huésped). Se reconocen cuatro tipos de eventos coevolutivos que determinan la congruencia o incongruencia entre las hipótesis filogenéticas de los asociados: coespeciación, transmisión horizontal (colonización o infestación secundaria), duplicación y pérdida (o extinción) (Fig. 8). La individualización de dichos eventos es el aspecto más importante del estudio de la coespeciación (Brooks & McLennan, 1991; Page, 1994a).

**Coespeciación:** Se refiere a los eventos de asociación por descendencia o codivergencia. En los linajes de los asociados ocurre cladogénesis (= especiación) en respuesta a la cladogénesis del huésped.

**Pérdida o extinción:** Explica la ausencia de ciertos asociados en determinados huéspedes donde deberían hallarse, dado que estaban presentes en sus antecesores. Estas predicciones se realizan sobre la base de los cladogramas de huéspedes.

**Transmisión horizontal, colonización o infestación secundaria:** Ocurre cuando un asociado coloniza un nuevo huésped. Es la dispersión de un asociado que extiende su distribución a otro u otros huéspedes.

**Duplicación:** Especiación del asociado *in situ*, en forma independiente de su huésped.



Relaciones Huésped - Asociado

- A -----1
- B -----2
- C -----3
- D -----4

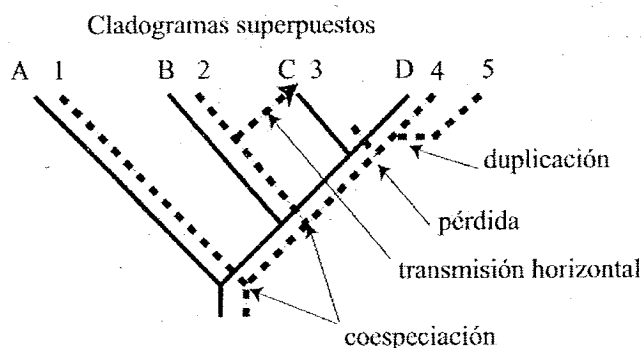


Figura 8. Eventos coevolutivos que determinan la congruencia o incongruencia entre las filogenias de huéspedes y asociados (modificado de Dowling, 2002). La especie 5 puede estar asociada a D o a otros huéspedes.

La congruencia entre las hipótesis filogenéticas de los asociados y las de sus huéspedes se explica fundamentalmente por fenómenos de coespeciación entre los linajes de los taxones asociados, la incongruencia, por eventos de colonización (transmisión horizontal o infestación secundaria), por pérdidas (extinción de linajes de parásitos) o por duplicación (Tabla I).

**Tabla I.** Equivalencias entre los términos aplicados en Sistemática Filogenética, Coevolución, y Biogeografía Histórica.

Sistemática Filogenética	Coevolución	Biogeografía
Taxón	Huésped	Área
Caracteres	Asociado	Organismo
Homología	Codivergencia/coespeciación	Vicarianza
Paralelismo	Transmisión horizontal, colonización o infestación secundaria	Dispersión
Reversión	Pérdida	Extinción

**Aplicación de métodos cladísticos para analizar los fenómenos de coespeciación:**

En la actualidad existen dos métodos cladísticos para analizar los fenómenos de coespeciación que son el Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) (Brooks, 1981, 1990) y el de los árboles reconciliados o *TreeMap* (Page, 1994b). Estos métodos permiten detectar fenómenos de coespeciación, extinción, colonización y duplicación. Para la aplicación del BPA puede utilizarse cualquiera de los programas para construir cladogramas por el principio de Simplicidad (Hennig86, NONA, PAUP, etc.), en tanto que el método de árboles reconciliados se ha implementado en los programas COMPONENT 2.0 (Page, 1993) y TREEMAP (Page, 1994b).

**Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA)**

Brooks (1981, 1990) desarrolló este método para analizar la coespeciación entre dos o más taxones (parásitos y sus huéspedes) y luego, con algunas modificaciones, se aplicó en estudios de Biogeografía Cladística (ver Figura 5). El BPA permite la comparación de hipótesis filogenéticas asociadas (dos o más hipótesis) a través de la aplicación de la codificación aditiva y del algoritmo de Wagner. A continuación se detallan los pasos de la aplicación del BPA primario (Brooks, 1981). Brooks (1990) amplió este método e implementó el BPA secundario, que no será desarrollado aquí.

El BPA comprende los siguientes pasos (Brooks, 1981; Brooks & McLennan, 2003):

- Obtención de cladogramas de parásitos (análogos a los cladogramas de taxones en un estudio de Biogeografía Cladística).



- Reemplazo de los taxones terminales de los cladogramas de parásitos, por sus huéspedes.
- Numeración de los nodos (= componentes) de dichos cladogramas.
- Construcción de una matriz de datos de huéspedes por componentes. En general se enumeran primero las especies parásitas (taxones terminales) y luego los nodos internos (=componentes/ancestros). Cada especie parásita tendrá un código que la identifica a ésta y a sus ancestros. La presencia de una especie parásita en el huésped se codifica con «1», su ausencia con «0», y con «?» si la especie parásita está ausente en el cladograma.
- Obtención de un cladograma de huéspedes a partir de la información que proporcionan los parásitos.
- Optimización de los caracteres en el cladograma de huéspedes. La optimización o mapeo de los caracteres se realiza según el procedimiento explicado en el Capítulo 9 (cladística cuantitativa) de acuerdo a las opciones ACCTTRAN, DELTRAN o UNAMBIGUOUS. Los caracteres mapeados representan las asociaciones históricas entre los huéspedes y sus parásitos.
- Análisis de los caracteres volcados en el cladograma. Las sinapomorfías se interpretan como eventos de coespeciación, los paralelismos, como eventos de transmisión horizontal, las reversiones, como extinciones de los parásitos, y las duplicaciones, como especiaciones independientes de huéspedes y parásitos.

Una de las ventajas que presenta el BPA con respecto al método de árboles reconciliados, es que permite la comparación de más de una hipótesis filogenética de asociados a la vez (Dowling, 2002). Las críticas que ha recibido este método se refieren a que sobreestima los sucesos de transmisión horizontal y de extinciones.

### **Árboles reconciliados o Treemap**

El *TreeMap* o método de árboles reconciliados (Page, 1994b) se basa en la idea de reconciliar los cladogramas de los asociados y sus huéspedes. En este caso, los eventos coevolutivos que explican la incongruencia entre dichos cladogramas son duplicaciones y extinciones. El "árbol reconciliado" se crea a partir de un "mapa" obtenido del árbol de huéspedes y del árbol de parásitos, donde cada nodo del árbol de los parásitos se asocia con un nodo del árbol de los huéspedes. La reconciliación óptima es la reconstrucción que maximiza la coespeciación y minimiza el número de duplicaciones y pérdidas. Este método parte del supuesto de que la cladogénesis de los parásitos es función de la cladogénesis de sus hospedadores, por lo tanto postula que el cladograma de parásitos es un subárbol de otro mayor, que es el árbol reconciliado. Considera que varios parásitos pueden haberse extinguido o pueden ser relictos de clados mayores (Fig. 11c).

El procedimiento para reconciliar hipótesis filogenéticas entre parásitos y huéspedes supone los siguientes pasos:

- Obtención de los cladogramas de huéspedes y parásitos involucrados en el estudio (Fig. 9a- b).
- Determinación del tipo de asociaciones entre ambas hipótesis filogenéticas (Fig. 9c).
- Numeración de los nodos de las dos hipótesis (Fig. 10).
- Búsqueda de las relaciones (= mapeo) de los nodos del cladograma de los parásitos, con los nodos del cladograma de los huéspedes. Por ejemplo el nodo 6 (parásitos) se vincula con el F (huéspedes), los nodos 7 y 8 con el H, y el nodo 9 con el I (Fig. 10 y 11a).
- Representación del árbol reconciliado e identificación del número de eventos de coespeciación (nodos 6, 8 y 9), duplicación (nodo 7) y pérdidas ocurridos (Fig. 11b- c).

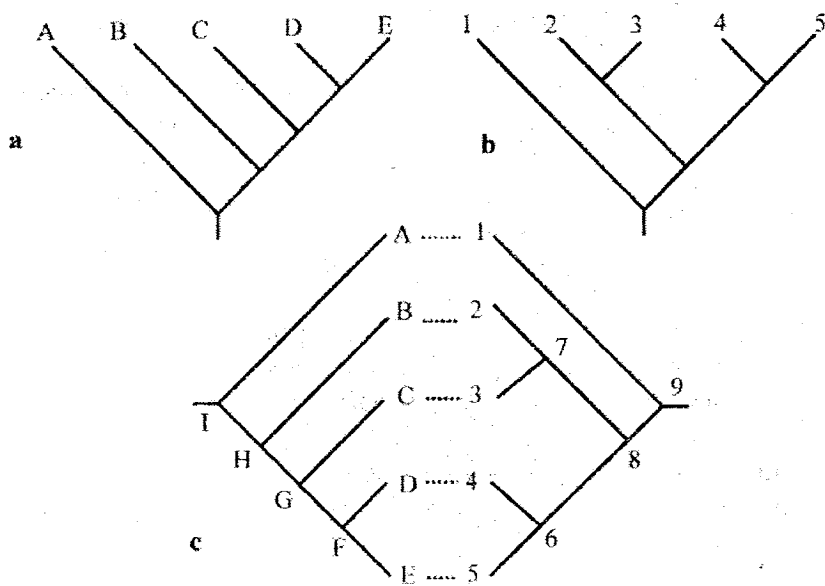


Figura 9. Determinación de asociaciones entre las hipótesis filogenéticas de parásitos y huéspedes: **a**, cladograma de huéspedes (A-E), **b**, cladograma de los parásitos (1-5), y **c**, representación de la relación entre ambas hipótesis filogenéticas y numeración de los nodos de ambos cladogramas (modificado de Dowling, 2002).

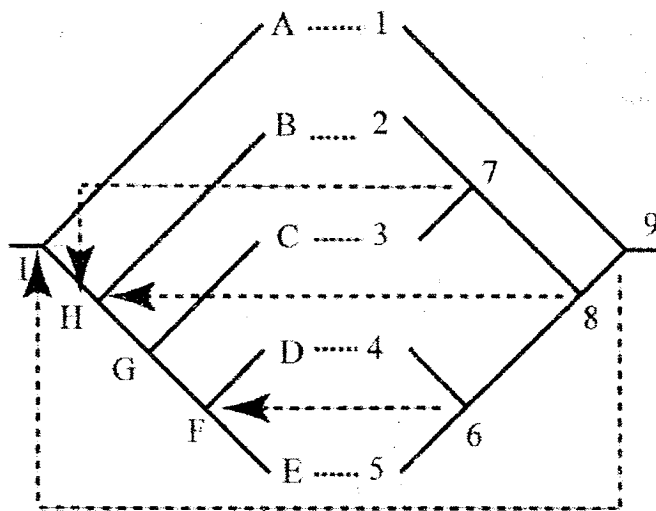


Figura 10. Mapeo de los nodos asociados (líneas punteadas) entre la filogenia de los huéspedes y la de sus parásitos (tomado de Dowling, 2002)

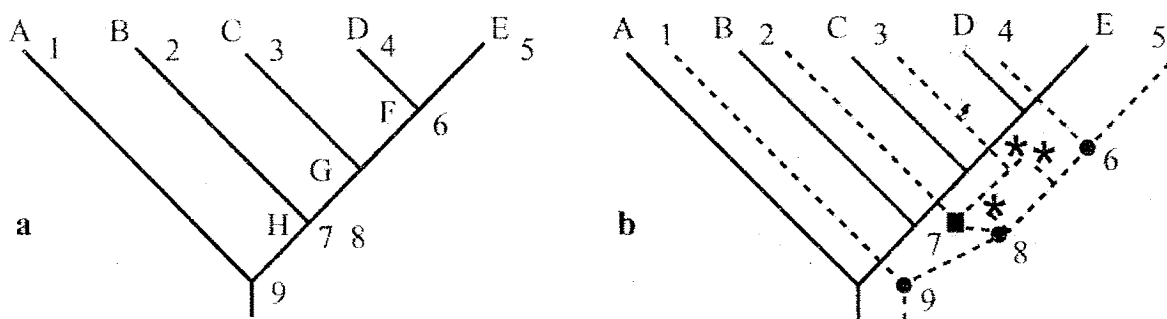


Figura 11. Árboles reconciliados **a** y **b**, tomados de Dowling (2002). En **a** los nodos de los parásitos fueron mapeados en los correspondientes nodos del cladograma de huéspedes, según las relaciones establecidas en la figura 10. En **b** se ilustra el árbol reconciliado indicando tres eventos de coespeciación (círculos negros), uno de duplicación (cuadrado negro) y tres extinciones (estrellas).

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO I

A partir de los cladogramas de cinco géneros de aves de Australia (*Poephila*, *Malurus*, *Ptiloris*, *Petrophasa* y *Tregellasa*) (Fig. 12) y de las áreas que habitan (Tabla II) reconstruya la historia biogeográfica de las áreas en que se distribuyen (ejemplo tomado de Cracraft, 1983). Para ello realice los siguientes pasos:

1. Transforme los cladogramas de los distintos géneros en cladogramas particulares de áreas.
2. Obtenga un cladograma general de áreas que exprese las relaciones entre las cinco áreas de endemismo de Australia, aplicando el Análisis de Simplicidad de Brooks.
3. Postule una hipótesis de relación histórica entre las áreas en estudio.

Tabla II. Especies de aves de Australia y su distribución en las áreas A hasta E (Fig. 12).

Especies	Áreas				
	A	B	C	D	E
<i>Poephila personata</i>	X	X			
<i>P. leucotis</i>			X		
<i>P. acuticauda</i>	X				
<i>P. hecki</i>		X			
<i>P. atropygialis</i>			X		
<i>P. cincta</i>				X	X
<i>Malurus rogersi</i>	X				
<i>M. dulcis</i>	X				
<i>M. amabilis</i>			X		
<i>Ptiloris alberti</i>			X		
<i>P. victoriae</i>				X	
<i>P. paradiseus</i>					X
<i>Petrophasa blaaui</i>	X				
<i>P. smithi</i>	X				
<i>P. scripta</i>			X	X	X
<i>Tregellasa leucops</i>			X		
<i>T. nana</i>				X	
<i>T. capito</i>					X

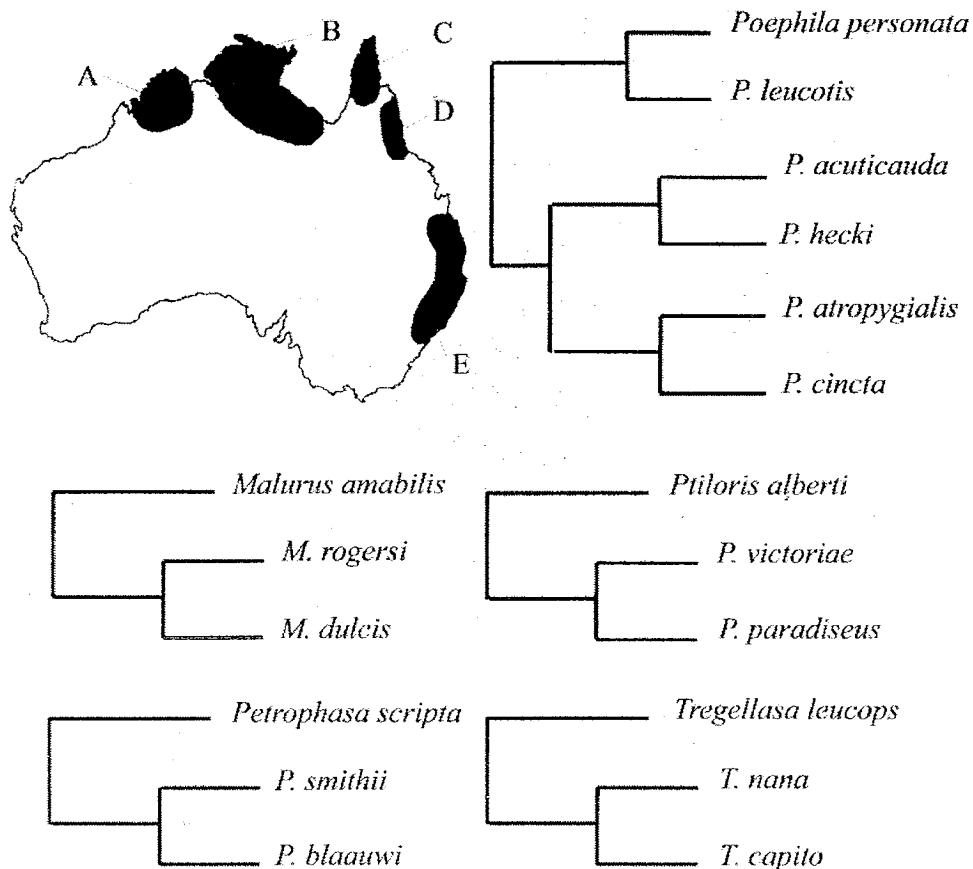


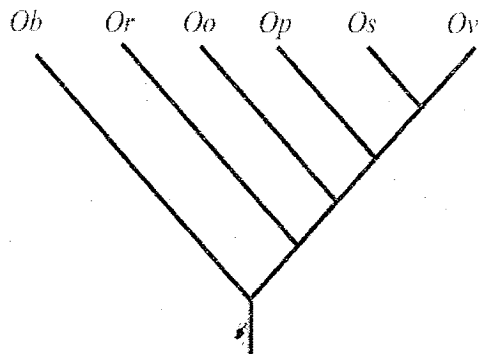
Figura 12. Áreas del norte y este de Australia definidas por barreras geográficas y ecológicas, y cladogramas de especies de cinco géneros de aves presentes en dichas áreas.

## EJERCICIO 2

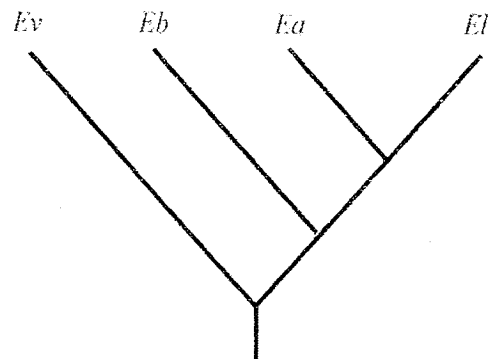
Analice la probable coevolución de especies de nematodos de los géneros *Enterobius* y *Oesophagostomum*, con cinco géneros de primates antropomorfos (*Hylobates*, *Pongo*, *Pan*, *Homo* y *Gorilla*). Para ello se brindan cladogramas de seis especies de *Oesophagostomum* (Fig. 13, arriba, izquierda) y de cuatro especies de *Enterobius* (Fig. 13, arriba, derecha) obtenidos a partir de caracteres morfológicos y los datos referidos a la asociación de dichos parásitos con sus huéspedes (Fig. 13, relaciones huésped-parásito). Sobre la base de esta información:

1. Construya una matriz de huéspedes por parásitos siguiendo los pasos del Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA).
2. A partir de dicha matriz obtenga el/los cladogramas de hospedadores.
3. Analice el grado de congruencia entre el/los cladograma/s de hospedadores obtenidos en el paso anterior y un cladograma de los géneros de primates basado en caracteres morfológicos y moleculares (Fig. 13, abajo, derecha).
4. ¿Qué conclusiones puede sacar con respecto a la probable coevolución de *Enterobius* y *Oesophagostomum* con los cinco géneros de primates?

Cladograma de parásitos:  
Especies de *Oesophagostomum*



Cladograma de parásitos:  
Especies de *Enterobius*



Relaciones huésped - parásito

*Hylobates* ----- Ob, Or, Oo, Ov  
*Pongo* ----- Ob, Eb  
*Gorilla* ----- Os  
*Pan* ----- Os  
*Homo* ----- Os, Ev

Cladograma de huéspedes: Primates antropomorfos

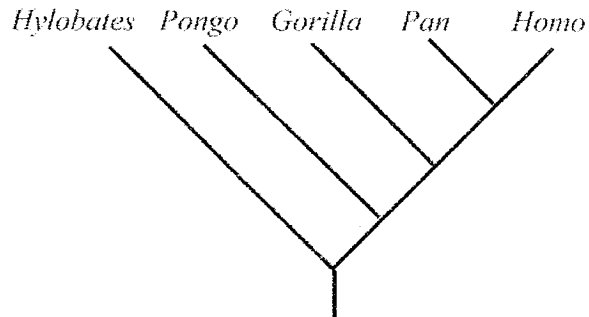


Figura 13. Cladograma de especies de *Oesophagostomum* y de *Enterobius* a partir de datos morfológicos, relaciones huésped-parásito y cladograma de géneros de primates. Acrónimos: Ob, *O. blanchardi*; Or, *O. raillieti*; Oo, *O. ovatum*; Op, *O. pachycephalum*; Os, *O. stephanostomum*; Ov, *O. ventri*; Ev, *E. vermicularis*; Eb, *E. buckleyi*; Ea, *E. anthropopitheci*; El, *E. lerouxi* (modificado de Brooks & Mc Lennan, 1991).

### EJERCICIO 3

Deets (1987) reconstruyó la filogenia de un grupo monofilético de ocho especies de copépodos de la familia Kroyeriidae, crustáceos que se fijan a las lamelas nasales de rayas y tiburones a través de su segunda antena prensil. Mediante un análisis de 55 caracteres morfológicos dicho autor obtuvo una única hipótesis filogenética (Fig.14). Por otra parte Maisey (1984) estudió las relaciones cladísticas de los peces condriictios y también obtuvo un solo cladograma (Fig.15).

1. Construya una matriz de hospedadores por componentes a partir de las relaciones huésped-parásito (Tabla III) y obtenga el cladograma correspondiente, aplicando el Análisis de Parsimonia de Brooks.
2. Compare la filogenia de los hospedadores obtenida a partir de los parásitos, con la información filogenética de los condriictios hospedadores ¿Considera que los parásitos han coevolucionado con sus huéspedes?

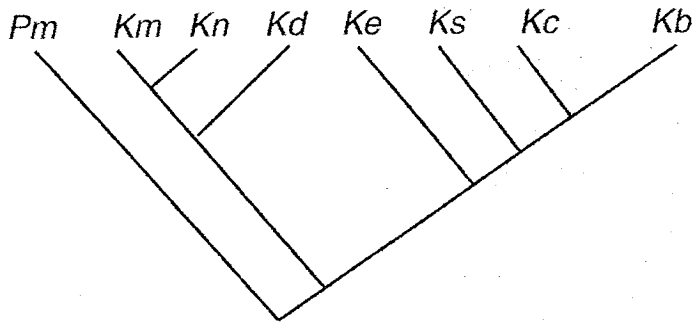


Figura 14. Cladograma de las especies de copépodos (parásitos). Acrónimos de especies: Pm, *Prokroyeria meridionalis*; Kb, *Kroeyerina benzorom*; Kc, *K. cotezensis*; Kd, *K. deborahae*; Ke, *K. elongata*; Km, *K. mobulae*; Kn, *K. nasuta*; Ks, *K. scottorum*.

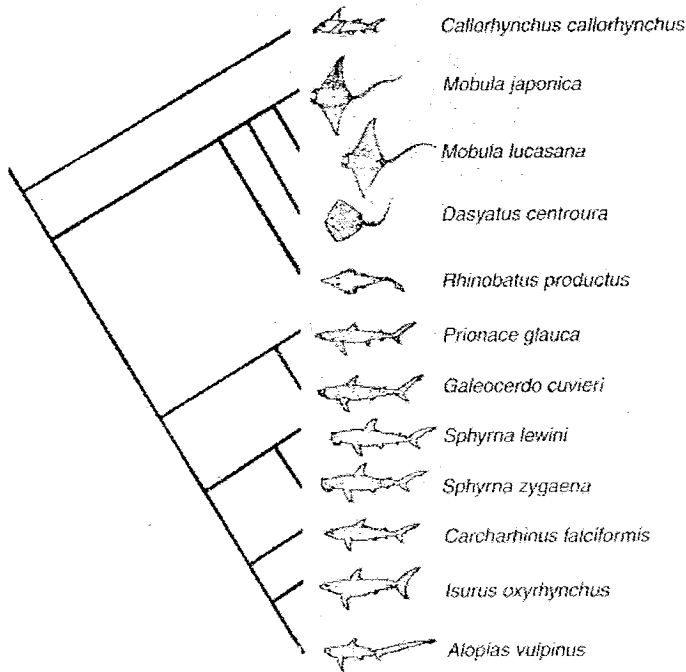


Figura 15. Cladograma de peces condriktios (huéspedes).

Tabla III. Relaciones huésped-parásito

Huésped	Parásito
<i>Callorhynchus callorhynchus</i>	Pm
<i>Mobula japonica</i>	Km
<i>Mobula lucasana</i>	Km
<i>Dasyatis centroura</i>	Kn
<i>Rhinobatus productus</i>	Kd
<i>Prionace glauca</i>	Ke
<i>Galeocerdo cuvieri</i>	Ke
<i>Sphyrna lewini</i>	Ks
<i>Sphyrna zygaena</i>	Ks
<i>Carcharhinus falciformis</i>	Kc
<i>Isurus oxyrinchus</i>	Kb
<i>Alopias vulpinus</i>	Kb

#### EJERCICIO 4

Los monos Platyrrhini presentan relaciones filogenéticas controvertidas, ya que para los mismos se han obtenido diferentes cladogramas óptimos (Fig. 16). Hugot (1999) realizó comparaciones entre dichos cladogramas y los de sus parásitos (nematodos) y aplicó el método de árboles reconciliados para analizar su grado de congruencia. Los resultados que obtuvo se ilustran en la Fig. 17.

1. Cuántos eventos de coespeciación, transmisión horizontal y extinción, observa en cada una de las reconstrucciones.
2. Indique cuál de las reconstrucciones muestra un mayor grado de coespeciación entre los huéspedes y sus parásitos.

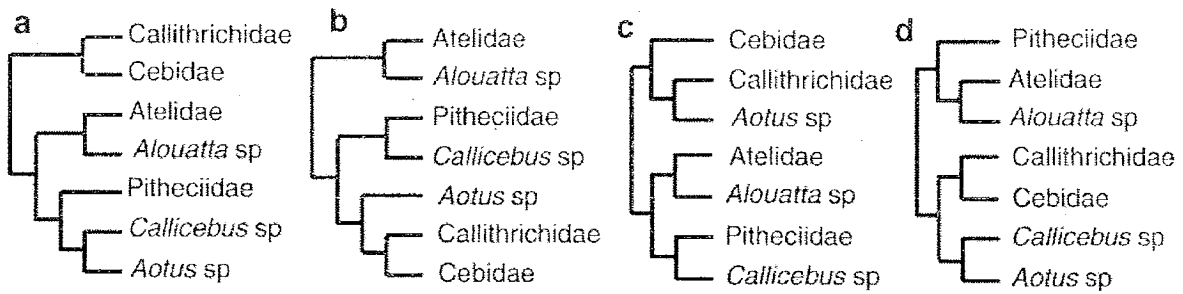


Figura 16. Diferentes hipótesis filogenéticas para Primates Platyrrhini (a-d) analizadas en Hugot (1999).

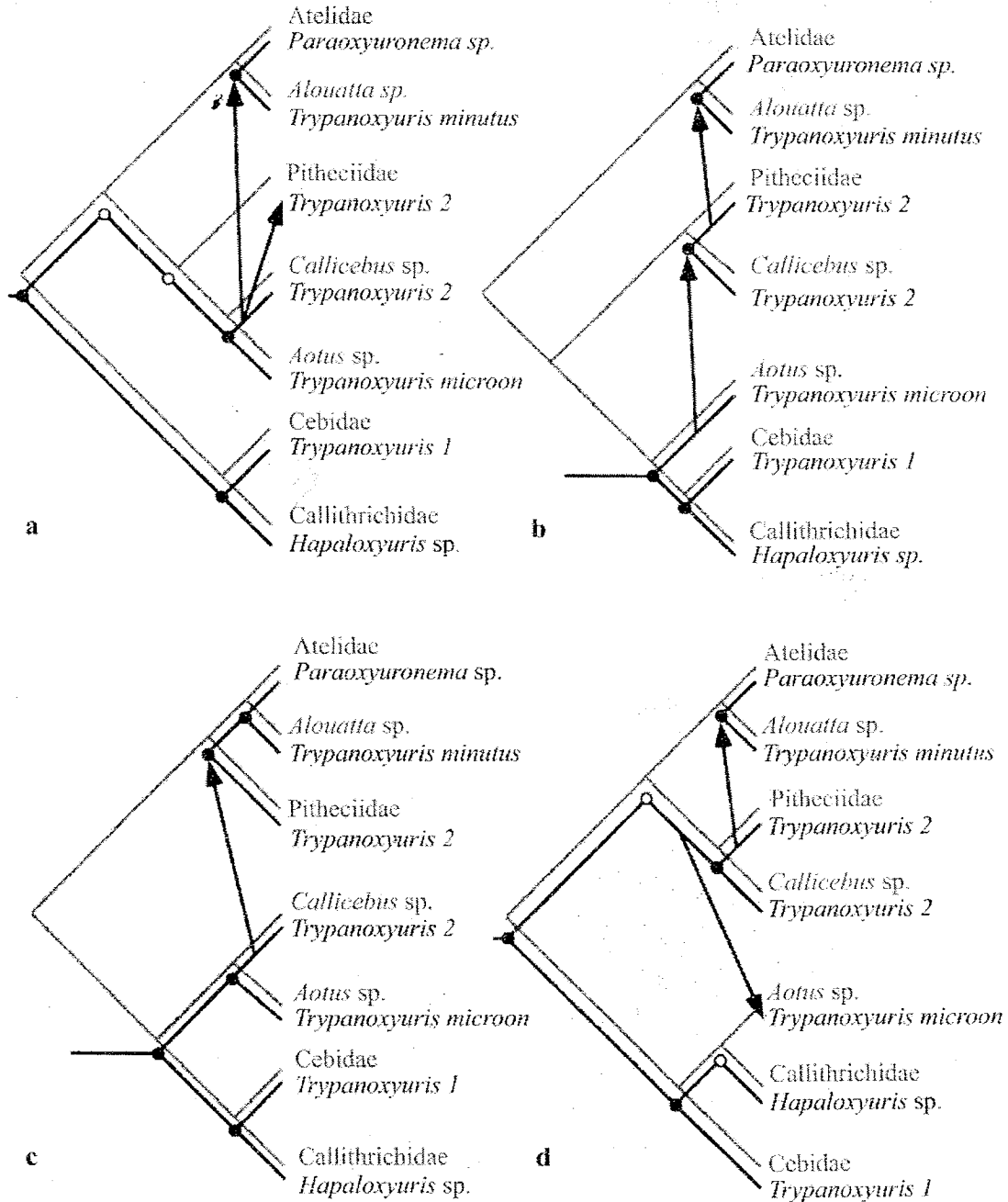


Figura 17. Árboles reconciliados para los parásitos de los Platyrrhini (en negro), utilizando las hipótesis filogenéticas de huéspedes de la figura anterior (en gris) (modificado de Hugot, 1999).

## EJERCICIO 5

Sobre la base de los cladogramas obtenidos para un grupo de primates de la tribu Strepsirhini, Hugot (1999) reconstruyó la historia filogenética de sus parásitos (Fig. 18). Compare las dos reconstrucciones realizadas e indique el número de eventos de coespeciación, duplicación y extinción registrados en cada una de ellas.

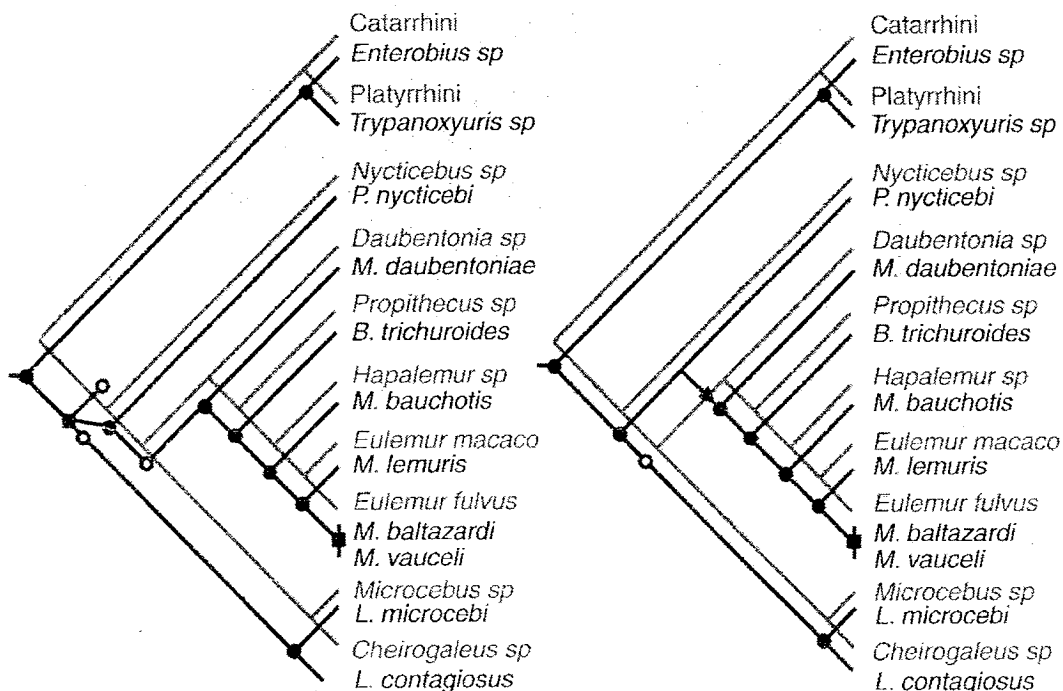


Figura 18. Árboles reconciliados para los parásitos de primates Strepsirhini. P. = *Protenterobius*; M. = *Madoxyuris*; B. = *Biguetius*; L. = *Lemuricola* (modificado de Hugot, 1999).

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- BROOKS, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Systematic Zoology* 30: 229-249.
- BROOKS, D.R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 660-680.
- BROOKS, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30.
- BROOKS, D.R. & D.A. McLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in Comparative Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago.
- BROOKS, D.R. & D.A. McLENNAN. 2003. Extending phylogenetic studies of coevolution: secondary Brooks parsimony analysis, parasites and Great Apes. *Cladistics* 19: 104-119.
- CRACRAFT, J. 1983. Cladistic Analysis and Vicariance Biogeography. *American Scientist* 71: 273-282.
- CRAW, R.C. & R. PAGE. 1988. Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. Pp. 163-189. En: Ho M. W. & S. W. Fox (eds.). *Evolutionary processes and metaphors*. John Wiley and Sons.
- CRISCI, J. V., M. M. CIGLIANO, J. J. MORRONE & S. ROIG JUÑENT. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology* 40: 152-171.
- CRISCI, J. V., L. KATINAS & P. POSADAS. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.



- DEFTS, G.B. 1987. Phylogenetic analysis and revision of *Kroeyerina* Wilson, 1932 (Siphonostomatoidea: Kroeyeriidae), copepods parasitic on chondrichthyans, with descriptions of four new species and erection of a new genus, *Prokroeyerina*. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2121-2148.
- DOWLING, A. P. G. 2002. Testing the accuracy of TreeMap and Brooks parsimony analysis of coevolutionary patterns using artificial associations. *Cladistics* 18: 416-435.
- EHLRICH, T.R. & P.H. RAVEN. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- HUGOT, J.P. 1999. Primates and their pinworm parasites: the Cameron hypothesis revised. *Systematic Biology* 48: 523-546.
- HUMPHRIES, C.J. & L.R. PARENTI. 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- MAISEY, J.G. 1984. Chondrichthyan phylogeny: a look at evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4(3): 359-371.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1995. Historical Biogeography: Introduction to Methods. *Annual Review in Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- MYERS, A. A. & P.S. GILLER (eds.). 1988. *Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distribution*. Chapman & Hall, London.
- NELSON, G. 1984. Cladistics and Biogeography. Pp. 273-293. En: Duncan T. & T.F. Stuessy (eds). *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia Univ. Press, New York.
- NELSON G. J. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- NELSON, G. J. & N.I. PLATNICK. 1984. *Biogeography*. Carolina Biology Readers. Nro. 119. Biological Supply Company, Burlington.
- PAGE, R. D. M. 1988. Quantitative cladistics biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology* 37: 254-270.
- PAGE, R. D. M. 1989. COMPONENT user's manual. Release 1.5. Auckland. Publicado por el autor.
- PAGE, R. D. M. 1993. COMPONENT user's manual. Release 2.0. London. Publicado por el autor.
- 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. *Systematic Biology* 43: 58-77.
- PATTERSON, C. 1981. Methods of paleobiogeography. Pp. 446-489. En: Nelson G. & D. E. Rosen (eds.). *Vicariance Biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- PLATNICK, N. I. 1991. On areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: 11-12.
- ROSEN, D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24: 431-464.
- SCHUH, R.T. & G.M. STONEDAIL. 1986. Historical biogeography in the Indo-Pacific: A cladistic approach. *Cladistics* 2: 331-335.
- WILEY, E.O. 1987. Methods in vicariance biogeography. Pp. 283-306. En: Hovenkamp P., E. Gittenberger, E. Hennipman, R. de Jong, M. C. Roos, R. Sluys & M. Zandee (eds.). *Systematics and evolution: a matter of diversity*. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- ZANDEE, M. & M.C. ROOS. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.



## CAPITULO 14

# SISTEMÁTICA, CLADÍSTICA Y CONSERVACIÓN DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

LANTERI, ANALÍA A. Y M. CRISTINA DAMBORENEA



### DIVERSIDAD BIOLÓGICA: ESTIMACIONES Y CRISIS ACTUAL

La diversidad biológica se define como la variedad y variabilidad de los seres vivos y de los complejos ecológicos que ellos integran (Wheeler, 1990), o como la suma de toda la variación biótica, desde el nivel de genes al de ecosistemas (Purvis & Héctor, 2000), dado que comprende los niveles de genes (diversidad genética dentro de las especies), especies (diversidad específica en términos de riqueza o número de especies) y ecosistemas (diversidad ecológica) (Wheeler, 1990; Crisci *et al.*, 1993). El término biodiversidad comenzó a generalizarse a partir de la publicación de una obra del biólogo norteamericano Edward Wilson (1988), quien expresó que la diversidad biológica representa el patrimonio o riqueza biótica singular e irrepetible de cada lugar, región o continente, y en última instancia, de toda la humanidad.

Los distintos grupos de organismos brindan al hombre numerosos beneficios directos e indirectos, que en última instancia determinan las condiciones necesarias para su subsistencia (McNeely, 1988). Entre los beneficios directos cabe mencionar a las especies que sirven como fuentes de alimento, o a partir de las cuales se obtienen productos farmacéuticos, materias primas para la confección de vestimenta (lanas, pieles, fibras), sustancias de uso industrial (perfumes, ceras, gomas, resinas, pinturas), materiales de construcción y ornamentales (maderas, marfil, coral, perlas), etc. También cabe citar a aquellas que posibilitan el control de organismos que se comportan como plagas (patógenos, parásitos y parasitoides empleados en control biológico), que resultan de utilidad en biotecnología (e.g. numerosas bacterias), o que posibilitan el mejoramiento de las variedades de especies domésticas (Wheeler, 1990; Crisci *et al.*, 1993). Por ejemplo en 1985 se registraron 2618 estructuras químicas derivadas de plantas superiores, muchas de las cuales podrían tener efectos farmacológicos (Ocampo & Posadas, 1997). Entre los beneficios indirectos cabe mencionar la participación de numerosos organismos en la constitución y fijación de los suelos, el reciclado de nutrientes, el mantenimiento del equilibrio de los gases de la atmósfera, la regulación del clima, etc. (Crisci *et al.*, 1997). A estos beneficios deben sumarse otros aspectos tales como el valor científico de las especies en tanto elementos clave para reconstruir la historia de la vida en la tierra y realizar predicciones sobre su futura evolución, como así también el valor estético o afectivo que muchas especies vegetales y animales tienen para el hombre (Ehrlich & Wilson, 1991).

El número de especies descritas por los taxónomos oscilaría entre 1,5 millones (Wilson, 1988) y 1,75 millones (Cracraft, 2000), de las cuales poco más de la mitad son insectos (Wheeler, 1995) y el resto se divide en tres fracciones aproximadamente iguales, constituidas por otros animales, plantas superiores, y microorganismos y organismos inferiores (protozoarios, algas, hongos) (Crisci & Morrone, 1994; Crisci *et al.*, 1997) (Fig. 1, Tabla I).

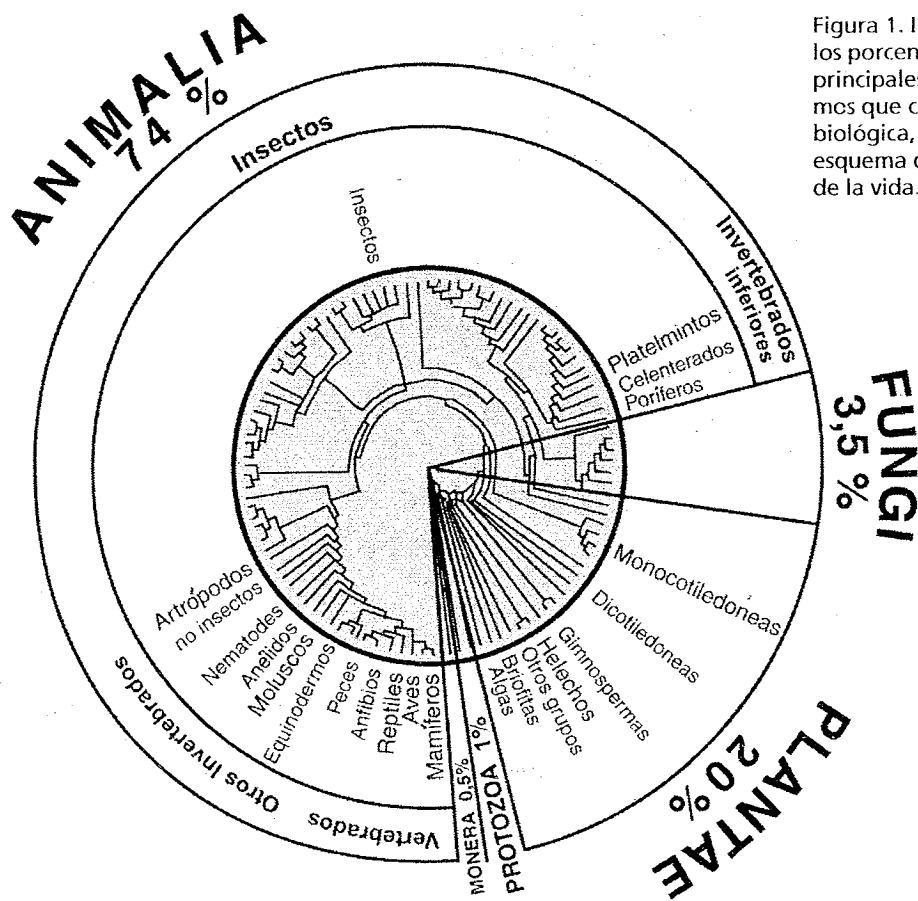


Figura 1. Ilustración que muestra los porcentajes relativos de los principales grupos de organismos que componen la diversidad biológica, ubicados en un esquema que representa el árbol de la vida.

Tabla I. Estimación de las especies descritas para cada grupo de organismos (datos tomados de Wheeler, 1990 y Crisci et al., 1997).

MONERA		ANIMALIA	
	4.760	Porífera	5.000
		Celenterata	9.000
PROTOZOA	30.800	Platyhelminthes	12.200
		Nematoda	12.000
		Annelida	12.000
PLANTAE		Mollusca	50.000
Algae	26.900	Echinodermata	6.100
Grupos menores	1.300	Insecta	751.000
Briofitas	16.600	Artrópodos no insectos	123.161
Helechos	10.000	Peces	19.056
Gimnospermas	529	Amphibia	4.184
Monocotiledóneas	50.000	Reptilia	6.300
Dicotiledóneas	170.000	Aves	9.040
		Mamíferos	4.000
TOTAL	275.329	TOTAL	1.023.041
FUNGI	46.893		

Las especies conocidas constituyen solo una pequeña fracción del total de las que existen, y de las que han existido en el pasado y se han extinguido (Ehrlich & Ehrlich, 1984). El orden de magnitud de las especies biológicas no se conoce y resulta difícil de precisar con exactitud, pero según estimaciones más o menos conservadoras no sería inferior a los 10 millones (Wilson, 1988). Otros autores brindan estimaciones de 30-50 millones (Erwin, 1982) y de 10-80 millones (Stork, 1988) sólo para los insectos. En consecuencia, hasta el presente los taxónomos habrían descrito poco más del 15% de las especies (Crisci *et al.*, 1997), dato demostrativo de lo mucho que resta por descubrir, describir y estudiar.

La urgencia en completar el inventario de la biodiversidad biológica se debe a que como consecuencia de la destrucción y fragmentación acelerada de los ambientes naturales, la contaminación, el calentamiento global, la introducción de especies exóticas, el avance de las urbanizaciones, la sobreexplotación de los recursos naturales y otros factores asociados con las actividades humanas, muchas especies desaparecerán de la faz de la tierra antes de ser conocidas (Wilson, 1992). Si bien las extinciones de taxones particulares y extinciones masivas son fenómenos naturales que se han producido varias veces en la historia de la vida en la tierra (Reig, 1991), la acción del hombre determinaría una tasa de extinción actual 1000 a 10.000 veces superior a la registrada en tiempos geológicos (Raven, 1987; Wilson, 1988).

### Conservación de la biodiversidad y estudios taxonómicos en insectos

Al analizar la tabla 1 y la figura 1 se advierte que poco más de la mitad de las especies conocidas (unas 750.000) son insectos. Existe la creencia bastante generalizada de que estos organismos son mayormente perjudiciales, por lo que la conservación de su biodiversidad podría resultar menos necesaria que en el caso de otros grupos, como por ejemplo los vertebrados (Martín-Piera, 1997; Lanteri *et al.*, 2002). Sin embargo los insectos constituyen el componente cuantitativamente más importante de los ecosistemas terrestres, y la mayoría de ellos reporta importantes beneficios ecológicos. En los ecosistemas de selvas tropicales juegan roles clave como polinizadores, herbívoros y detritívoros, además de servir como alimento para numerosos organismos, inclusive al hombre (Martín-Piera, 1997), y de controlar las poblaciones de otros insectos que podrían convertirse en plagas. Sólo unas 200 especies se comportan como plagas severas y aproximadamente 10.000 serían plagas secundarias y/o potenciales (Martín-Piera, 1997). Es precisamente la pérdida de la biodiversidad en los ecosistemas naturales y el manejo inadecuado de los agroecosistemas, lo que ocasiona los mayores problemas de plagas (Samways, 1994; Lanteri *et al.*, 2002).

El grupo más diverso de insectos es Curculionoidea, superfamilia de coleópteros fitófagos de hábitos terrestres, acuáticos y semiacuáticos, vulgarmente denominados gorgojos o picudos. El *Systema Naturae* (Linneo, 1758) incluye 86 especies de Curculionoidea, 79 de las cuales se asignaron al género *Curculio*. En la obra de Schoenherr (1833-1845) se describieron 6808 especies de gorgojos, agrupadas en 627 géneros. Unos 150 años más tarde, el número de curculionoideos ascendía a 57.000 especies, clasificadas en 6000 géneros (O'Brien & Wibmer, 1978), estimándose su número en 85.000 (O'Brien & Wibmer, 1979). Asimismo, si se tomaran en cuenta las estimaciones generales realizadas por Erwin (1982) y Stork (1988), para insectos, el número de curculionoideos debería multiplicarse (Thompson, 1992). De este modo se intenta demostrar la magnitud del trabajo taxonómico que aun resta realizar en algunos grupos de organismos.

Para ilustrar la importancia práctica de los estudios taxonómicos en insectos, tanto de las especies perjudiciales como de las benéficas, se mencionará el caso de una cochinilla harinosa (*Phenacoccus manihoti*), que causó cuantiosos daños en cultivos de mandioca (*Manihot esculenta*), en África, y fue controlada gracias a la acción de un himenóptero parasitoide (De Santis & Ras, 1988). El insecto plaga ingresó accidentalmente en el Zaire, en 1972, e invadió rápidamente 3,5 millones de hectáreas de cultivos de mandioca en varios países africanos. La mandioca es un cultivo originario de Brasil y Venezuela y constituye el alimento básico de 200 millones de personas en dicho continente. El Instituto Internacional de Agricultura Tropical estimó las pérdidas

provocadas por la cochinilla en 2 billones de dólares anuales, pero el problema no tuvo una rápida solución, pues el insecto era desconocido. Los estudios taxonómicos realizados llevaron a la conclusión, en 1977, de que se trataba de una nueva especie para la ciencia, nativa de América del Sur. El siguiente paso fue hallar algún organismo benéfico capaz de controlar las poblaciones de la cochinilla harinosa. La solución sobrevino gracias a la introducción de la avispa *Epidinocarsis lopezi* (Hymenoptera: Encyrtidae) descrita en 1964 por el Dr. Luis De Santis, destacado entomólogo del Museo de La Plata. Las hembras de esta avispa hieren a las cochinillas con su ovíscapo, para alimentarse de su hemolinfa y para oviponer, y de este modo ejercen un efectivo control sobre sus poblaciones. El Instituto Internacional de Agricultura Tropical hizo construir en Ibadan (Nigeria) un gran insectario para producir 15 millones de insectos útiles por día, y así se resolvió el problema causado por otro insecto introducido en un área alejada de su ambiente natural, sin enemigos naturales nativos que la controlen.

## **APORTES DE LA SISTEMÁTICA A LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD**

El estudio de la diversidad de los ecosistemas compete a los ecólogos, el de la diversidad genética a los genetistas de poblaciones, y el de la diversidad específica a los sistemáticos (Wheeler, 1990). El rol de la Sistemática en lo que respecta a la conservación de la biodiversidad resulta fundamental (Mc Neely, 2002) y se relaciona con dos aspectos principales que necesitan ser medidos: la diversidad específica (elaboración de inventarios de especies) y la diversidad filogenética (reconocimiento del número de clados diferentes). Gould (1989) propuso emplear el término diversidad para referirse al número de especies y de "disparidad" para aludir a la divergencia de los grupos de organismos en cuanto a diseños anatómicos.

Los taxónomos contribuyen a la conservación de las especies a través de la realización de inventarios de la biodiversidad, creación de bases de datos para el manejo de la información taxonómica y estimaciones de la biodiversidad con el fin de establecer áreas prioritarias de conservación.

### **Inventarios de la biodiversidad**

Realizar un inventario de la biodiversidad implica descubrir, describir y cartografiar todas las especies y/o demás unidades evolutivas significativas (ESU) (Martín-Piera, 1997). La noción de inventario biológico de Wheeler (1995) es aun más amplia, pues comporta la "exploración, análisis filogenético y clasificación predictiva de todas las especies de un taxón a escala mundial". Vale decir que el inventario de la biodiversidad está basado principalmente en el trabajo taxonómico (Raven, 1991; Mc. Neely, 2002).

Una de las propuestas más audaces para finalizar en un plazo razonable de tiempo el inventario de la diversidad, fue la que lanzaron los comités editoriales de tres de las revistas sistemáticas más prestigiosas: *Cladistics*, *Systematic Botany* y *Systematic Biology*, iniciativa que se conoce como *Systematic Agenda 2000* (1994). Entre los países precursores en la confección de inventarios biológicos cabe citar a Australia, Canadá, Costa Rica y México (Crisci *et al.*, 1997).

### **Bases de datos para el manejo de la información taxonómica**

Para poder plantear estrategias de conservación y manejo de la biodiversidad es preciso que la información que aportan los estudios taxonómicos esté estructurada lógicamente y almacenada de forma tal que pueda ser consultada para realizar interpretaciones y aplicaciones prácticas (Escalante *et al.*, 2000). Un recurso fundamental en este sentido son las bases de datos, es decir, compilaciones de información relacionada con un tema o propósito particular, que se manejan a modo de archivos computarizados (Date, 1998). Los datos organizados y procesados de esta forma pueden ser interpretados de tal suerte que frecuentemente revelan tendencias o permiten descubrir patrones (Koleff, 1997). Por ejemplo, los datos de localidades de colecta obtenidos a partir de etiquetas de especímenes depositados en colecciones de museos, comple-

mentados con datos de la literatura y estudios de campo, permiten realizar estimaciones sobre el área de distribución de un determinado taxón (e.g. una especie animal de importancia epidemiológica o agrícola) y las probabilidades de que dicha especie aparezca bajo determinadas condiciones ambientales (Vuilleumier, 1999), lo que se conoce como faunística predictiva (Escalante *et al.*, 2000). Estos estudios suelen estar integrados en un Sistema de Información Geográfica (SIG). Un SIG es un conjunto de programas y equipos de computación que permiten capturar, almacenar, actualizar, analizar y desplegar información geográficamente referenciada (Antenucci *et al.*, 1991; Cigliano & Torrusio, 2003).

Existen dos tipos de bases de datos principales en taxonomía, las cuales pueden ser utilizadas en estudios sobre biodiversidad, las curatoriales y las taxonómicas (Escalante *et al.*, 2000).

**Bases de datos curatoriales:** Sirven para recuperar información sobre especímenes, ya sean ejemplares tipo u otros materiales depositados en colecciones de museos u otras instituciones científicas con fines similares. Los datos almacenados consisten en el nombre científico correspondiente a cada ejemplar, las referencias de la publicación donde se cita dicho material, la clase de ejemplar (e.g. si son holotipos, sintipos, paratipos, etc.), su procedencia geográfica, la institución donde está depositado, y otros datos que lo acompañan (ver en Capítulo 1, ficha para materiales de colección). Algunas bases curatoriales incluyen también fotos y/o ilustraciones de los ejemplares.

**Bases de datos taxonómicas:** Sirven para recuperar información sobre taxones, generalmente de rango especie. Los datos que debería incluir una base de datos taxonómica son los siguientes (Schuh, 2000): nombre actualizado de la especie (incluyendo sinónimos y homónimos); ubicación taxonómica en las distintas categorías de la jerarquía linneana; referencias bibliográficas; datos de distribución geográfica; registros históricos (fechas de recolección); otros datos biológicos de interés (hábitat, plantas hospedadoras, parásitos, etc.); datos sobre caracteres y relaciones filogenéticas; e ilustración del hábito de la especie.

Se reconocen al menos tres fuentes básicas de información en Taxonomía y Biogeografía, que resultan fundamentales para organizar bases de datos de utilidad en estudios de conservación de la biodiversidad (Fig. 2):

**a. Trabajo de campo.** Se recomienda que los especímenes recolectados estén georreferenciados mediante el uso de Sistemas para el Posicionamiento Geográfico (GPS), los cuales permiten obtener las coordenadas exactas del sitio de muestreo. Asimismo en años recientes se ha avanzado en la planificación de los protocolos de muestreo, a fin de que los sitios sean comparables en cuanto a las unidades de muestra, tiempo y esfuerzo de colecta, etc. (Campos & Fernández, 2002).

**b. Especímenes depositados en colecciones de museos.** A diferencia de los especímenes procedentes de recolecciones recientes, los ejemplares más antiguos depositados en colecciones de

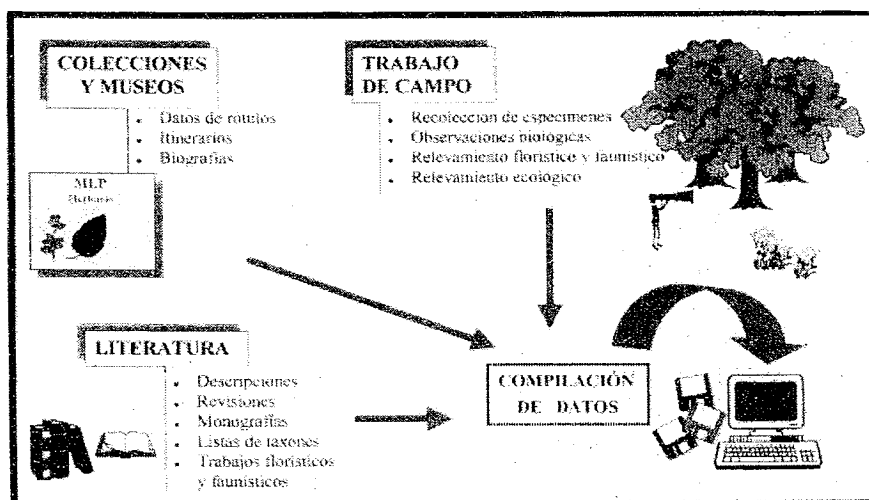


Figura 2. Principales fuentes de información para compilar bases de datos taxonómicas (adaptado de Escalante *et al.*, 2000).

museos suelen carecer de información precisa sobre distribución geográfica y otros datos de interés biológico, sin embargo su importancia para los estudios sobre conservación de la biodiversidad no puede desestimarse, pues en algunos casos son los únicos representantes de especies ya extinguidas o en riesgo de extinción (Soberón & Koleff, 1998; Berendsohn, 1997).

**c. Literatura taxonómica.** Las revisiones taxonómicas y otros trabajos publicados como consecuencia de la tarea sistemática pueden resultar de gran utilidad para relevar información que luego será almacenada en bases de datos, para uso en Sistemática, Biogeografía, y Biología de la Conservación (ver Capítulo 3).

La organización de una base de datos taxonómica comporta una serie de tareas entre las cuales cabe señalar las siguientes:

- Obtención y registro de los datos de acuerdo con un diseño previo.
- Carga y verificación de los datos.
- Pruebas de funcionamiento de la base computarizada.
- Recuperación y manipulación de los datos, para responder a diferentes preguntas y/o de acuerdo con distintos objetivos.
- Análisis de la información recuperada.
- Empleo de la información para resolver problemas científicos, para brindar servicios a instituciones, organismos gubernamentales o particulares interesados.
- Actualización permanente de la base de datos e incorporación de nuevos registros.

La habilidad para reunir información taxonómica en grandes bases de datos, junto con las herramientas de computación requeridas para analizarlos, ha incrementado el valor de las colecciones de los museos, y también, la valoración del trabajo de los taxónomos (Mc Neely, 2002). Algunas de las preguntas que las bases de datos taxonómicas pueden contribuir a responder son las siguientes: ¿Qué áreas del país registran la mayor riqueza específica de taxones endémicos o de gran valor filogenético? ¿Qué factores ambientales podrían estar relacionados con los ecosistemas de alta diversidad? ¿Se encuentran estos ecosistemas adecuadamente protegidos? ¿Cuáles son las áreas donde las especies se hallan en riesgo de extinción (*hot spots*)? ¿Cuáles son las causas de esta amenaza?

Existen otros tipos de bases de datos auxiliares de las taxonómicas, que pueden ser de gran utilidad. Por ejemplo, bases de datos geográficas (incluyen información sobre localidades de colecta); biogeográficas (incluyen datos de distribución de las especies con respecto a esquemas biogeográficos establecidos) y bibliográficas.

La base de datos "Species 2000" (<http://www.species2000.org/>) tiene por objeto reunir la información taxonómica sobre todas las especies de organismos (animales, plantas, hongos y microorganismos) a partir de bases de datos de taxones, provistas por diferentes instituciones. Está coordinada por la Universidad de Reading en Inglaterra y tiene como finalidad desarrollar estudios de diversidad global. Hasta el presente se habría reunido la información referida al 40% de las especies conocidas.

## Estimaciones de la biodiversidad

Existen distintos criterios para estimar cuali y cuantitativamente la diversidad biológica, y para identificar "áreas críticas" (= *hot spots*) para la conservación *in situ* de la biodiversidad (Martín-Piera, 1997). Se han propuesto medidas ecológicas, filogenéticas y otros criterios tales como la rareza o endemidad de las especies a conservar.

a. Desde el punto de vista ecológico la diversidad es una medida de la heterogeneidad de un sistema (ecosistema, comunidad o región natural), es decir, de la cantidad y proporción de los diferentes elementos que contiene (Martín-Piera, 1997). Los **Índices de Diversidad**, expresan la cantidad y proporción en que se hallan representadas las especies en estos sistemas. Algunos dan mayor importancia a la riqueza específica, de modo que las especies raras y las muy abundantes tienen igual peso, otros en cambio, dan mayor peso a las especies más abundantes. Uno



de los índices más utilizados es el de Shannon-Weaver (Krebs, 1985). También se usan en Ecología **índices de Dominancia**, que expresan la abundancia proporcional de una especie con respecto al total de especies, e **índices de Equitatividad**, que constituyen una estima de la abundancia de la especie dominante. Para un mayor detalle sobre estos índices pueden consultarse textos generales de ecología u otros más específicos como Magurran (1988).

b. Las medidas de diversidad filogenética permiten establecer áreas prioritarias para conservación, sobre la base de información contenida en las filogenias de los grupos de organismos (Martín-Piera, 1997). En este contexto se han propuesto nuevos índices de diversidad que toman en cuenta la información filogenética, es decir el componente evolutivo de la biodiversidad, y permiten identificar aquellas áreas donde se encuentran los taxones singulares desde el punto de vista filogenético o de su evolución potencial (Vane-Wright *et al.*, 1991; Faith, 1992, 1994 a, b; Williams *et al.*, 1994; Humphries *et al.*, 1995; Posadas *et al.*, 2001).

c. Entre los criterios utilizados frecuentemente para elegir áreas prioritarias para conservación, además de la riqueza de especies y de las medidas filogenéticas, se hallan los siguientes (Martín Piera-1997):

- **Vulnerabilidad y rareza:** Se propone proteger a las especies más vulnerables y raras. La rareza es la condición de una especie de ser poco frecuente. Puede ser infrecuente en un área geográfica dada, en un hábitat o ser demográficamente rara (baja densidad en toda su área de distribución) (Rabinowitz *et al.*, 1986).
- **Endemicidad:** La endemicidad se define como la condición de una especie de estar distribuida a un área particular de rango geográfico restringido, dentro del área en estudio (Martín-Piera, 1997). En consecuencia, se propone dar prioridad de conservación a las especies que son endémicas en ciertas áreas, y se conservarán aquellas áreas en que coexisten numerosas especies con distribuciones espaciales restringidas. Es un criterio de gran aceptación entre los biogeógrafos.
- **Atributos ecológico-funcionales:** Se propone dar prioridad de conservación a taxones funcionalmente diversos y que brindan servicios ecológicos indirectos al hombre (McNeely, 1988).
- **Potencial evolutivo:** Se propone proteger a los taxones con mayor potencial evolutivo (generalmente ocupan una posición terminal en los cladogramas) (Vogler & DeSalle, 1994).
- **Atributos fenotípico-morfológicos:** Se propone proteger a las especies con mayor "disparidad en su plan anatómico" (Gould, 1989).
- **Importancia económica:** Se propone proteger a las especies por los beneficios directos que proporcionan al hombre (McNeely, 1988).

## MEDIDAS FILOGENÉTICAS DE DIVERSIDAD

Los primeros índices propuestos para estimar la diversidad filogenética permiten indentificar los taxones más singulares desde el punto de vista filogenético (Vane-Wright *et al.*, 1991). Luego se propusieron otras medidas basadas en la "riqueza de caracteres o de atributos genéticos" (Faith, 1992, 1994 a, b), y en la "dispersión de los taxones" en el cladograma (Williams *et al.*, 1994), las cuales permiten identificar a los grupos de especies que mejor representan la diversidad de caracteres presentes en el árbol filogenético. Asimismo, Posadas *et al.* (2001) han propuesto un índice de diversidad filogenética basado en el conteo de nodos, que considera no sólo la singularidad taxonómica, sino además la endemicidad.

De singularidad filogenética o peso tático (Vane-Wright, *et al.*, 1991):

El procedimiento consiste en asignar peso a cada taxón de acuerdo con su singularidad filogenética. Para ello se calculan los siguientes valores:

**Índice básico de información taxonómica (i):** Número de grupos del cladograma al cual, o a los cuales pertenece cada especie o taxón terminal.

**Total de información taxonómica (Ti):** Es la sumatoria de todos los "i" ( $\sum i$ ).

**Peso taxonómico básico (Q):** Es el cociente entre la sumatoria de "i" y cada uno de los "i".

**Peso estandarizado de Q (W):** Es el cociente entre Q y el menor valor de Q.

**Porcentaje de peso estandarizado (P):** Es el porcentaje de W.

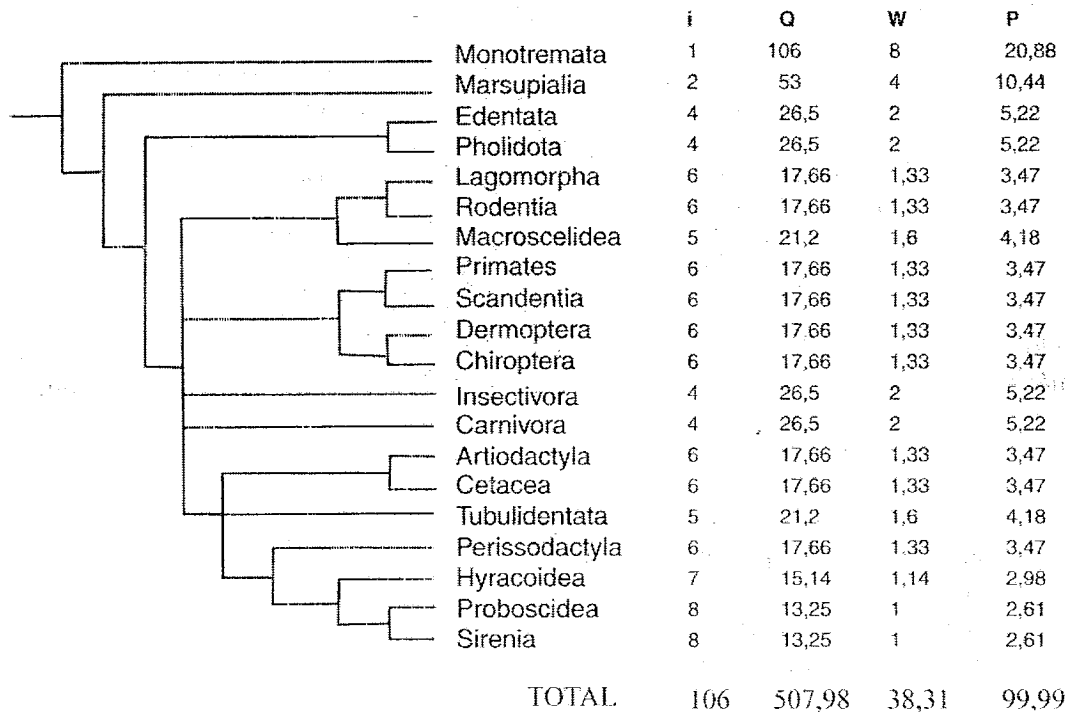


Figura 3. Cálculo de los valores que permiten estimar el peso táxico o singularidad filogenética de distintos órdenes de mamíferos actuales (tomado de Galliari & Goin, 1993).

De acuerdo con los valores de peso táxico de la figura 3, y considerando únicamente a los mamíferos presentes en la Argentina, se debería dar prioridad de conservación a Marsupialia (comadreja y marmosas), Edentata (osos hormigueros, tatú carreta) y Carnivora (zorros, ositos lavadores, coatís, hurones, zorrinos, lobitos de río, pumas, yagüaretés, lobos, elefantes marinos, etc.), en ese orden. Otros grupos con valores altos de peso táxico, como Monotremata, Pholidota e Insectivora, no están representados en nuestro país.

Uno de los problemas de la medida de singularidad filogenética propuesta por Vane-Wright *et al.* (1991) es que los taxones a conservar son los que ocupan una posición basal en los cladogramas, y este criterio muchas veces no coincide con el de algunos conservacionistas y el de otros autores para los cuales es importante conservar especies de evolución potencial (Vogler & DeSalle, 1994).

#### De distancias genéticas o riqueza de caracteres:

Se ha propuesto que el patrón de ramificaciones de un cladograma y la longitud de sus ramas (cantidad de cambio evolutivo acumulado en cada linaje) constituyen una estima adecuada de la diversidad genética acumulada en dicho árbol filogenético (Faith, 1992, 1994 a b). La diversidad filogenética medida de este modo será máxima en taxones más antiguos, es decir que coincidirá con las estimaciones basadas en singularidad filogenética (Vane-Wright *et al.*, 1991).

La "diversidad filogenética" (PD) de un subgrupo de taxones se ha definido como la suma de las longitudes de las ramas que a lo largo del árbol conectan a todos los taxones de dicho subgrupo, mediante el camino más corto ("*Minimum spanning path*") (Fig. 4), y se puede calcular mediante un programa denominado PHYLOREP (Faith, 1992). Si no se asume una relación directa entre el número de cambios o novedades evolutivas acumulados en cada rama y el tiempo transcurrido (modelo anagenético de evolución según un reloj molecular), la longitud de las ramas expresada en el valor de PD no sería una estima adecuada de la diversidad (Humphries *et al.*, 1995).

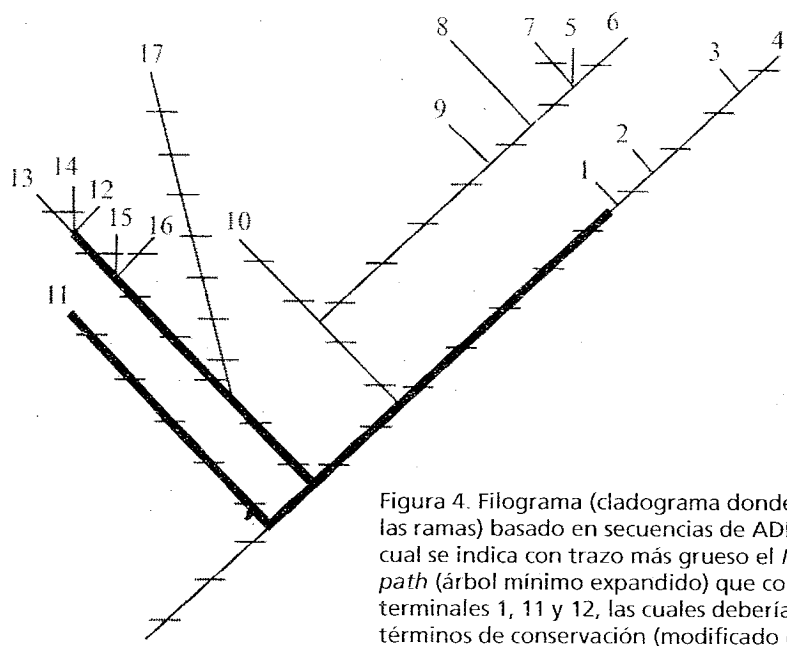


Figura 4. Filograma (cladograma donde se expresa el largo de las ramas) basado en secuencias de ADN mitocondrial, sobre el cual se indica con trazo más grueso el *Minimum spanning path* (árbol mínimo expandido) que conecta a las unidades terminales 1, 11 y 12, las cuales deberían ser prioritarias en términos de conservación (modificado de Faith, 1992).

**De dispersión cladística:**

Las medidas de dispersión cladística favorecen la selección del subgrupo de taxones del cladograma más separados o dispersos (Fig. 5c) o que presentan una distribución regular entre estos últimos (=combinación de caracteres) (Fig. 5d) (Williams *et al.*, 1994; Humphries *et al.*, 1995). Estas medidas se basan en el conteo de los nodos del cladograma y no toman en cuenta la longitud de sus ramas.

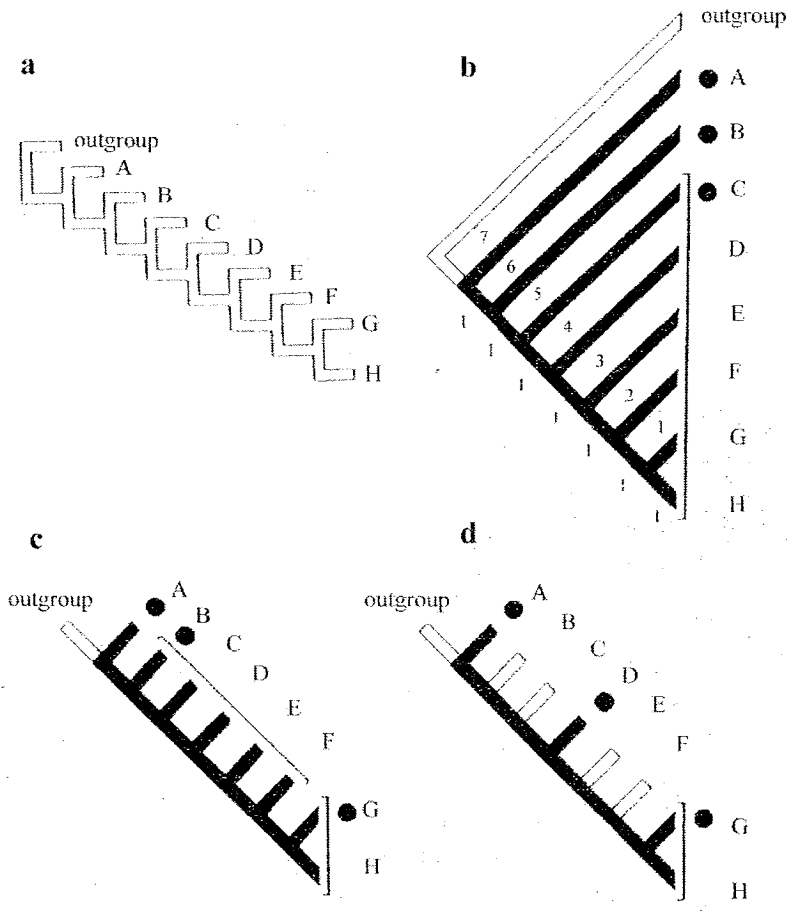


Figura 5. Elección de tres especies a conservar sobre la base de la información filogenética contenida en el cladograma: a, cladograma asimétrico de ocho especies hipotéticas; b, si se asume un modelo anagenético de evolución (la cantidad de cambio a lo largo de las ramas es proporcional al tiempo) se deberían elegir las especies basales; si no existiera correlación entre la cantidad de cambio y el tiempo transcurrido, se podrían emplear otros criterios, como el c, de dispersión cladística a través del mayor número de nodos, o, d, dispersión cladística como combinación de caracteres.

## ESTRATEGIAS A FAVOR DE LA CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

Conservar y preservar la biodiversidad requiere de la implementación de estrategias que garanticen el uso sustentable de los recursos biológicos y el mantenimiento de algunos legados evolutivos singularmente valiosos (Samways, 1994; Martín-Piera, 1997) y conllevan una serie de medidas de orden nacional e internacional, tendientes a generar acciones a favor de la protección de los habitats, las especies y los recursos genéticos. Algunas de las decisiones que los distintos gobiernos han adoptado en las últimas décadas, principalmente desde la firma del Convenio sobre Diversidad Biológica (CDB) de Río de Janeiro (1992), son los siguientes:

- Promover investigaciones científicas sobre la diversidad biológica en todos sus niveles, a fin de acelerar el inventario de la biodiversidad, estudiar el funcionamiento de los organismos en los ecosistemas, e investigar los factores que determinan las fluctuaciones y declinación de la diversidad genética (Landweber & Dobson, 1999).
- Identificar, proteger y recuperar especies amenazadas o en riesgo de extinción (normalmente mencionadas en las denominadas listas rojas).
- Controlar el ingreso y dispersión de especies exóticas o invasoras en ambientes naturales.
- Establecer y regular el funcionamiento de áreas protegidas (reservas, parques nacionales y provinciales, etc.).
- Promover la conservación de especies *ex situ* (fuera de sus habitats naturales), por ejemplo en jardines zoológicos y botánicos, acuarios, y bancos de germoplasma.
- Garantizar el uso sostenible de especies animales y vegetales de interés económico, a fin de evitar su sobreexplotación.
- Legislar y ejercer un control sobre el uso racional de los suelos, el agua y el aire, a fin de evitar el deterioro y polución de los ecosistemas naturales.
- Informar y educar a la población a fin de que se valore y proteja la diversidad biológica en todos sus niveles.
- Fortalecer a las instituciones destinadas al estudio y administración de los recursos biológicos y genéticos.

La diversidad de especies sobre la tierra es tan grande que permanece casi como un misterio (Tilman, 2000). Su conservación constituye uno de los desafíos más grandes que deberán enfrentar los biólogos en los próximos años (Wilson, 1988). Concluir el inventario de la diversidad biológica que alojan los ecosistemas de la Argentina y aportar criterios científicos para que se adopten medidas a favor de su conservación es parte de ese gran desafío, en que los taxónomos tendrán que cumplir uno de los roles más destacados.

# Ejercitaciones

## Ejercitaciones

### EJERCICIO 1

La provincia biogeográfica del Monte forma parte de las zonas áridas de la Argentina y desde el punto de vista de su biodiversidad se considera más pobre que la provincia chaqueña. Roig-Juñent *et al.* (2001) analizaron la biodiversidad de varias familias de insectos distribuidas en el Monte (Fig. 6) y en otras provincias biogeográficas próximas, y para ello calcularon el "peso táxico", con el fin de identificar áreas prioritarias de conservación. A continuación se brindan dos de esos

cladogramas, correspondientes a los géneros *Enoplopactus* (Coleoptera, Curculionidae) (Fig. 7) y *Entomoderes* (Coleoptera, Tenebrionidae) (Fig. 8), con la indicación de las áreas donde se distribuye cada una de las especies: C, Chaco; CM, Monte central; NM, Monte del norte; SM, Monte del sur; \*\*, otras áreas no consideradas en este estudio.

1. Calcule los valores  $i$ ,  $Q$ ,  $W$  y  $P$  para cada una de las especies.
2. Sobre la base de los valores de diversidad táxica obtenidos, señale en cuál de las áreas biogeográficas estudiadas establecería una reserva para la conservación de la biodiversidad de los insectos.

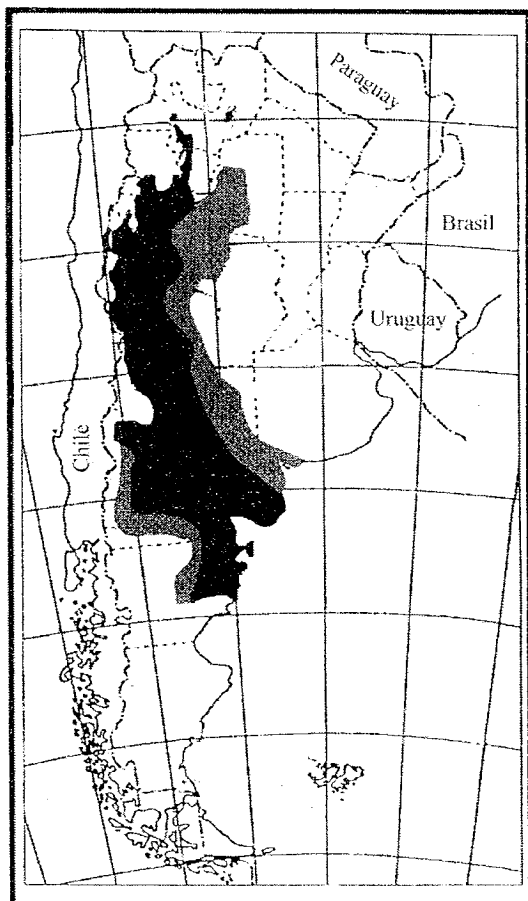
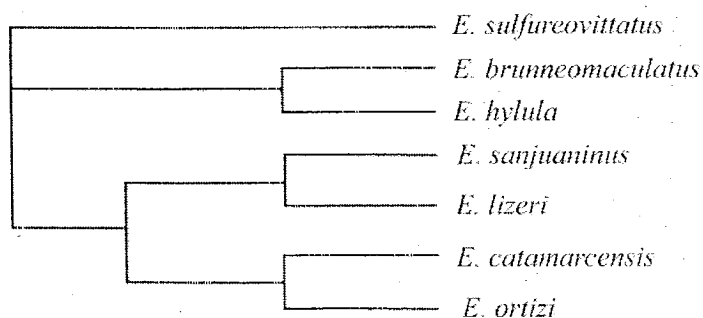


Figura 6. Representación del área correspondiente a la provincia biogeográfica del Monte (en negro) y áreas ecotonales (en gris) (modificado de Roig- Juñent *et al.*, 2001).



I	Q	W	P	Área
				C-NM
				C-NM
				NM
				CM
				CM
				NM
				C

Figura 7. Cladograma de especies del género de gorgojos *Enoplopactus* (Coleoptera: Curculionidae) y su distribución en distintas provincias y áreas biogeográficas de la Argentina.

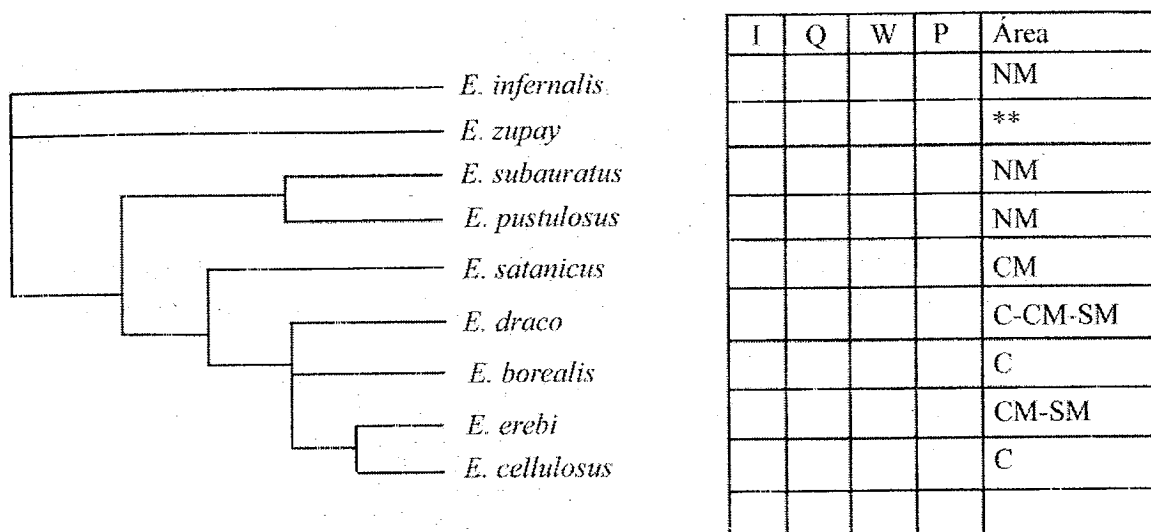


Figura 8. Cladograma de especies del género *Entomoderes* (Coleoptera: Tenebrionidae) y su distribución en distintas provincias y áreas biogeográficas de la Argentina.

## EJERCICIO 2

En la figura 9 se observa un cladograma de géneros de la familia de gorgojos primitivos Nemonychidae, con indicación de su distribución en distintas áreas del mundo y los valores de i, Q, W y P (Morrone *et al.*, 1996). El mapa de la figura 10 indica la distribución disyunta y relictual de Nemonychidae, típica de un taxón ampliamente distribuido en el pasado.

1. Sobre la base de la información que se brinda, indique cuáles son los valores de "P" para cada una de las áreas mencionadas.
2. ¿Cuáles son las áreas de mayor importancia para conservación, de acuerdo con la riqueza filogenética de la fauna de Nemonychidae?

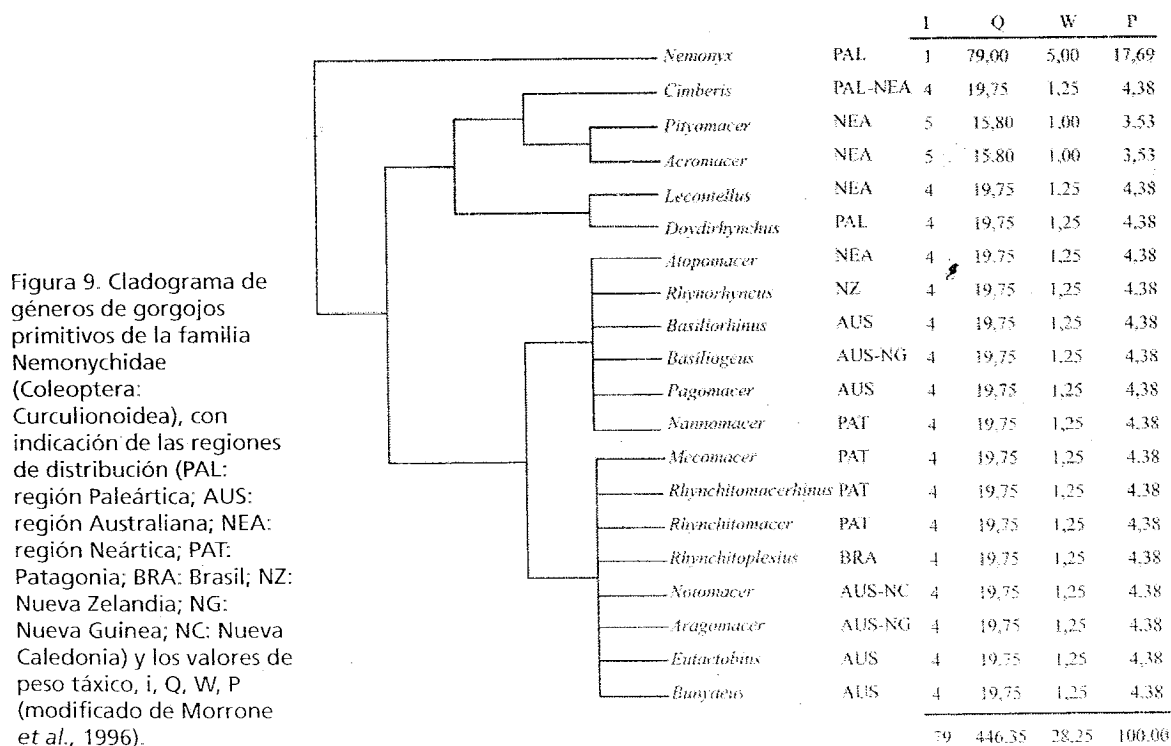


Figura 9. Cladograma de géneros de gorgojos primitivos de la familia Nemonychidae (Coleoptera: Curculionoidea), con indicación de las regiones de distribución (PAL: región Paleártica; AUS: región Australiana; NEA: región Neártica; PAT: Patagonia; BRA: Brasil; NZ: Nueva Zelandia; NG: Nueva Guinea; NC: Nueva Caledonia) y los valores de peso táxico, i, Q, W, P (modificado de Morrone *et al.*, 1996).

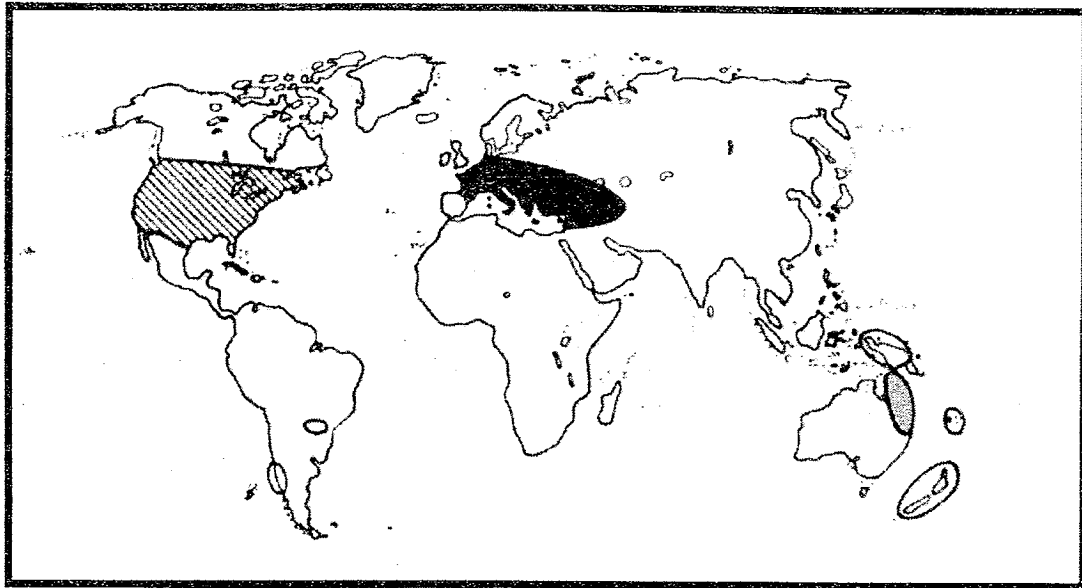


Figura 10. Distribución relictual de la familia Nemonychidae: Región Neártica (área con rayas oblicuas hacia la derecha), Paleártica (negra), Australiana (gris), Patagonia, Brasil, Nueva Zelandia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia (contorneadas) (modificado de Morrone *et al.*, 1996).

### EJERCICIO 3

La figura 11 ilustra un cladograma de especies de abejorros (Hymenoptera), sobre el cual se ha indicado con líneas gruesas, el árbol expandido mínimo que conecta las especies (círculos negros) de una reserva biológica hipotética (R2). En la figura 12 se ilustra el mismo cladograma y se señalan con círculos negros las especies representadas en otras dos reservas hipotéticas, R1 y R3.

El número de especies de cada reserva (riqueza), y los valores de diversidad filogenética y peso táxico se brindan a continuación:

Reservas	R1	R2	R3
Número de especies	9	8	10
Diversidad filogenética (PD)	66	71	50
Peso táxico	21.1	15.1	12.7

1. Dibuje los "minimum spanning path" que conectan las especies a conservar en las reservas R1 y R3, sobre los cladogramas que se brindan en las figuras 12. ¿Cree Usted que los árboles expandidos mínimos que conectan las especies de estas reservas constituyen una mejor representación de la diversidad filogenética, que el árbol de la reserva R2?

2. De acuerdo con los valores de PD obtenidos para cada una de las tres reservas hipotéticas en estudio ¿cuál elegiría para conservación de las especies polinizadoras de abejorros? ¿Coincide esta estimación con las medidas de peso táxico y de riqueza de especies?

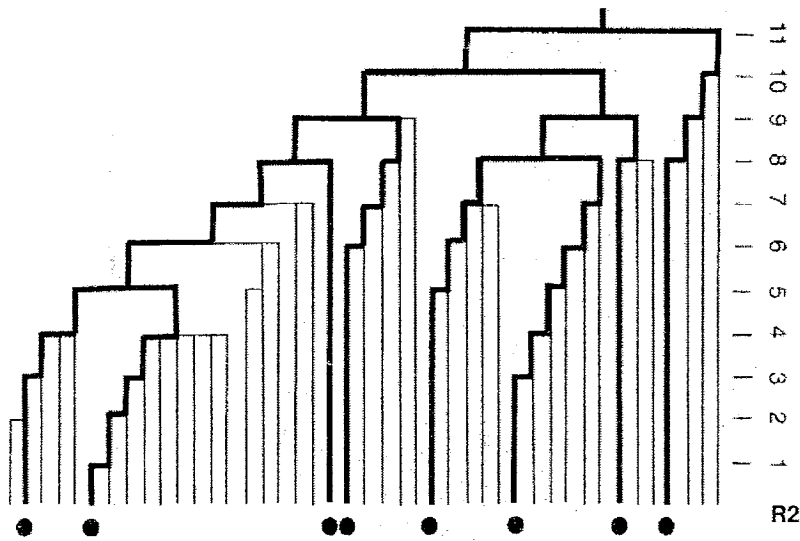


Figura 11. Cladograma de especies de abejorros (Hymenoptera), sobre el cual se ha indicado con líneas gruesas, el árbol expandido mínimo que conecta las especies (círculos negros) de una reserva biológica hipotética (R2). La escala de la derecha indica la longitud de las ramas del árbol (modificado de Faith, 1992).

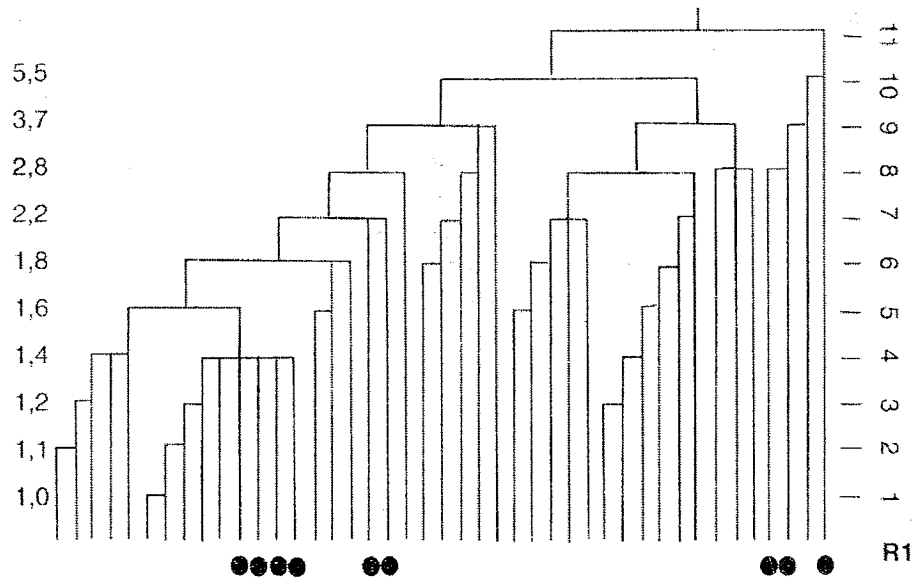
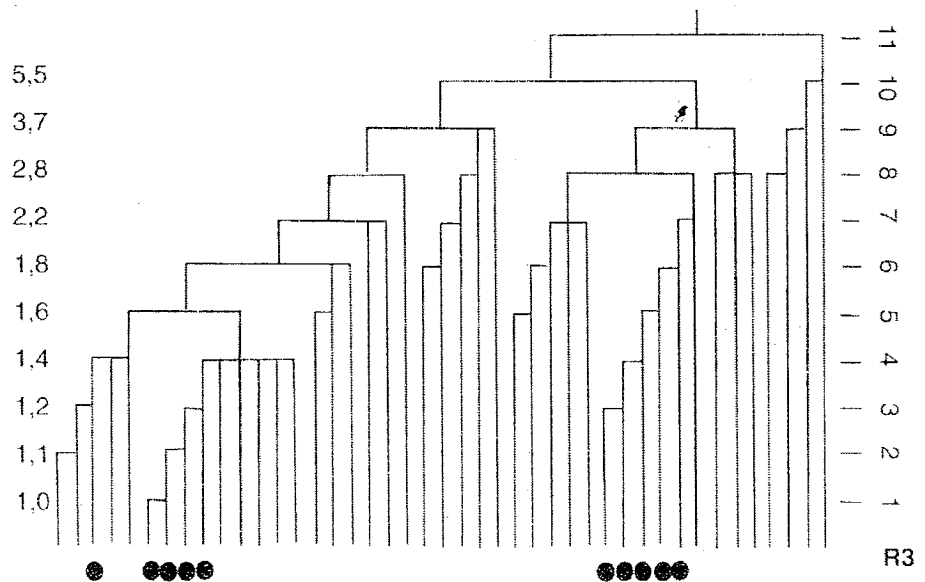


Figura 12. Cladogramas de especies de abejorros (Hymenoptera) iguales al de la figura 11. Los círculos negros de la base indican las especies presentes en otras dos reservas hipotéticas (R1 y R3). Los valores de la izquierda corresponden a una escala de peso taxónico, y los de la derecha, a la longitud de las ramas del árbol (modificado de Faith, 1992).





## PREGUNTAS PARA DISCUSIÓN

1. ¿Cuál es el rol del taxónomo frente a la crisis de la biodiversidad?
2. ¿Cuál es el valor de la biodiversidad desde el punto de vista económico y ecológico?
3. ¿Cuál es el valor científico de la biodiversidad?
4. ¿Considera que la pérdida de la biodiversidad a causa de la acción del hombre comporta una cuestión ética?
5. ¿Por qué es preciso conservar el mayor número posible de especies, si tal vez unas pocas son necesarias para que el hombre sobreviva?
6. ¿Conoce los parques nacionales o provinciales de la Argentina y las especies que en ellos se protegen?
7. ¿Qué medidas deberían adoptarse para conservar la biodiversidad?

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ANTENUCCI, J. C., K. BROWN, P.L. CROSWELL, M.J. KEVAN & H. ARCHER. 1991. *Geographic Information Systems: a guide to technology*. Clarendon Press, Oxford.
- BERENDSOHN, W.G. 1997. A taxonomic information model for botanical databases: the IOPI Model. *Taxon* 46: 283-309.
- CAMPOS, D. F. & F. FERNÁNDEZ. 2002. El Proyecto "Diversidad de Insectos en Colombia". Pp. 297-300. En: Costa, C., S.A. Vanin, J.M. Lobo & A. Melic (eds.). *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIbes* 2002. Sociedad Entomológica Aragonesa, m3m Monografías Tercer Milenio.
- CIGLIANO, M. M & S. TORRUSIO. 2003. Sistemas de Información Geográfica y Teledetección en Entomología: aplicación en tucuras y langostas (Orthoptera: Acridoidea). *Revista de la Sociedad Científica Argentina* 62: 1-14.
- CRACRAFT, J. 2000. Species concepts in theoretical and applied biology. En: Wheeler, Q. D. & R. Meier (eds.). Pp. 3-14. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia Univ. Press, New York.
- CRISCI, J. V. & J. J. MORRONE. 1994. Por quien doblan las campanas. La Sistemática y la crisis de la Biodiversidad. *Revista MUSEO* 1:17-21.
- CRISCI, J. V., J. J. MORRONE & A. A. LANTERI. 1993. El valor de la diversidad biológica: un enfoque holístico. Pp. 353-360. En: Goim, F. & R. Coñi (eds.). *Elementos de política ambiental*. Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires.
- CRISCI, J. V, P. POSADAS & J. J. MORRONE, 1997. La biodiversidad en los umbrales del siglo XXI. *Ciencia hoy* 6: 34-40.
- DATE, C.J. 1998. *Introducción a los sistemas de bases de datos*. 5ta. Edición, Vol. 1, Addison Wesley Longman, México.
- DE SANTIS, L. & N.P. RAS. 1988. Control biológico de la cochinilla *Phenacoccus manihoti* en Africa (Insecta). *Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria* 42: 5-11.
- EHRlich, P. & A. EHRlich. 1984. *Extinciones: causas y consecuencias de la desaparición de las especies*. Editorial Fraternal, Buenos Aires.
- EHRlich, P.R. & E.O. WILSON. 1991. Biodiversity studies: Science and policy. *Science* 253: 758-762.
- ERWIN, T. 1982. Tropical forest their richness in Coleoptera and other arthropd species. *The Coleopterists Bulletin* 36:74-75.
- ESCALANTE, T. E., J. LLORENTE B., D. N. ESPINOSA O. & J. SOBERÓN M. 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 24: 325-341.
- FAITH, D. P. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1-10.
- FAITH, D. P. 1994a. Genetic diversity and taxonomic priorities for conservation. *Biological Conservation* 68: 69-74.
- FAITH, D. P. 1994b. Phylogenetic diversity: a general framework for the prediction of feature diversity. Pp. 251-268. En: Forey, P.I., C.I. Humphries & R.J. Vane-Wright (eds.). *Systematics and Conservation*

- Evaluation*. Systematics Association Special Volume Nº 50, Clarendon Press, Oxford.
- GALLIARI, C. A. & F. J. GOIN. 1993. Conservación de la Biodiversidad en la Argentina: el caso de los mamíferos. Pp. 367-399. En: Goin F. & R. Goñi (eds). *Elementos de política ambiental*. Honorable Cámara de Diputados de la Provincia de Buenos Aires, La Plata.
- GOULD, S. J. 1989. *Wonderful life*. Norton, New York.
- HUMPHRIES, C. J., P.H. WILLIAMS & R. I. VANE-WRIGHT. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review in Ecology and Systematics* 26: 93-111.
- KOLEFF, P. 1997. *Introducción a las bases de datos en la Biología Comparada contemporánea*. Publicaciones Docentes del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", nº1, UNAM, México.
- KREBS, C. J. 1985. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Blackwell, Oxford.
- LANDWEBER L. F. & A. A. DOBSON (eds.). 1999. *Genetics and the extinction of species. DNA and the conservation of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- LANTERI, A. A., M. S. LOIÁCONO & C. MARGARÍA. 2002. Aportes de la Biología Molecular a la Conservación de los insectos. Pp. 207-220. En: Costa, C., S.A. Vanin, J.M. Lobo & A. Melic (eds.). *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIbes 2002*. Sociedad Entomológica Aragonesa, m3m Monografías Tercer Milenio.
- LINNEO, C. 1758. *Systema Naturae*. 10th edition, Stockholm.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Princeton University Press, New Jersey.
- MARTÍN-PIERA, F. 1997. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos. Dilemas, Ficciones y ¿Soluciones? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20: 25-55.
- McNEELY, J. A. 1988. *Economics and biological diversity: Developing and using incentives to conserve biological resources*. International Union for Conservation Natural Resources, Gland, Suiza.
- McNEELY, J. A. 2002. The role of taxonomy in conserving biodiversity. *Journal for Nature Conservation* 10:145-153.
- MORRONE, J. J., L. KATINAS & J. V. CRISCI. 1996. On temperate areas, basal clades and biodiversity conservation. *Oryx* 30:187-194.
- O'BRIEN, C.W. & G.J. WIBMER. 1978. Numbers of genera and species of Curculionidae. *Entomological News* 89: 89-92.
- O'BRIEN, C. W. & G. J. WIBMER. 1979. The use of trend curves of rates of species descriptions: examples from the Curculionidae (Coleoptera). *The Coleopterists Bulletin* 33:151-166.
- OCAMPO, F.C. & P. POSADAS. 1997. De medicinas, genes, y otras yerbas. *Revista MUSEO* 2: 91-95.
- POSADAS, P.; D.R. MIRANDA ESQUIVEL, & J. V. CRISCI, 2001. Using phylogenetic diversity Measures to set priorities in conservation: an example from Southern South America. *Conservation Biology* 125: 1325-1334.
- PURVIS, A. & A. HECTOR. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405: 212-219.
- RABINOWITZ, D., S. CAIRNS & Th. DILLON. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of British Isles. Pp. 182-204. En: Soulé, E. (ed.). *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauers Associates, Inc. Mass.
- RAVEN, P. H. 1987. *The global ecosystem in crisis*. McArthur Foundation Occasional Papers, Chicago.
- RAVEN, P. H. 1991. Los inventarios biológicos como la herramienta fundamental para el desarrollo de la conservación de los recursos naturales. En: *Simpósio sobre Conservación y Manejo de Recursos Naturales*, Oaxtepec, México.
- REIG, O. A. 1991. Extinciones en masa ¿causas terrestres o extraterrestres? *Ciencia hoy* 3: 26-33.
- ROIG-JUÑENT, S., G. FLORES, S. CLAVER, G. DEBANDI & A. MARVALDI. 2001. Monte desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47: 77-94.
- SAMWAYS, M.J. 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall, London.
- SCHOENHERR, C.J. 1833-1845. *Genera et species Curculionidum*. Vols. 1-8, París.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological Systematics. Principles and Applications*. Cornell Univ. Press, Ithaca.
- SOBERON, J. & P. KOLEFF. 1998. The mexican experience in the collection, organization and management of biodiversity data and information. En: *Framework for National experimental Information System*. International Federation for Information and Documentation, Netherlands.
- STORK, N.E. 1988. Insect diversity: facts, fictions and speculations. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321-337.
- SYSTEMATIC AGENDA 2000. 1994. Charting the Biosphere. Technical Report produced by Systematic Agenda 2000: a consortium of the

American Society of Plant Taxonomists, the Society of Systematic Biologists and the Willi Hennig Society in cooperation with the Association of Systematic Collections. EEUU.

THOMPSON, R. T. 1992. Observations of the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with the key to major groups. *Journal of Natural History* 26: 835-891.

TILMAN, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405: 208-211.

VANE-WRIGHT, R. I., C. J. HUMPHRIES & P. H. WILLIAMS. 1991. What to protect? Systematic and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.

VOGLER, A.P. & R. DeSALLE. 1994. Diagnosing units of conservation management. *Conservation Biology* 8: 354-363.

VUILLEUMIER, F. 1999. Biogeography on the eve of the twenty-first century: towards an epistemology of biogeography. *Ostrich* 70: 89-103.

WHEELER, Q. D. 1990. Insect diversity and cladistic constraints. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 1031-1047.

WHEELER, Q. D. 1995. Systematic, the scientific basis for inventories of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 4: 476-489.

WILSON, E. O. 1988. *Biodiversity*. National Academy of Science Press, Washington, D.C.

WILSON, E. O. 1992. *La diversidad de la vida*. Crítica, Barcelona.

WILLIAMS, P. H., K. J. GASTON & C. J. HUMPHRIES. 1994. Do conservationists and molecular biologists value differences between organisms in the same way? *Biodiversity Letters* 2: 67.



## ÍNDICE DE TÉRMINOS

- adaptación / 190.  
agrupamientos, técnicas de / 94.  
aislamiento reproductivo, mecanismos / 82.  
algoritmo (s)  
    *branch and bound* / 142.  
    exactos / 142.  
    exhaustivos / 142.  
    heurísticos / 143.  
aloenzima / 57.  
alometría / 78.  
alopoliploidía / 55.  
aneuploidía / 55.  
autopoliploidía / 55.  
alotipo / 29.  
árbol (es)  
    de componentes combinables (ver Bremer, consenso de)  
    de compromiso / 162.  
    de consenso estricto / 162.  
    de mayoría / 162.  
    de distancias / 99, 100.  
    filogenéticos / 9.  
    islas de / 143.  
    longitud del / 148.  
    no enraizado / 141.  
    reconciliados / 211.  
apomorfía / 125.  
atracción de ramas largas / 161.  
autapomorfía / 125.  
bandeos cromosómicos / 55.  
bases de datos / 224.  
Biogeografía Cladística / 204.  
Biogeografía Histórica / 203.  
Biología  
    Comparada / 6.  
    General / 6.  
*bootstrap* / 166.  
*branch swapping* (ver permutación de ramas)  
Bremer  
    consenso de / 162.  
    soporte de / 166.  
Brooks, análisis de Parsimonia / 207, 210.  
cambios múltiples / 161.  
carácter (es)  
    adaptativos / 190.  
    aditivos / 139.  
    codificación de / 127, 128.  
    continuos / 49, 50.  
    definición de / 49.  
    discretos / 49, 50.  
    doble-estado / 50.  
    fuentes de / 52.  
    merísticos / 50.  
    morfométricos / 51.  
    multiestados / 50.  
    no aditivos / 139.  
    no ordenados (ver no aditivos)  
    ordenados (ver aditivos)  
    pesado de / 147, 159.  
    polimórficos / 140.  
cariotipo / 54.  
categoría (s) taxonómica (s) / 7.  
    definición de / 7.  
    en Botánica / 7.  
    en Zoología / 7.  
Cladística / 9, 137.  
cladograma (s)  
    de áreas / 204, 205.  
    definición de / 9, 137.  
    general de áreas / 205.  
    nodos del / 137.  
    raíz del / 137.  
    ramas externas del / 137.  
    ramas internas del / 137.  
    taxones terminales del / 137, 138.  
clasificación  
    atributos de / 178.  
    cladística / 177.  
    convención de subordinación / 180.  
    convención de secuenciación / 180.  
    definición de / 177.  
claves dicotómicas / 15.  
clines / 75.  
coeficiente (s)  
    de asociación / 95, 96.  
    de correlación / 95, 96.  
    de correlación cofenética / 99.  
    de distancia / 95, 96.  
    de Mahalanobis / 98.  
    de Jaccard / 96, 97.  
    de Nei / 95, 96.  
    de similitud / 95, 96.  
    de *Simple Matching* / 96, 97.  
    *Manhattan distance* / 96, 97.  
    *Taxonomic distance* / 96, 97.  
coespeciación / 208, 209.  
coevolución / 208, 210.  
colonización / 209, 210.  
conjunción, criterio de / 124.  
COMPONENT / 206.

- componentes, análisis de / 206.  
componentes principales, análisis de / 108, 109.  
congruencia, análisis de / 163.  
convergencia / 125.  
coordenadas principales, análisis de / 110.  
cromosomas compartidos / 56.  
datos  
    de distancias / 50.  
    de frecuencias / 50.  
    faltantes / 140.  
    inaplicables / 140.  
deleción cromosómica / 55.  
demo (ver población local)  
decisividad / 167.  
dendrograma / 9.  
determinación (ver identificación)  
disponibilidad, principio de / 26.  
distorsión, del fenograma / 99.  
diversidad biológica / 221.  
Dollo, parsimonia de / 160.  
duplicación  
    cromosómica / 55.  
    en especiación / 209.  
*eigen-valor* / 108, 109.  
*eigen-vector* / 108, 109.  
electroforesis / 58.  
endemicidad / 227.  
escuelas taxonómicas / 8.  
especiación  
    alopátrida / 80.  
    definición de / 80.  
    estasipátrida / 82.  
    parapátrida / 81.  
    peripátrida / 81.  
    por hibridación / 82.  
    simpátrida / 81.  
especie (s)  
    conceptos de / 70.  
    crípticas o gemelas / 75.  
    polimórficas / 74.  
    politípicas / 74.  
    reconocimiento de / 83.  
estandarización / 95.  
euploidía / 55.  
exaptación / 190.  
extinción / 210.  
falsación / 126.  
Fenética / 8.  
fenograma / 9, 94.  
filograma / 9.  
Fitch, parsimonia de / 139.  
grupo externo, criterio del / 128, 129.  
hapantotipo / 29.  
Hennig86 / 148.  
hibridación *in situ* / 57.  
holotipo / 28.  
homología  
    definición / 124.  
    posicional / 124, 157.  
    primaria / 124.  
    secundaria / 124.  
homonimia, principio de / 26.  
homoplasia / 125.  
iconotipo / 29.  
identificación / 14.  
idiograma / 54.  
ILD (ver *Incongruence Length Difference*)  
*incertae sedis* / 180.  
*Incongruence Length Difference* / 165.  
índice (s)  
    de consistencia / 146.  
    de consistencia estratigráfica / 194.  
    de consistencia re-escalado / 146.  
    de diversidad filogenética / 227.  
    de hiato excesivo / 194.  
    de integridad relativa / 194.  
    de peso táxico / 227.  
    de retención / 146.  
*ingroup* / 127, 129.  
inserción / 55.  
inventario de biodiversidad / 224.  
inversión cromosómica / 55.  
isoenzima / 57.  
isotipo / 29.  
*Jackknife* / 166.  
jerarquía linneana / 7.  
*landmarks* / 112.  
lectotipo / 28.  
linaje fantasma / 194.  
lista sinonímica / 42.  
*long branch attraction* (ver atracción de ramas largas)  
máxima verosimilitud / 161.  
*Maximum Likelihood* (ver máxima verosimilitud)  
Macrotaxonomía / 6.  
metaespecie / 71.  
Microtaxonomía / 6.  
Morfometría geométrica / 111.  
mutaciones *indel* / 157.  
*multiple hits* (ver cambios múltiples)  
multivariado, análisis / 93.  
*Neighbor-joining*, árbol de / 99, 100.  
neotipo / 29.  
*networks* (ver árboles no enraizados)  
NNI (ver permutación de ramas)

- NONA / 148.
- nombres científicos / 22.  
 de especies / 24, 41.  
 de géneros y subgéneros / 23, 40.  
 de híbridos / 25.  
 infraespecíficos / 24.  
 supragenéricos / 23.
- Nomenclatura Biológica / 6, 21.  
 abierta / 42.  
 Códigos Internacionales de / 21.
- Nominalismo / 69.
- notación parentética / 162.
- NTSYS-pc / 94.
- ontogenético, criterio / 128.
- Operational Taxonomic Unit / 94
- optimalidad (ver parsimonia)
- optimización  
 definición de / 144, 145.  
 opción ACCTRAN = FAST / 144, 145.  
 opción DELTRAN = SLOW / 144, 145.  
 opción unambiguous / 144, 145.
- ordenación, métodos de / 107.
- OTU (ver Operational Taxonomic Unit)
- outgroup (ver grupo externo)
- paralelismo / 125.
- paratipo / 28.
- parsimonia  
 modelos de / 139.  
 principio de / 125, 126.
- PAUP / 148.
- PCR (ver Reacción en Cadena de la Polimerasa)
- Pee-Wee / 148.
- permutación de ramas / 143.
- plesiomorfía / 125.
- plesion / 180, 181.
- población local / 75.
- polaridad / 128.
- poliploidía / 55.
- prioridad, principio de / 26.
- Procrustes, método de / 112.
- Random Amplified Polymorphic DNA* / 62.
- rango, extensiones del / 194.
- RAPD (ver *Random Amplified Polymorphic DNA*)
- raza geográfica (ver subespecie)
- Reacción en Cadena de la Polimerasa / 59.
- Realismo / 69.
- Restriction Fragment Length Polymorphism*
- RFLP (ver *Restriction Fragment Length Polymorphism*)
- restricción  
 enzimas de / 59.  
 sitios de / 59.
- reversión / 125.
- revisión taxonómica / 35, 36.
- secuencias de ADN  
 alineación de / 157.  
*gaps* de / 157, 158.  
 ortólogas / 157.  
 parálogas / 157.  
 plerólogas / 157.  
 xenólogas / 157.
- secuenciación, técnicas de / 59, 60.
- sedis mutabilis / 180, 181.
- simplesiomorfía / 125.
- simplicidad (ver parsimonia)
- sinapomorfía / 125.
- sinonimia, principio de / 27.
- sintipos / 28.
- Sistemática / 5.
- Sistemática Filogenética / 9, 123.
- skewness / 167.
- soporte de grupos, medidas de / 166.
- subespecie / 75.
- SPR (ver permutación de ramas)
- tautonomía / 30
- taxón (es)  
 ampliamente distribuidos / 205  
 definición de / 7.  
 monofilético / 175.  
 parafiletico / 175.  
 polifilético / 176.  
 superiores / 176.
- Taxonomía  
 definición de / 5.  
 evolutiva / 9.  
 numérica / 8.
- TBR (ver permutación de ramas)
- Thin-plate-spline*, método de / 113.
- tipificación, principio de / 27.
- tipos nomenclaturales / 27, 41.
- TNT / 148.
- transición / 60.
- translocación cromosómica / 55.
- transversión / 60.
- UPGMA (Unweighted Pair Group Method Average) / 93, 98.
- validez de publicación (ver disponibilidad)
- vicarianza / 203, 204.
- Wagner  
 algoritmo de / 141.  
 parsimonia de / 139.
- WINCLADA / 148.