

Sistemática

Fundamentos,
métodos, aplicaciones

Juan J. Morrone

Morrone, Juan J.

Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones / Juan J. Morrone.

-- 1ª edición. -- México : UNAM, Facultad de Ciencias, 2013.

508 páginas : ilustraciones ; 28 cm.

Incluye bibliografías

ISBN 978-607-02-4039-3

1. Biología - Clasificación. 2. Biología - Clasificación
Historia. 3. Evolución (Biología). I. Universidad Naciona→
Autónoma de México. Facultad de Ciencias. II. título.

578.012-scdd21

Biblioteca Nacional de México

Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones

1ª edición, 13 de enero de 2013

1ª reimpresión, 2014

2ª reimpresión, 2017

© D. R. 2013 Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias. Ciudad Universitaria

C. P. 04510. México D. F.

editoriales@ciencias.unam.mx

Diseño de portada: Miguel Marín/Elizabeth García

Formación de interiores: Miguel Marín

ISBN: 978-607-02-4039-3

Impreso en México

Se prohíbe la reproducción total o parcial de esta obra sin el permiso por escrito del titular de los derechos patrimoniales de la misma.

Desde de la noche que me cubre,
negra como el abismo de polo a polo,
agradezco a cualquier dios que exista
por mi alma inconquistable.

Caído en las feroces garras de las circunstancias
no me he lamentado ni he dado gritos.
Bajo los golpes del azar
mi cabeza sangra, pero no se inclina.

Más allá de este lugar de ira y lágrimas
yace el inminente horror de la sombra,
y, sin embargo, la amenaza de los años
me encuentra y me encontrará sin miedo.

No importa cuán estrecha sea la puerta,
cuán cargada de castigos la sentencia.
Soy el amo de mi destino:
soy el capitán de mi alma.

William E. Henley, *Invictus* (1875)

Contenidos

| | |
|---|----|
| Capítulo 1 - Introducción | 25 |
| Relevancia general de la sistemática | 25 |
| Términos sistemáticos básicos | 26 |
| Sistemática y taxonomía | 26 |
| Clasificación e identificación | 29 |
| Nomenclatura | 31 |
| Jerarquías | 31 |
| Taxón y categoría | 32 |
| Relaciones sistemáticas | 35 |
| Relaciones cladísticas | 35 |
| Relaciones fenéticas | 36 |
| Relaciones cronísticas | 36 |
| Relaciones geográficas | 36 |
| Dendrogramas | 36 |
| Filogramas | 38 |
| Cladogramas | 38 |
| Fenogramas | 41 |
| Cronogramas | 41 |
| Razonamiento filogenético | 41 |
| Epistemología de la sistemática | 43 |
| Lecturas recomendadas | 43 |

| | |
|--|----|
| Capítulo 2 - Historia de la sistemática | 49 |
| Sistemática prelinneana | 49 |
| Filósofos y naturalistas griegos | 50 |
| Bestiarios y herbarios medievales | 51 |
| La sistemática en el Renacimiento | 52 |
| Sistemática clásica | 53 |
| Carl Linneo | 53 |
| Comte de Buffon | 55 |
| Arquetipos y homología | 56 |
| La sistemática en Francia | 57 |
| Arreglos y mapas de afinidades | 59 |
| Sistemática darwiniana | 59 |
| Charles Darwin | 59 |
| Darwinianos germanohablantes | 63 |
| Darwinianos británicos | 70 |
| Hologénesis | 70 |
| Darwinianos americanos | 72 |
| La nueva sistemática | 75 |
| La sistemática en el siglo XX | 76 |
| Sistemática filogenética | 76 |
| Sistemática evolutiva | 82 |
| Feneticismo | 86 |
| Sistemática práctica | 87 |
| Cladística numérica | 90 |
| Cladismo de patrón | 90 |
| Sistemática molecular | 92 |
| La sistemática actual | 93 |
| Lecturas recomendadas | 95 |

| | |
|--|-----|
| Capítulo 3 – Caracteres sistemáticos | 99 |
| Homología | 99 |
| Pruebas de homología filogenética | 100 |
| Homología molecular | 101 |
| Caracteres y estados de carácter | 101 |
| Atributos inadmisibles como caracteres | 103 |
| Tipos de caracteres | 103 |
| Caracteres morfológicos | 103 |
| Caracteres fisiológicos y químicos | 107 |
| Caracteres moleculares | 108 |
| Caracteres etológicos | 110 |
| Caracteres ecológicos | 112 |
| Caracteres biogeográficos | 112 |
| Caracteres estratigráficos | 114 |
| ¿Cuáles son los mejores caracteres? | 114 |
| Lecturas recomendadas | 116 |
| Capítulo 4 – Análisis filogenético | 119 |
| Conceptos básicos | 119 |
| Sinapomorfía, simplesiomorfía y homoplasia | 119 |
| Monofilia, parafilia y polifilia | 123 |
| Selección de taxones | 127 |
| Taxones supraespecíficos | 127 |
| Especies | 129 |
| Especímenes | 129 |
| Análisis de caracteres | 129 |
| Comparación con el grupo externo (<i>outgroup</i>) | 129 |
| Otros criterios | 133 |

| | |
|--|-----|
| Codificación de caracteres | 135 |
| Caracteres binarios | 135 |
| Caracteres multiestado | 135 |
| Caracteres morfométricos | 137 |
| Matrices de datos | 138 |
| Estados faltantes e inaplicables | 138 |
| Estados polimórficos | 138 |
| Alineación de secuencias de ADN | 139 |
| Métodos basados en el principio de parsimonia | 143 |
| Argumentación hennigiana | 143 |
| Árbol de Wagner | 147 |
| Búsqueda exhaustiva | 153 |
| Búsqueda <i>branch and bound</i> | 153 |
| Búsqueda por permutación de ramas (<i>branch swapping</i>) | 157 |
| Parsimonia de matraca | 158 |
| Criterios de optimalidad | 158 |
| Optimalidad de Wagner | 158 |
| Optimalidad de Fitch | 158 |
| Optimización de Dollo | 159 |
| Optimalidad de Camin-Sokal | 159 |
| Optimalidad de polimorfismos | 159 |
| Optimalidad generalizada | 159 |
| ACCTTRAN y DELTRAN | 159 |
| Optimización de valores faltantes | 160 |
| Pesado de caracteres | 161 |
| Pesado de caracteres <i>a priori</i> | 161 |
| Compatibilidad | 161 |
| Pesado de caracteres sucesivo | 161 |

| | |
|--|------------|
| Pesado de caracteres implícito | 162 |
| Pesado de caracteres moleculares | 163 |
| Métodos probabilísticos | 165 |
| Verosimilitud máxima | 165 |
| Inferencia bayesiana | 166 |
| Otros enfoques filogenéticos | 167 |
| Compatibilidad de caracteres | 167 |
| Enunciados de tres taxones | 168 |
| Métodos de distancia | 170 |
| Comparación de los métodos | 171 |
| Soporte de los cladogramas | 173 |
| Longitud | 173 |
| Índice de consistencia | 175 |
| Índice de retención | 175 |
| Índice de consistencia rescalado | 176 |
| Índice de exceso de homoplasia | 177 |
| Evaluación del soporte de grupos | 177 |
| <i>Bootstrapping</i> | 177 |
| <i>Jackknifing</i> | 178 |
| Soporte de Bremer | 178 |
| Pruebas de aleatorización | 178 |
| Distribución de las longitudes de los cladogramas (DCL) | 179 |
| Remoción de caracteres | 179 |
| Remuestreo simétrico | 180 |
| Cladogramas múltiples | 180 |
| Cladogramas de consenso | 180 |
| Subcladograma podado común (<i>common pruned subcladogram</i>) | 184 |
| Pesos sucesivos | 184 |

| | |
|---|------------|
| Decisividad de los datos | 184 |
| Evidencia total y análisis particionado | 185 |
| Análisis de evidencia total | 186 |
| Análisis particionado o congruencia taxonómica. | 187 |
| Análisis combinado condicional. | 187 |
| Superárboles | 191 |
| Programas de cómputo | 191 |
| Formatos de archivos | 196 |
| FASTA | 196 |
| Hennig86 | 196 |
| MEGA | 197 |
| NEXUS | 197 |
| PHYLIP | 198 |
| Lecturas recomendadas | 199 |
| Capítulo 5 - Especies: conceptos, reconocimiento y descripción | 203 |
| Desarrollo histórico de los conceptos de especie | 203 |
| Concepto folk. | 203 |
| Concepto tipológico | 203 |
| Concepto morfológico. | 204 |
| Concepto biológico. | 206 |
| Concepto evolutivo | 207 |
| Concepto filogenético | 210 |
| ¿Cuál es el mejor concepto? | 212 |
| ¿Cuántas especies de seres vivos existen? | 216 |
| Modelos de especiación | 216 |
| Modelo de especiación alopátrida | 217 |

| | |
|--|------------|
| Modelo de especiación peripátrida | 218 |
| Modelo de especiación alopapátrida | 220 |
| Modelo de especiación parapátrida | 221 |
| Modelo de especiación simpátrida | 222 |
| Mecanismos de aislamiento reproductivo | 223 |
| Mecanismos precopulatorios | 223 |
| Mecanismos poscopulatorios | 224 |
| Variación intraespecífica | 224 |
| Variedad | 224 |
| Raza geográfica | 224 |
| Subespecie | 225 |
| Semiespecie | 226 |
| Clon | 226 |
| Clima | 226 |
| Círculo de razas | 227 |
| Variación intrapoblacional | 227 |
| Lecturas recomendadas | 230 |
| Capítulo 6 ↪ Actividades sistemáticas básicas | 233 |
| Reconocimiento de especies | 233 |
| Análisis de la variación intraespecífica | 237 |
| Selección de caracteres cuantitativos | 237 |
| Análisis univariado | 238 |
| Análisis bivariado y trivariado | 238 |
| Análisis multivariado | 239 |
| Morfometría geométrica | 245 |
| Descripción de especies | 248 |
| Diagnos | 248 |
| Descripción | 248 |

| | |
|--|------------|
| Notas comparativas | 249 |
| Ecología | 251 |
| Distribución | 251 |
| Etimología | 251 |
| Tipos y otros materiales examinados | 252 |
| Publicación | 252 |
| Clasificación | 254 |
| Clasificación filogenética | 255 |
| Categorías linneanas supraespecíficas | 257 |
| Subordinación y secuenciación | 258 |
| Convenciones para clasificaciones linneanas | 263 |
| Clasificación de taxones fósiles | 268 |
| Metataxones | 269 |
| Alternativas a las clasificaciones filogenéticas linneanas | 270 |
| Bases de datos sistemáticos | 272 |
| E-sistemática | 273 |
| Identificación | 275 |
| Experiencia básica | 276 |
| Colecciones sistemáticas | 276 |
| Claves | 277 |
| Claves de acceso único | 278 |
| Claves de acceso múltiple | 283 |
| ¿Cómo construir una clave? | 283 |
| Obtención de ayuda de un especialista | 285 |
| Código de barras de ADN | 286 |
| Floras y faunas | 287 |
| Revisiones sistemáticas | 289 |
| Actividades preliminares | 289 |
| Identificación de grupos de especímenes y análisis de caracteres | 291 |
| Análisis sistemático | 292 |
| Preparación del manuscrito | 292 |

| | |
|--|-----|
| Otras publicaciones sistemáticas | 298 |
| Programas de cómputo. | 299 |
| Lecturas recomendadas | 300 |
| Capítulo 7 - Nomenclatura | 303 |
| Objetivo de la nomenclatura biológica | 303 |
| Códigos de nomenclatura | 304 |
| Breve historia | 305 |
| Estructura y regulaciones. | 306 |
| Principios generales. | 307 |
| Independencia | 307 |
| Nomenclatura binominal. | 308 |
| Prioridad | 308 |
| Homonimia | 309 |
| Sinonimia. | 310 |
| Coordinación | 311 |
| Primer revisor. | 311 |
| Tipificación | 311 |
| Lenguaje | 311 |
| Retroactividad. | 311 |
| Nombres científicos | 311 |
| Número de palabras en los nombres. | 312 |
| Estatus de los nombres. | 315 |
| Publicación. | 315 |
| Disponibilidad o validez de publicación | 317 |
| Validez o legitimidad. | 318 |
| Corrección | 321 |
| Autoría y fecha de publicación | 321 |

| | |
|---|-----|
| Formación y tratamiento de los nombres | 323 |
| Nombres genéricos | 324 |
| Nombres específicos | 324 |
| Nombres de taxones híbridos | 326 |
| Enmiendas de nombres | 327 |
| Grafías originales múltiples | 328 |
| Indicación de la edad geológica | 328 |
| Indicación de la distribución biogeográfica | 329 |
| Tipificación | 329 |
| Géneros tipo | 330 |
| Especies tipo | 331 |
| Especímenes tipo | 332 |
| Localidad tipo | 334 |
| Nomenclatura abierta | 335 |
| Nomenclatura filogenética | 336 |
| Nombres supraespecíficos | 336 |
| Nombres de especies | 337 |
| Críticas a la nomenclatura filogenética | 337 |
| Nomenclatura filogenética alternativa | 338 |
| Desafíos | 338 |
| Publicación y registro | 339 |
| Prioridad | 341 |
| Tipos | 342 |
| Biocódigo | 342 |
| Lecturas recomendadas | 344 |
| Capítulo 8. Más allá de la sistemática | 347 |
| Morfología filogenética | 347 |
| Adaptación | 350 |

| | |
|---|------------|
| Prueba de hipótesis adaptativas | 352 |
| Diversificación adaptativa | 355 |
| Convergencia adaptativa | 357 |
| Método comparativo | 358 |
| Coevolución | 360 |
| Coespeciación | 360 |
| Análisis de parsimonia de Brooks | 360 |
| Análisis de árboles reconciliados | 365 |
| Coadaptación | 368 |
| Biogeografía evolutiva | 370 |
| Identificación de componentes bióticos | 371 |
| Relaciones entre componentes bióticos | 374 |
| Análisis de subárboles libres de paralogía | 376 |
| Identificación de cenocrones | 379 |
| Filogeografía | 382 |
| Hipótesis filogeográficas | 382 |
| Filogeografía comparada | 383 |
| Estudio de caso | 383 |
| Datación de linajes | 384 |
| Hibridación | 385 |
| Constreñimientos del desarrollo | 387 |
| Ecología de comunidades | 391 |
| Paleontología | 394 |
| Grupos tronco y corona | 394 |
| Ajuste estratigráfico | 395 |
| Paralogía temporal | 396 |
| Estudio de caso | 397 |
| Conservación de la biodiversidad | 397 |
| Establecimiento de prioridades para la conservación | 397 |

| | |
|---|------------|
| Índices de peso filogenético | 399 |
| Índices de divergencia filogenética | 400 |
| Dispersión filogenética | 400 |
| Complementariedad | 402 |
| Estudio de caso | 403 |
| Lingüística histórica | 403 |
| Epidemiología molecular | 405 |
| Programas de cómputo | 408 |
| Lecturas recomendadas | 409 |
| Referencias | 411 |

Prefacio

Este libro proporciona una introducción teórica y práctica a la sistemática para estudiantes de ciencias biológicas, que incluye conceptos básicos, aspectos históricos y filosóficos, métodos y aplicaciones. Mi propósito es ayudar a los estudiantes a pensar como sistemáticos, mostrándoles cuáles son las actividades principales de esta disciplina, discutiendo cuestiones fundamentales, definiendo términos, explicando métodos y proponiendo ejercicios de aplicación. Pretendo que este libro contribuya a brindar una visión coherente de la práctica sistemática en un momento en que la biodiversidad se encuentra amenazada y donde la sistemática proporciona el marco científico para analizarla.

Creo que los estudiantes de todas las disciplinas biológicas deberían desarrollar la capacidad de responder algunas de las siguientes preguntas: ¿Cuántas especies diferentes de plantas, animales, hongos, algas, bacterias y otros organismos existen en la Tierra? ¿Cómo podemos clasificar esta biodiversidad para comprenderla mejor? ¿Cómo se identifican y nombran las especies y taxones supraespecíficos? ¿Cómo permite nuestro sistema de clasificación biológica que incorporemos información nueva? ¿Cómo se relacionan filogenéticamente los seres vivos que habitan nuestro planeta? ¿Cómo puede un marco filogenético ayudarnos a comprender de manera más adecuada los patrones y procesos evolutivos? Creo que si los estudiantes aprenden a valorar la biodiversidad de nuestro planeta, se involucrarán de manera efectiva en su conservación y uso sustentable.

Estoy especialmente agradecido a mis estudiantes por su inspiración. Agradezco a mis colegas y amigos Roxana Acosta, Dalton de Sousa Amorim, Axel Bachmann, Fernando Chiang, María Marta Cigliano, Joel Cracraft, Jorge Crisci, Tania Escalante, Marta Fernández, Oscar Flores Villela, Pablo Goloboff, Blanca Hernández Baños, Analía Lanteri, Livia León Panigua, Virginia León Règagnon, Jorge Llorente Bousquets, María Fernanda López Armengol,

Isolda Luna Vega, Susana Magallón, Miguel Manceñido, Adolfo Navarro Sigüenza, Helga Ochoterena, Gerardo Pérez Ponce de León y Claudia Szumik por discusiones estimulantes a lo largo de casi tres décadas. Agradezco a Adrián Fortino por elaborar la mayor parte de las ilustraciones. Mi investigación durante los últimos años fue apoyada por la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio), y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). En particular, agradezco el apoyo económico del proyecto PAPIME PE201612 de la UNAM.

México, D.F., 4 de septiembre del 2012

Capítulo 1

Capítulo 1

Introducción

En diciembre de 1978 Rafael Guzmán descubrió un teosinte o maíz salvaje en el cerro San Miguel, estado de Jalisco, México. Un año más tarde, este teosinte fue descrito como una especie nueva para la ciencia, llamada *Zea diploperennis* (Iltis *et al.*, 1979). Esta nueva especie es perenne (vive por más de dos años) y resiste algunas de las enfermedades del maíz (*Zea mays*). Asimismo es interfértil con el maíz, por lo que posee gran valor como fuente de germoplasma, el cual eventualmente permitiría desarrollar un maíz perenne. Casi una década más tarde, el área donde crece *Z. diploperennis* fue designada por el gobierno mexicano como la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán para protegerla junto con otras especies de plantas y animales. El descubrimiento de este maíz salvaje ilustra el enorme número de especies beneficiosas pero aún desconocidas que existen en nuestro planeta. Existen millones de especies de plantas, animales y otros organismos que son fuentes potenciales de drogas farmacéuticas, alimentos, madera, fibras y otros productos (Wilson, 1992).

RELEVANCIA GENERAL DE LA SISTEMÁTICA

La ciencia que se dedica a identificar, clasificar y nombrar especies y taxones supraespecíficos se llama sistemática. Puede definirse como el estudio científico de la diversidad de seres vivos y sus relaciones (Simpson, 1961). La sistemática formula una gran variedad de preguntas. Algunas de ellas son las siguientes:

- ¿Qué es una especie? Una de las preguntas más básicas que se formulan los sistemáticos está relacionada con la identificación. Un ecólogo puede llegar del campo con un espécimen de planta y podría preguntarse de qué especie se trata. Después de consultar la bibliografía adecuada o examinar especímenes de un herbario, un sistemático puede identificar la especie y proporcionar su nombre.

- ¿Cuáles son las especies más relacionadas con una especie en particular? Una vez que conocemos la identidad de una especie podemos tratar de conocer cuáles son sus especies más afines filogenéticamente. Por ejemplo, nos podría interesar saber si esta especie pertenece a un género muy diverso, si se clasifica en una familia determinada, dónde se distribuyen sus parientes más cercanos o cuáles son las características que definen al taxón al cual pertenece. Todas estas preguntas pueden ser respondidas si disponemos de un sistema eficiente de información, es decir, una clasificación natural filogenética.
- ¿Cuántas especies diferentes hay en una muestra? Después de coleccionar cientos de insectos en una selva húmeda, un entomólogo necesita separarlos en grupos morfológicamente semejantes. Una vez que ha establecido estos grupos, el entomólogo necesita saber si corresponden a especies ya conocidas o representan especies nuevas para la ciencia.
- ¿Se conoce la ubicación filogenética de un taxón? Los biogeógrafos, paleontólogos, etólogos, biólogos moleculares y ecólogos pueden requerir un marco filogenético para su trabajo con el objeto de responder algunas preguntas relevantes. Los sistemáticos proveen este marco filogenético.

TÉRMINOS SISTEMÁTICOS BÁSICOS

La sistemática posee, como cualquier otra disciplina científica, un conjunto de términos básicos. Aquí presento los términos más generales; otros más específicos se tratarán en los capítulos siguientes.

Sistemática y taxonomía

Sistemática es el estudio científico de la diversidad de organismos y sus relaciones (Simpson, 1961). Por relaciones, los sistemáticos pueden entender cuestiones diferentes, si bien en la sistemática moderna se prefieren las relaciones filogenéticas o cladísticas para clasificar los seres vivos. La sistemática es al mismo tiempo la más elemental y la más inclusiva de las disciplinas biológicas. Es la más elemental porque los organismos no pueden ser tratados científicamente a menos que exista alguna sistematización de ellos; y es la más inclusiva porque reúne y sintetiza todo lo que se conoce de los seres vivos: morfología, fisiología, ecología, biogeografía, etología, biología molecular, etc. Estas características hacen que la sistemática sea el sistema general de referencia de la biología (Hennig, 1966). De acuerdo con esta definición amplia, la sistemática incluye a la taxonomía, la clasificación, la identificación y la nomenclatura.

Los objetivos principales de la sistemática son los siguientes (Lanteri *et al.*, 2004c; Lipscomb, 1998; Matile *et al.*, 1987; Mayr & Ashlock, 1991):

- Proveer una perspectiva general de la biodiversidad al identificar, describir y nombrar especies y taxones supraespecíficos.
- Reconstruir la historia filogenética de los seres vivos.
- Revelar fenómenos evolutivos y proveer las bases para interpretaciones en biogeografía, ecología, paleontología y otras disciplinas.
- Proveer datos para estudios aplicados en medicina, agronomía, veterinaria, biología de la conservación, etc.
- Predecir propiedades de taxones recién descubiertos o poco conocidos.
- Proveer clasificaciones naturales con valor heurístico y explicativo que permitan a los biólogos comunicar información filogenética.
- Desarrollar métodos, técnicas y algoritmos para aplicarse en sistemática y otras disciplinas.

¿Dónde clasificamos a la sistemática en relación con otras disciplinas biológicas? En principio, podemos agrupar a las disciplinas de la biología en dos campos distintos, de acuerdo con los tipos de causas que ellas investigan: el estudio de las causas próximas corresponde a la biología funcional mientras que el estudio de las causas últimas corresponde a la biología evolutiva (Mayr, 1961, 1982). Las causas próximas son aquellas responsables de emplear la información genética para responder a estímulos ambientales, y se refieren a funciones de los seres vivos y sus componentes (desarrollo, comportamiento, genética, bioquímica, etc.). Las causas últimas son responsables de la evolución de los programas genéticos; son de índole histórica. Dada esta división básica, la sistemática se clasifica naturalmente dentro de la biología evolutiva.

Un enfoque alternativo clasifica las disciplinas biológicas de acuerdo con las intenciones implícitas en la investigación: la uniformidad de la vida concierne a la biología general y la diversidad de la vida concierne a la biología comparada (Nelson, 1970; Nelson & Platnick, 1981). La biología general usualmente trabaja con una especie, la cual es considerada como una herramienta experimental para descubrir propiedades que luego demuestren ser generales; por ejemplo, cuando se investiga la ecología poblacional de alguna especie del género *Drosophila*. La biología comparada trabaja con numerosas especies simultáneamente, tratando de descubrir patrones generales; por ejemplo, cuando se analizan las relaciones filogenéticas de algunas especies de *Drosophila*. De acuerdo con esta clasificación, la sistemática es parte de la biología comparada, junto con la biogeografía, la paleontología y la embriología comparada.

Los autores que enfatizamos la conexión de la sistemática con la teoría evolutiva preferimos ubicarla dentro de la biología evolutiva, mientras que los autores que enfatizan su

naturaleza comparativa prefieren ubicarla dentro de la biología comparada. Sin embargo, esta distinción es poco importante, ya que en biología evolutiva los patrones y procesos son explicados con frecuencia refiriéndose a inferencias basadas en estudios comparativos; más aún, la biología comparada es parte de la biología evolutiva (Mayr, 1982).

Dentro de la sistemática existen diferentes especialidades de acuerdo con el taxón estudiado. Algunas de las principales son:

- Virología: virus
- Bacteriología: bacterias y arqueas
- Botánica: helechos, briofitas, plantas, algas y hongos
- Pteridología: helechos
- Briología: briofitas
- Ficología: algas
- Micología: hongos
- Protozoología: protistas
- Zoología: animales
- Malacología: moluscos
- Helmintología: helmintos
- Entomología: insectos
- Miriapodología: miriápodos
- Aracnología: arácnidos
- Carcinología: crustáceos
- Equinología: equinodermos
- Ictiología: “peces”
- Herpetología: anfibios y “reptiles”
- Ornitología: aves
- Mastozoología: mamíferos

Taxonomía se refiere al estudio teórico de la clasificación, incluyendo sus bases, principios, procedimientos y reglas (Crisci, 1978; Simpson, 1961). Este término fue originalmente acuñado por de Candolle (1813) para referirse a la teoría de la clasificación. Simpson (1961) lo empleó correctamente con este significado, pero algunos autores posteriores (por ejemplo, Blackwelder, 1967a) emplean el término *taxonomía* para referirse a la práctica sistemática diaria de identificar, describir y nombrar. Si bien esto no sería del todo incorrecto, resulta llamativo que mu-

chos de quienes en la actualidad distinguen entre *taxonomía* y *sistemática* tratan a la primera como una actividad de menor relevancia. Otros autores utilizan el término *taxonomía* en un sentido más amplio, equivalente a *sistemática*, en muchos casos empleando ambos términos indistintamente. Si se considera que ambos términos son sinónimos, entonces por precedencia histórica debería preferirse *sistemática*.

En cuanto a la manera correcta de escribir la palabra *taxonomía*, de Candolle (1813) utilizó el término francés *taxonomie*. Aunque ha habido autores que consideran que está incorrectamente construido (Costa Lima, 1961), las propuestas para reemplazarlo por *taxinómia*, *taxionómia*, *taxometría* o *taximetría* no han tenido éxito (Mayr, 1966).

Clasificación e identificación

Clasificación es el ordenamiento de los organismos en grupos o taxones, sobre la base de sus relaciones (Crisci, 1978; Simpson, 1961). Tradicionalmente se concibe a la clasificación como la parte más relevante de la *sistemática* (Warburton, 1967). ¿Cuál es la información contenida en una clasificación? Por ejemplo, examinemos la siguiente clasificación (Morrone & Cuevas, 2009) de un grupo de picudos o gorgojos (Coleoptera: Curculionidae):

Tribu Orthognathini Lacordaire, 1866

Subtribu Rhinostomina Kuschel, 1995

Rhinostomus Rafinesque, 1815

Subtribu Orthognathina Lacordaire, 1866

Sipalinus Marshall, 1943

Mesocordylus Lacordaire, 1866

Orthognathus Schoenherr, 1838

Con base en esta jerarquía, podemos decir que hay cuatro géneros (*Rhinostomus*, *Sipalinus*, *Mesocordylus* y *Orthognathus*), agrupados en dos taxones más inclusivos (las subtribus Rhinostomina y Orthognathina), los cuales a su vez se incluyen en un taxón más inclusivo (la tribu Orthognathini). Esta clasificación nos permite hacer algunas predicciones. Por ejemplo, que habrá algunos caracteres únicos para cada uno de los géneros, que habrá otros caracteres compartidos por los tres géneros de la subtribu Orthognathina y, finalmente, que habrá algunos caracteres compartidos por los cuatro géneros. Por otra parte, si hallamos caracteres compartidos por *Rhinostomus* y *Sipalinus*, o por *Orthognathus* y *Sipalinus*, se considerará que ellos ponen a prueba (contrastan) nuestra clasificación. Esto significa que las clasificaciones son hipótesis

a partir de las cuales hacemos predicciones, funcionando como sistemas eficientes de almacenamiento y recuperación de información (Platnick, 1978).

Durante la historia de la sistemática muchos autores tuvieron por objetivo principal construir clasificaciones naturales. Sin embargo, lo que ellos entendieron por natural ha variado de manera notable (Llorente Bousquets, 1990). Algunas de las formas de entender la naturalidad de las clasificaciones son las siguientes (Blackwelder, 1967a):

- Basarse en la filogenia.
- Agrupar taxones de acuerdo con la mayor cantidad de caracteres en común.
- Basarse en las relaciones genéticas.
- Agrupar taxones a partir de su ancestría común.
- Reflejar objetivamente las discontinuidades morfológicas.
- Reflejar el estado objetivo de los organismos.
- Permitir el mayor número posible de predicciones.
- Reflejar la naturaleza.
- Basarse en la evolución.
- Agrupar taxones de acuerdo con su similitud.

A partir de Hennig (1966), se considera que una clasificación natural equivale a una clasificación filogenética. Esto significa que en una clasificación natural se reconocen taxones monofiléticos, reconocibles a partir de su ancestría común.

Una clasificación artificial es cualquier arreglo basado en caracteres superficiales que no necesariamente expresan relaciones filogenéticas entre las especies. Por ejemplo, si clasificamos plantas en arbustos, árboles y hierbas, estamos haciendo una clasificación artificial (aunque podría ser utilitaria en ciertos contextos como la jardinería o el diseño paisajista).

Identificación o determinación se refiere al establecimiento de relaciones de identidad entre un organismo particular y el taxón al cual pertenece de acuerdo con una clasificación establecida previamente (Crisci & López Armengol, 1983). Por ejemplo, si alguien ha colectado un ratón en el campo y, de vuelta en su laboratorio, emplea la literatura apropiada, lo compara con especímenes de una colección o usa el código de barras de ADN y decide que se trata de *Habromys lepturus*, que pertenece a la familia Cricetidae, está identificando al organismo. El proceso de identificación es completamente diferente al de la clasificación.

Nomenclatura

Es la aplicación de nombres a los grupos de taxones reconocidos en una clasificación (Simpson, 1961). Resulta importante distinguir claramente clasificación de nomenclatura. Primero construimos una clasificación y reconocemos taxones. Luego, les damos nombres (nomenclatura) a los taxones reconocidos en el paso anterior.

Jerarquías

Una jerarquía es el marco para la clasificación biológica. En ella, existe una secuencia de grupos de niveles diferentes en que cada grupo, excepto el más inferior, incluye uno o más grupos subordinados (Simpson, 1961). Una jerarquía refleja una clasificación.

Durante los siglos XVII y XVIII se desarrolló la jerarquía linneana que consiste en siete niveles principales:

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

Debido al enorme número de taxones a ser clasificados, se encontró que estos niveles eran insuficientes y se propusieron otros. Un ejemplo de jerarquía completa con 22 niveles es el siguiente (Simpson, 1945):

- Reino
- Phylum (zoología) o división (botánica)
- Subphylum (zoología) o subdivisión (botánica)
- Superclase
- Clase
- Subclase
- Infraclase
- Cohorte
- Superorden

- Orden
- Suborden
- Infraorden
- Superfamilia
- Familia
- Subfamilia
- Supertribu
- Tribu
- Subtribu
- Género
- Subgénero
- Especie
- Subespecie

Taxón y categoría

Taxón es un grupo de cualquier rango que es considerado suficientemente distinto como para ser reconocido formalmente con una categoría determinada y recibir un nombre (Mayr, 1978). Operativamente es una unidad terminal o un conjunto de unidades terminales unidas por uno o más caracteres en común. Desde una perspectiva ontológica, las especies son linajes y los taxones supraespecíficos son clados o grupos monofiléticos. Algunos ejemplos de taxones son Animalia (reino), Mammalia (clase), Primates (orden) y *Homo sapiens* (especie).

Cuando hablamos de taxones, usualmente nos referimos a taxones naturales (Hennig, 1966), lo que significa que se trata de entidades reales que existen en la naturaleza independientemente de nuestra habilidad para percibirlos. Con el objeto de dilucidar qué entendemos por taxones naturales, resulta adecuado hacer la distinción entre grupos monotéticos y politéticos (Beckner, 1958; Frost & Kluge, 1994; Sneath, 1962):

- *Monotético*: grupo formado por divisiones lógicas sucesivas de modo que la posesión de un conjunto de caracteres únicos es condición necesaria y suficiente para pertenecer al grupo. Todos los miembros de un grupo monotético poseen todas las características que lo definen.
- *Politético*: grupo que contiene organismos que poseen el mayor número posible de caracteres en común. No existe un carácter único que resulte esencial para que un organismo pertenezca al grupo.

Los grupos monotéticos raramente constituyen taxones naturales, excepto quizá por una selección afortunada de los caracteres usados para una división, mientras que los grupos politéticos son usualmente grupos naturales (Sneath & Sokal, 1973; Stuessy, 1990). En la práctica, si bien sería deseable tener grupos monotéticos, los grupos politéticos son los reconocidos más frecuentemente.

El concepto de taxón natural posee cuatro connotaciones (Wiley, 1981):

- Los taxones existen aun cuando no haya un sistemático para reconocerlos.
- Dado que existen en la naturaleza, deben ser descubiertos, es decir, que no son creados o inventados.
- Los taxones se originan de acuerdo con procesos naturales, por lo que deben ser consistentes con dichos procesos.
- Cuando un sistemático reconoce y nombra un taxón implícitamente reconoce que es un taxón natural con las tres connotaciones previas.

En relación con el estatus ontológico de los taxones naturales (De Luna, 1995; Ghiselin, 1966, 1974, 1980; Hull, 1966, 1976; Valencia Ávalos, 2009; Wiley, 1980, 1981), existen dos posiciones básicas:

- Que los taxones son clases, es decir, construcciones de nuestra mente, que poseen miembros y que cualquier organismo que cumpla con su definición pertenecerá a ellos, sin importar cuál sea su ubicación espacio-temporal.
- Que los taxones son individuos, es decir, entidades restringidas espacio-temporalmente, que poseen cohesión y continuidad, y que participan de procesos naturales.

En el pasado hubo un debate importante entre algunos autores que consideraban a los taxones como clases y otros que los consideraban como individuos (De Luna, 1995). Las discusiones más recientes (Brogaard, 2004; Coleman & Wiley, 2001; Cotterill, 2003; Crane, 2004; Frost, 2000; Gayon, 1996; Reydon, 2003; Rieppel, 1986, 2011; Ruse, 1987; Stamos, 1998) solo se refieren a las especies. Reig (1980) consideró que las especies son sistemas biológicos individuales. Wiley (1980) concluyó que las especies son individuos, pero los taxones supraespecíficos no son clases ni individuos, sino grupos históricos derivados de individuos.

Categoría se refiere al rango que recibe un taxón en una clasificación jerárquica o su posición relativa en relación con otras categorías (Simpson, 1961). Reino, clase, orden y especie

son categorías. No debemos confundir taxones y categorías: *Homo sapiens* es un taxón y especie es la categoría que se le asigna en la actualidad. Otro autor podría aceptarlo como taxón pero asignarle una categoría diferente, por ejemplo, subespecie (*Homo sapiens sapiens*).

EJERCICIO 1

Lleva a cabo una búsqueda de los siguientes pares de términos en Internet:

Sistemática – taxonomía.

Clasificación – identificación.

Taxón – categoría.

Contrasta dichos términos y determina si se han utilizado correctamente o si existe alguna confusión.

RELACIONES SISTEMÁTICAS

Existe una variedad de significados asociados con el término *relación*. Algunos autores lo usan en un sentido general para referirse a distintos tipos de relaciones (Crisci & López Armengol, 1983; Scrocchi & Domínguez, 1992; Sneath & Sokal, 1973). Otros lo utilizan en un sentido más restringido, para referirse solo a relaciones cladísticas o filogenéticas (Simpson, 1961). Existen cuatro tipos de relaciones (Fig. 1):

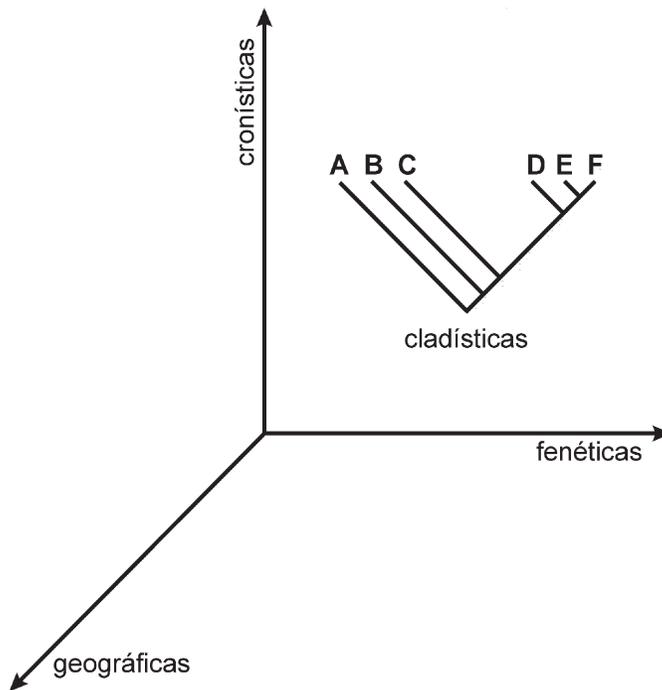


Fig. 1. Diferentes tipos de relaciones sistemáticas.

Relaciones cladísticas

También conocidas como relaciones filogenéticas o genealógicas, se refieren a agrupaciones de taxones de acuerdo con su ancestría común, la cual es detectada a partir de sinapomorfias o caracteres derivados compartidos (Cain & Harrison, 1960; Sneath & Sokal, 1973). Las relaciones cladísticas son las únicas consideradas por los sistemáticos filogenéticos o cladistas para establecer clasificaciones. En cambio, los sistemáticos evolutivos las combinan con las

relaciones fenéticas. El concepto de relación cladística es relativo (Kitching *et al.*, 1998). Por ejemplo, decimos que un taxón B está más cercanamente relacionado con un taxón C que con un tercer taxón A, lo cual se expresa en notación parentética como (A, (B, C)).

Es importante conocer las diferencias en cuanto al uso del término *relación filogenética* (también equivalente a *relación evolutiva*; Farris, 1967). Para los sistemáticos evolutivos (por ejemplo, Mayr & Bock, 2002) este término poseía un significado más amplio, refiriéndose a relaciones ancestro-descendientes (relación cladística + fenética), mientras que para los sistemáticos filogenéticos (Hennig, 1966) se refiere solo a relación cladística (ancestría común). Por ello, en un contexto cladístico o filogenético, es erróneo referirse a relaciones ancestro-descendientes; solo deberíamos hablar de relaciones cladísticas o de ancestría común.

Relaciones fenéticas

Se refieren a agrupaciones de taxones por similitud global, basadas en todos los caracteres disponibles (Cain & Harrison, 1960; Sneath & Sokal, 1973). Éstas miden la similitud general, sin consideración filogenética alguna. Las relaciones fenéticas son las únicas relaciones consideradas válidas por los sistemáticos numéricos o feneticistas. Los sistemáticos evolutivos las combinan con las relaciones cladísticas.

Relaciones cronísticas

Son relaciones entre taxones basadas en la escala de tiempo, la cual frecuentemente se representa en el eje vertical del cladograma o filograma (Sneath & Sokal, 1973). Se consideran auxiliares de las demás.

Relaciones geográficas

Toman en cuenta la situación en el espacio de los taxones analizados (Crisci & López Armengol, 1983). También se consideran auxiliares de las demás.

DENDROGRAMAS

Los sistemáticos han desarrollado diferentes tipos de diagramas ramificados o arborescentes para representar las relaciones entre los taxones analizados (Fig. 2). Estos dendrogramas difieren en las relaciones empleadas para construirlos y en la manera en que son interpretados (Báez *et al.*, 1985; Scrocchi & Domínguez, 1992).

Mayr *et al.* (1953) introdujeron el término *dendrograma* para referirse a un diagrama que indica grados de similitud. Más tarde, Sokal & Sneath (1963) y Mayr (1978) le dieron una

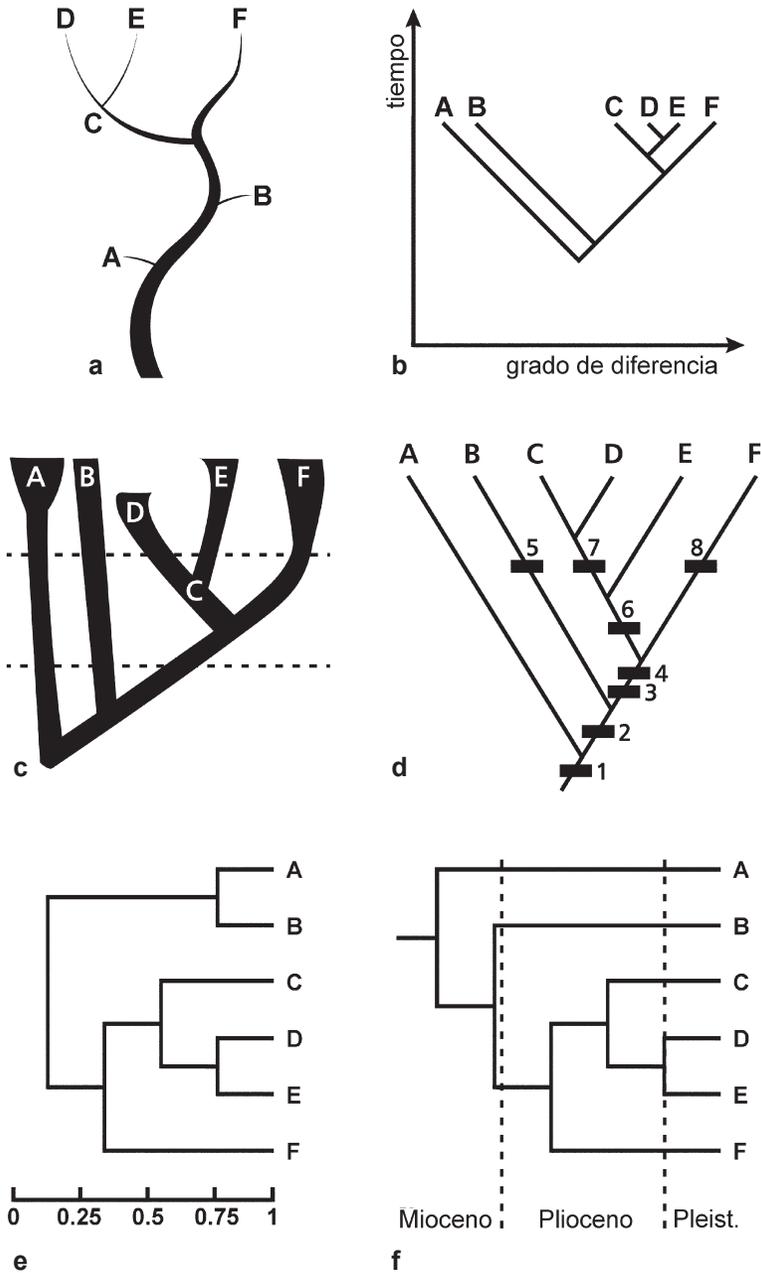


Fig. 2. Diferentes tipos de dendrogramas. a-c, filogramas; d, cladograma; e, fenograma; f, cronograma.

interpretación más amplia al término *dendrograma* para referirse a cualquier tipo de diagrama ramificado. Hendy & Penny (1984) argumentaron que el término más general debería ser *árbol*, pero creo que *dendrograma* es un término más neutral, por lo que debería ser preferido.

Filogramas

Son los diagramas que muestran relaciones cladísticas junto con la cantidad relativa de cambio (anagénesis) que ha ocurrido en cada rama (Mayr, 1978; Wiley & Lieberman, 2011) (Fig. 2a). También se conocen como árboles filogenéticos, aunque este término comúnmente se emplea para los cladogramas. Los filogramas son utilizados por los sistemáticos evolutivos.

Haeckel (1866) fue el primer autor que publicó un árbol filogenético de seres vivos. Sin embargo, ya se conocían diagramas ramificados semejantes a árboles filogenéticos desde Agassiz (1833-1844). Otras variantes desarrolladas en el siglo XX incorporan una escala temporal (Fig. 2b) o estimados del número de especies que constituyen un taxón en diferentes momentos del tiempo (Fig. 2c).

Cladogramas

Son diagramas ramificados que unen taxones de acuerdo con su ancestría común, deducida a partir de sinapomorfias o caracteres derivados compartidos (Camin & Sokal, 1965; Eldredge & Cracraft, 1980; Mayr, 1965, 1978) (Fig. 2d). En la actualidad los autores suelen referirse indistintamente a cladogramas y árboles filogenéticos. Los cladogramas son utilizados por los sistemáticos filogenéticos.

Ha habido muchas discusiones en relación con la naturaleza de los cladogramas y filogramas (Kitching *et al.*, 1998; Platnick, 1977a; Wiley, 1979a). Los cladogramas son los diagramas de ancestría común y los filogramas son los diagramas basados en relaciones ancestro-descendientes. En cuanto a sus diferencias, resulta útil la distinción de O'Hara (1988) entre crónica e historia. Una crónica es una descripción de una serie de eventos, ordenados cronológicamente, que carece de explicación causal alguna, mientras que una historia establece conexiones causales. Así, los cladogramas serían crónicas y los filogramas, historias. En su sentido más restringido, un cladograma corresponde a un conjunto de filogramas (Fig. 3).

Los términos siguientes se utilizan para describir las partes de un cladograma (Page, 1993a; Wiley, 1981) (Fig. 4a):

- *Raíz o nodo basal*: base o punto de partida del cladograma.

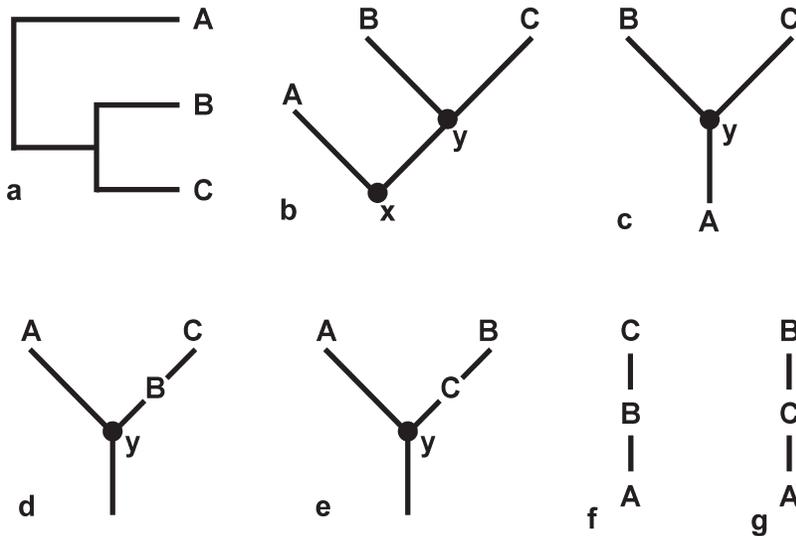


Fig. 3. Cladograma y los distintos filogramas que se pueden derivar a partir del mismo. a, cladograma; b-f, filogramas.

- *Componente o nodo interno:* punto de ramificación donde se conectan dos o más nodos internos o taxones terminales.
- *Rama interna o internodo:* segmento que une dos nodos internos.
- *Rama terminal:* segmento que une nodos internos y taxones terminales.
- *Taxón terminal:* unidad del análisis, la cual se sitúa en el extremo de una rama terminal y se conecta con un solo nodo interno o con la raíz.

Un cladograma puede representarse gráficamente de maneras diferentes y equivalentes entre sí (Fig. 4a-d). Por ejemplo, se pueden orientar verticalmente, con su origen en la base y las unidades terminales en la parte superior (Fig. 4a, c) o se pueden orientar horizontalmente, con el origen a la izquierda y las unidades terminales a la derecha (Fig. 4b). Las ramas se pueden representar por líneas diagonales (Fig. 4a) o por líneas rectas (Fig. 4b, c). Los cladogramas también se pueden representar en notación parentética, englobando cada grupo monofilético entre paréntesis y usando comas (opcionalmente) para indicar taxones hermanos (Fig. 4d).

Los distintos tipos de cladogramas pueden describirse con los siguientes términos:

Fenogramas

Son diagramas ramificados que representan el grado de similitud global entre los taxones analizados (Camin & Sokal, 1965; Mayr, 1965, 1978) (Fig. 2e). Los fenogramas fueron usados por los feneticistas. En la actualidad se emplean ocasionalmente en sistemática, especialmente para analizar variación intraespecífica.

Cronogramas

Son diagramas ramificados en que las longitudes de las ramas son proporcionales a una escala de tiempo absoluto (Quental & Marshall, 2010) (Fig. 2f). Los cronogramas se utilizan en análisis moleculares en que se han datado linajes (relojes moleculares).

EJERCICIO 2

Las relaciones filogenéticas de las familias australianas de mamíferos marsupiales se representan utilizando paréntesis de la siguiente manera (Beveridge, 1986):

((Phascolarctidae, Vombatidae), (((Potoridae, Macropodidae), (Burramyidae, Phalangeridae)), (Pseudocheiridae, (Petauridae, Tarsipidae))))).

Reconstruye el cladograma correspondiente.

RAZONAMIENTO FILOGENÉTICO

Una de las implicaciones más importantes de la sistemática filogenética es que las especies no son independientes, pues se hallan conectadas por ancestría común y exhiben relaciones cladísticas, filogenéticas o genealógicas (Freeman & Herron, 2001). Estas relaciones filogenéticas se representan en cladogramas (Fig. 5a), en los cuales dos o más grupos monofiléticos que comparten un ancestro común se denominan *grupos hermanos* (Hennig, 1966). Dado que los grupos hermanos evolucionaron a partir de un ancestro común, poseen la misma edad. Cada par de grupos hermanos puede ser rotado en un cladograma, sin que se modifiquen sus relaciones filogenéticas (Fig. 5b-f).

En un cladograma, todos los taxones (incluso aquellos que son fósiles) se colocan en los extremos de las ramas. La sistemática filogenética trata a los ancestros como entidades hipotéticas, pues son inferencias deducidas del análisis filogenético. Esto contrasta con la sistemática evolutiva, donde algunos taxones, especialmente los fósiles, eran tratados como ancestros

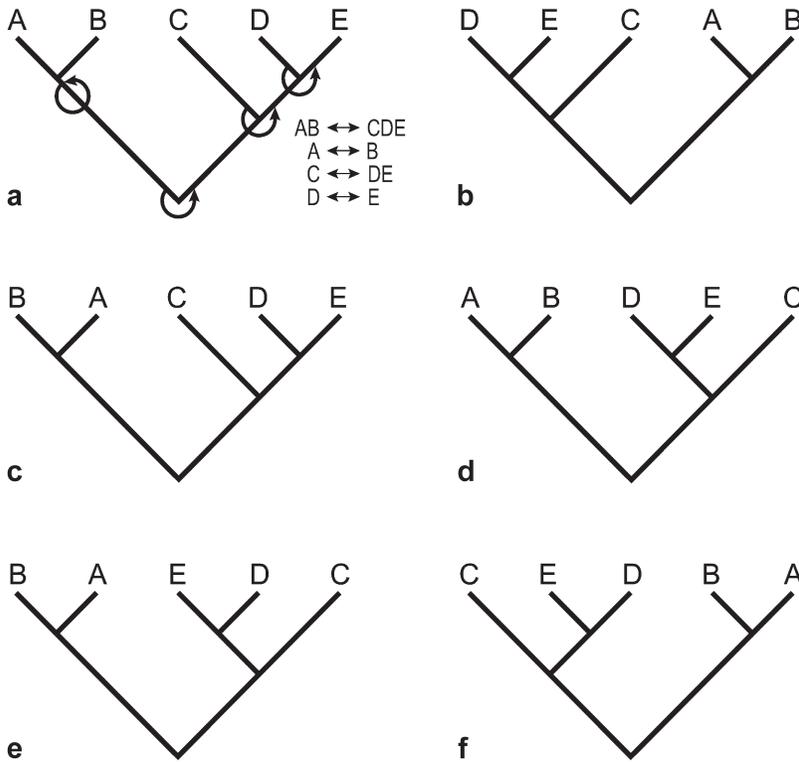


Fig. 5. Relaciones de grupos hermanos. a, cladograma y grupos hermanos; b-f, variantes del mismo cladograma obtenidas rotando los grupos hermanos.

reales. El hecho que de acuerdo con la sistemática filogenética todos los taxones deban ser monofiléticos hace que los ancestros, a partir de los cuales se originaron los taxones, sean siempre parafiléticos y las relaciones ancestro-descendientes resulten imposibles de poner a prueba (Engelmann & Wiley, 1977; Gaffney, 1979a, b; Gee, 1999).

El pensamiento evolutivo moderno recae tanto en el razonamiento poblacional como en el razonamiento filogenético (O'Hara, 1997). El razonamiento filogenético (en inglés *tree thinking*) es una habilidad adquirida que requiere de cierto entrenamiento (Sandvik, 2008). Una manera de contribuir a dicho entrenamiento es examinando un cladograma y formulando preguntas sobre él. Por ejemplo, en el cladograma de la figura 5a, ¿cuántos grupos monofilé-

ticos posee? La respuesta es cuatro: ABCDE, AB, CDE y DE. ¿Cuáles son las especies hermanas de A, B, C, D y E? La respuesta es: la especie hermana de A es B, la especie hermana de B es A, las especies hermanas de C son D y E, la especie hermana de D es E, y la especie hermana de E es D.

El concepto de ancestría común es fundamental para el razonamiento filogenético. Si contestaste alguna de las preguntas previas incorrectamente, quizá se deba a que leíste el cladograma como un filograma, interpretando relaciones ancestro-descendientes en lugar de relaciones de ancestría común. Otro asunto que siempre debería ser enfatizado al razonar filogenéticamente es la arbitrariedad de los grupos parafiléticos y por qué solo son aceptables los grupos monofiléticos.

EPISTEMOLOGÍA DE LA SISTEMÁTICA

La epistemología es la rama de la filosofía que reflexiona acerca del origen, naturaleza y límites del conocimiento. Es un área donde sistemáticos y filósofos de la ciencia han debatido por décadas. Schuh & Brower (2009) proporcionan una discusión clara de algunos aspectos epistemológicos de la sistemática. En principio cabe distinguir dos enfoques de la ciencia:

- *Enfoque inductivo*: también conocido como enfoque positivista o verificacionista. Establece que el conocimiento científico resulta de la acumulación de observaciones (Frost & Kluge, 1994). En la sistemática, se ejemplifica con la taxonomía numérica o feneticismo.
- *Enfoque hipotético-deductivo*: sostiene que el conocimiento científico resulta de la formulación de hipótesis que implican ciertas deducciones o predicciones, las cuales son juzgadas por las observaciones (Farris, 1995; Gaffney, 1979a, b; Kluge, 1999, 2001b; Popper, 1959, 1983, 1985; Rieppel, 2008; Wiley, 1975). Este enfoque proporcionaría un criterio de demarcación entre lo que es ciencia y lo que no lo es. En la sistemática, se ejemplifica con la sistemática filogenética.

Dentro de un marco hipotético-deductivo, las observaciones cruciales que son consistentes con las deducciones corroboran la hipótesis inicial, mientras que las que no lo son rechazan o contrastan la hipótesis (Fig. 6). Hay cuatro formas de poner a prueba nuestras hipótesis (Popper, 1959, 1983): consistencia lógica, estructura lógica, comparación con otras hipótesis y contrastación empírica de sus deducciones. Para llevar a cabo la contrastación, que es la forma más relevante en un contexto filogenético, los sistemáticos filogenéticos aplican el principio de la parsimonia, el cual consiste en evitar los supuestos *ad hoc* que permitirían desechar las

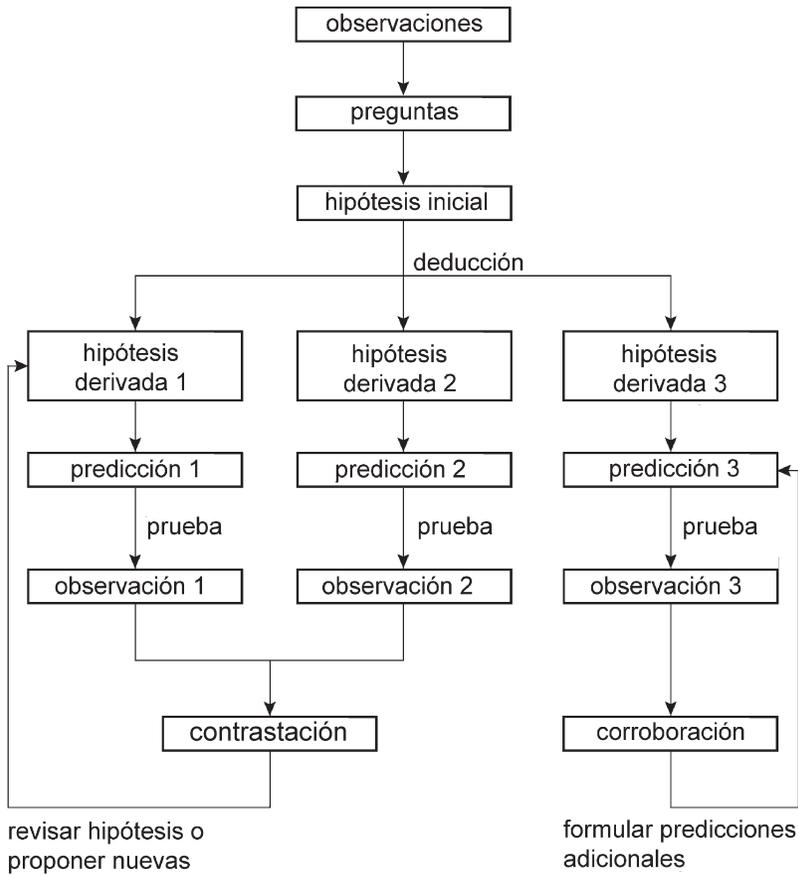


Fig. 6. Enfoque hipotético-deductivo.

observaciones contrarias a las deducciones de la hipótesis (Crisci, 1982; Franz, 2005; Lienau & DeSalle, 2009; Sober, 1983). Esta parsimonia metodológica implica que la hipótesis más simple (Kluge, 1984):

- Provee un modo racional de tratar el problema de la evidencia contradictoria.
- Evita recurrir al principio de autoridad y a decisiones arbitrarias *a priori*.

- Puede someterse a pruebas más severas.
- Es más informativa.
- Provee las diagnósis más eficientes.
- Es más predictiva y permite identificar entidades naturales.
- Bajo ciertas condiciones, es probablemente verdadera (como hipótesis).

Hennig (1966) no empleó el término *parsimonia*. Farris (1983), sin embargo, demostró claramente que el *principio auxiliar* de Hennig, que establece que se debe presumir un origen común para caracteres similares en ausencia de evidencia contraria, refleja el principio de la parsimonia.

La parsimonia permite juzgar a los caracteres sistemáticos de acuerdo con dos propiedades (Schuh & Brower, 2009):

- *Consistencia*: grado en que un carácter puede optimizarse en una hipótesis filogenética.
- *Congruencia*: grado en que las distribuciones de distintos caracteres concuerdan entre sí en una hipótesis filogenética. También se la conoce como concordancia o consiliencia.

El poder explicativo de una hipótesis filogenética reposa tanto en minimizar las hipótesis *ad hoc* (parsimonia) como en maximizar el acuerdo entre caracteres diferentes (congruencia).

El enfoque hipotético-deductivo no es aceptado por los autores que trabajan con enfoques probabilísticos, como la verosimilitud máxima (Felsenstein, 1981). Por otra parte, resulta discutible si el principio de evidencia total (ver capítulo 4) es hipotético-deductivo (Bucknam *et al.*, 2006; Lienau & DeSalle, 2010; Rieppel, 2008).

LECTURAS RECOMENDADAS

- Crisci, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? *Journal of Theoretical Biology* 97: 35-41. Discusión acerca del principio de parsimonia.
- Popper, K. R. 1983. *Conjeturas y refutaciones: El desarrollo del conocimiento científico*. Paidós Estudio, Básica, Barcelona. Introducción al método hipotético-deductivo.
- _____. 1985. *La lógica de la investigación científica*. Tecnos, Colección Estructura y Función, Madrid. Introducción al método hipotético-deductivo.
- Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics: Second edition*. Wiley, Nueva York. Definiciones de términos sistemáticos básicos.

Capítulo 2

Capítulo 2

Historia de la sistemática

Muchos de los conceptos utilizados en sistemática, en particular aquellos relacionados con las controversias entre los diferentes enfoques, no pueden entenderse cabalmente sin conocer el contexto histórico en que surgieron. Por ello, si pretendemos entender la teoría y práctica de la sistemática, necesitamos analizar su historia. En este capítulo presento una breve historia de la sistemática.

SISTEMÁTICA PRELINNEANA

La sistemática comenzó cuando los seres humanos comenzaron a comunicarse hace unos miles de años (Raven, 2004). Antes de la invención del lenguaje escrito, se utilizaban sistemas de clasificación transmitidos oralmente, los cuales podían llegar a poseer cientos de nombres de plantas y animales. Estos sistemas forman parte de lo que se conoce como taxonomía folk. Por ejemplo, para las 120 especies de aves que existen en su territorio, los fore de Awande, Nueva Guinea, reconocen 110 taxones. De estos, 93 son especies reconocidas por la ciencia, nueve son complejos de especies y ocho representan los sexos dimórficos de cuatro especies de aves del paraíso (Diamond, 1966; Llorente Bousquets, 1990).

A partir de la comparación de las taxonomías folk de diferentes culturas, como los tzeltales de Chiapas, los mayas de Yucatán, los guaraníes de la Argentina y los navajo de los Estados Unidos de América, entre otros, se han deducido algunos principios generales (Barrera, 1994; Raven *et al.*, 1971):

- Todos los lenguajes poseen expresiones lingüísticas para nombrar taxones.
- Dichos taxones pueden ordenarse jerárquicamente de acuerdo con cinco categorías: ini-

ciador único (equivalente al ancestro de todos los seres vivos), forma de vida (equivalente a las divisiones mayores de los reinos modernos, como los phyla de los animales y las divisiones de las plantas), género (más o menos correspondiente a las familias y géneros modernos), especie (más o menos equivalente a las especies modernas) y variedad (equivalente a subespecie y entidades infrasubespecíficas).

- El taxón que recibe la categoría de iniciador único raramente posee nombre.
- Los taxones que reciben la categoría forma de vida son escasos, usualmente 5-10.
- Los taxones genéricos son más abundantes (unos 500).
- Las especies y variedades son mucho menos numerosas.
- Las especies son nombradas frecuentemente mediante dos palabras, una de las cuales corresponde al nombre genérico.
- Las variedades usualmente solo se reconocen para plantas cultivadas.

Barrera (1994) analizó los nombres dados por los mayas a numerosos taxones de plantas. Encontró que, además de las cinco categorías típicas, los mayas reconocían familias, aunque no les asignaban nombres.

Filósofos y naturalistas griegos

El filósofo griego Platón (427-347 a.C.), si bien no contribuyó directamente a la sistemática, consideró el problema de los *grupos naturales* y su descubrimiento. Platón señaló la existencia de cuatro clases de grupos (Nelson & Platnick, 1981; Papavero, 1990):

- Grupos que son enteros, que poseen partes, pero no son parte de otros.
- Grupos que son enteros, que poseen partes y que a su vez son parte de otros.
- Grupos que no son enteros, que no poseen partes, pero que son parte de otros.
- Grupos que no son enteros, que no poseen partes y que no son parte de otros.

De acuerdo con Platón, las tres primeras clases (equivalentes a grupos monofiléticos) son naturales y reales, mientras que la cuarta clase (equivalente a grupo no monofilético) no lo es. Por ejemplo, separar a los griegos de los bárbaros —las personas de todas las demás naciones— implica reconocer a estos últimos como un grupo no natural.

La historia escrita de la sistemática animal comenzó con el filósofo y naturalista griego Aristóteles (384-322 a.C.). En su obra, Aristóteles compiló el conocimiento previo de sus antecesores acerca de la diversidad animal y proporcionó detalles de varios organismos marinos, los cuales observó personalmente o al menos obtuvo a partir de pescadores (Mayr, 1982).

Su obra principal de historia natural es *Historia animalium* (350 a.C.), donde clasificó a los animales en Enaima (con sangre) y Anaima (sin sangre). Dentro de los animales con sangre (vertebrados) distinguió los cuadrúpedos vivíparos con pelo (mamíferos), aves, ballenas, peces, serpientes y cuadrúpedos ovíparos (muchos reptiles y anfibios). Dentro de los animales sin sangre (invertebrados) reconoció los Malakia (cefalópodos y crustáceos de concha blanda), Malacostraca (crustáceos), Testacea (muchos moluscos, equinodermos, ascidias y otros invertebrados marinos) y Entoma (anélidos y artrópodos) (Papavero, 1990; Papavero & Llorente Bousquets, 1994a). Aristóteles ordenó a los seres vivos en una serie que partía de la materia inanimada y llegaba al ser humano. Esta progresión de complejidad creciente ha sido interpretada como una perspectiva evolutiva temprana (Nordenskiöld, 1928) o como la *gran cadena del ser*, una fuerza organizativa reconocida por varios siglos (Lovejoy, 1936).

Ha habido algo de controversia acerca de cuáles fueron realmente los principios clasificatorios que utilizó Aristóteles. En sus obras iniciales desarrolló el principio de la división lógica, pero en trabajos biológicos posteriores consideró que estos no eran adecuados para los seres vivos (Mayr, 1982). La división lógica aristotélica divide la mayor clase observada (el *summum genus*) a través de un proceso deductivo en dos o más subclases subordinadas (las *species*). Cada especie se convierte en el género del siguiente nivel inferior, el cual es subdividido en especies, repitiéndose el proceso hasta que no se puede dividir más el conjunto menor de especies. Este sistema de clasificación descendente puede aplicarse tanto a objetos inanimados como a seres vivos.

La sistemática vegetal comenzó con Teofrasto (371-287 a.C.), quien usó la forma de crecimiento (árboles, arbustos, hierbas, etc.) como criterio de división primaria (Theophrastus, 1916). Luego, Pédano Dioscórides (40-90 d.C.), un médico griego asociado con el ejército romano, realizó numerosos viajes, en los que adquirió conocimiento acerca de las plantas útiles. Su obra *De materia medica* (64 d.C.) contiene descripciones de cientos de plantas, ordenadas de acuerdo con su uso práctico (medicinal, condimentos, perfumes, etc.).

Bestiarios y herbarios medievales

Durante la Edad Media, especialmente en los dos siglos anteriores a la Era Moderna, se desarrollaron los bestiarios y herbarios, que fueron los precursores de la clasificación biológica (Wilkins, 2009a). Los bestiarios derivan de un texto latino antiguo, el *Physiologus*, el cual fue probablemente escrito en el siglo II a.C. (Papavero & Balsa, 1985). Existen varias versiones del *Physiologus* escritas en latín y otras lenguas europeas (Clark & McMunn, 1989). Los bestiarios caracterizan e ilustran animales con objetivos moralizantes; por ejemplo, la hormiga es un símbolo de disciplina y el león es un símbolo de coraje. Varios animales se convirtieron en símbolos de ideales cristianos, por lo que fueron ilustrados en libros y representados en obras

de arte (Charbonneau-Lassay, 1991). Los herbarios compilaron el conocimiento farmacéutico de las plantas.

El redescubrimiento y traducción de los escritos de Aristóteles hizo posible que autores posteriores, como Hildegard von Bingen (1098-1179) y Albertus Magnus (1200-1280), se dedicaran a estudiar la historia natural y escribir acerca de ella. Uno de los diagramas más reproducidos en la Edad Media fue el árbol de Porfirio (Nelson & Platnick, 1981; Papavero, 1990; Papavero & Llorente Bousquets, 1994b), que representaba un diagrama ramificado con seis divisiones dicotómicas. Descubrimientos de naturalistas posteriores mostraron que los seres vivos eran muy complejos para ser representados mediante este esquema.

La sistemática en el Renacimiento

El naturalista alemán Konrad Gesner (1516-1565) comenzó a publicar en 1551 la *Historiae animalium*, una enciclopedia monumental de más de 4000 páginas (Papavero, 1991). A pesar de que compiló todo lo que pudo hallar acerca de las especies animales, Gesner no estaba interesado particularmente en la clasificación, por lo que las especies estaban listadas alfabéticamente en cada volumen.

El naturalista francés Pierre Bellon (1517-1564) publicó *Histoire de la nature des oiseaux* (1555). Utilizó caracteres morfológicos y ecológicos para clasificar las aves en raptoras, acuáticas con patas palmadas, de pantano sin patas palmadas, terrestres y arborícolas, enfatizando de este modo sus adaptaciones al hábitat (Mayr, 1982).

El anatomista italiano Andrea Cesalpino (1519-1603) publicó *De plantis* (1583). Siguió a Teofrasto en cuanto a clasificar las plantas en árboles, arbustos y hierbas, pero utilizó la división lógica aristotélica para permitir la identificación de niveles inferiores (Papavero, 1991). Cesalpino se dedicó a descubrir caracteres nuevos, aunque su énfasis en la importancia fisiológica lo llevó en ocasiones a proponer grupos artificiales.

El naturalista británico John Ray (1627-1705) contribuyó con tratados de botánica, zoología y teología natural. En *Methodus plantarum nova* (Ray, 1682) describió 18,665 especies de plantas. Ray analizó las *tablas* propuestas por otros autores para clasificar organismos y consideró que representaban clasificaciones artificiales, a pesar de que propuso arreglos tabulares para varios grupos de plantas. Una de las contribuciones más relevantes de Ray es el haber proporcionado una de las primeras definiciones de especie. En lugar de seguir el procedimiento usual de elegir *a priori* caracteres que reflejaran la *esencia* de un taxón, Ray (1703: 6-7) recomendó que:

El mejor arreglo de las plantas es aquel en que todos los géneros, desde los superiores hasta los inferiores subordinados a ellos, tengan varios atributos en común o concuerden en varias de sus partes.

El botánico francés Joseph Pitton de Tournefort (1656-1708) se dedicó a estudiar los géneros de plantas. Formuló claramente el concepto de género, delimitando y describiendo 698 géneros de plantas, muchos de los cuales fueron más tarde adoptados por Linneo (Mayr, 1982). La clasificación de taxones superiores de Tournefort era bastante artificial; sin embargo, sus procedimientos clasificatorios fueron más exitosos que los de sus contemporáneos.

El naturalista francés René Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757) fue uno de los entomólogos más importantes del siglo XVIII. Publicó seis volúmenes de historia natural de los insectos, con cientos de observaciones originales. Se percató de que los grupos naturales no podían ser identificados a partir de un solo carácter y, junto con Adanson, fue pionero en el uso de caracteres diferentes.

SISTEMÁTICA CLÁSICA

Entre mediados del siglo XVIII y mediados del siglo XIX hubo un desarrollo importante de las ideas sistemáticas en Europa. Podemos considerar que este periodo clásico se inaugura con la publicación de *Species plantarum* de Linneo (1753) y finaliza con la publicación de *On the origin of species* de Darwin (1859).

Carl Linneo

El naturalista sueco Carl Linneo (1707-1778) es considerado el precursor de la sistemática. En *Species plantarum* (1753), Linneo describió unas 6000 especies de plantas y en *Systema naturae* (1758) describió 4000 especies de animales.

Las contribuciones más importantes de Linneo incluyen la nomenclatura binominal, las diagnosis de estilo telegráfico, una terminología para la morfología de plantas, el uso de un lenguaje internacional (latín) y la estandarización de las sinonimias y otras cuestiones sistemáticas (Mayr, 1982; Papavero *et al.*, 2001b; Stearn, 1959). La nomenclatura binominal es su mayor logro. Se trata de nombrar las especies mediante dos palabras (binomio), la primera el nombre genérico, por ejemplo, *Musca*, y la segunda el nombre específico o nombre trivial, por ejemplo, *domestica*, como en *Musca domestica*, la mosca común. Los nombres se asocian con descripciones genéricas y específicas. Linneo (1753) usó simultáneamente dos tipos de nombres: binominales, como *Potamogeton natans*, y polinomios diagnósticos, como *Potamogeton*

foliis oblongo-ovatis petiolatis natantibus (Stearn, 1959). Linneo consideró que los nombres binominales se destinaban al uso diario, por lo que debían ser más fácilmente recordables que los polinomios, cuyo objetivo era proporcionar los caracteres para distinguir entre sí las distintas especies de un mismo género.

El sistema linneano incluía solo cuatro categorías: clase, orden, género y especie (la categoría familia fue reconocida por Magnol [1689]). Su aplicación permitió una consistencia y claridad que estaban ausentes en otros sistemas. Linneo consideraba que clase y orden eran menos *naturales* que género y especie, siendo un tanto artificiales. Esto podría representar una cierta actitud nominalista en relación con las clases y órdenes, pero una aceptación de la realidad de los géneros y especies (Mayr, 1982).

Para clasificar las especies de plantas, Linneo dio mayor importancia a los caracteres reproductivos, llamando a su enfoque *sistema sexual*. Linneo distinguió 24 clases de plantas, teniendo en cuenta si las flores eran visibles o no, cuántos estambres y pistilos tenían, si estaban fusionadas o no, y si los elementos masculinos y femeninos coexistían en la misma flor. Los nombres linneanos son bastantes graciosos, dado que hacen referencia al amor, matrimonio y adulterio. Por ejemplo, Monadelphia significa “hermandad de esposos en un mismo matrimonio”, Monoecia “esposos viviendo con sus esposas en la misma casa pero durmiendo en camas diferentes” y Cryptogamia “matrimonios clandestinos” (Llorente Bousquets, 1990; Papavero *et al.*, 2001b). Aunque era bastante artificial, este sistema se utilizó mucho para la identificación de taxones superiores (Mayr, 1982).

Se ha considerado que el empleo por parte de Linneo de los términos *género*, *especie* y *sistema natural* reflejaba su enfoque esencialista. Sin embargo, la historiografía reciente ha mostrado que esto no es correcto (Stamos, 2005; Winsor, 2003, 2006a, b). De acuerdo con la *historia del esencialismo* (Cain, 1959; Hull, 1965a, b; Mayr, 1982), Linneo y otros sistemáticos predarwinianos se encontraban cautivos del esencialismo, heredado de Platón, Aristóteles y los escolásticos de la Edad Media. El esencialismo es el punto de vista sostenido por Platón y Aristóteles de que la tarea de la ciencia es descubrir y describir la *naturaleza verdadera* de las cosas, es decir, sus esencias ocultas (Popper, 1945). Dado que estas esencias son eternas e inmutables, son incompatibles con una perspectiva evolutiva. Esta historia se habría fraguado para contrastar el pensamiento poblacional de Darwin con los autores anteriores, quienes son conocidos como *tipologistas* (Winsor, 2006a) o *idealistas* (Nelson, 1994), pero en realidad distorsiona los fundamentos históricos del darwinismo (Winsor, 2006b). De hecho, Linneo habría malinterpretado el significado que los términos *género* y *especie* tenían en la lógica aristotélica cuando reconoció grupos de géneros ligados por similitud global pero careciendo de

algún carácter diagnóstico (Cain, 1995). Para Linneo, *esencial* aparentemente significaba “útil sistemáticamente” y al final de su carrera podría incluso haber sido un evolucionista moderado, pues admitió la posibilidad que los géneros se originaran por hibridación.

EJERCICIO 3

Lee cuidadosamente el siguiente artículo:

Winsor, M. P. 2006. The creation of the essentialism story: An exercise in metahistory. *History and Philosophy of Life Sciences* 28: 149-174.

- a. Lista las ideas básicas desarrolladas por la autora.
- b. Convierte cada idea en una pregunta.

Comte de Buffon

El naturalista francés George-Louis Leclerc Comte de Buffon (1707-1788) escribió la monumental *Histoire naturelle, générale et particulière* (1749-1789) (Papavero *et al.*, 2001c). En contraste con Linneo y sus seguidores, que enfatizaban la identificación, Buffon se concentró en tratar de comprender la diversidad biológica por lo que, en lugar de buscar caracteres diagnósticos, insistió en la importancia de analizar la anatomía interna, el comportamiento y la distribución geográfica (Mayr, 1982). Este enfoque fue adecuado para el tratamiento sistemático de los mamíferos, un grupo con un número limitado de especies, que eran fácilmente identificables. Alrededor de 1749, Buffon comenzó a cambiar su perspectiva de la clasificación, admitiendo la posibilidad que hubiera especies relacionadas genealógicamente. Sin embargo, no estuvo particularmente interesado en la clasificación pues consideraba que los métodos convencionales de clasificación distorsionaban la comprensión real del verdadero orden natural (Eddy, 1994). En sus escritos nunca intentó desarrollar una teoría sistemática general (Mayr, 1982).

Las ideas de Buffon acerca de las especies han sido de particular interés en la historia de la sistemática (Gayon, 1996; Stamos, 1998; Wilkins, 2009a). Por ejemplo, expresó:

Deberíamos considerar que dos animales pertenecen a la misma especie si, mediante la cópula, pueden perpetuarse y preservar la identidad de la especie; y deberíamos considerarlos como pertenecientes a dos especies diferentes si son incapaces de producir progenie por los mismos medios (Buffon, 1765: 10-11).

Arquetipos y homología

El término *arquetipo* se refiere a una imagen original o primordial. En sistemática, un arquetipo se refería básicamente al plan o estructura fundamental sobre la cual se asumía que un grupo de animales o plantas había sido construido. Entre los autores que contribuyeron con este concepto en el siglo XIX se destacan Johann Wolfgang von Goethe y Richard Owen; en el siglo XX podemos incluir en este grupo a Agnes Arber, Adolf Naef y Rainer Zangerl (Sokal, 1962; Williams & Ebach, 2008).

El artista y naturalista alemán Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832) acuñó el término *morfología* para referirse a los principios estructurales, la formación y la transformación de los seres vivos. Junto con otros autores, Goethe formuló una perspectiva particular, conocida como *Naturphilosophie*, la cual se conecta con la tradición filosófica idealista y el movimiento artístico del Romanticismo (Koerner, 1993). Goethe experimentaba la forma a través de la observación de especímenes de todos los estadios y los relacionaba como un todo, deduciendo un arquetipo. Este arquetipo, basado en el reconocimiento de patrones, es eminentemente empírico (Remane, 1952; Sokal, 1962) y puede considerarse como un primer paso hacia el concepto de homología (Williams & Ebach, 2008).

El paleontólogo inglés Richard Owen (1804-1892) creó el concepto de homología, basado en un criterio de similitud, el cual fue más tarde incorporado a la biología evolutiva. En *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton* (1848), Owen distinguió homología especial, general y serial (Panchen, 1994). Es importante destacar que para Owen (así como para Goethe), los arquetipos no son entidades metafísicas sino modelos o generalizaciones (Camardi, 2001; Rupke, 1993).

A comienzos del siglo XX, el zoólogo suizo Adolf Naef (1883-1949) propuso la *morfología sistemática*:

Las sistemáticas filogenética y natural tratan con la misma materia, y a pesar de que cada una posee diferentes conceptos básicos, ambas disciplinas se pueden reunir en un único concepto porque sus objetivos son similares. Por ello yo he propuesto el nombre de 'morfología sistemática'... (Naef, 1921-1923: 7).

El objetivo de Naef fue descubrir relaciones naturales entre taxones que no dependieran de la embriología, filogenia u otro proceso causal (Williams & Ebach, 2008). Naef consideraba que un árbol filogenético debería expresar una jerarquía de clases, órdenes, familias, etc., con una regla simple: *colocar siempre en el mismo grupo sistemático aquellas formas derivadas de un ancestro*

común (Naef, 1911: 152), reconociendo así claramente los grupos monofiléticos (Willmann, 2003). Naef (1921-1923) propuso siete criterios de homología: tres principales (precedencia sistemática, ontogenética y paleontológica) y cuatro auxiliares (correlaciones típicas, desarrollo completo, desarrollo monomorfo de partes homónomas y estructuras monomorfas en individuos de la misma especie).

El paleontólogo suizo Rainer Zangerl (1912-2004) hizo varias contribuciones teóricas a la morfología. Definió el plan estructural o *Bauplan* como *la conformidad con un diseño en la relación topográfica (espacial) de las partes de un organismo con el cuerpo como un todo* (Zangerl, 1948: 355) y el morfotipo o tipo como *una abstracción de la diversidad de formas actuales de un grupo de organismos con un mismo plan estructural* (Zangerl, 1948: 357).

Los arquetipos representaron un avance importante en la sistemática y la morfología (Brady, 1987; Young, 1993). Desafortunadamente, durante la *síntesis moderna* de mediados del siglo XX se consideró que estas ideas *idealistas, transcendentales o tipológicas* se basaban en el idealismo metafísico, resultando incompatibles con el cambio evolutivo (Amundson, 2002). A fines del siglo XX varios autores reconocieron que los conceptos de arquetipos, entendidos como patrones morfológicos estables, resultan útiles para la sistemática (Nelson, 1994; Sokal, 1962; Young, 1993). Algunos historiadores de la ciencia han enfocado este problema como una disputa entre estructura y función (Amundson, 1998; Ochoa & Barahona, 2009; Russell, 1982). Los estructuralistas privilegiaban el análisis de la forma orgánica mientras que los funcionalistas privilegiaban la adaptación y el diseño funcional (Amundson, 2002). Muchos estructuralistas no se oponían a la evolución, incluso en ocasiones interpretaron a los arquetipos como ancestros.

La sistemática en Francia

El botánico Michel Adanson (1727-1806) rechazó el método tradicional de usar caracteres únicos y propuso la utilización de la mayor cantidad de caracteres posibles (Papavero *et al.*, 2001c). En *Familles des plantes* (1763-64), Adanson analizó la influencia de ciertos caracteres proponiendo 65 agrupamientos alternativos, cada uno basado en un carácter particular, como la forma de la corola, la posición de las semillas o la presencia de espinas (Mayr, 1982). La existencia de arreglos diferentes mostraba que era imposible basar una clasificación satisfactoria en un solo carácter, sugiriendo que los taxones agrupados según un mayor número de caracteres deberían reflejar el orden natural.

Las ideas de Adanson fueron ignoradas por la mayor parte de sus contemporáneos, quienes se hallaban dominados por la autoridad de Linneo (Mayr, 1982). Años más tarde, varios

sistemáticos llegaron a principios similares de manera independiente y empírica, más que debido al estudio de su obra. En la segunda mitad del siglo XX, las ideas de Adanson fueron redescubiertas y analizadas (Nelson, 1979; Sokal & Sneath, 1963; Stafleu, 1963). Sokal & Sneath (1963) sugirieron que Adanson fue un precursor del feneticismo.

El naturalista Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829) hizo numerosas contribuciones sistemáticas, clarificando la posición sistemática de varios taxones animales y reconociendo otros como nuevos. Su contribución más importante, *Philosophie zoologique* (1809), contiene una de las primeras teorías evolutivas. Sus aportaciones sistemáticas más relevantes, relacionadas con el estudio de los animales invertebrados, aparecen en *Système des animaux sans vertèbres* (1801), donde caracterizó los equinodermos y artrópodos, separándolos del antiguo taxón Vermes. Dentro de los artrópodos, Lamarck distinguió los arácnidos, crustáceos e insectos.

El botánico Antoine-Laurent de Jussieu (1748-1836) publicó *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita* (1789), donde proporcionó descripciones de todos los géneros conocidos de plantas, clasificándolos en un centenar de familias, algunas reconocidas por él por primera vez. En esta obra, Jussieu aplicó un *método natural* en el cual las plantas seguían una serie que intentaba reflejar sus relaciones naturales y proporcionó algunos criterios para construir las series (Stevens, 1994).

El zoólogo George Cuvier (1769-1832) colocó la sistemática animal en una nueva perspectiva a partir de reconocer relaciones basadas en estudios minuciosos de anatomía comparada de estructuras internas (Bowler, 1996). Inicialmente, Cuvier dividió los Vermes de Linneo en seis clases (moluscos, crustáceos, insectos, gusanos, equinodermos y zoófitos). Algunos años más tarde, elevó algunos grupos de invertebrados al mismo rango que los vertebrados, clasificando los animales en cuatro *embranchments*: vertebrados, moluscos, articulados y radiados (Cuvier, 1812). Cuvier (1828) clarificó cuál fue el procedimiento que siguió para clasificar más de 5000 especies de peces en familias y géneros (Winsor, 2003). Elegía una especie (la mejor conocida, la más interesante o la más fácil de hallar) y la describía en detalle. Luego, describía las otras especies del género por comparación con la primera. Si no era posible encontrar un carácter exclusivo de la familia, Cuvier la describía sobre la base del género más ampliamente conocido. Este *método de ejemplares* resultó bastante significativo, porque permitía identificar grupos naturales, aun siendo politéticos.

El análisis exhaustivo de la anatomía interna de Cuvier inició la tradición de la anatomía comparada y permitió reconocer taxones válidos hasta la actualidad. Él también estableció el principio de la correlación de las partes, postulando que los organismos no eran conjuntos arbitrarios de caracteres, sino que los caracteres estaban correlacionados (Mayr, 1982). Varios

intentos de clasificación anteriores se habían basado en la *cadena del ser*, la cual Cuvier mostró que era incorrecta, ya que el sistema natural es ramificado, no lineal (Bowler, 1996). Este nuevo enfoque para comprender el mundo natural sin duda contribuyó a la creación del marco evolutivo darwiniano.

Arreglos y mapas de afinidades

El botánico suizo Augustin Pyrame de Candolle (1779-1841) estableció arreglos circulares para varios taxones vegetales. De acuerdo con este autor:

Los géneros centrales siguen uno a otro en el orden de sus afinidades de un modo que parece muy exacto. Esta disposición circular, muy adaptable a las familias naturales, a mi juicio revela las analogías claramente y muestra la imposibilidad de establecer una serie lineal (de Candolle, 1828: 11).

El arreglo circular de los taxones se extendió luego a lo que se conoce como el *enfoque quinario* (Swainson, 1834), que consiste en dividir cada grupo en cinco subgrupos ordenados en un círculo (Papavero & Llorente Bousquets, 1994c). Macleay (1819-1921, 1842) estableció clasificaciones quinarias para los peces. Otros autores que también proponían este tipo de clasificaciones creían que reflejaban el orden natural. Al criticarlos, Strickland (1841) sugirió que el sistema natural debería compararse con un árbol o con un conjunto de árboles y arbustos con diferente grado de crecimiento. La controversia acerca de las clasificaciones quinarias eventualmente decayó, pues los sistemáticos se vieron influidos por nueva información proporcionada por estudios embriológicos (Nelson & Platnick, 1981). Strickland reemplazó los arreglos quinarios por mapas de afinidades.

El naturalista británico Alfred Russel Wallace (1823-1913), mejor conocido por ser el codescubridor de la selección natural junto con Darwin, hizo algunas contribuciones a la sistemática de aves. En 1856 publicó varios mapas de afinidades de taxones de aves (Fig. 7).

SISTEMÁTICA DARWINIANA

Charles Darwin

El naturalista británico Charles Darwin (1809-1882) es conocido por su teoría de la evolución por selección natural. Los evolucionistas modernos con frecuencia recurrimos a sus escritos, dado que en ellos se encuentran las raíces del pensamiento evolutivo (Mayr, 1991). Darwin puede ser considerado como el precursor de la sistemática filogenética (Simpson, 1961), pues

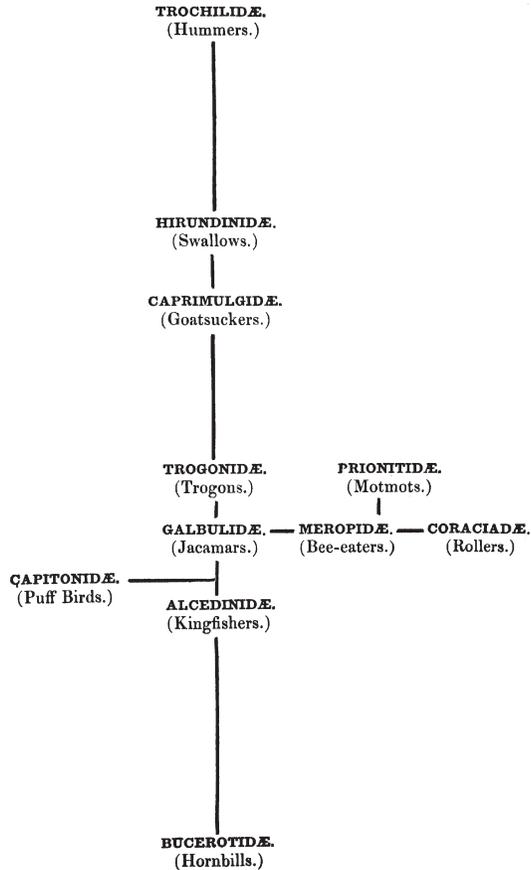


Fig. 7. Mapa de afinidades de algunas familias de aves representado por Wallace (1856).

su teoría de la descendencia común (Darwin, 1859) explica la similitud entre los organismos. Su teoría de la clasificación, en el capítulo 13 de *On the origin of species*, plantea que:

Los naturalistas tratan de ordenar las especies, géneros y familias en cada clase, en lo que se conoce como el sistema natural. ¿Pero qué es lo que significa este sistema? Algunos autores lo consideran simplemente como un esquema para colocar juntos los seres vivos más semejantes; o como un sistema artificial para enunciar, de la manera más sencilla posible, proposiciones generales, —es decir, dar con una frase las características comunes, por ejemplo, de todos los mamíferos, con otra

las de los carnívoros, con otra las características comunes al género del perro, y luego, agregando una frase simple, dar una descripción completa de cada tipo de perro. La ingenuidad y utilidad de este sistema son indisputables. Pero muchos naturalistas piensan que el sistema natural debería significar algo más; ellos creen que éste revela el plan del Creador; pero a menos que se especifique si el orden es en espacio o en tiempo, o qué significa el plan del Creador, me parece que esto no agrega nada a nuestro conocimiento... Creo que algo más está incluido; y que la propinuidad de descendencia —la única causa conocida de la similitud entre los seres vivos—, es el nexo, oculto como está por varios grados de modificación, que se revela parcialmente a nosotros por nuestras clasificaciones (Darwin, 1859: 413-414).

Para ilustrar esta aseveración, Darwin (1859) representó un árbol filogenético en el capítulo 4 (Fig. 8) señalando que:

el sistema natural es genealógico en su arreglo; pero el grado de modificación que han experimentado los diferentes grupos debe ser expresado dándoles diferentes rangos a los así llamados géneros, subfamilias, familias, secciones, órdenes y clases (Darwin, 1859: 456).

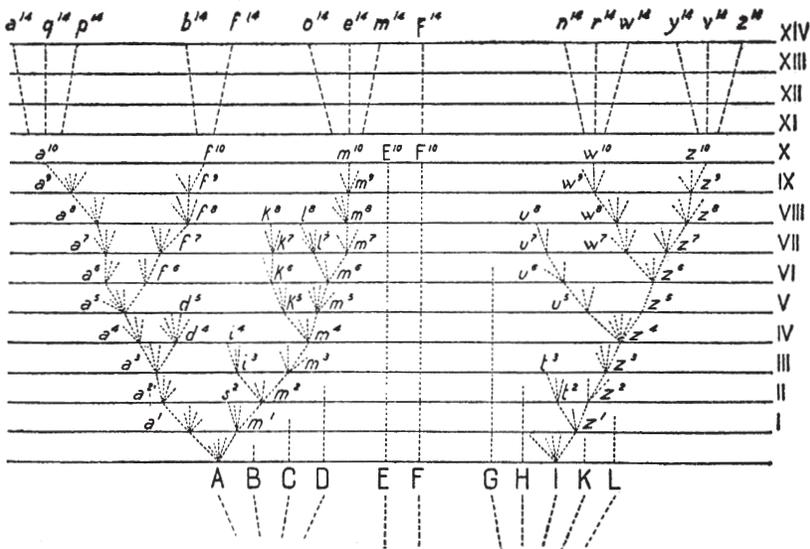


Fig. 8. Árbol filogenético representado por Darwin (1859).

En su primer bosquejo de la teoría de la selección natural (1842), Darwin consideró que el sistema de clasificación natural debería basarse en las relaciones genealógicas. Luego, en su *Monograph on the sub-class Cirripedia* (Darwin, 1851, 1854), una contribución importante a la sistemática de percebes (Love, 2002), implícitamente aplicó principios filogenéticos. Discutió las relaciones sistemáticas, estrategias reproductivas, embriología, variación intraespecífica y otros tópicos. De acuerdo con las observaciones de Darwin, Ghiselin & Jaffe (1973) pudieron reconstruir una filogenia de los Cirripedia y discutieron sus relación con la clasificación del grupo. En su monografía, Darwin desmembró taxones polifiléticos, generalmente trató de identificar grupos monofiléticos y solo conservó algunos taxones parafiléticos bien reconocidos por razones de conveniencia. Al describir el sistema natural en *The origin of man*, argumentó que:

los descendientes de una misma forma deben ser conservados juntos en un mismo grupo, aparte de los descendientes de cualquier otra forma; pero si las formas parentales están relacionadas, también lo estarán sus descendientes, y los dos grupos reunidos deberán constituir un grupo mayor (Darwin, 1871: 181).

Ha sido objeto de debate si Darwin enfatizó las relaciones cladísticas como único criterio para la clasificación o si reconoció que las relaciones cladísticas y fenéticas deberían considerarse conjuntamente. Cronquist (1987) y Mayr (1982) consideraron a Darwin como el fundador de la sistemática evolutiva debido a que habría admitido taxones parafiléticos. De acuerdo con Mayr:

En el Origin y en su correspondencia, Darwin insistió una y otra vez en que 'toda clasificación verdadera es genealógica' (p. 420), pero que 'la genealogía por sí misma no da la clasificación' (Mayr, 1982: 210).

Sin embargo, esta aseveración de Mayr se basa solo en una frase de una carta que Darwin escribió a Hooker refiriéndose al botánico francés Naudin, pero que realmente no brinda sustento a su impresión. El trabajo de Darwin, examinado en un contexto amplio, muestra que abogó por el uso exclusivo de las relaciones cladísticas para la clasificación, siendo la similitud una herramienta para descubrirlas (Padian, 1999). Varios autores (Eldredge & Cracraft, 1980; Ghiselin, 1985; Ghiselin & Jaffe, 1973; Nelson, 1974b; Padian, 1999) han mostrado que los procedimientos clasificatorios empleados por Darwin son más cercanos a los de la sistemática filogenética que a los de la sistemática evolutiva.

En conclusión, la sistemática claramente fue una de las disciplinas sobre las cuales Darwin basó su teoría. Su experiencia personal como sistemático sin duda contribuyó al desarrollo inicial de la teoría evolutiva (Winsor, 2009). Una vez que hubo reconocido la realidad del sistema natural, Darwin formuló la teoría de la selección natural para explicarlo. Tratar de disminuir el carácter revolucionario de las contribuciones de Darwin debido a que no impactaron en la práctica sistemática (por ejemplo, Endersby, 2009; Sneath & Sokal, 1973) definitivamente es un error lamentable.

Darwinianos germanohablantes

Las ideas darwinianas encontraron un fuerte soporte inicial en Alemania y Austria, destacándose Matthias Schleiden, Karl Gegenbaur, Richard Hertwig, Moritz Wagner, Fritz Müller, August Schleicher, Ernst Haeckel y Felix Anton Dohrn (Bowler, 1996; Montgomery, 1988). La primera generación de evolucionistas estaba particularmente interesada en la reconstrucción filogenética, debatiendo los mecanismos únicamente para especular acerca de los procesos que habrían producido los patrones analizados (Bowler, 1996).

El zoólogo alemán Fritz Müller (1821-1897) aplicó ideas evolucionistas a sus estudios sistemáticos de crustáceos. En *Für Darwin* (1864), proporcionó evidencias de la evolución, analizó el conflicto entre caracteres sustentando distintos agrupamientos (Fig. 9), distinguió entre caracteres primitivos y derivados y discutió el uso de la ontogenia para polarizar los caracteres (Papavero & Llorente Bousquets, 1996a). También intentó proponer un árbol filogenético para los crustáceos (Willmann, 2003). Müller fue el primer autor que propuso hipótesis filogenéticas basadas en caracteres y no especulativas como las de Haeckel. En la quinta edición de *On the origin of species*, Darwin adoptó los

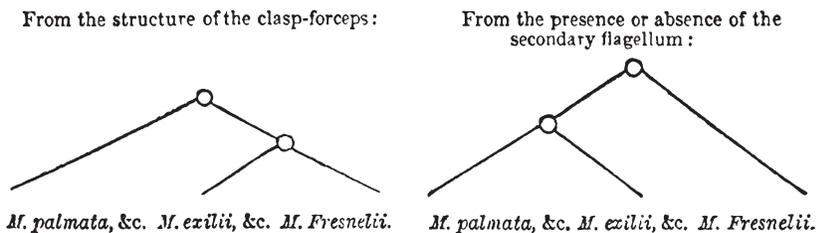


Fig. 9. Dos árboles filogenéticos alternativos representados por Müller (1864).

descubrimientos de Müller sobre la incongruencia entre caracteres larvales y adultos, los cuales mostraban que las relaciones cladísticas y fenéticas no necesariamente coincidían (Dupuis, 1984).

El lingüista alemán August Schleicher (1821-1868) argumentó en *Die Darwinische Theorie und die Sprachwissenschaft* (1863) que los lenguajes modernos evolucionaron de modo similar al sugerido por Darwin para los seres vivos. En 1853, Schleicher presentó árboles filogenéticos para representar la evolución del lenguaje (Fig. 10). Asimismo, sugirió que la evolución de los lenguajes proporcionaba evidencia acerca de la evolución humana y ayudaba a inferir su filogenia.

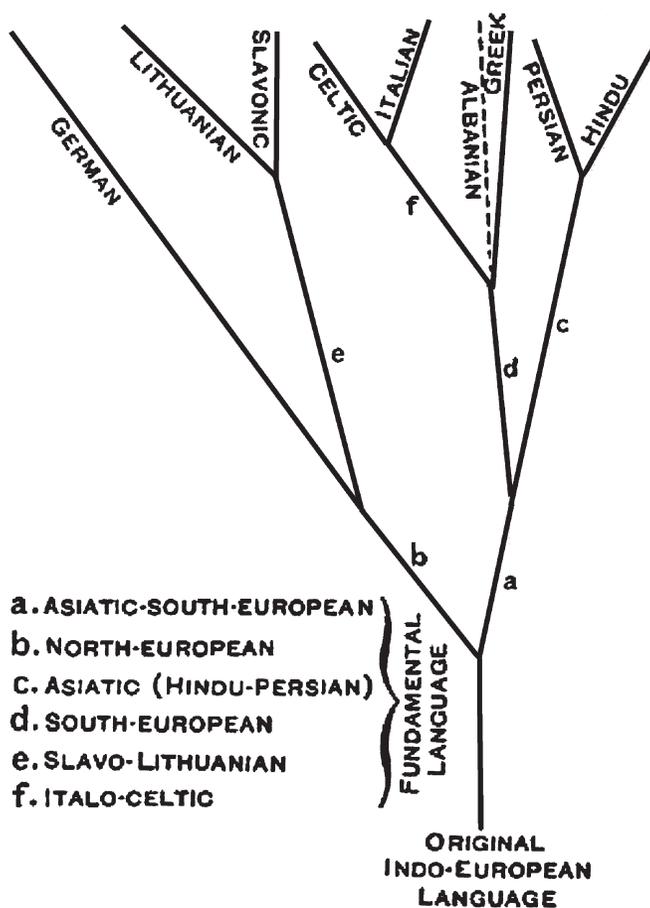


Fig. 10. Árbol genealógico de las lenguas indoeuropeas propuesto por Schleicher (1853).

El naturalista alemán Ernst Haeckel (1834-1919) popularizó la obra de Darwin en Alemania. En *Generelle Morphologie der Organismen* (1866), presentó una síntesis de las ideas de Darwin, la *Naturphilosophie* y Lamarck. Acuñó los términos phylum, filogenia, filogénesis, monofilético y polifilético, y además propuso árboles filogenéticos para los reinos de organismos (Fig. 11), plantas, cnidarios, equinodermos, articulados, moluscos, vertebrados y mamíferos (Papavero & Llorente Bousquets, 1996). Haeckel consideró que la filogenia era revelada por la ontogenia (su ley biogenética), la sistemática y la paleontología, lo que constituyen un paralelismo triple. La filogenia —considerada por Haeckel como la *historia paleontológica de la evolución*— es la secuencia linear de etapas morfológicas que representan la historia evolutiva de un taxón (Dayrat, 2003). Sus árboles filogenéticos representan las líneas de descendencia. Para obtener un árbol filogenético, Haeckel elegía una especie como *tronco*, representaba los principales estadios morfológicos y luego agregaba ramas laterales (Fig. 12). El uso de algunos términos por Haeckel difiere del uso actual. Por ejemplo, para él monofilia podía significar derivación a partir de un solo taxón ancestral, la diferenciación de varias morfologías a partir de una forma primitiva o el origen de una estructura anatómica específica (Rieppel, 2010). Los árboles de Haeckel son árboles genealógicos que ilustran las series principales de cambios morfológicos y no series de ancestros y descendientes como en los árboles de Darwin. Cabría concluir que, si bien Haeckel pretendió aplicar principios sistemáticos darwinianos, su método para construir árboles se basaba en una *scala naturae* revisitada, más cercana a las ideas de Lamarck (Dayrat, 2003).

El paleontólogo ruso Vladimir Kowalevsky (1842-1883) aplicó los principios haeckelianos a la clasificación de los mamíferos. Kowalevsky (1873) distinguió entre caracteres más generales, compartidos por grupos mayores, y caracteres menos generales, compartidos por grupos menores. Si bien básicamente sustentó el reconocimiento de taxones en novedades evolutivas, creó algunos grupos parafiléticos (Willmann, 2003).

El zoólogo alemán Richard Hertwig (1850-1937) fue discípulo de Haeckel, aunque luego tomó distancia de algunas de sus especulaciones filosóficas. Hertwig (1914) expresó claramente que el arreglo jerárquico de los taxones en un árbol era una prueba clara de la evolución y que, de hecho, un árbol filogenético es la única expresión adecuada de la descendencia común.

Otros autores germanohablantes que aplicaron principios filogenéticos en las primeras décadas del siglo XX fueron Walter Zimmermann, Anton Handlirsch y Konrad Lorenz. El botánico alemán Walter Zimmermann (1892-1980) es uno de los más importantes de ellos. Discutió claramente los posibles enfoques alternativos a la sistemática filogenética:

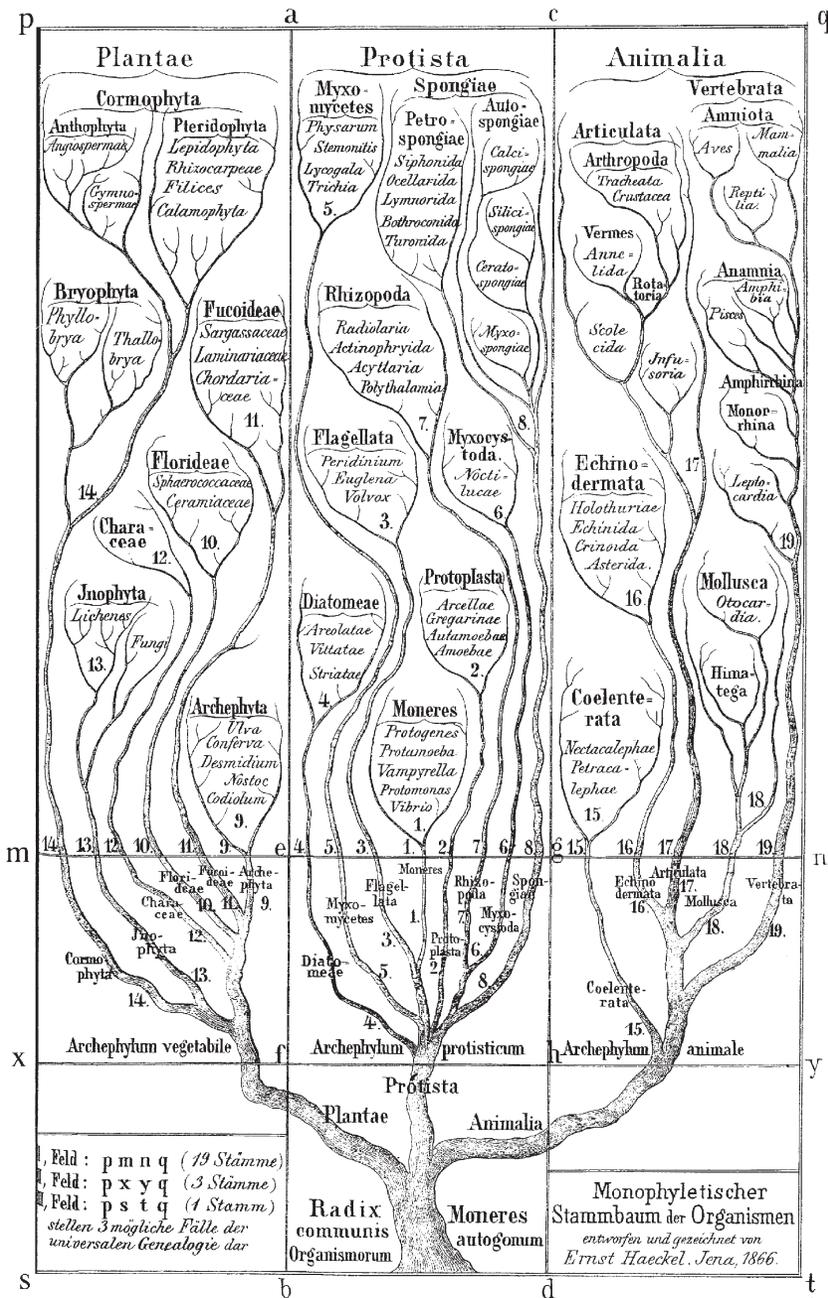


Fig. 11. Árbol genealógico de los seres vivos representado por Haeckel (1866).

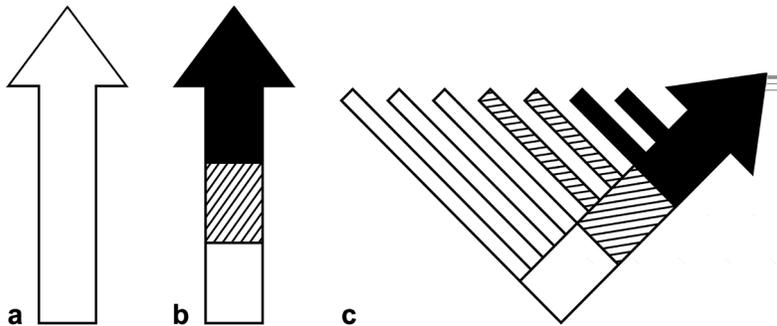


Fig. 12. Construcción de árboles según Haeckel (modificado de Dayrat, 2003). a, filogenia de las especies; b, etapas morfológicas de cambio; c, incorporación de ramas laterales.

¿Queremos agrupar filogenéticamente, es decir, siguiendo relaciones naturales? ¿O queremos agrupar intuitivamente, siguiendo alguna impresión subjetiva? No tenemos otra posibilidad. Por supuesto, podemos clasificar enteramente ignorando la filogenia. Sin embargo, debemos ser conscientes que entonces estaremos forzados a agrupar artificialmente o 'idealísticamente'; la filogenética es el único procedimiento que, a través del acto de agrupar, directamente representa relaciones naturales (Zimmermann, 1931: 949-950).

Zimmermann definió con claridad las relaciones filogenéticas, considerando que dos taxones estaban más cercanamente relacionados entre sí que con un tercero si el ancestro de ambos existió más recientemente que el ancestro de los tres. De acuerdo con él, un enunciado filogenético que no puede expresarse de esta manera no existe. Esta concepción fue una de las fuentes empleadas por Hennig (1950) para construir su definición de monofilia (Donoghue & Kadereit, 1992).

Zimmermann (1931) también discutió el uso de la similitud en sistemática filogenética, insistiendo que ésta solo puede ser una medida sustituta de relaciones filogenéticas cuando la transformación de los caracteres ocurrió divergentemente y a tasas constantes (Donoghue & Kadereit, 1992). Al respecto presentó tres árboles en los que los números en las ramas representan la cantidad de cambio y la diferencia entre los pares de taxones se muestra encima entre paréntesis (Fig. 13). Si la cantidad de cambio ha sido igual, entonces la similitud puede estimar la relación filogenética (Fig. 13a), pero si ha sido desigual, ai A, X₂ y B no divergieron mucho

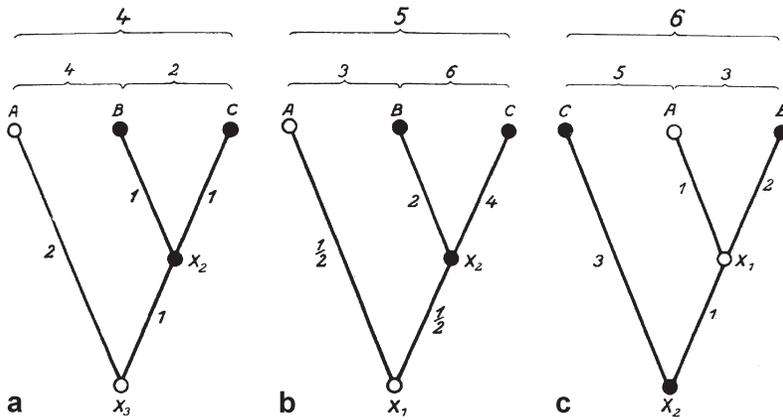


Fig. 13. Árboles representados por Zimmermann (1931) para mostrar el efecto de las tasas evolutivas desiguales. a, igual cantidad de cambio, la similitud refleja relaciones filogenéticas correctas; b, tasa desigual de cambio, con A, X_2 y B que no divergen demasiado del ancestro; c, similitud indica una relación filogenética incorrecta entre A y B.

del ancestro (Fig. 13b), la similitud podría conducir a una relación errónea entre A y B (Fig. 13c). Zimmermann discutió seis criterios para evaluar la polaridad de los caracteres: presencia en el registro fósil, ontogenia, correlación de caracteres, reducción o pérdida de función, conclusión análoga y distribución amplia en un taxón de mayor nivel. El último corresponde a lo que hoy en día conocemos como comparación con el grupo externo.

Las contribuciones de Zimmermann han sido fundamentales para el desarrollo de la sistemática filogenética, aunque no distinguió explícitamente entre monofilia y parafilia, y parece no haber apreciado la importancia de las sinapomorfias (Donoghue & Kadereit, 1992). Particularmente relevante es su reconocimiento de los grupos monofiléticos anidados (Craw, 1992).

El entomólogo austriaco Anton Handlirsch (1865-1935) estudió varios taxones de insectos fósiles y actuales. En *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen* (1908), incluyó varios árboles filogenéticos ilustrando relaciones entre órdenes y familias. Su representación de árboles con todos los taxones como unidades terminales habría de convertirse en el modelo paradigmático en los estudios filogenéticos de insectos (Craw, 1992).

El etólogo austriaco Konrad Lorenz (1903-1989) llevó a cabo estudios comparativos de los patos de la subfamilia Anatinae (Lorenz, 1941, 1953), donde presentó uno de los primeros esquemas filogenéticos modernos (Fig. 14) con caracteres etológicos y morfológicos definiendo

do los taxones (Willmann, 2003). En opinión de Lorenz (1941), sin una referencia explícita a la filogenia, el criterio de similitud no puede ser un marcador evolutivo adecuado (Brooks & McLennan, 1991). En uno de sus artículos expresó:

Tuve la fortuna de recibir un entrenamiento profundo en el proceso de distinguir similitudes causadas por descendencia común de aquellas debidas a la adaptación paralela ... Quizá debería mencionar que este procedimiento me ha llevado a descubrir lo que personalmente considero una de mis mayores contribuciones a la ciencia. Conociendo el comportamiento animal y habiendo

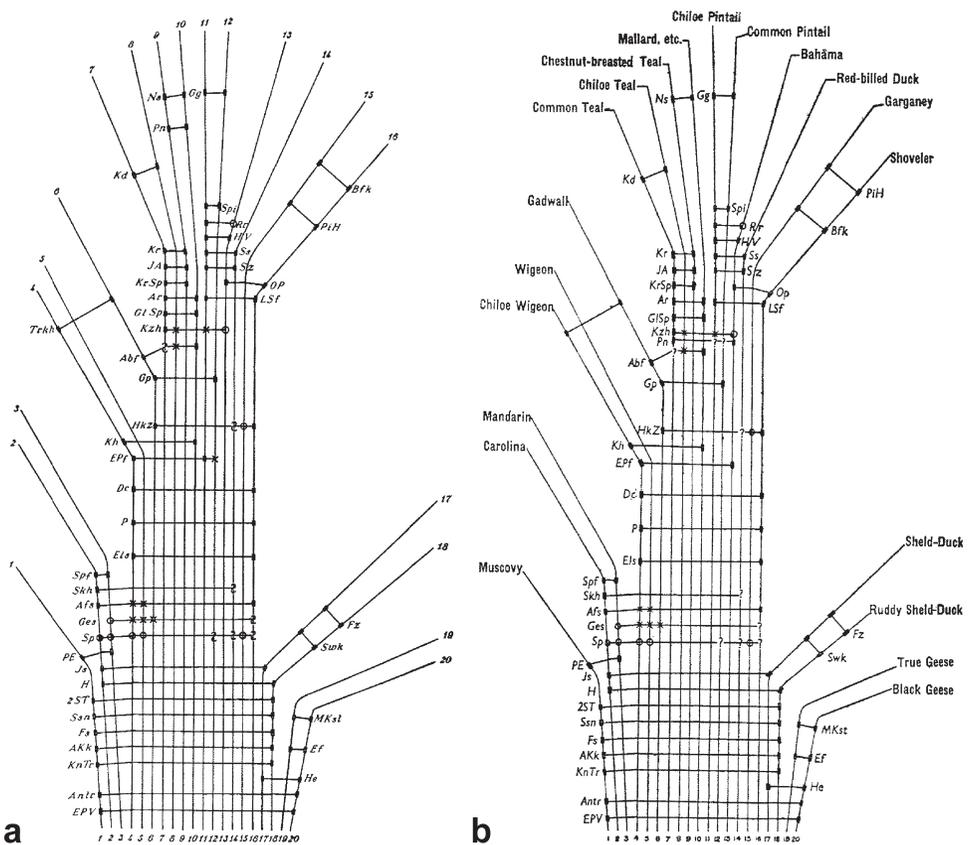


Fig. 14. Árbol genealógico de la familia Anatinae presentado por Lorenz. a, publicado en 1941; b, publicado en 1953.

sido entrenado en los métodos filogenéticos, pude descubrir que los mismos métodos de comparación y los mismos conceptos de analogía y homología son aplicables a los caracteres del comportamiento y de la morfología (Lorenz, 1974: 231).

Darwinianos británicos

En Gran Bretaña, varios autores contribuyeron a la sistemática aplicando principios filogenéticos darwinianos. Entre ellos destacan Edward Meyrick, James William Tutt y Peter Chalmers Mitchell (Craw, 1992).

El entomólogo Edward Meyrick (1854-1938) trabajó en mariposas, tratando de obtener una clasificación que reflejara el *orden natural genealógico*. En su estudio de la subtribu Pyralidina, anticipó la ley de Dollo, formulada una década más tarde:

Me parece inútil tratar de juzgar el valor de los caracteres para la clasificación sin una referencia estricta a los principios de la evolución. Creo que debería ser considerado axiomático que cuando un órgano ha desaparecido completamente en un género los géneros que derivan de él no pueden readquirirlo, aunque podrían desarrollar un sustituto (Meyrick, 1884: 277).

El entomólogo James William Tutt (1858-1911) desarrolló principios filogenéticos explícitos al reconocer la relevancia de la ancestría común. Incluso proporcionó una definición filogenética de los géneros naturales (Tutt, 1898).

El zoólogo Peter Chalmers Mitchell (1864-1945) puede considerarse el autor del axioma filogenético básico según el cual los grupos monofiléticos se reconocen a partir de sinapomorfías (Craw, 1992; Papavero & Llorente Bousquets, 1996b). Mitchell (1901, 1905) llamó a los caracteres primitivos *arqueocéntricos* y a los derivados *apocéntricos* y postuló que solo los últimos, hoy conocidos como sinapomorfías, proveen evidencia de relaciones genealógicas. A pesar de sus contribuciones a la sistemática filogenética de varios grupos de aves, no proporcionó una teoría sistemática coherente. La relevancia de sus contribuciones fue reconocida por Carolin (1984), quien llamó *Teorema de Mitchell* a la idea de utilizar sinapomorfías para reconocer grupos monofiléticos (Craw, 1992).

Hologénesis

Durante la última década del siglo XIX, se organizó un grupo de sistemáticos en torno al anelidólogo italiano Daniele Rosa (1857-1944), en el Museo di Zoologia de la Universidad de Turín, en el norte de Italia (Craw, 1992). Este grupo, que incluyó a los entomólogos Ermanno

Giglio-Tos y Achille Griffini y al herpetólogo Mario Peracca (Craw & Heads, 1988), realizó varias contribuciones sistemáticas importantes.

En *Ologenesi*, Rosa (1918) anticipó algunos principios filogenéticos hennigianos. Postuló que los grupos naturales deberían ser estrictamente monofiléticos, que los grupos parafiléticos no deberían ser aceptados en una clasificación natural, el principio de ramificación dicotómica, la extinción de la especie ancestral luego de la especiación y la regla de la desviación. En relación con un árbol filogenético (Fig. 15) explicó que:

Está claro que, aun sin el conocimiento paleontológico de las conexiones, un conocimiento adecuado de la morfología de la especies debería bastar para indicar que el género B está más cercanamente relacionado con el género A que con el género C; y que, antes de agrupar las 32 especies en cuatro géneros, sería necesario agruparlas en dos 'supergéneros' o subfamilias: AB y CD. Y que dentro de cada género sería posible reconocer subgéneros e incluso grupos menores de especies más relacionadas entre sí. Si este esquema corresponde con la realidad, uno podría concluir que la distinción entre grupos de igual rango taxonómico no puede ser arbitraria; y que las diferencias están causadas por hiatos en el sistema, causados por extinción. Aun sin extinciones, las distinciones deberían ser claras. Y mientras que podría ser arbitrario considerar al grupo A un género, ningún buen sistemático combinaría algunas especies del grupo C con AB, y otras especies del grupo C con D (Rosa, 1918: 138-139).

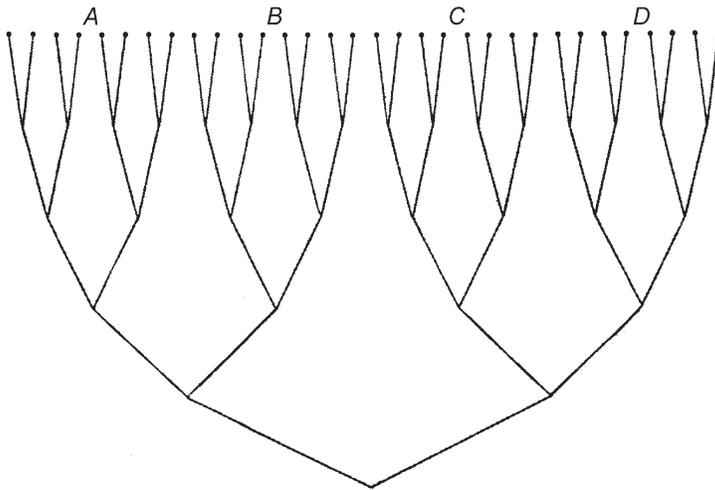


Fig. 15. Árbol filogenético representado por Rosa (1918).

Los principios de Rosa no son considerados relevantes para la sistemática moderna; sin embargo, parecen haber sido importantes para algunas de las discusiones de Hennig (Craw, 1992). Dado que Hennig no citó el libro de Rosa, ha habido alguna especulación acerca de los paralelismos entre ambos autores (Croizat, 1975; Nelson & Platnick, 1981).

Darwinianos americanos

Varios zoólogos darwinianos de América del Norte y del Sur contribuyeron al desarrollo de la sistemática filogenética a partir de 1860 (Craw, 1992). August Busck, Charles Lewis Camp, Annette Braun, Joseph Conrad Chamberlain, Herbert Ross y Florentino Ameghino publicaron varias revisiones sistemáticas, a menudo con discusiones de índole teórica.

El entomólogo estadounidense August Busck (1870-1944) reconoció que similitud y nivel de organización no necesariamente correspondían a relaciones filogenéticas. En referencia a un árbol filogenético (Fig. 16), Busck (1909) consideró que sería posible considerar a cada entidad que hubiera alcanzado el nivel A o B como un género o una familia, sin importar que se originara de las ramas principales I, II o III. Pero esto sería mecánico y necesariamente natural, porque la única acción correcta es colocar a las especies a-f en una familia y a las especies g-o en otra.

La entomóloga estadounidense Annette F. Braun (1884-1978) distinguió claramente entre caracteres primitivos, derivados y únicos (Craw, 1992). Postuló que las palomillas de

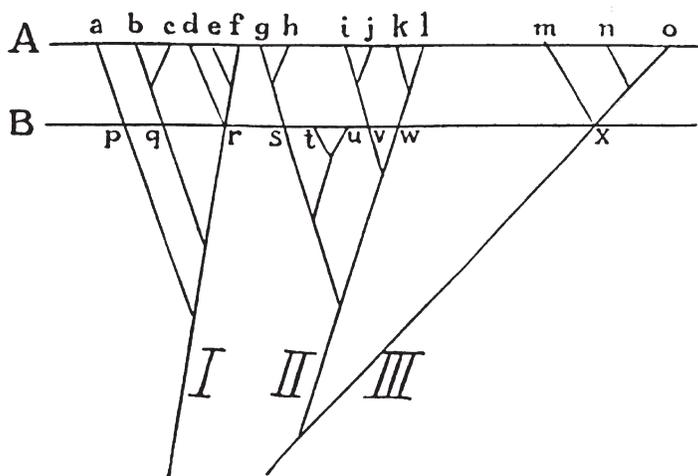


Fig. 16. Árbol filogenético representado por Busck (1909).

la familia Micropterygidae estaban más estrechamente relacionadas con el resto de los Lepidoptera que con los Trichoptera, donde estudios previos las habían clasificado (Braun, 1919).

El herpetólogo estadounidense Charles Lewis Camp (1893-1975) estableció varios criterios para determinar relaciones filogenéticas e introdujo criterios para el pesado de caracteres. Camp reconoció solo grupos monofiléticos y formuló hipótesis filogenéticas basadas en caracteres derivados compartidos (Moody, 1985). Consideró que:

Los grupos sistemáticos se establecen primariamente sobre la base de caracteres distribuidos universalmente y exclusivos. La filogenia demanda la consideración no solo de ellos sino también de algunos atributos arcaicos, como la persistencia de la notocorda en los vertebrados... (Camp, 1923: 332).

Camp (1923) propuso un árbol filogenético para las familias de lagartijas (Fig. 17) donde las serpientes aparecieron como un taxón muy diversificado dentro de los Sauria (grupo paraafilético). Moody (1985) reanalizó los caracteres de Camp, arribando a un cladograma muy similar demostrando que este autor empleó el criterio de la parsimonia.

El entomólogo estadounidense Herbert Ross (1908-1978) anticipó algunos principios hennigianos. Ross (1937) presentó una filogenia de los himenópteros Symphyta y en estudios posteriores continuó trabajando en la sistemática filogenética de insectos. También estimuló varios estudiantes para llevar a cabo análisis filogenéticos (Craw, 1992).

El paleontólogo argentino Florentino Ameghino (1854-1911) aplicó principios filogenéticos darwinianos al estudio de los mamíferos. En *Filogenia* (1882), estableció claramente que:

Según nuestros conocimientos zoológicos actuales, el gran defecto de las clasificaciones clásicas de Cuvier, Blainville, Burmeister, Owen, etc., consiste en considerar los grupos actuales, que no son más que las extremidades de las ramas de un inmenso árbol reunidas en un tronco común por miles de generaciones fenecidas, como otros tantos grupos zoológicos perfectamente distintos, sin ningún parentesco con los otros grupos existentes o extinguidos. Y el no tener en cuenta esa sucesión de anillos del árbol que unen a los seres actuales con los que poblaron la tierra en otras épocas, hace que no puedan apreciar en su justo valor los caracteres jerárquicos de los grupos actuales los unos respecto a los otros (Ameghino, 1882: 14).

Ameghino discutió algunas cuestiones sistemáticas como las dificultades para arribar a una clasificación natural, el problema de la especie, caracteres adaptativos, homología y tendencias evolutivas. Aplicó su *zoología matemática* a las fórmulas dentales y digitales de varios mamífe-

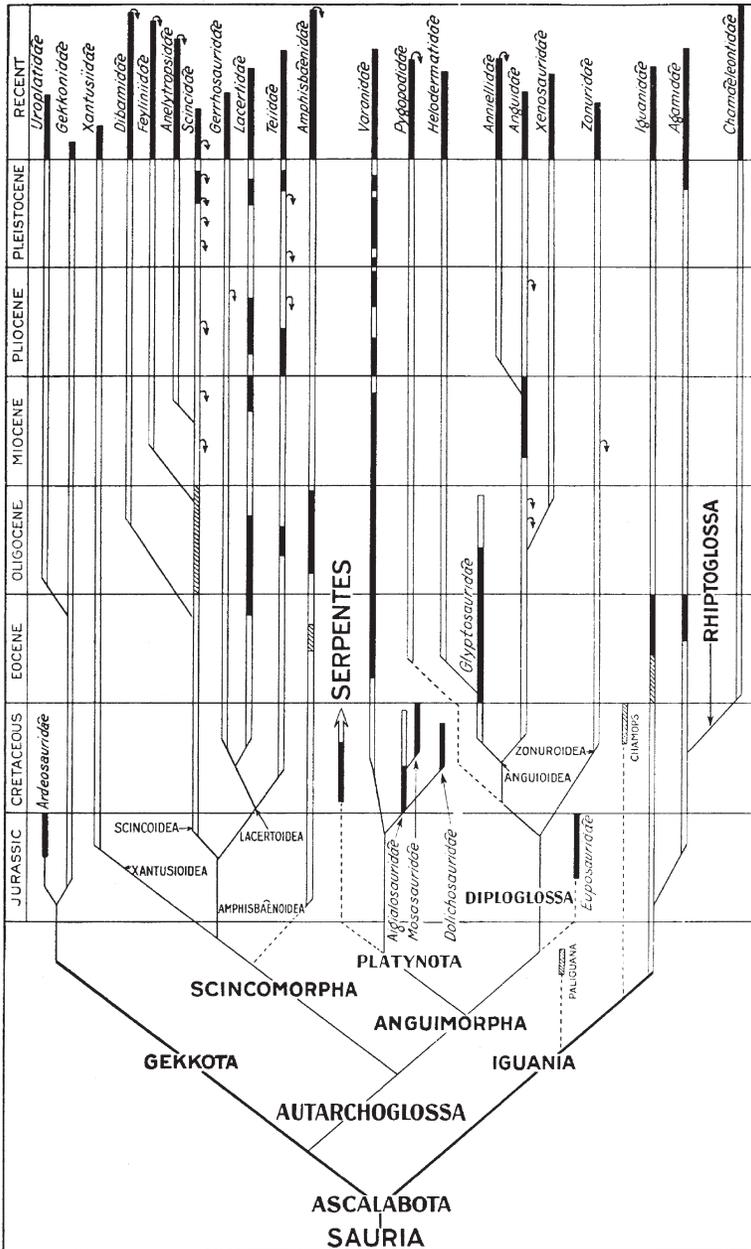


Fig. 17. Árbol filogenético de las familias de lagartijas representado por Camp (1923).

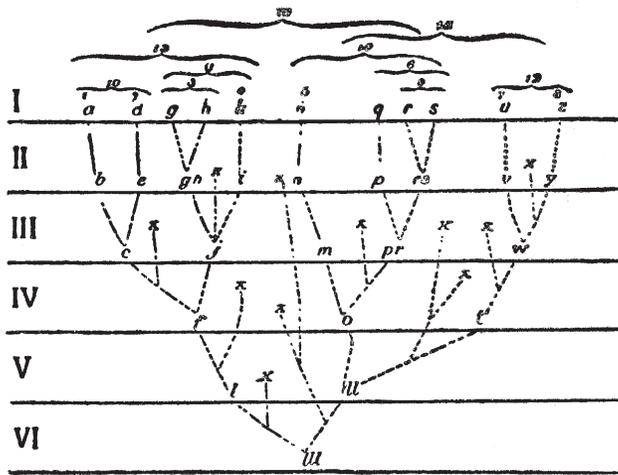


Fig. 18. Árbol filogenético representado por Ameghino (1882).

ros y las utilizó junto con otros caracteres para proponer árboles filogenéticos. Ameghino usó un árbol hipotético (Fig. 18) para discutir cómo deberían reconocerse los taxones considerando sus caracteres compartidos, los cuales estimó que caracterizaban a los ancestros extinguidos. Como resulta evidente, en su árbol todos los grupos reconocidos son monofiléticos. Ameghino proporcionó un árbol filogenético de los primates antropomorfos donde incluyó a *Homo* junto con otros taxones actuales y fósiles.

La sistemática darwiniana, tal como fuera practicada desde la publicación de *On the origin of species* hasta la *síntesis moderna* (1860-1940), fue realizada principalmente por anatomistas y embriólogos. Ellos estaban más interesados en reconstruir filogenias que en identificar procesos evolutivos (Bowler, 1996).

La nueva sistemática

Entre 1920 y 1940 algunos sistemáticos realizaron contribuciones al problema de la especie, a los procesos involucrados en la especiación (variación, divergencia, aislamiento y selección natural), a la sistemática experimental y al empleo de caracteres nuevos (estructura cromosómica, marcadores genéticos, pautas de comportamiento e índices geográficos y ecológicos) (Cain, 1993; Wheeler, 2008a). Esto formó parte de una tendencia mayormente enfocada al análisis de los procesos de cambio evolutivo que los patrones filogenéticos (Amundson, 2002; Cain,

2009; Myers, 1952). Un ejemplo de este enfoque es el entomólogo estadounidense Alfred Kinsey (1894-1956) quien, antes de hacerse famoso por sus revolucionarios estudios sobre la sexualidad humana, trabajó en la sistemática de avispas Cynipidae (Cain, 2009). Kinsey (1929) se concentró en el análisis fino de poblaciones locales para reconocer subespecies, pues suponía que éstas se encontraban conectadas por el flujo génico y representaban especies incipientes.

Hacia fines de la década de 1930 este nuevo enfoque experimental comprendía lo siguiente (Cain, 1993, 2004):

- Caracteres obtenidos en el laboratorio (bioquímicos, serológicos, cariológicos, etc.) y métodos cuantitativos
- Caracteres cuya variabilidad fenotípica podría analizarse experimentalmente
- Caracteres biológicos y funcionales, como aquellos que involucran comportamiento, fisiología o ecología
- Criterios derivados de pruebas experimentales (como pruebas de hibridación) y mediciones de flujo génico
- Pruebas estadísticas

El zoólogo británico Julian Huxley (1887-1975) publicó en 1940 una colección de ensayos titulada *The new systematics*. Huxley creía que el objetivo de la sistemática era detectar la evolución en acción. Entre otras propuestas, Huxley sugirió incrementar el número de sistemáticos en los grandes museos, establecer mejores relaciones entre la sistemática y otras disciplinas, proveer a los museos de laboratorios adecuados y estaciones de campo, aplicar análisis estadísticos para analizar la variabilidad, analizar posibles caracteres genéticos y seleccionar para su estudio grupos de interés filogenético (Llorente Bousquets, 1990). Unos años más tarde, este enfoque cristalizó en lo que habría de conocerse como *sistemática evolutiva*.

LA SISTEMÁTICA EN EL SIGLO XX

Durante la segunda mitad del siglo XX se desarrollaron distintos enfoques alternativos como la sistemática filogenética, la sistemática evolutiva, el feneticismo, la sistemática práctica, la cladística numérica, el cladismo de patrón y la sistemática molecular.

Sistemática filogenética

El entomólogo alemán Willi Hennig (1913-1976) publicó *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* en 1950 (una versión preliminar fue publicada en 1936). Las traducciones al

inglés (1966) y al español (1968) se basaron en sendos manuscritos reescritos por Hennig, que incluyeron discusiones más detalladas (Dupuis, 1984; Hennig, 1968; Richter & Meier, 1994). El libro de Hennig (1950) fue poco conocido fuera del ámbito germanohablante (Andersen, 2001). El enfoque filogenético hennigiano se resume en los siguientes postulados (Wiley, 1981):

- Las relaciones que proveen la cohesión de los organismos vivientes y extinguidos son las relaciones cladísticas.
- Dichas relaciones existen entre individuos de una población, entre poblaciones y entre especies.
- Los demás tipos de relaciones se correlacionan con la descendencia genealógica y solo pueden comprenderse en un contexto evolutivo.
- Las relaciones cladísticas entre poblaciones y especies pueden recuperarse teniendo en cuenta caracteres particulares que las documenten.
- La mejor clasificación de los organismos es aquella que refleje exactamente las relaciones cladísticas entre los organismos.

Hennig (1966) presentó un diagrama (Fig. 19) que ilustra los diferentes tipos de relaciones hologenéticas: relaciones ontogenéticas entre semaforontes (organismos durante cierto tiempo) dentro de un individuo, relaciones tocogenéticas entre individuos de una especie y relaciones filogenéticas entre especies. La holomorfología comparada es el estudio de los caracteres de todos los semaforontes. En relación con las categorías supraespecíficas, Hennig las representó de dos maneras equivalentes (Fig. 20), empleándolas para discutir su definición de grupo monofilético:

un grupo de especies que descienden de una sola especie ancestral y que incluye a todas las especies que descienden de ella. En resumen, un grupo monofilético contiene todos los descendientes de un grupo de individuos que en su momento pertenecieron a una comunidad reproductiva (potencial), es decir a una sola especie (Hennig, 1966: 73).

El sistema jerárquico está compuesto por grupos monofiléticos, los cuales se subordinan unos a otros de acuerdo con la distancia temporal entre sus orígenes y el presente (ancestría común). Este sistema se establece utilizando la holomorfología comparada al evaluar los estados de caracteres plesiomórfico y apomórfico (aplicando los criterios de precedencia geológica, progresión corológica, precedencia ontogenética y correlación de series de transformación) y esta-

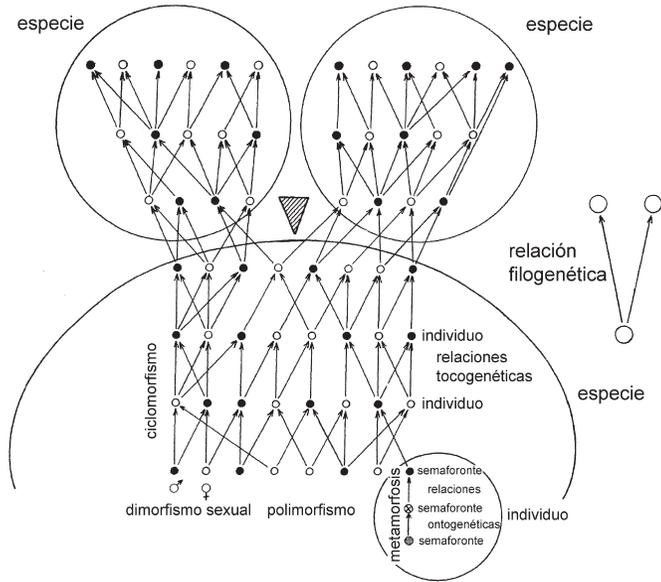


Fig. 19. Relaciones hologenéticas discutidas por Hennig (1966).

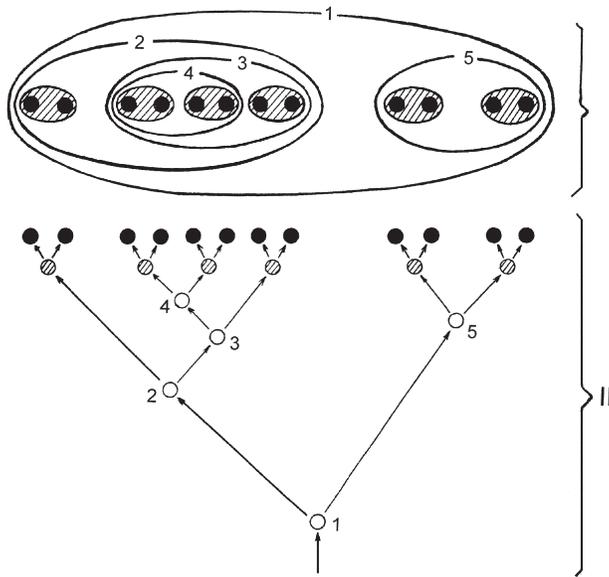


Fig. 20. Maneras alternativas de representar las relaciones filogenéticas según Hennig (1966).

bleciendo un *esquema de argumentación* con los caracteres apomórficos compartidos (Fig. 21). Si bien no todas las ideas discutidas en *Phylogenetic systematics* son originales, como Hennig mismo lo reconoció al citar extensamente a otros autores, es considerada la obra fundamental de la sistemática filogenética (Morrone, 2000).

Los primeros trabajos aplicando principios hennigianos fueron publicados en la Argentina (Craw, 1992), donde a fines de la década de 1940 fueron contratados varios europeos refugiados de la Guerra Civil Española y la Segunda Guerra Mundial. Los entomólogos Nikolai Kusnezov, Martin L. Áczel, Petr W. Wygodzinsky y Francisco de Asís Monrós fueron contratados por el Instituto Miguel Lillo de Tucumán, donde comenzaron a aplicar principios filogenéticos hennigianos (Willink, 1999).

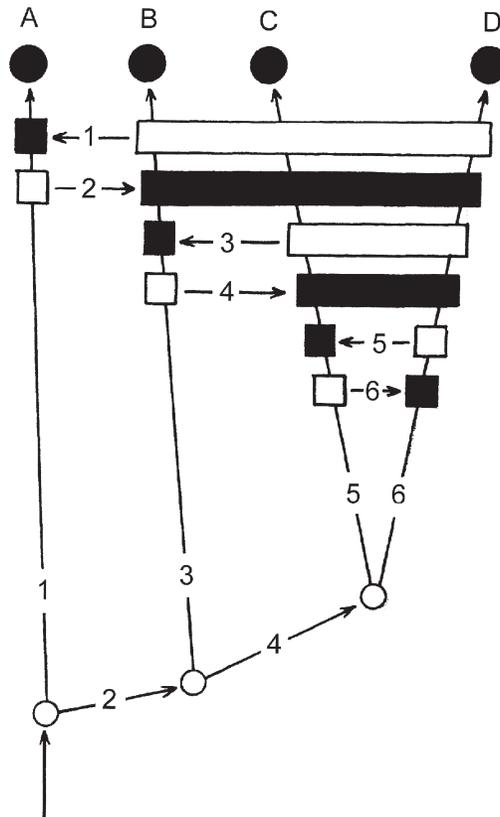


Fig. 21. Esquema de argumentación de la sistemática filogenética según Hennig (1966).

El húngaro Martin L. Áczel (1906-1958) hizo importantes contribuciones a la sistemática de Diptera. Sus trabajos de revisión de las Tylidae sudamericanas (Áczel, 1949, 1951) incluyen las primeras aplicaciones filogenéticas explícitas después del mismo Hennig (Craw, 1992).

El ruso Nikolai Kusnezov (1898-1963) trabajó en hormigas (Formicidae). En una revisión del género *Pogonomyrmex* expresó:

No es posible entender qué diferencia real existe entre un sistema filogenético y un sistema natural. Lo natural es lo que existe en la naturaleza, y pues en la naturaleza todo está en desarrollo, el sistema natural tiene que reflejar las relaciones filogenéticas. No es posible imaginar un sistema natural ajeno y contradictorio con respecto a la filogenia (Kusnezov, 1951: 239).

El catalán Francisco de Asís Monrós (1922-1958) publicó una monografía de los géneros de Chrysomelidae, en que incluyó cladogramas para los Cerambycoidea, Crioceriformes, Sagrinae, Donaciinae y Criocerinae (Monrós, 1959). Resulta interesante su discusión sobre la naturaleza parafilética de las Chrysomelidae, dado que las Bruchidae (tradicionalmente tratadas como una familia distinta) son el grupo hermano de las Sagrinae.

El alemán Petr W. Wygodzinsky (1916-1987) es la figura más relevante de los hennigiaños iniciales. Arribó a la Argentina en 1948 para trabajar en el Instituto de Medicina Regional de la Universidad Nacional de Tucumán, en 1954 fue contratado por el Instituto Miguel Lillo, y entre 1959 y 1962 fue profesor de la Universidad de Buenos Aires (Schuh & Herman, 1988). En 1962, Wygodzinsky & Coscarón publicaron un artículo sobre Simuliidae (Diptera), con una discusión filogenética. Ese mismo año fue contratado por el American Museum of Natural History de Nueva York como curador del Department of Entomology, donde trabajó las últimas décadas de su vida. Allí fue pionero al introducir la sistemática filogenética en los Estados Unidos de América (Schuh & Herman, 1988; Slater & Polhemus, 1990), en particular en el American Museum of Natural History donde se desarrolló un grupo de sistemáticos filogenéticos entre quienes destacaron Don Eric Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick. Durante la década de 1970, estos autores fueron los más importantes en el debate con los sistemáticos evolutivos y los feneticistas (Nelson, 1970, 1971a, b, 1972a, b, 1974a, b, 1978, 1979, 1985, 1989a, b; Nelson & Platnick, 1981, 1984; Platnick, 1979, 1982, 1985, 1986; Platnick & Cameron, 1977; Rosen, 1974, 1984).

En Europa, las ideas de Hennig fueron reconocidas en las décadas de 1950 y 1960 por Brundin (1966) y Kiriakoff (1959, 1962, 1963, 1966), quienes aplicaron sus principios filogenéticos. El entomólogo sueco Lars Brundin (1907-1993) tuvo un gran impacto en la

sistemática y la biogeografía. Su revisión y análisis filogenético de un grupo de Chironomidae (Diptera) (Brundin, 1966) fueron influidas por los trabajos de Hennig y León Croizat (1894-1982). (Este último, una de las figuras más controvertidas de la biogeografía del siglo XX, fue un crítico feroz de la perspectiva biogeográfica dispersalista [Morrone, 2009].) Brundin (1966) explicó claramente los métodos filogenéticos hennigianos y discutió la relevancia de los grupos hermanos en la reconstrucción de la historia biogeográfica de un taxón (Fig. 22).

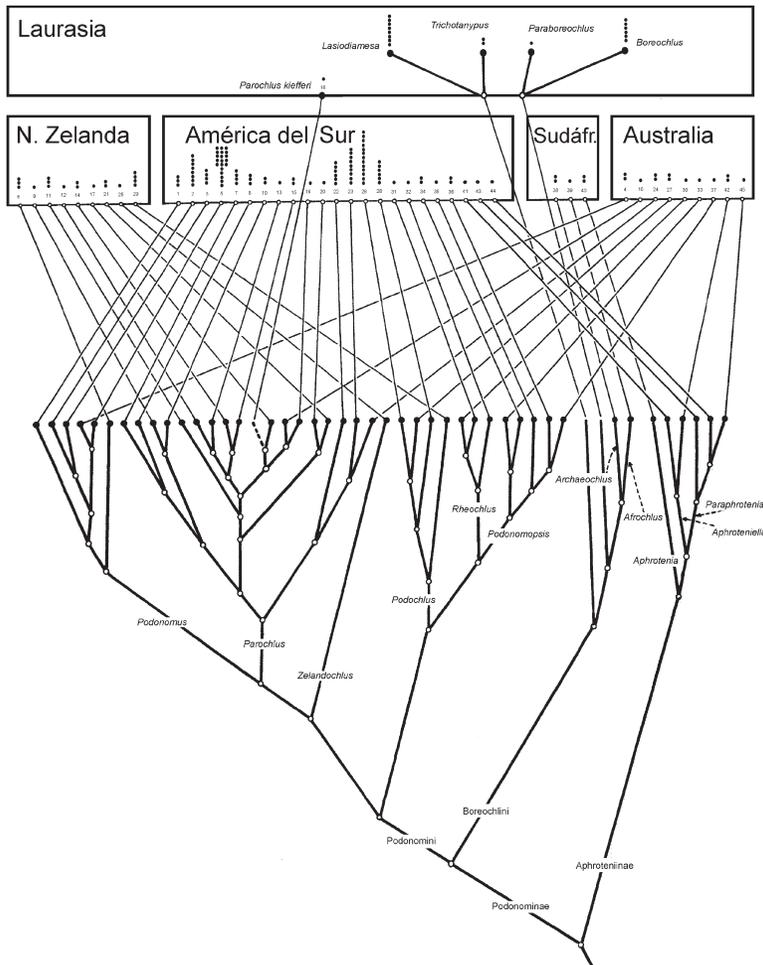


Fig. 22. Parte del cladograma de la tribu Podonomini, con las áreas habitadas por los taxones terminales (modificado de Brundin, 1981).

La reacción inicial a la sistemática filogenética de Hennig en América del Norte fue negativa. Ernst Mayr en particular asumió una actitud muy crítica hacia la sistemática filogenética, a la que denominó *cladística* o *cladismo*. A partir de la década de 1970, Mayr publicó una serie de discusiones sobre las bases y conceptos de la sistemática donde intentó demostrar la superioridad de la sistemática evolutiva (Mayr, 1974; Mayr & Ashlock, 1991; Mayr & Bock, 2002) debatiendo con Hennig (1975) y otros sistemáticos filogenéticos.

Sistemática evolutiva

El enfoque conocido como *sistemática evolutiva* fue formulado principalmente por Ernst Mayr y George Gaylord Simpson, y deriva directamente de la nueva sistemática de las décadas de 1920 y 1930.

El ornitólogo germano-estadounidense Ernst Mayr (1904-2005) fue uno de los arquitectos de la síntesis moderna de la biología evolutiva, sustentada en cuatro obras fundamentales: *Genetics and the origin of species* (Dobzhansky, 1937a), *Systematics and the origin of species* (Mayr, 1942), *Evolution: The modern synthesis* (Huxley, 1944) y *Tempo and mode in evolution* (Simpson, 1944). Las contribuciones de Mayr a la sistemática, biogeografía y en general a la biología evolutiva son numerosas pero, para los interesados en las bases teóricas de la sistemática, considero que *Principles of systematic zoology* (Mayr, 1969; versión previa: Mayr *et al.*, 1953) es la más relevante. Este libro fue considerado el mejor libro de sistemática por décadas; sin embargo, no se considera un texto balanceado pues omite referencias críticas importantes (Moss, 1971; Sokal, 1969). La edición revisada de Mayr & Ashlock (1991) ha tenido un énfasis teórico mayor. Como posibles causas de la similitud entre taxones diferentes, Mayr (1969) consideró la separación reciente, la evolución paralela y la evolución convergente (Fig. 23).

Las objeciones principales de Mayr a la sistemática filogenética abarcan los siguientes puntos (Haffer, 2007; Mayr & Ashlock, 1991; Mayr & Bock, 2002):

- *Definición de relación*: la relación filogenética solo significa relación cladística; Mayr prefiere la relación genotípica.
- *Definición de monofilia*: Haeckel (1866) acuñó este término para especies que se supone descienden de un mismo ancestro, mientras que Hennig (1950) lo restringió para referirse al conjunto de todas las especies que descienden de un mismo ancestro. Dado que el uso inicial en realidad engloba lo que Hennig llamó monofilia y parafilia, Ashlock (1971, 1972, 1984) introdujo (sin éxito) el término holofilia para reemplazar la monofilia en el sentido de Hennig.

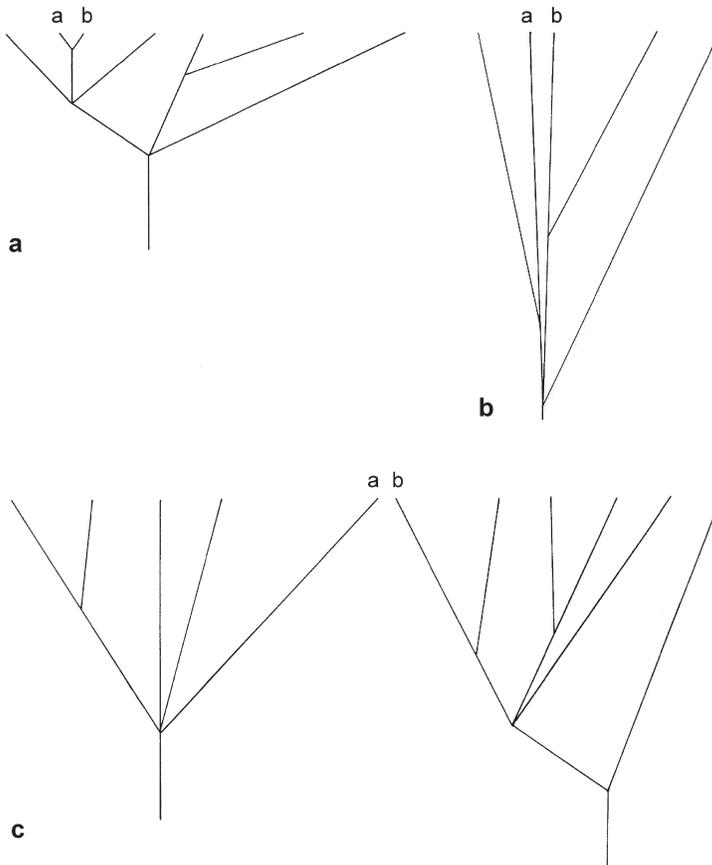


Fig. 23. Causas de la similitud entre los taxones a y b, discutidas por Mayr (1969). a, separación reciente; b, evolución paralela; c, evolución convergente.

- *Grados vs. clados*: los sistemáticos filogenéticos se rehúsan a reconocer grados o grupos parafiléticos, mientras que los sistemáticos evolutivos los reconocen cuando existen intervalos morfológicos importantes entre dos taxones hermanos, cuando hay un grupo muy rico en especies y cuando un taxón ha pasado a ocupar una zona adaptativa exclusiva.
- *Definición filogenética de especie*: para Mayr, los sistemáticos filogenéticos reconocen especies formalmente en un cladograma, rechazando que cuando una de las especies descendientes no cambió en relación con la especie ancestral es debido a que la especie ancestral no se extinguió.

- *Categorías*: los sistemáticos filogenéticos dan automáticamente la misma categoría a los grupos hermanos, mientras que los sistemáticos evolutivos consideran también la cantidad de cambio para producir clasificaciones más balanceadas.
- *Clasificación vs. cladificación*: para Mayr, la clasificación debería combinar genealogía y similitud para producir clases homogéneas, mientras que la cladificación de la sistemática filogenética es exclusivamente genealógica.
- *Evolución de taxones superiores*: la evolución de los taxones superiores se debe al desgajamiento (*budding*) de un taxón parental y la invasión de una nueva zona adaptativa y no por la división (*splitting*) de la sistemática filogenética.
- *Clasificaciones provisionales vs. estándar*: las clasificaciones provisionales son utilizadas por los especialistas y pueden cambiar rápidamente, mientras que las clasificaciones estándar sirven para la comunicación entre todos los biólogos. Mayr consideraba que los análisis filogenéticos podían cambiar clasificaciones estándar bien establecidas y que solo deberían modificarse después de haberse logrado un soporte amplio.

El mastozoólogo y paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson (1902-1984) publicó varias contribuciones a la sistemática (Simpson, 1945, 1961; Simpson *et al.*, 1960). *Principles of animal taxonomy* (Simpson, 1961) es la más importante. Allí expone que:

Reducidos a su mínima expresión, los principios esenciales de la taxonomía darwiniana estricta son los siguientes. Los grupos taxonómicos son el resultado de la descendencia con modificación, o de la filogenia en el sentido más usual. Cada taxón válido posee un ancestro común. El criterio más fundamental aunque no el único para definir la categoría de los taxones es la propinquidad de descendencia. Los caracteres usados en la definición deben ser interpretados como evidencia de afinidades filogenéticas y ser evaluados de acuerdo con su probable significado en la propinquidad de descendencia (Simpson, 1961: 53).

Simpson representa las clasificaciones naturales mediante árboles filogenéticos (Fig. 24). Presenta tres árboles para el orden Carnivora (Fig. 25), donde la clasificación preferida deja al orden Creodonta como un grado basal (Fig. 25c). El libro de Simpson (1961) representa la presentación más clara de sus ideas. Nelson & Platnick (1981) lo consideraron una *Biblia retrospectiva* de la sistemática evolutiva.

Las ideas de Mayr y Simpson contrastaron con las seguidas por algunos autores más tradicionales que daban una posición central a las especies (no tratando adecuadamente la

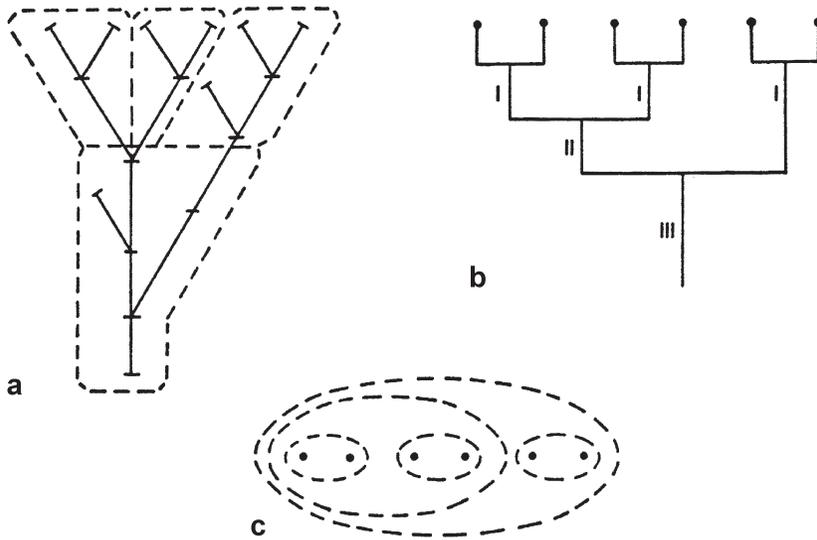


Fig. 24. Diferentes representaciones de árboles según Simpson (1961). a, Filogenia hipotética; b, dendrograma sin dimensión temporal; c, grupos dentro de grupos.

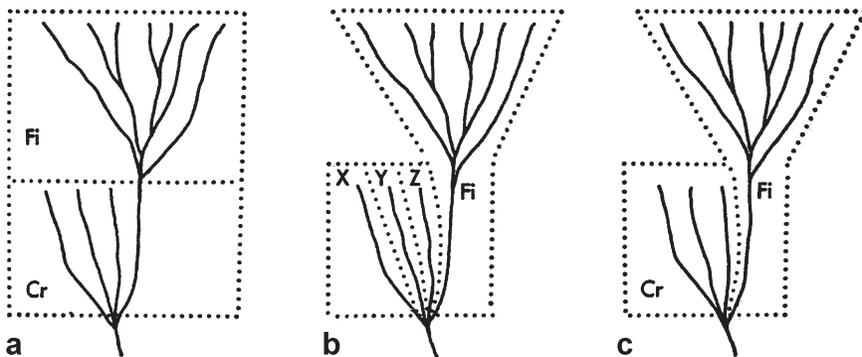


Fig. 25. Diagramas presentados por Simpson (1961) para mostrar las diferencia entre tres clasificaciones posibles del orden Carnivora. a, clasificación estrictamente horizontal (un grado y un clado); b, clasificación estrictamente vertical (cuatro clados); c, clasificación de compromiso (un grado y un clado). Cr= Creodonta; Fi= Fissipedia.

variación intraespecífica), definían las especies solo basándose en la morfología y con base en uno o pocos especímenes, y tenían un gran interés por cuestiones nomenclaturales. Blackwelder (1967a) mostró que estos conceptos no estaban basados en evidencia empírica y deberían considerarse como propaganda. Podemos decir que la sistemática evolutiva es seguida por autores insatisfechos con la exclusión de los grupos parafiléticos de la clasificación (Cronquist, 1987; Estabrook, 1986; Hörandl, 2006, 2007, 2010; Stuessy, 1987; Szalay & Bock, 1991). Es practicada de manera intuitiva, carece de procedimientos analíticos claros y sobresale el criterio de autoridad del sistemático (Lipscomb, 1998; Scotland, 1992a). Una metodología evolutiva explícita, conocida como la *nueva filética* (Stuessy, 1987, 1990), combina en un filograma información cladística y fenética. Stuessy (1990), sin embargo, hubo de admitir que las relaciones filéticas son determinadas principalmente de manera subjetiva.

Feneticismo

El feneticismo, también conocido como *escuela neoadansoniana* (Kiriakoff, 1962), *taximetría* (Heywood & McNeill, 1964) o *taxonomía numérica* (Crisci & López-Armengol, 1983; Mayr, 1978; Scrocchi & Domínguez, 1992), es el enfoque que clasifica los organismos de acuerdo con su similitud global sin tener en cuenta sus relaciones cladísticas (Sneath, 1983). La perspectiva feneticista pretende excluir cualquier tipo de consideración evolutiva de la sistemática y considera que las clasificaciones filogenéticas no son naturales (Hull, 1970). Sus principales autores son Robert Sokal, Peter Sneath, F. James Rohlf y Joseph Camin.

Los principios del feneticismo se resumen de la siguiente manera (Sneath & Sokal, 1973; Sokal & Sneath, 1963):

- Cuanto mayor sea el número de caracteres en que se basa mejor será una clasificación.
- Todos los caracteres poseen *a priori* el mismo peso en la descripción de taxones naturales.
- La similitud global entre dos taxones resulta de sus similitudes individuales en cada uno de los caracteres comparados.
- Los taxones pueden reconocerse teniendo en cuenta las correlaciones entre los diferentes caracteres estudiados.
- Las inferencias filogenéticas pueden hacerse a partir de la estructura taxonómica de un grupo y de correlaciones de caracteres con base en ciertos supuestos acerca de modelos y mecanismos evolutivos.
- La sistemática es una ciencia empírica.
- Las clasificaciones se basan en la similitud fenética.

Sneath & Sokal (1973) discutieron la teoría y los procedimientos seguidos para clasificar. Al discutir la manera de representar la estructura taxonómica, ejemplificaron cómo obtener un fenograma (Fig. 26) y llevar a cabo un análisis de componentes principales (Fig. 27).

A pesar de que algunos historiadores han considerado que el feneticismo representó una revolución, por lo general los feneticistas han sido más cautelosos, refiriéndose a su contribución como una revisión de la teoría y práctica de la sistemática (Sneath & Sokal, 1973) o como un avance desde Darwin o Linneo (Sneath, 1995). De hecho, los eventos que culminaron con el desarrollo de la taxonomía numérica pueden considerarse como la consecuencia del incremento en el uso de la estadística y el desarrollo del cómputo (Jensen, 2009; Stuessy, 1990).

Durante las décadas de 1960-1980 hubo numerosos debates acerca de los méritos y problemas del feneticismo (Blackwelder, 1964, 1967b; Kiriakoff, 1962; Mayr, 1965; Sattler, 1963; Sneath, 1961, 1983; Sokal, 1975, 1986; Sokal & Sneath, 1965; Sokal *et al.*, 1965; Watt, 1968). Sneath & Sokal (1973) destacaron la capacidad de integrar datos de diferentes fuentes (morfológicos, fisiológicos, químicos, etc.), su mayor eficiencia, y la posibilidad de procesar datos electrónicamente para crear descripciones, claves, catálogos y otros documentos. Para los críticos, el problema fundamental es que la estimación de la similitud global mezcla caracteres que se aplican a diferentes niveles de universalidad del problema analizado (Wiley, 1981). Otro problema es la posibilidad de obtener diferentes agrupamientos basados en la misma matriz de datos de acuerdo con los algoritmos empleados, por lo que no se logra la estabilidad y objetividad pretendidas (Scotland, 1992a).

Sistemática práctica

Algunos autores insistieron en que las clasificaciones deberían obtenerse sin referencia alguna a la filogenia (Blackwelder, 1964, 1967a; Blackwelder & Boyden, 1952; Borgmeier, 1957; Boyden, 1973; Darlington, 1971). De acuerdo con este enfoque, que podemos considerar práctico o ateórico, los objetivos de la sistemática son los siguientes (Blackwelder & Boyden, 1952):

- Participar directa o indirectamente de la tarea de coleccionar muestras representativas de todos los organismos actuales y fósiles.
- Describir dichos organismos en sus caracteres esenciales de la manera más eficiente posible.
- Comparar los organismos objetiva y cuantitativamente.
- Desarrollar procedimientos para elegir los caracteres que permitan agrupar los organismos de acuerdo con su naturaleza esencial.

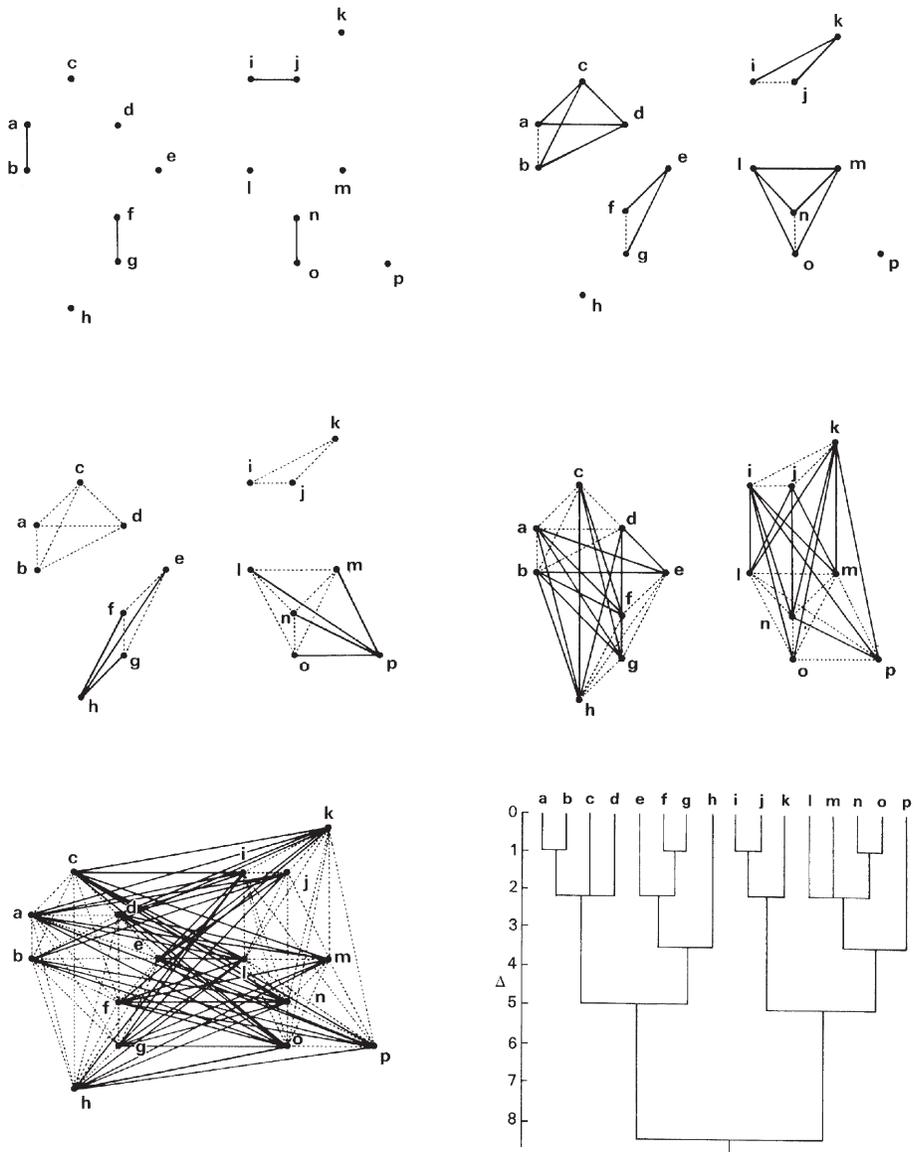


Fig. 26. Construcción de un fenograma según Sneath & Sokal (1973).

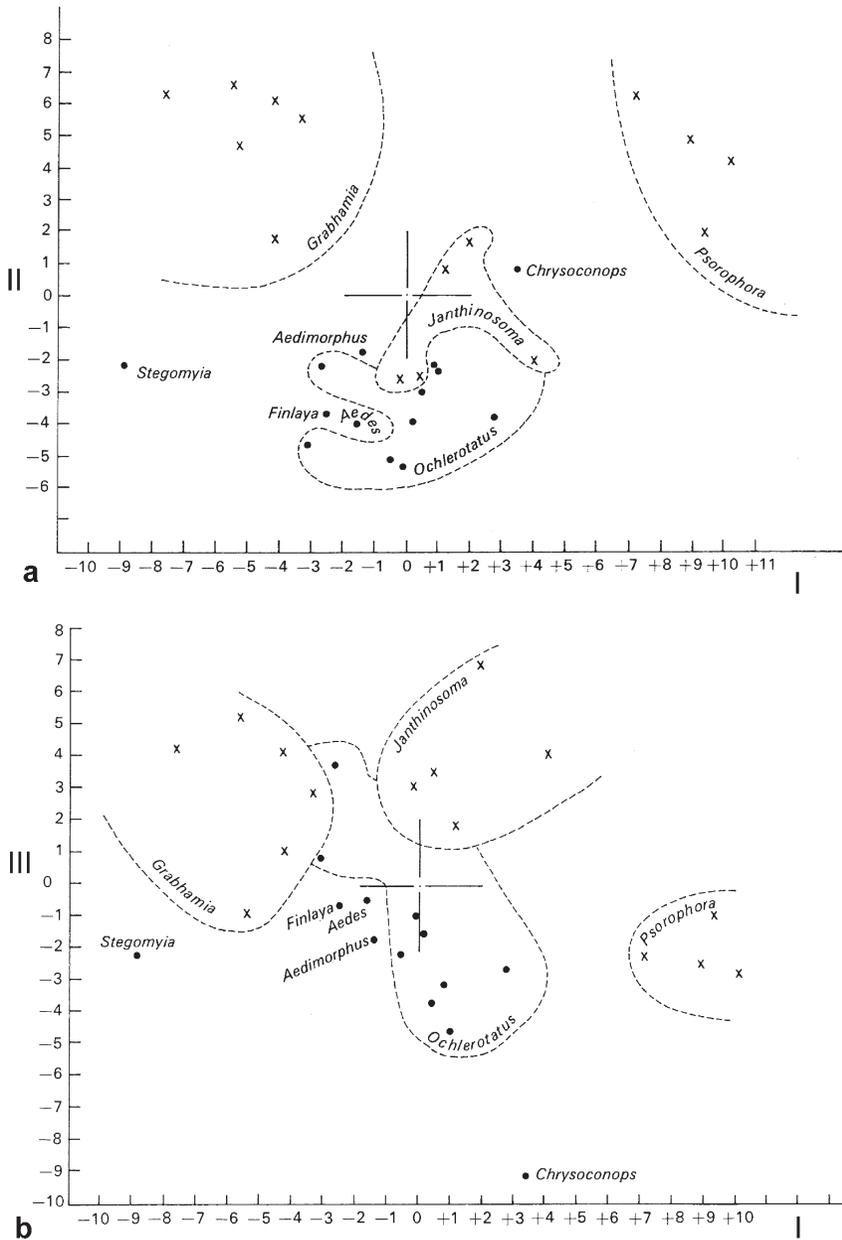


Fig. 27. Análisis de componentes principales discutido por Sneath & Sokal (1973). a, factor I vs. II; b, factor I vs. III.

- Agrupar organismos de acuerdo con los caracteres elegidos en uno o más taxones y darles nombres apropiados.
- Desarrollar claves y otros mecanismos para reconocer e identificar organismos y ayudar a los no sistemáticos a aprender los nombres y relaciones de los organismos con los que tratan.
- Ayudar a esclarecer el lugar de la sistemática en la biología y contribuir al entrenamiento de sistemáticos profesionales.

Algunas de las críticas de Blackwelder y otros autores a la sistemática evolutiva son válidas. Sin embargo, estos autores no proporcionaron una metodología sistemática coherente (Nelson & Platnick, 1981).

Cladística numérica

El análisis filogenético es un problema complejo, especialmente cuando tratamos con muchos taxones y cuando existe conflicto entre los caracteres analizados. Algunos autores han propuesto métodos numéricos para calcular el cladograma más parsimonioso (Camin & Sokal, 1965; Cavalli-Sforza & Edwards, 1967; Edwards, 1996; Edwards & Cavalli-Sforza, 1964; Farris, 1970; Fitch, 1977, 1984; Fitch & Margoliash, 1967; Kluge & Farris, 1969; Sneath & Sokal, 1973; Wagner, 1961, 1984). Las contribuciones más importantes a la cladística numérica sin duda han sido realizadas por Steve Farris (Farris, 1970, 1986, 1989a, b; Farris *et al.*, 1982; Kluge & Farris, 1969). A lo largo de una serie de contribuciones, Farris (1977a, 1979a, b, 1980, 1982a, b, 1983; Mickevich & Farris, 1981) formalizó algoritmos numéricos para implementar la sistemática filogenética hennigiana, emergiendo así la llamada *cladística numérica, filogenética numérica o cladística cuantitativa* (Andersen, 2001). Asimismo, Farris demostró la superioridad de los métodos filogenéticos para obtener clasificaciones más naturales que las propuestas por los feneticistas, aun juzgadas con los criterios de estos últimos (Lipscomb, 1998). En las últimas décadas, Pablo Goloboff ha hecho también numerosas contribuciones a la filogenética numérica (Goloboff, 1991, 1993, 1996, 1998a, b, 2003; Goloboff *et al.*, 2008).

La cladística numérica es una implementación cuantitativa de la sistemática filogenética de Hennig. No pretende ser un enfoque nuevo o alternativo, como es evidente en las contribuciones de Farris, Goloboff y otros.

Cladismo de patrón

A pesar de que la sistemática filogenética fue formulada por Hennig y seguidores como un enfoque filogenético, algunos autores posteriores sostuvieron que las consideraciones filogené-

ticas *a priori* son innecesarias para la práctica sistemática (Brady, 1982, 1983, 1985; De Pinna, 1996; Nelson, 1985, 1989a, b; Nelson & Platnick, 1981, 1984; Patterson, 1980, 1982a, b; Platnick, 1979, 1982, 1985, 1986; Vergara-Silva, 2009). Estos autores, denominados *cladistas de patrón* (Beatty, 1982), *cladistas transformados* (Hull, 1984) o *cladistas teóricos* (Stuessy, 1990), consideraron que para inferir eficientemente la explicación causal de un patrón, es mejor no percibirlo en términos del proceso que lo ha originado. Para estos autores, la principal contribución de Hennig fue:

...demostrar que el paradigma sintético es inadecuado, mostrando lo difícil que es llegar a alguna comprensión del proceso evolutivo hasta que no se han comprendido los patrones producidos por dicho proceso, y que aun hoy en día hemos recién empezado a entender esos patrones (Platnick, 1979: 546).

Los cladistas de patrón resumen sus principios de la siguiente manera (Patterson, 1980; Scotland, 1992a):

- La jerarquía natural puede ser descubierta y representada por medio de un diagrama ramificado o cladograma.
- Los caracteres poseen diferente estatus a diferentes niveles jerárquicos; si están presentes en todos los miembros del grupo en estudio o poseen una distribución más amplia que el grupo en estudio no indican relaciones.
- La congruencia entre caracteres es el criterio decisivo para distinguir homología de homoplasia.
- El principio de la parsimonia maximiza la congruencia entre caracteres.

El cladismo de patrón ha sido criticado ampliamente (Amorim, 2009; Ball, 1983; Brower, 2009; Farris, 2011; Hill & Camus, 1986; Kluge, 2001a, b; Kluge & Strauss, 1985) pero también ha habido algunas respuestas defendiéndolo (Brady, 1982; Platnick, 1982). De acuerdo con Kluge & Strauss (1985), este enfoque confunde la teoría general de la evolución (descendencia con modificación) y una hipótesis particular (la selección natural). Por otra parte, algunos autores han argumentado que en realidad los métodos de los cladistas de patrón y los sistemáticos filogenéticos son los mismos, por lo que sería innecesario reconocer la existencia de dos enfoques (Carpenter, 1987; Mishler, 1987).

Recientemente, Williams & Ebach (2008) han asociado al cladismo de patrón con la morfología idealista y la sistemática pre-evolutiva, minimizando el valor de las contribuciones

de Hennig a la sistemática. Esta posición ha sido considerada “intrigante” (Amorim, 2009), basada en errores graves (Brower, 2009, 2012; Farris, 2011; Nixon & Carpenter, 2012) e incluso situada fuera del paradigma evolutivo (Wiley & Lieberman, 2011). Las críticas de Farris (2011, 2012a, b) al cladismo del patrón y a los enunciados de tres taxones (ver capítulo 4) son demoledoras. A mi juicio, el siguiente párrafo es suficiente para exponer la naturaleza creacionista de la obra de Williams & Ebach (2008):

La idea de transformación —que las cosas pueden cambiar, transformarse, convertirse en otras cosas— por ejemplo, ha sido propuesta en numerosas ocasiones, tanto por evolucionistas como por no evolucionistas. Sin embargo, la noción de transformación es un mito, una historia que los científicos adoptan, una historia que nos cuenta de seres vivientes transformándose en otros seres vivientes... (Williams & Ebach, 2008: 259).

Sistemática molecular

La última década del siglo XX atestiguó el desarrollo de la sistemática molecular, incluyendo la inferencia filogenética (Avice, 2006; Felsenstein, 2004; Hillis *et al.*, 1996). Los primeros métodos de la sistemática molecular estimaban distancias genéticas entre organismos, siendo básicamente fenéticos, pero luego los caracteres moleculares pasaron a ser tratados desde una perspectiva filogenética del mismo modo que los morfológicos (Andersen, 2001). Hoy en día existen análisis filogenéticos moleculares para cientos de taxones (Fig. 28). Dentro de la genómica, disciplina que estudia el funcionamiento, contenido, origen y evolución de los genomas, en los últimos años ha emergido un campo nuevo llamado filogenómica. El objetivo de la filogenómica es inferir relaciones filogenéticas teniendo en cuenta la información de muchos genes o genomas completos (Delsuc *et al.*, 2005).

Si bien los métodos basados en el principio de la parsimonia se utilizan con frecuencia en los análisis sistemáticos moleculares, existe una tendencia de los autores que los llevan a cabo a utilizar métodos probabilísticos (verosimilitud máxima e inferencia bayesiana). En muchos casos, estos métodos se aplican a los mismos conjuntos de datos sin obtenerse diferencias significativas en los resultados (Rindal & Brower, 2011).

A pesar de los avances impresionantes en la sistemática molecular, varios autores han criticado algunas tendencias básicas (Carvalho *et al.*, 2008; Carvalho & Ebach, 2009; Crisci, 2006; Mooi & Gill, 2010; Wheeler, 2004). Crisci (2006) ha señalado que el predominio de un pensamiento unidimensional pondría en peligro las bases mismas de la sistemática. Si bien este peligro existe, creo que la utilización conjunta de caracteres morfológicos y moleculares

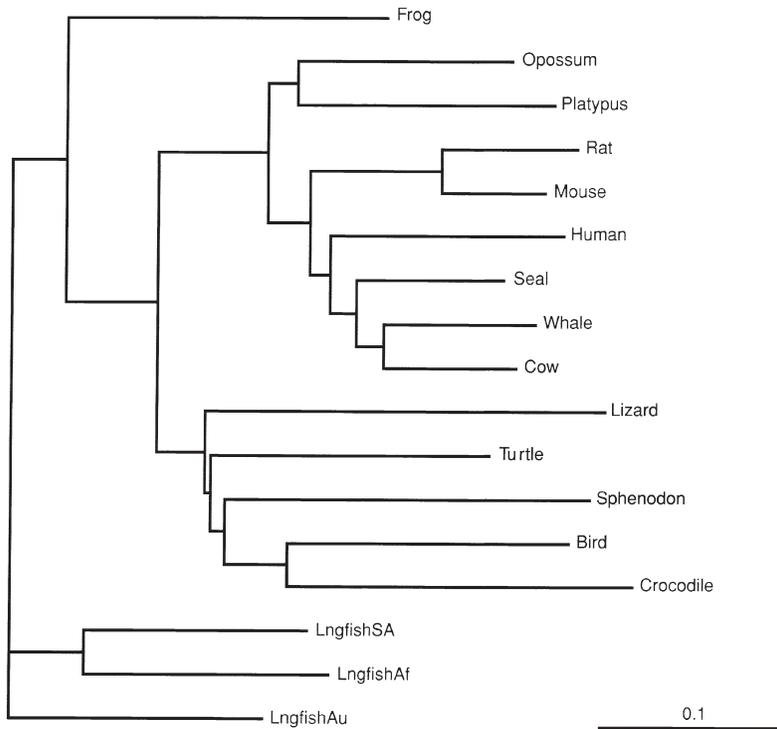


Fig. 28. Análisis filogenético molecular de algunas especies de vertebrados basado en ADNmt (modificado de Salemi, 2009).

resulta la perspectiva más adecuada para la sistemática moderna. Hay casos en que los caracteres morfológicos son suficientes y otras en que los moleculares son imprescindibles. Cada caso amerita una consideración particular.

LA SISTEMÁTICA ACTUAL

La interacción de los enfoques sistemáticos a partir de la segunda mitad del siglo XX se dio en diferentes episodios:

- La competencia inicial de los enfoques filogenético, evolutivo y fenético que llevó a la preeminencia del enfoque filogenético.

- El desarrollo de la cladística numérica dentro de una perspectiva filogenética con el desarrollo de métodos basados en el principio de parsimonia.
- La incorporación de la sistemática molecular a la perspectiva filogenética y el desarrollo de métodos probabilísticos.

En la actualidad la sistemática se practica dentro de una perspectiva filogenética, utilizando métodos basados en parsimonia y probabilísticos, con una relevancia creciente de los caracteres moleculares.

LECTURAS RECOMENDADAS

- Amorim, D. de S. 1994. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedade Brasileira de Entomologia, San Pablo. Introducción a los principios básicos de la sistemática filogenética.
- Blackwelder, R. E. 1967. *Taxonomy: A text and reference book*. John Wiley and Sons, Nueva York. Introducción a los principios básicos de la sistemática práctica.
- Eldredge, N. & J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: Method and theory in comparative biology*. Columbia University Press, Nueva York. Introducción a los principios básicos de la sistemática filogenética.
- Goloboff, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. Presentación sintética de la cladística numérica.
- Mayr, E. & P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology: Second edition*. McGraw-Hill, Nueva York. Introducción a los principios básicos de la sistemática evolutiva.
- Nelson, G. & N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York. Introducción a los principios básicos del cladismo de patrón.
- Schuh, R. T. & A. V. Z. Brower. 2009. *Biological systematics: Principles and applications. Second edition*. Cornell University Press, Nueva York. Presentación completa de la sistemática filogenética.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, Nueva York. Introducción a los principios básicos de la sistemática evolutiva.
- Sneath, P. H. A. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman, San Francisco. Introducción a los principios básicos del feneticismo.
- Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics: Second edition*. Wiley, Nueva York. Presentación completa de la sistemática filogenética.

Capítulo 3

Capítulo 3

Caracteres sistemáticos

Todas las tareas sistemáticas básicas, como identificar especímenes, describir taxones, realizar análisis filogenéticos (ver capítulo 4), construir clasificaciones y revisar taxones (ver capítulo 5), dependen críticamente de los caracteres. La investigación sistemática requiere evaluar diferentes caracteres y familiarizarse con ellos es una parte importante del entrenamiento de un sistemático. En este capítulo proveo algunas definiciones y defino brevemente los distintos tipos de caracteres utilizados en sistemática.

HOMOLOGÍA

Clásicamente, el término homología se utilizó para referirse al mismo órgano o estructura, cualesquiera sean su forma y función, en distintos organismos (Ereshefsky, 2012; Nixon & Carpenter, 2012; Owen, 1843; Panchen, 1994). En un marco evolutivo, los caracteres homólogos pueden rastrearse a un mismo estado de carácter en el ancestro común de los taxones que lo poseen (Mayr, 1969) o considerarse como una serie de transformación del mismo estado de carácter (De Luna & Mishler, 1996; Nelson, 1994). Para algunos autores, homología es la relación entre los homólogos y no las estructuras homólogas en sí mismas (Nelson, 1994; Rieppel, 1991; Williams, 2004).

Existen dos tipos básicos de homología (Roth, 1984, 1988):

- *Homología filogenética*: correspondencia entre caracteres u órganos de distintos organismos o taxones. Por ejemplo, las alas de las aves y las patas anteriores de los mamíferos.
- *Homología iterativa*: correspondencia entre diferentes estructuras dentro del mismo individuo. Incluye la homología serial (por ejemplo, las diferentes vértebras de una especie particular de vertebrados) y la repetición de estructuras (por ejemplo, las hojas de una misma planta o los pelos de una especie de mamífero).

Pruebas de homología filogenética

Como los enunciados de homología filogenética son hipótesis, se han propuesto tres pruebas para ponerlos a prueba (Patterson, 1982c, 1988):

- *Similitud*: es la prueba tradicional de homología y se basa en tres criterios (Remane, 1952): posición o relación topográfica, similitud estructural especial y conexión entre intermedios (transformación ontogenética). Los dos primeros son los usados con mayor frecuencia. Por ejemplo, si comparamos los organismos de la figura 29, podemos asumir que la seda 1 en el organismo a es homóloga de las sedas de los organismos b y c, porque se sitúan en la misma placa A. La seda 2 en los organismos a y b es homóloga de la seda 2 en el organismo c, a pesar de que en la última hay una sola en lugar de un par, porque se sitúan sobre la placa B. Para algunos autores la similitud no constituye realmente una prueba de homología, aunque permite considerar la posibilidad de poner a prueba un atributo morfológico (Patterson, 1982c). Otros consideran que la similitud no puede ser una prueba válida porque la ausencia de homología puede también implicar similitud (Cracraft, 1981) o a lo sumo que constituye una prueba débil (Bock, 1977).
- *Conjunción*: es la prueba que descalifica como homólogos a dos estados de carácter similares que se encuentran juntos en el mismo organismo. Por ejemplo, la hipótesis que las alas de las aves son homólogas de las patas anteriores de los mamíferos sería incorrecta si fuera descubierto Pegaso (un caballo alado).
- *Congruencia*: es la prueba definitiva de homología. Si una estructura homóloga es incongruente con otras estructuras homólogas, se considera que no superó la prueba de congruencia. Por ejemplo, las alas de las aves y los murciélagos no son homólogas porque considerar a las aves y los murciélagos como parte de un mismo taxón sería incongruente

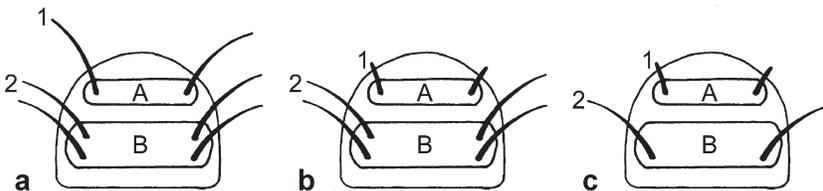


Fig. 29. Organismos hipotéticos para mostrar el concepto de homología (modificado de Inglis, 1966).

con el conjunto de caracteres que une a las aves con los dinosaurios y con el conjunto de caracteres que une a los murciélagos con el resto de los mamíferos.

Homología molecular

Para los caracteres moleculares, la homología se basa solo en el criterio de similitud (posición), dentro del cual podemos distinguir los siguientes tipos de relaciones (Hillis, 1994; Williams, 1992a):

- *Ortología*: secuencias que reflejan la historia de los taxones. Resultan de un evento de especiación, siendo las más útiles para establecer relaciones cladísticas.
- *Paralogía*: secuencias que reflejan la historia de los genes. Resultan de un evento de duplicación de un gen y coexisten dentro del mismo organismo, como la familia de las hemoglobinas de los vertebrados.
- *Xenología*: secuencias que reflejan parcialmente la historia de los genes, pudiendo ser incongruentes con los organismos que portan los genes. Son resultado de transferencia horizontal de genes.
- *Paraxenología*: secuencias que difieren de las xenólogas por la presencia de dos o más copias de un gen extraño. Se asume que se originan por duplicación luego de un evento de transferencia.
- *Plerología*: secuencias que se componen de partes de otros genes.

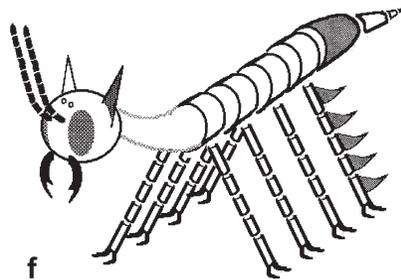
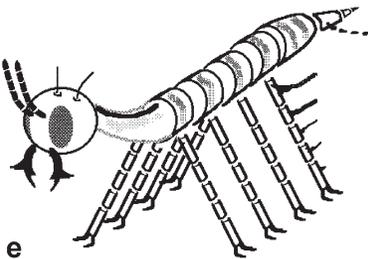
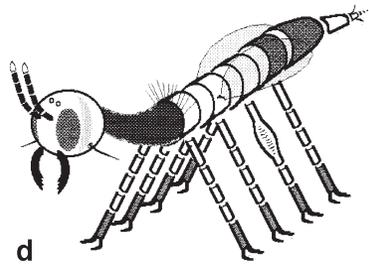
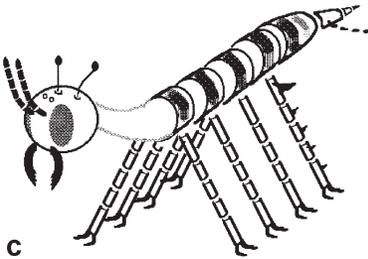
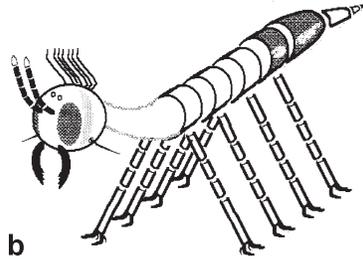
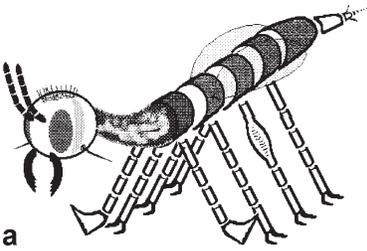
CARACTERES Y ESTADOS DE CARÁCTER

Un carácter es cualquier atributo que varía de un organismo o taxón a otro (Michener & Sokal, 1957). Un estado de carácter se refiere a uno de los atributos exhibido por un organismo o taxón en particular (Quicke, 1993; Sneath & Sokal, 1973). Podemos ejemplificar la diferencia entre ambos de la siguiente manera. Si una especie de escarabajos posee dos tubérculos apicales en sus élitros y otra especie posee cuatro, el carácter es “número de tubérculos apicales en los élitros” y los estados de carácter son “dos” y “cuatro”.

Esta distinción entre los términos *carácter* y *estado de carácter* no es aceptada por todos los autores (Serenó, 2007). Algunos (por ejemplo, Blackwelder, 1967a; Mayr, 1969; Mayr *et al.*, 1953) utilizan *caracteres* para referirse a los *estados de carácter*. Otros usan *carácter* para cada atributo (aquí considerado *estado de carácter*) y *morfoclina* o *serie de transformación* para dos o más atributos relacionados (aquí considerado *carácter*) (Hennig, 1966; Rodrigues, 1986). Ashlock (1985) introdujo el término *significante* para reemplazar a *estado de carácter*.

EJERCICIO 4

A partir de los siguientes insectos hipotéticos (modificados de Amorim, 1994), obtén una lista de caracteres y sus correspondientes estados de carácter.



ATRIBUTOS INADMISIBLES COMO CARACTERES

La selección de caracteres es un asunto crítico para la sistemática. Existen algunos atributos que pueden descartarse *a priori* como caracteres (Crisci & López Armengol, 1983; Sneath & Sokal, 1973):

- *Atributos sin significado biológico*: aquellos que no representan la naturaleza inherente de los taxones analizados deben descartarse. Algunos son identificados fácilmente, por ejemplo, los números dados por los colectores o curadores a los especímenes de una colección. Otros deben examinarse con cuidado, por ejemplo, para determinar si resultan de influencia ambiental o representan variación individual.
- *Atributos correlacionados lógicamente*: cualquier propiedad que es redundante, porque es la consecuencia lógica de otra. Por ejemplo, la presencia de hemoglobina y el color rojo de la sangre.
- *Atributos correlacionados parcialmente*: la dependencia de algunos atributos con otros puede ser parcial. Por ejemplo, el grado de melanización y el color de la piel.
- *Atributos invariantes*: deberíamos excluir aquellos atributos presentes en todos los taxones analizados pues no brindan información alguna acerca de relaciones.
- *Correlaciones empíricas*: puede ocurrir que dos atributos no estén correlacionados lógicamente, pero sí empíricamente. En este caso, sería más apropiado incluir uno solo.

TIPOS DE CARACTERES

Existen muchas fuentes de caracteres sistemáticos (Crisci & López Armengol, 1983; Mayr & Ashlock, 1991). Los principales son los siguientes:

Caracteres morfológicos

Los atributos de la morfología externa son clásicamente los más empleados en la sistemática. Incluyen desde rasgos superficiales del tegumento hasta la anatomía interna, variando su valor sistemático en los diferentes taxones. En las últimas décadas han adquirido preeminencia los caracteres moleculares porque los morfológicos solo reflejarían la filogenia parcialmente, debido a las adaptaciones; sin embargo, continúan siendo fundamentales para la identificación y clasificación. Además, en plantas y animales fósiles son la única evidencia disponible.

La morfología externa es la fuente más común de caracteres morfológicos. Varios atributos generales como la simetría, repetición de partes, aspecto general del cuerpo y polimorfismos han sido empleados para la clasificación de los grandes grupos de animales,

como phyla y clases (Blackwelder, 1967a). A niveles menores también resultan de utilidad sistemática; por ejemplo, varios de los géneros de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) de la tribu Listroderini (Fig. 30) pueden distinguirse fácilmente por su morfología externa. Dado que la evaluación de la morfología externa usualmente implica un grado importante de subjetividad, se han hecho importantes esfuerzos para la estandarización o la descripción automatizada (La Salle *et al.*, 2009). Por ejemplo, Boury-Esnault & Rützler (1997) proporcionan un tesoro de morfología de esponjas que puede ayudar a reconocer los caracteres en el phylum Porifera. Otra evidencia externa es el patrón de coloración (no el color en sí mismo), el cual puede ser particularmente útil para distinguir especies de aves, mariposas y peces arrecifales (Mayr & Ashlock, 1991). El microscopio electrónico de barrido ha permitido incorporar muchos caracteres morfológicos válidos, especialmente en microartrópodos, algas y protistas.

La morfometría proporciona muchos caracteres útiles, aunque su valor se limita a los niveles más inferiores, como especies o grupos de especies (MacLeod, 2008). Por ejemplo, en la revisión sistemática del complejo de especies de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae), Lanteri *et al.* (1987) utilizaron 17 caracteres morfométricos para discriminar las especies (Fig. 31).

La morfología interna o anatomía proporciona caracteres útiles para los taxones superiores (Mayr & Ashlock, 1991). En particular, las estructuras genitales son utilizadas en artrópodos ya que frecuentemente son específicas, aunque hay excepciones (Song, 2009).

La embriología y los estadios larvales también pueden proveer caracteres importantes. Por ejemplo, las especies crípticas de los mosquitos de la malaria (complejo de *Anopheles maculipennis*) fueron descubiertas debido a diferencias en la estructura de los huevos (Mayr, 1969). En insectos con metamorfosis completa, huevos, larvas, pupas y adultos pueden proporcionar conjuntos de caracteres diferentes.

La citología es otra fuente de caracteres morfológicos. Caracteres de los espermatozoides han sido empleados para esclarecer las relaciones filogenéticas de los taxones de Curculionioidea (Insecta: Coleoptera) por Burrini *et al.* (1988).

La cariólogía, el estudio de los cromosomas, es otra fuente de caracteres morfológicos. En varios taxones de plantas, la forma y el número de los cromosomas han sido utilizados para discernir entre especies cercanas y para establecer hipótesis filogenéticas. Por otra parte, taxones supraespecíficos pueden diferir en inversiones paracéntricas, translocaciones, cambios robertsonianos y la presencia de cromosomas supernumerarios (White, 1973). Una revisión reciente (Dobigny *et al.*, 2004) ha mostrado que los cromosomas proveen caracte-

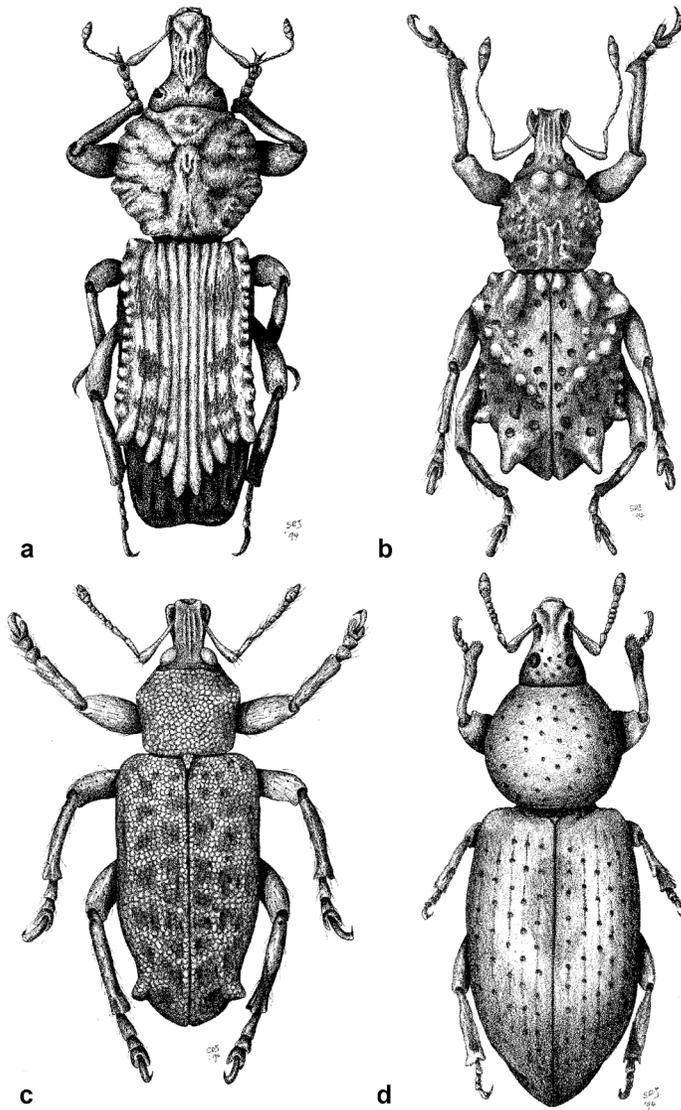


Fig. 30. Morfología externa de cuatro especies de gorgojos de la tribu Listroderini (Coleoptera: Curculionidae). a, *Philippius superbus*; b, *Lamiarhinus aelficus*; c, *Listroderes annulipes*; d, *Lanteriella microphthalmia* (modificado de Morrone & Roig Juñent, 1995).

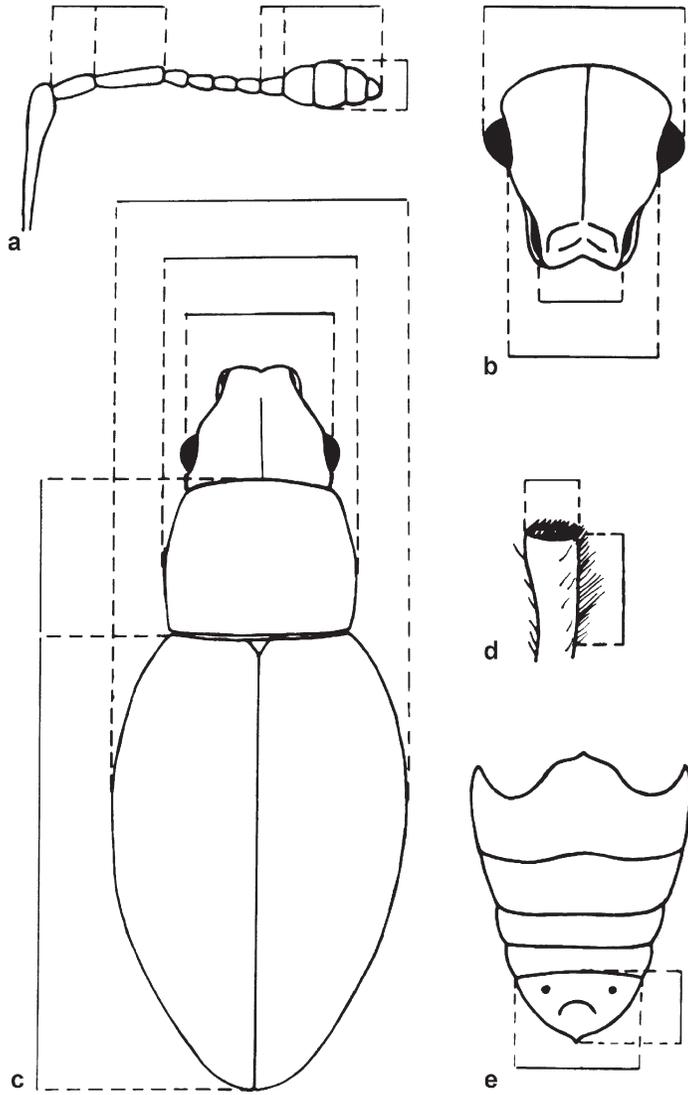


Fig. 31. Caracteres morfométricos usados para analizar las especies del complejo de *Asynonychus durius* (Coleoptera: Curculionidae). a, antena; b, cabeza, vista anterior; c, cabeza, pronoto y élitros, vista dorsal; d, ápice de la metatibia; e, ventritos, vista ventral.

res útiles para la reconstrucción filogenética, aunque poseen algunas limitaciones. Algunos caracteres cariológicos usados en sistemática incluyen los siguientes (Margaría & Lanteri, 2004):

- Número cromosómico básico (x), nivel de ploidía (n) (haploide, diploide y poliploide) y cambios que afectan a cromosomas únicos (debido a la fisión de un cromosoma o a la fusión de dos). Por ejemplo, en la familia Poaceae, las subfamilias se caracterizan por diferentes números básicos: Bambusoideae tienen $x = 12$; Arundinoideae $x = 9$ o 12 ; Chloridoideae $x = 9$ o 10 ; Panicoideae $x = 5, 9$ o 10 ; y Pooideae $x = 7$ (Stance, 2000).
- Forma y tamaño de los cromosomas. De acuerdo con la posición de los centrómeros podemos distinguir cromosomas metacéntricos, submetacéntricos, acrocéntricos y telocéntricos. Por ejemplo, la forma de los cromosomas ha proporcionado caracteres relevantes para la sistemática de anfibios de la familia Microhylidae (Aprea *et al.*, 2007).
- Presencia de inversiones (donde se revierte la dirección de parte de un cromosoma), duplicaciones (donde existen copias extras de un cromosoma), translocaciones (donde parte de un cromosoma se separa y une a otro cromosoma) y deleciones (donde se pierde parte de un cromosoma). Por ejemplo, Modi (1987) usó numerosos caracteres cromosómicos para postular una hipótesis filogenética de los roedores de la familia Arvicolidae.

Caracteres fisiológicos y químicos

Usualmente se refieren a constantes de crecimiento, tolerancias de temperatura y varios procesos estudiados por la fisiología comparada. Dado que los caracteres fisiológicos no se encuentran en especímenes preservados en colecciones y su estudio requiere técnicas especiales, son raramente empleados en sistemática (Mayr & Ashlock, 1991). Lauder (1994) discutió algunos caracteres funcionales de la musculatura de peces con probable importancia filogenética. Kimball & Campbell (2009) midieron varios atributos fisiológicos de plantas de las especies *Penstemon newberryi* y *P. davidsonii* (Scrophulariaceae) y los usaron para distinguirlas y a sus híbridos naturales.

Factores de esterilidad genética son aquellos que causan esterilidad cuando especies diferentes (usualmente no relacionadas) se ponen en contacto e hibridan. El grado relativo de fertilidad en los cruzamientos puede ser un buen carácter, aunque algunos taxones muestran interfertilidad aun entre especies de géneros diferentes (Mayr & Ashlock, 1991).

La quimiosistemática de plantas comprende estudios de metabolitos secundarios y se desarrolló especialmente entre 1965 y 1985. En las últimas décadas, el análisis de secuencias

de ADN ha reemplazado el análisis de metabolitos; sin embargo, la investigación fitoquímica continúa siendo activa para investigación farmacológica (Harborne, 2000). Levin *et al.* (2003) examinaron la contribución filogenética de datos de fragancias para establecer las relaciones filogenéticas de dos géneros de plantas de la familia Nyctaginaceae.

Caracteres moleculares

A pesar de que los caracteres moleculares pueden ser considerados como caracteres morfológicos a una escala menor (Blackwelder, 1967a), usualmente son tratados como diferentes de aquéllos. Su uso inicial corresponde a la quimiosistemática, que utilizó proteínas, enzimas, carbohidratos y otras moléculas que se separaban y caracterizaban empleando técnicas como la cromatografía. Más tarde, la serología proporcionó protocolos estandarizados para comparar las proteínas de especies diferentes, las cuales mostraban reacciones de anticuerpos más fuertes cuanto más alejadas filogenéticamente eran (Mayr & Ashlock, 1991). En las últimas décadas éstas han sido reemplazadas por la secuenciación de ADN, que permite analizar las secuencias exactas de nucleótidos o bases en segmentos de ADN o ARN extraídos por medio de diferentes técnicas (Felsenstein, 2004; Hillis *et al.*, 1996; Page & Holmes, 1998). Los taxones cercanos poseen generalmente un mayor grado de semejanza en la estructura molecular del ADN, ARN y proteínas, mientras que aquellos taxones más lejanamente relacionados muestran un patrón diferente.

Los avances en el campo de la sistemática molecular han sido posibles gracias al desarrollo de varias técnicas (Page & Holmes, 1998). La clonación de genes consiste en aislar y purificar fragmentos de ADN que tienen el gen que nos interesa. Estos fragmentos son insertados en secuencias portadoras llamadas vectores de clonación, como plásmidos (elementos de ADN no cromosómico que se encuentran en bacterias y que se replican), bacteriófagos (virus que infectan bacterias), cósmidos (plásmidos que contienen secuencias de bacteriófagos) y YACs (cromosomas artificiales de levaduras). El híbrido del vector de clonación y el gen insertado, llamado ADN recombinante, se inserta luego en una bacteria donde es amplificado para producir una gran cantidad de moléculas idénticas.

El ADN también puede ser amplificado directamente utilizando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés), la cual genera millones de copias idénticas (Espinoza Asuar, 2007). Esta técnica (Fig. 32) utiliza cebadores o *primers* designados para unirse a los extremos de la secuencia de interés que se mezcla con el ADN analizado, la enzima ADN-polimerasa y desoxirribonucleótidos libres (A, C, G y T) y se corre en un termociclador. En un ciclo inicial las hebras del ADN se desnaturalizan, es decir, se separan a altas temperaturas,

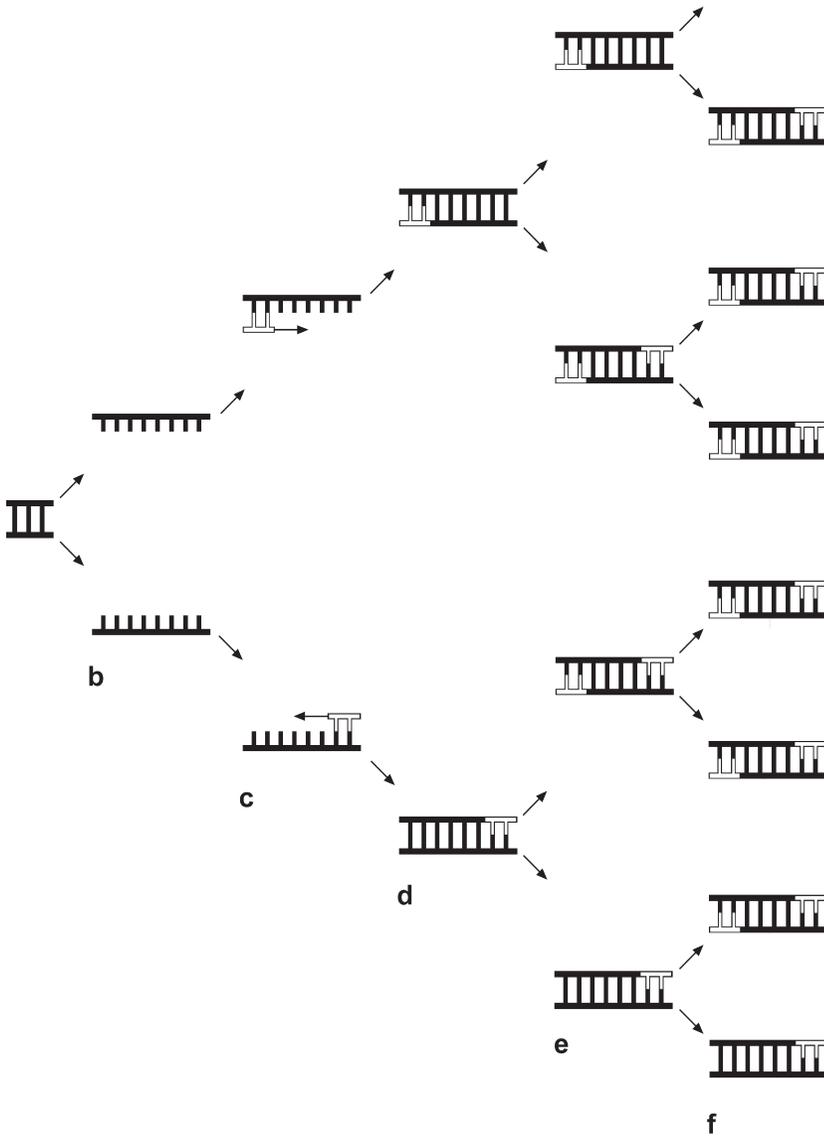


Fig. 32. Etapas de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). a, ADN original; b, desnaturalización para separar las hebras de ADN; c, alineamiento o unión del cebador a su secuencia complementaria; d, extensión de la cadena mediante la ADN-polimerasa; e, ciclo 2 (cuatro moléculas de ADN); f, ciclo 3 (ocho moléculas de ADN).

el cebador se les une a temperaturas menores y el ADN es sintetizado por la ADN-polimerasa. En 25-40 ciclos posteriores se incrementa el número de copias porque cada nueva copia del ADN actúa como un molde nuevo (reacción en cadena).

Cuando se han purificado grandes cantidades de ADN es posible analizarlas. Las enzimas de restricción son enzimas especiales de bacterias que cortan el ADN en ciertos sitios de reconocimiento o restricción. Los fragmentos de ADN producidos por estas enzimas de restricción son entonces separados usando electroforesis, la cual consiste en separar sustancias por su carga, peso molecular y configuración al correrlas por un campo eléctrico en gel de agarosa o poliacrilamida. Esto se conoce como análisis de Polimorfismos de Longitud de Cadenas de Restricción (RFLP por sus siglas en inglés) (Quicke, 1993). El paso final es determinar el orden de las bases en las secuencias, para lo cual existen aparatos de secuenciación automática que reconocen las cuatro bases y pueden ser leídos directamente porque las representan picos de diferentes colores.

Caracteres etológicos

El comportamiento representa una fuente muy importante de caracteres en la sistemática de animales, siendo incluso superior a la morfología para analizar especies crípticas, es decir, aquellas que a pesar de estar aisladas reproductivamente son indistinguibles por su morfología (Eldredge & Cracraft, 1980; Mayr, 1978; Quicke, 1993). El comportamiento, sin embargo, no puede ser estudiado en especímenes preservados y es intermitente en los organismos vivos, que pueden exhibir pautas de comportamiento solo durante una parte del día o durante la estación reproductiva (Mayr & Ashlock, 1991).

Kahl (1971, 1972) llevó a cabo estudios comparativos del comportamiento de especies de cigüeñas (Ciconiidae), descubriendo similitudes en el comportamiento de cuatro especies (*Mycateria americana*, *Ibis ibis*, *I. leucocephalus* e *I. cinereus*). McLennan & Mattern (2001) combinaron caracteres morfológicos y etológicos en el análisis filogenético de los peces de la familia Gasterosteidae. Blackledge *et al.* (2009) analizaron la evolución de la construcción de telarañas en un contexto filogenético. El cortejo y los mecanismos de aislamiento son útiles para estudiar varios taxones de animales. La comparación de los cantos de ranas ha incluso permitido reconocer especies nuevas (Mayr, 1969). En este sentido, existen técnicas para grabar sonidos y traducirlos en sonogramas y oscilogramas (Fig. 33) que pueden presentarse al describir especies (Glaw *et al.*, 2000) y también métodos de procesamiento automático de los sonidos (Agranat, 2009).

Algunos caracteres etológicos utilizados en sistemática incluyen (Avisé, 2006; Wenzel, 1992):

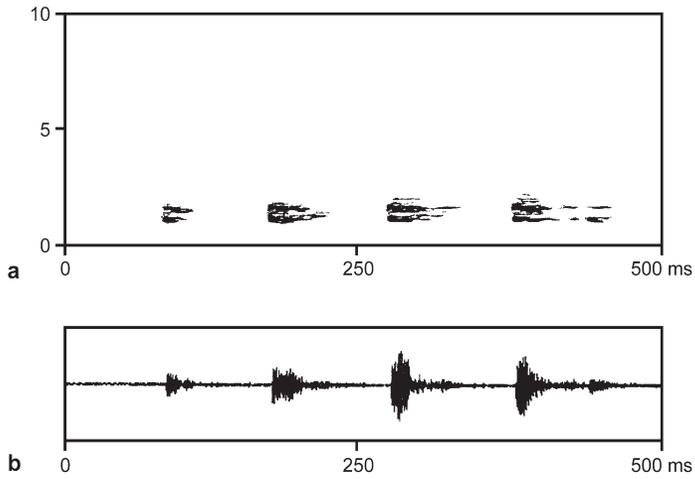


Fig. 33. Sonograma y oscilograma del canto de *Mantidactylus kathrinae* (Amphibia: Ranidae). a, sonograma; b, oscilograma.

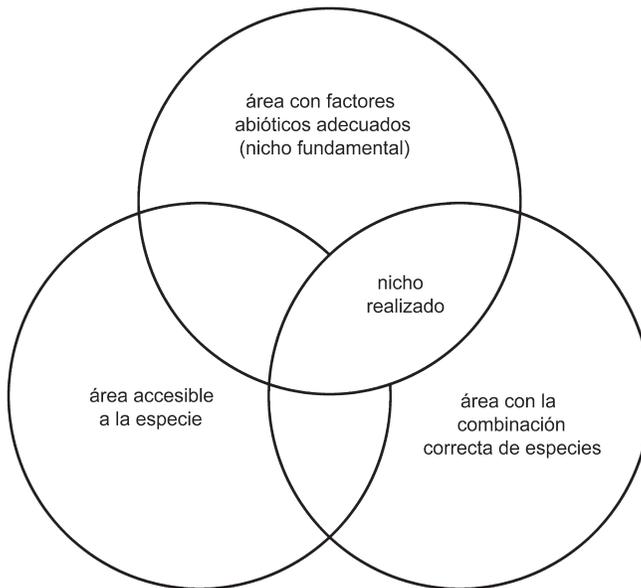


Fig. 34. Nicho realizado a partir de la intersección del nicho fundamental, el área con la combinación correcta de especies interactuantes y el área accesible a la especie.

- Locomoción y rituales: aves y mamíferos
- Cortejo: dípteros y aves
- Cantos: grillos y pinzones
- Ecolocación: ballenas
- Limpieza: insectos
- Arquitectura: arañas y avispas

Caracteres ecológicos

Cada especie posee un nicho ecológico (Fig. 34), el cual difiere de los de las especies afines en preferencia alimentaria, estación reproductiva, tolerancia a factores físicos y resistencia a depredadores, competidores y patógenos (Soberón & Peterson, 2005; Vázquez, 2005). Un buen número de especies crípticas de insectos han sido descubiertas gracias a diferencias en sus plantas huéspedes.

Los datos parasitológicos consisten en el huésped de cada especie de parásitos y en los parásitos de cada especie de huéspedes (Blackwelder, 1967a). En ocasiones se han descubierto especies nuevas debido a que albergan parásitos diferentes. Por otra parte, datos filogenéticos de parásitos han ayudado a clarificar las relaciones filogenéticas de sus huéspedes (Verneau *et al.*, 2002).

Caracteres biogeográficos

La distribución geográfica puede ser útil para clarificar problemas sistemáticos y para formular y contrastar hipótesis de especiación. Los sistemáticos se interesan particularmente en los patrones biogeográficos generales, los cuales pueden permitir la caracterización de taxones supraespecíficos, y en la alopatría-simpatría, que permite ayudar a decidir si dos o más poblaciones son coespecíficas o no.

Los patrones biogeográficos generales constituyen la base de las regionalizaciones biogeográficas. La siguiente regionalización mundial en reinos y regiones (Morrone, 2002) puede ayudar a caracterizar la distribución de taxones supraespecíficos (Fig. 35):

- *Reino Holártico*: Europa, Asia al norte de los Himalayas, norte de África, América del Norte (excluyendo el sur de la Florida) y Groenlandia. Desde una perspectiva paleogeográfica, corresponde al paleocontinente de Laurasia y comprende dos regiones: Neártica (Canadá, Estados Unidos y norte de México) y Paleártica (Eurasia y África al norte del Sahara).

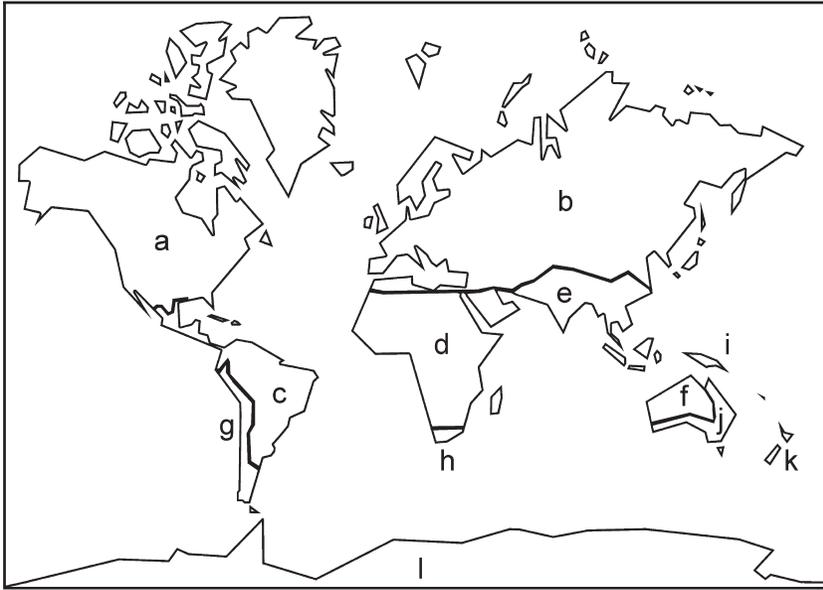


Fig. 35. Regionalización biogeográfica mundial. a-b, reino Holártico: a, región Neártica; b, región Paleártica; c-f, reino Holotropical: c, región Neotropical; d, región Afrotropical; e, región Oriental; f, región Australiana Tropical; g-l, reino Austral: g, región Andina; h, región Capense; i, región Neoguineana; j, región Australiana Templada; k, región Neozelandesa; l, región Antártica.

- *Reino Holotropical*: básicamente las áreas templadas del mundo, entre los 30° LS y los 30° LN, que corresponden a la porción oriental del paleocontinente de Gondwana. Comprende cuatro regiones: Neotropical (América del Sur tropical, América Central, centro y sur de México, las Antillas y el sur de la Florida), Afrotropical o Etiópica (África central, península Arábiga, Madagascar e islas del Océano Índico), Oriental (India, Himalayas, Burma, Malasia, Indonesia, Filipinas e islas del Pacífico) y Australiana Tropical (noroeste de Australia).
- *Reino Austral*: áreas templadas australes de América del Sur, Sudáfrica, Australasia y la Antártida. Corresponde a la porción occidental del paleocontinente de Gondwana. Comprende seis regiones: Andina (América del Sur austral, extendiéndose por los Andes hasta la Puna y el Páramo Norandino), Antártica (Antártida), Capense o Afrotemplada (Sudáfrica), Neoguineana (Nueva Guinea y Nueva Caledonia), Australiana Templada (sudeste de Australia) y Neozelandesa (Nueva Zelanda).

Existen algunos términos que permiten caracterizar la distribución de un taxón (Morrone & Escalante, 2009):

- *Endémico*: taxón restringido a una sola área continua.
- *Simpátrida*: dos o más taxones que habitan la misma área (Fig. 36).
- *Alopátrida*: taxón que habita dos o más áreas disyuntas (Fig. 36).
- *Parapátrida*: existencia de contacto parcial entre dos o más taxones en una misma área. Dentro de esta categoría, se han reconocido cuatro tipos de contacto (Mayr & Ashlock, 1991): especies que se intergradan clinalmente en una zona amplia, especies que se entrecruzan completamente en una zona estrecha, especies que se encuentran en una zona donde ocasionalmente hibridan y especies que se encuentran en una zona de contacto pero no se entrecruzan.

Los términos *simpátrico*, *alopátrico* y *parapátrico* no son correctos. La correcta derivación del griego para significar *patria* es -pátrida, por ello escribimos *simpátrida*, *alopátrida* y *parapátrida*.

Caracteres estratigráficos

Representan la localización de un organismo o taxón en un tiempo geológico particular (Blackwelder, 1967a). La escala de tiempo geológico provee un sistema que relaciona la estratigrafía y el tiempo, y que es empleado por los paleontólogos para describir el momento en que ocurrió un evento determinado. El nivel de resolución posible determina la naturaleza de las preguntas que es posible formular. Avances en técnicas de correlación y datación radiométrica han permitido integrar el registro fósil y las tasas de procesos geológicos, geoquímicos y evolutivos el tiempo profundo (Erwin, 2006).

Los caracteres estratigráficos son especialmente usados cuando se describen taxones fósiles. Algunos autores han incorporado información estratigráfica en análisis filogenéticos; este enfoque se conoce como estratocladística (Finarelli & Clyde, 2004).

¿CUÁLES SON LOS MEJORES CARACTERES?

Cuando analizamos diferentes caracteres puede ocurrir que algunos sean incongruentes o discordantes, es decir, que algún carácter indique una relación cercana entre dos especies, mientras que otro indique una relación entre una de esas especies y una tercera. ¿Cómo resolvemos estos conflictos? ¿Existen caracteres que pueden considerarse mejores que otros? Una parte del entrenamiento de un sistemático consiste en tratar de responder estas preguntas.

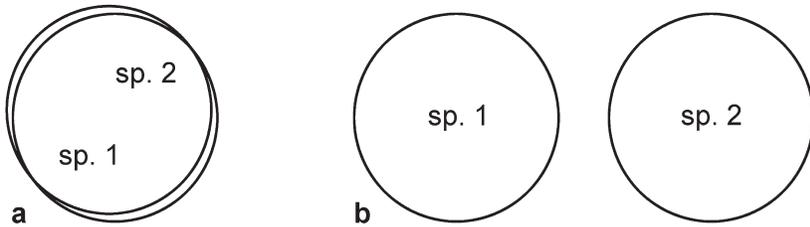


Fig. 36. Distribución relativa de dos especies. a, simpatría; b, alopatría.

El pesado de los caracteres es una posible respuesta. Podríamos asignar *a priori* pesos a algunos caracteres para que tengan más peso que otros. Este enfoque es el que seguimos usualmente en la identificación sistemática, donde al construir claves consistentemente elegimos caracteres de la morfología externa y descartamos los de la anatomía interna. Para los análisis filogenéticos y la construcción de clasificaciones naturales, sin embargo, el pesado de caracteres *a priori* no parece apropiado. Los feneticistas consideran fundamental dar a todos los caracteres el mismo peso, mientras que otros autores han propuesto alguna forma de peso *a posteriori* dando mayor importancia a los caracteres que sean mejores indicadores de grupos naturales. Simpson (1962) consideró que son buenos caracteres sistemáticos aquellos fácilmente observables y relativamente constantes dentro de un taxón pero diferentes entre taxones al nivel relevante. Mayr & Ashlock (1991) sugirieron que la selección de los caracteres con mayor peso debería basarse en la complejidad, posesión de caracteres derivados o sinapomorfias, constancia, consistencia y atributos no afectados por la selección natural. Asimismo, propusieron dar pesos menores a los caracteres muy variables o muy especializados. El pesado de caracteres en los análisis filogenéticos se discute en el capítulo 4.

LECTURAS RECOMENDADAS

Mayr, E. & P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology: Second edition*. McGraw-Hill, Nueva York. Presentación de varios tipos de caracteres.

Patterson, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603-625. Discusión acerca de homología.

Schuh, R. T. & A. V. Z. Brower. 2009. *Biological systematics: Principles and applications. Second edition*. Cornell University Press, Nueva York. Discusión acerca de homología.

Capítulo 4

Capítulo 4

Análisis filogenético

Un análisis filogenético permite establecer las relaciones cladísticas o genealógicas de los taxones analizados, las cuales se expresan en cladogramas. Aquí presento algunos conceptos filogenéticos básicos, incluyendo el análisis de caracteres, los métodos disponibles para obtener cladogramas, la confiabilidad de los mismos y el modo en que se pueden comparar y combinar diferentes cladogramas.

CONCEPTOS BÁSICOS

Sinapomorfía, simplesiomorfía y homoplasia

Para distinguir homologías más antiguas y más recientes, Hennig (1950, 1966) acuñó los términos *plesiomórfico* y *apomórfico*. A partir de esta distinción, resultan las siguientes definiciones:

- *Estado apomórfico*: estado de carácter que evolucionó directamente de un estado anterior.
- *Estado plesiomórfico*: estado de carácter que evolucionó más tempranamente y luego originó al estado apomórfico.
- *Sinapomorfía*: estado de carácter apomórfico que se encuentra en dos o más taxones, el cual se hipotetiza que surgió en la especie ancestral de dichos taxones y no en una especie más antigua (Fig. 37a). Patterson (1982c) y (Nelson (1994) consideraron erróneamente que sinapomorfía es equivalente a homología (Nixon & Carpenter, 2012).
- *Autapomorfía*: estado de carácter apomórfico que se encuentra en un solo taxón (Fig. 37b).
- *Simplesiomorfía*: estado de carácter plesiomórfico que se encuentra en dos o más taxones (Fig. 37c).

Estos términos no son absolutos pues dependen del momento en que se los examina y del nivel de universalidad al cual se aplican (Wiley, 1981). Cuando un carácter aparece como una

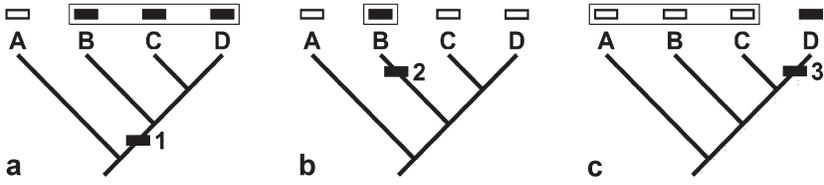


Fig. 37. Homologías. a, Sinapomorfía; b, autapomorfía; c, simplesiomorfía.

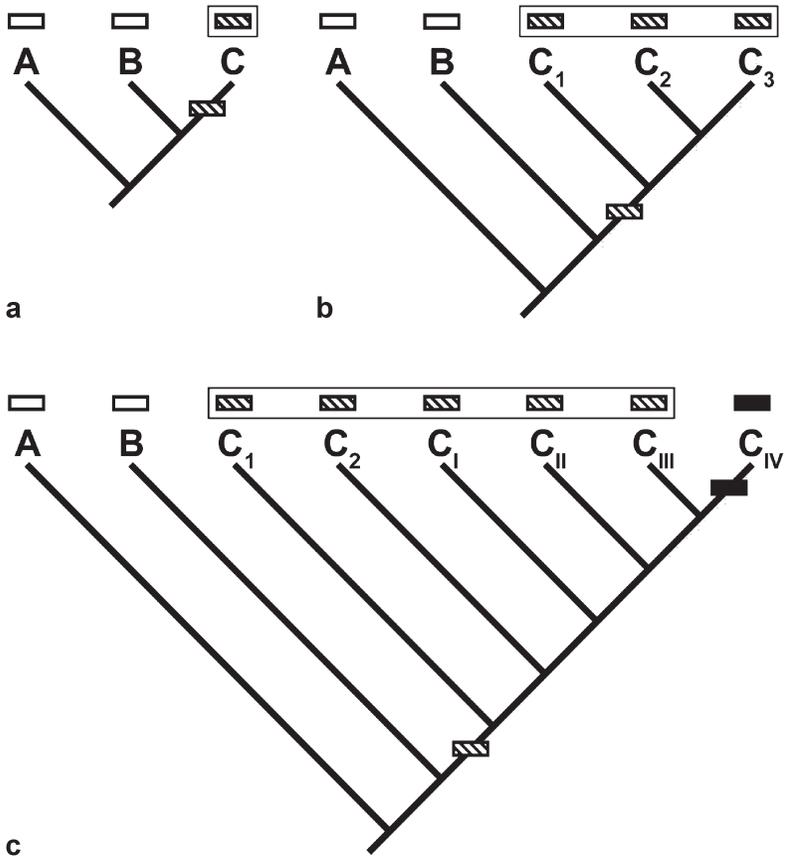


Fig. 38. Homologías y niveles de universalidad. a, autapomorfía; b, sinapomorfía; c, simplesiomorfía.

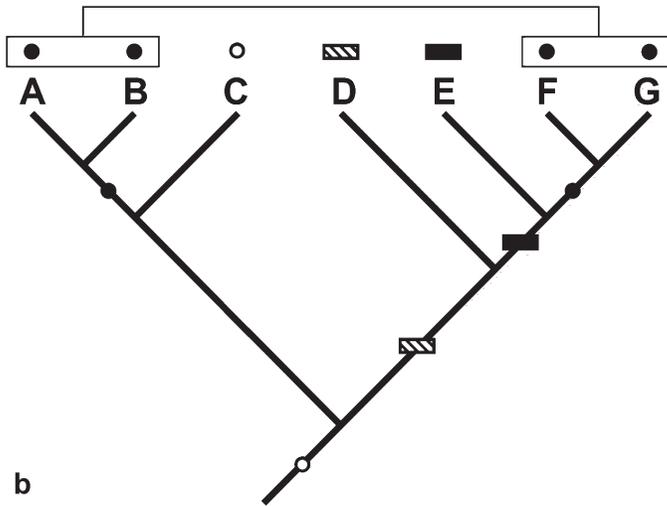
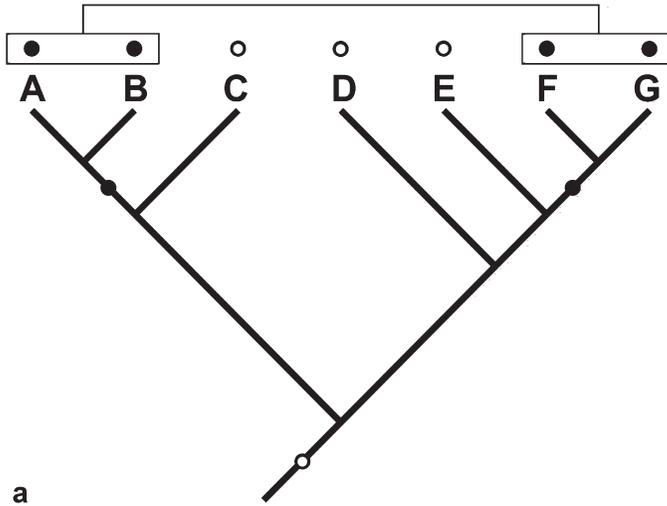


Fig. 39. Homoplasia. a, Paralelismo; b, convergencia.

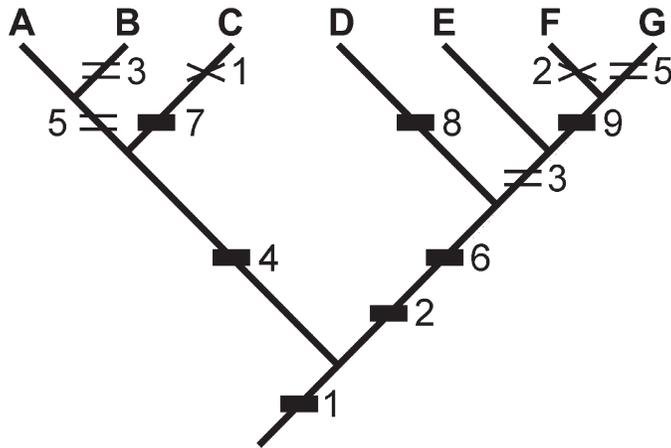


Fig. 40. Sinapomorfías, reversiones y paralelismos. Cuadrado negro, sinapomorfía; x, reversión; =, paralelismo.

novedad evolutiva es una autapomorfía de las especies descendientes (Fig. 38a). Cuando la especie que exhibe esta autapomorfía se diversifica en dos o más especies, entonces pasa a ser una sinapomorfía (Fig. 38b). Finalmente, si el carácter evoluciona nuevamente (autapomorfía), la sinapomorfía anterior se convierte en una simplesiomorfía (Fig. 38c). Por ejemplo, los miembros caminadores que evolucionaron en el ancestro de los Tetrapoda —el grupo que comprende a los anfibios y los amniotas— son su autapomorfía. Si examinamos este atributo al nivel de las especies de Tetrapoda, es una sinapomorfía. Dentro de los Tetrapoda, si examinamos el grupo que incluye tuátaras, lagartijas y serpientes, la ausencia de miembros en las serpientes es una reversión a la condición plesiomórfica y su sinapomorfía, mientras que la presencia de miembros es una simplesiomorfía de tuátaras y lagartijas.

Distintas sinapomorfías son congruentes entre sí caracterizando los mismos grupos. ¿Qué ocurre cuando un carácter es incongruente con los demás? Un mismo estado de carácter que se encuentra en dos o más taxones no relacionados se considera homoplástico (el adjetivo *homoplástico*, utilizado por algunos autores, es incorrecto; Clark, 1986), debido a que no estuvo presente en su ancestro común o uno de los estados de carácter no fue precursor del otro. Si la condición plesiomórfica para ambos es la misma, algunos autores emplean el término *paralelismo* (Fig. 39a) y si es diferente, el término *convergencia* (Fig. 39b). En la figura 40 se muestra una manera usual de representar las sinapomorfías, reversiones y paralelismos.

Monofilia, parafilia y polifilia

En relación con los taxones es posible reconocer tres tipos de grupos (Farris, 1974; Hennig, 1966; Kitching *et al.*, 1998; Nelson, 1971b; Platnick, 1977b; Wood, 1994):

- *Monofilético*: incluye todas las especies que descienden de un ancestro común (Fig. 41a) y se basa en sinapomorfias o en una combinación particular de caracteres. Equivale a un taxón natural o clado. Hennig (1950, 1966) consideró que su definición de monofilia era superior a las anteriores más generales. Mayr (1969) rechazó esta definición considerando que no era la tradicional y estaba en “contradicción con el sentido común”. Wiley (1981) demostró que esto no era cierto y que el concepto de Hennig era más claro y explícito que los anteriores.
- *Parafilético*: incluye algunos pero no todos los descendientes del ancestro común (Fig. 41b) y se basa en simplesiomorfias. Mayr (1969) y Ashlock (1971) consideraron que estos grupos cabían dentro del concepto tradicional de monofilia. Ashlock (1971) acuñó el término *holofilético* para referirse a los grupos monofiléticos de Hennig y propuso conservar el término *monofilético* para abarcar tanto a los grupos monofiléticos como a los parafiléticos. Esta propuesta no ha ganado aceptación y los sistemáticos actuales siguen la definición hennigiana.
- *Polifilético*: incluye especies descendientes de ancestros diferentes (Fig. 41c) y se basa en convergencias o paralelismos. Hay acuerdo entre todos los sistemáticos en rechazar los grupos polifiléticos.

Farris (1974) sugirió un procedimiento para verificar el estatus de un taxón de acuerdo con la asignación de los caracteres que dan la *membresía de grupo*. Estos son simplemente números que se asignan a cada miembro del grupo y se optimizan en un cladograma. Por ejemplo, si queremos verificar el estatus de “Reptilia”, comenzamos generalizando hacia abajo desde el grupo más apomórfico hacia la raíz del cladograma, asignando a todos los miembros del grupo un 1 y a los no-reptiles un 0 (Fig. 42a). Luego optimizamos los caracteres, considerando que si dos descendientes poseen el mismo número, su ancestro inmediato lo tendrá, y que si ambos poseen números diferentes, el ancestro inmediato poseerá un ? (Fig. 42b). Seguidamente, predecimos hacia arriba en el cladograma asignando a todos los ? el valor de sus ancestros inmediatos, de modo que todos los ancestros tengan un 1 o un 0 (Fig. 42c). Finalmente, podemos examinar el cladograma y determinar:

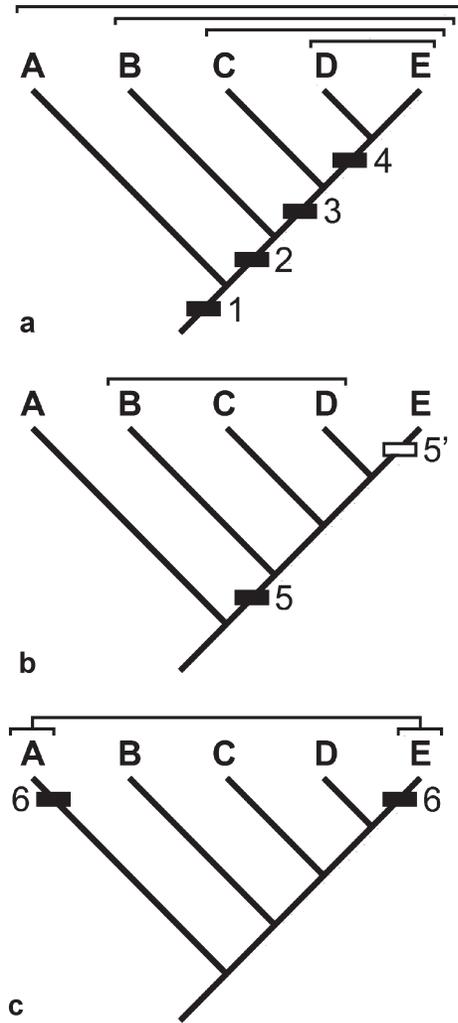


Fig. 41. Grupos. a, Monofilético; b, parafilético; c, polifilético.

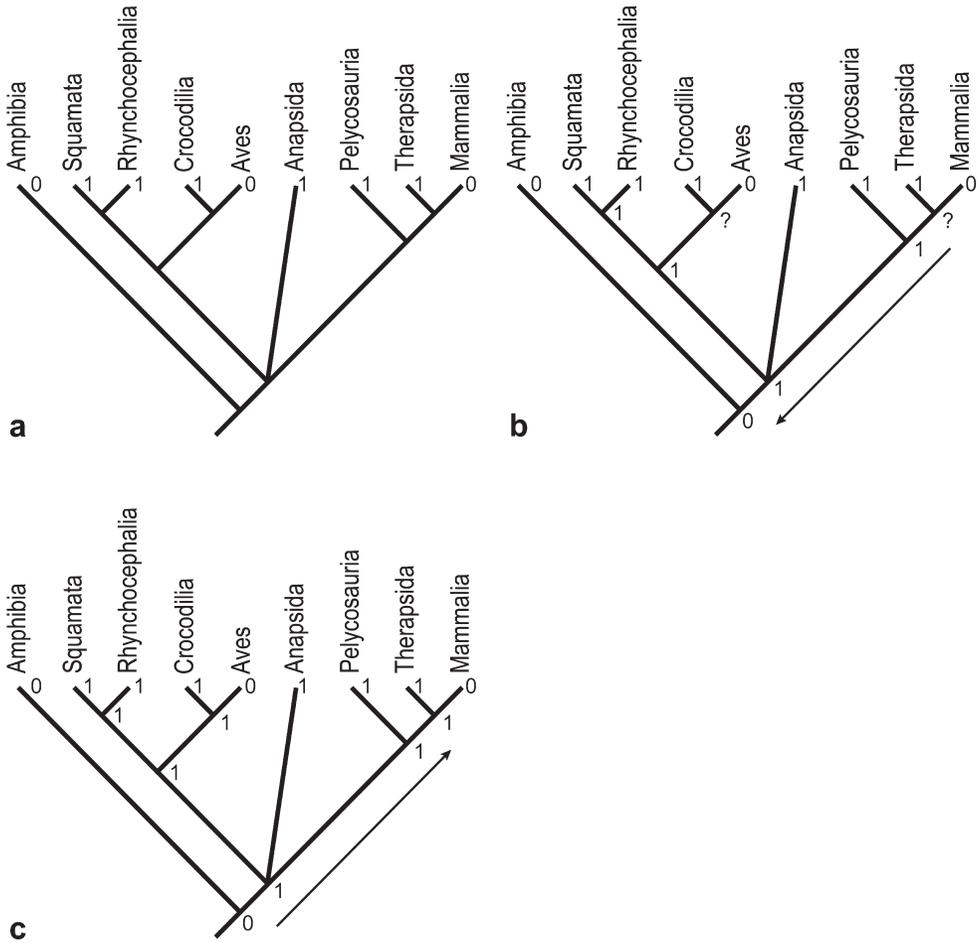


Fig. 42. Verificación del estatus de los “Reptilia” con el procedimiento de Farris (1974).

- Si hay un solo cambio de 0 a 1 y ninguna reversión, el grupo es monofilético.
- Si hay un solo cambio de 0 a 1 y una o más reversiones, el grupo es parafilético.
- Si hay más de un cambio de 0 a 1, el grupo es polifilético.

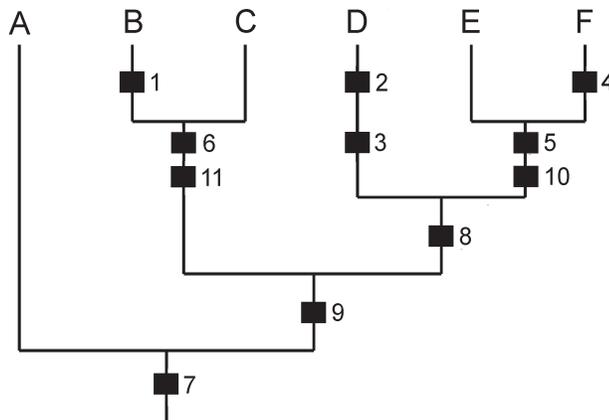
Del ejemplo analizado deducimos que “Reptilia” es un grupo parafilético.

Recientemente se propusieron otros términos relacionados con los ya vistos. Ebach & Williams (2010) propusieron el término *afilético* para referirse a taxones supuestamente no monofiléticos o irresueltos. Podani (2010) propuso emplear los términos *monofilético* y *paraafilético* para filogramas y acuñó los términos *monocládico* y *paracládico* para cladogramas. El avance que implicaría el uso de estos términos es nulo.

EJERCICIO 5

Con base en el siguiente cladograma, responde lo siguiente:

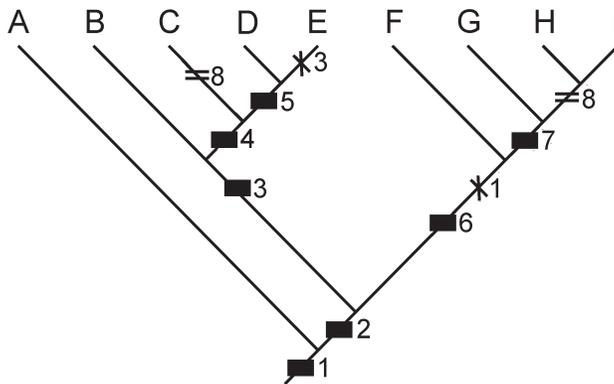
- ¿Qué carácter es una autapomorfía del taxón B?
- ¿Hay alguna otra autapomorfía?
- ¿Qué sinapomorfías indican que BC y EF son taxones monofiléticos?
- ¿Qué sinapomorfía indica que todo el grupo es monofilético?



EJERCICIO 6

Con base en el siguiente cladograma, responde lo siguiente:

- ¿Qué tipos de grupo son ABCDE, BCDE, BCD, FGHI y CHI?
- ¿Cómo redefinirías los grupos parafiléticos para hacerlos monofiléticos?
- ¿Quiénes son los taxones hermanos de BCDE, GHI, DE y HI, respectivamente?



SELECCIÓN DE TAXONES

La selección de los taxones a ser analizados es uno de los pasos más importantes de un análisis filogenético. Va a depender de la hipótesis que se quiera contrastar y de los caracteres con que se vaya a realizar el análisis. Estos taxones incluyen tanto las unidades de análisis como los grupos externos. Una buena selección de grupos externos es crítica (Amorim & Rindal, 2007). Las unidades más frecuentes son especies a pesar de que también se pueden analizar taxones supraespecíficos y especímenes.

Taxones supraespecíficos

En análisis de niveles superiores, las unidades suelen ser taxones supraespecíficos. Por ejemplo, si llevamos a cabo el análisis filogenético de una familia, las unidades adecuadas serán géneros. Existen dos alternativas para asignar los estados de carácter a los taxones supraespecíficos (Bininda-Emonds *et al.*, 1998; Prendini, 2001; Yeates, 1995):

- *Método del ejemplar*: consiste en seleccionar algunos taxones, llamados ejemplares. Cuando los taxones varían en algunos de los caracteres analizados, entonces se requiere utilizar uno o más ejemplares. Cuanto mayor sea la variación interna, mayor será el número de ejemplares necesarios. Yeates (1995) consideró que es preferible utilizar ejemplares como taxones terminales porque es más explícito y permite repetir los análisis.
- *Método del plan básico (ground plan)*: consiste en asignar los estados de carácter a los taxones terminales a partir del examen de algunos especímenes o de la literatura. Si existe un análisis filogenético previo, entonces se pueden deducir a partir del mismo los estados de carácter del plan básico. Para un taxón cuyos integrantes posean el mismo estado de carácter, su plan básico será simplemente ese estado; pero si en el taxón se encuentran dos o más estados de carácter, entonces se elegirá el más basal en la hipótesis filogenética considerada. Este enfoque ha sido criticado pues podría conducir a errores al asignar un estado de carácter que no resultaría óptimo en el análisis global (Nixon & Davis, 1991).

Bininda-Emonds *et al.* (1998) cuestionaron los criterios para seleccionar ejemplares y finalmente prefirieron el método del plan básico. Griswold *et al.* (1998) y Yeates (1995) propusieron seleccionar ejemplares cuyos caracteres fueran los más semejantes a los del plan básico del taxón al cual pertenecen (como fue reconstruido en un análisis filogenético previo). Es decir, deberían preferirse los taxones más basales, mientras que los más derivados deberían ignorarse pues su variación sería irrelevante para el problema analizado (Griswold *et al.*, 1998). A pesar de que la elección de ejemplares usualmente depende de la disponibilidad de datos, se ha sugerido la siguiente estrategia para seleccionarlos (Prendini, 2001):

- Analizar un mínimo de dos ejemplares por taxón (a menos que éste sea monotípico).
- Cuando sea posible, analizar los tipos nomenclaturales, en particular, cuando se intenta contrastar la monofilia del taxón para asegurarse de conservar el nombre de un grupo monofilético.
- Cuando exista una hipótesis filogenética, elegir un ejemplar de cada uno de los clados principales.
- Cuando no exista una hipótesis filogenética, seleccionar ejemplares que representen el máximo de diversidad morfológica posible.

Especies

Cuando los taxones terminales son especies, es más sencillo asignarles los estados de carácter (si bien es posible que para ciertos caracteres algunas de las especies analizadas sean polimórficas, es decir, posean dos o más estados). Resulta importante contar con el mayor número posible de especímenes para tener en consideración las observaciones previas sobre variación intraespecífica (Schuh, 2000).

Especímenes

Vrana & Wheeler (1992) sugirieron que las unidades de los análisis filogenéticos deberían ser especímenes para evitar el empleo de taxones no monofiléticos y la generalización de estados de carácter. En los análisis moleculares, ésta es la estrategia que se sigue usualmente.

ANÁLISIS DE CARACTERES

La selección de caracteres resulta fundamental para los pasos subsiguientes del análisis filogenético. El análisis de caracteres consiste en observar, codificar y examinar críticamente los caracteres (Dupuis, 1984; Schuh, 2000; Schuh & Brower, 2009; Sereno, 2009).

A partir de dos o más estados de carácter homólogos, podemos postular el orden de acuerdo con el cual se transformaron, es decir, cuál es el plesiomórfico y cuál(es) es (son) apomórfico(s). Durante el siglo XX se formalizaron y aplicaron diferentes criterios (Crisci & Stuessy, 1980; Hennig, 1966; Scrocchi & Domínguez, 1992; Stuessy & Crisci, 1984; Wiley, 1981). Muchos no han sido corroborados empíricamente, pero el de mayor validez es la comparación con el grupo externo.

Comparación con el grupo externo (*outgroup*)

Este criterio asume que si uno de los estados de carácter presente en alguno de los taxones en estudio (grupo interno o *ingroup*) también se encuentra en el o los taxones que no son parte del grupo en estudio (grupo externo o *outgroup*), entonces es el estado plesiomórfico. Cuando un estado de carácter se restringe al grupo interno, es el apomórfico (Kitching, 1992a; Kitching *et al.*, 1998; Watrous & Wheeler, 1981; Wiley, 1987a). Por ejemplo, si tenemos cuadrados blancos y cuadrados negros en el grupo interno y solo cuadrados blancos en el grupo externo, deducimos que cuadrados blancos es la condición plesiomórfica y cuadrados negros es la condición apomórfica (Fig. 43a).

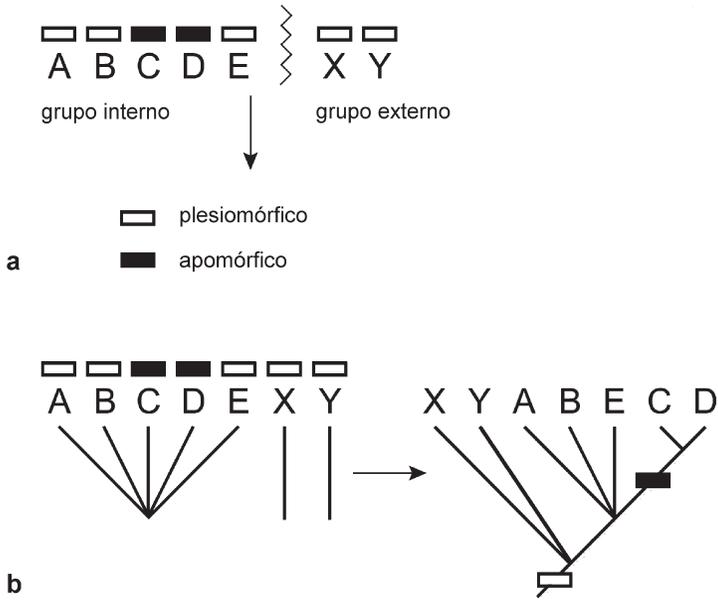


Fig. 43. Comparación con el grupo externo. a, representación esquemática; b, justificación evolutiva.

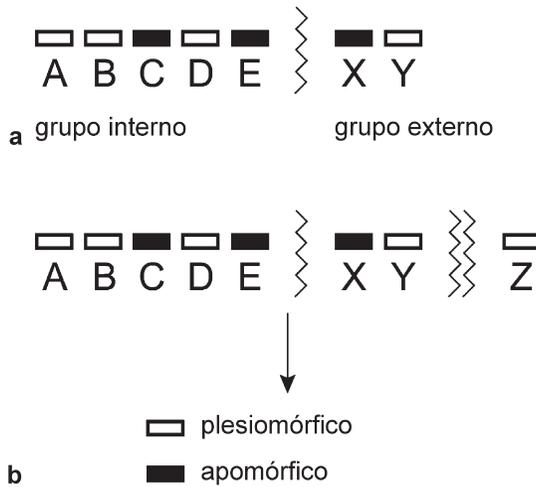


Fig. 44. Comparación con el grupo externo. a, situación más compleja con ambos estados de carácter en los grupos externo e interno; b, adición de otro grupo externo.

Existen dos maneras de justificar el criterio de comparación con el grupo externo (Lipscomb, 1998):

- *Evolutiva*: la única posibilidad que tiene un estado de carácter de estar presente en los grupos interno y externo es que lo hayan heredado de un ancestro más antiguo que el ancestro del grupo; un estado de carácter que se encuentra solo en el grupo interno es necesariamente más reciente (Fig. 43b).
- *Lógica*: es más parsimonioso asumir que el estado de carácter plesiomórfico es común a los grupos interno y externo.

Puede haber casos más complejos. Por ejemplo, puede ocurrir que ambos estados de carácter se encuentren en los grupos interno y externo (Fig. 44a). En este caso, lo más aconsejable consiste en agregar más grupos externos, idealmente más lejanos que los anteriores (Fig. 44b). Un problema similar ocurre cuando los estados de carácter analizados se encuentran ausentes en el grupo externo (por ejemplo, si estamos estudiando caracteres de alas de insectos y los taxones del grupo externo son ápteros). Aquí también es útil agregar más grupos externos.

Cuando nos enfrentamos a los problemas anteriores, existen ocasiones en que no podemos agregar más grupos externos. En estos casos se ha propuesto la elección de grupos internos y externos funcionales (FIG/FOG por sus siglas en inglés), basados en otros estados de carácter (Lipscomb, 1990; Watrous & Wheeler, 1981; Wheeler, 1981). Por ejemplo, supongamos la existencia de dos estados de carácter en los grupos interno y externo (Fig. 45a). Podemos examinar un segundo carácter donde se puedan determinar las condiciones plesiomórfica y apomórfica (Fig. 45b). De acuerdo con este segundo carácter, entonces podemos designar el taxón A como el *grupo externo funcional* y B-E como *grupos internos funcionales* (Fig. 45c) y así aplicar el criterio de comparación con el grupo externo para el primer carácter.

La comparación con el grupo externo ha sido considerada como el criterio más útil (Farris, 1982a; Kitching, 1992a; Maddison *et al.*, 1984; Watrous & Wheeler, 1981). De acuerdo con la sistemática filogenética tradicional, cada carácter es analizado utilizando este criterio durante la fase inicial de análisis de caracteres. Los algoritmos actuales, sin embargo, permiten minimizar el número de cambios en los estados de carácter entre los taxones y producir un cladograma no enraizado al cual luego se le designa la raíz especificando uno o más grupos externos (Goloboff, 1998a; Schuh, 2000; Scotland, 1992b). Nixon & Carpenter (1993) codificaron el procedimiento de la siguiente manera:

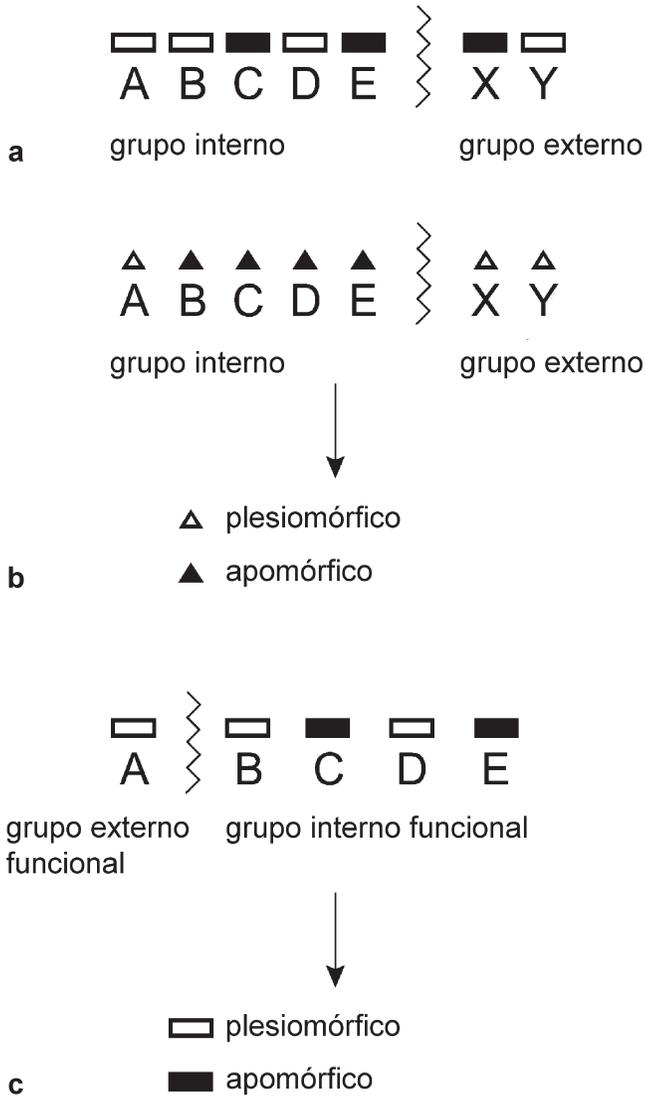


Fig. 45. Comparación con el grupo externo usando un grupo externo funcional (FIG/FOG). a, ambos estados de carácter en el grupo externo e interno; b, otro carácter para el cual se han identificado las condiciones plesiomórfica y apomórfica; c, comparación con el grupo externo funcional.

- Definir el grupo interno sobre la base de posibles sinapomorfias.
- Seleccionar grupos externos sobre la base de sinapomorfias en un nivel de generalidad mayor, usualmente considerando un análisis filogenético previo.
- Hacer un análisis filogenético no enraizado.
- Enraizar el cladograma entre el grupo interno y los grupos externos.
- Interpretar las simplesiomorfias y sinapomorfias en el cladograma.

Cuando se utiliza un solo grupo externo, el cladograma se enraizará entre el grupo interno y el externo y no se pondrá a prueba la monofilia del grupo interno. La única manera de poner a prueba la monofilia es utilizando dos o más grupos externos.

El procedimiento de Nixon & Carpenter (1993) es el que se sigue con mayor frecuencia en la sistemática filogenética actual. Sin embargo, cuando se estudian caracteres morfológicos creo que el análisis *a priori* resulta útil para examinar críticamente las hipótesis de homología durante la etapa inicial del análisis filogenético.

Otros criterios

- *Ontogenético*: asume que en una transformación ontogenética desde un estado de carácter más general a uno menos general, el más general será el plesiomórfico y el menos general, el apomórfico (Eldredge & Cracraft, 1980; de Queiroz, 1985; Kitching, 1992a; Nelson, 1973) (Fig. 46a). Por ejemplo, si consideramos que las hendiduras branquiales existen en los embriones de todos los vertebrados y en los adultos de los peces, pero están ausentes en los adultos de Tetrapoda, entonces presencia es el estado plesiomórfico, mientras que ausencia es el apomórfico. Algunos autores han considerado que el criterio ontogenético es el único criterio “directo” porque no requiere de hipótesis filogenéticas previas (Nelson, 1973, 1978; Weston, 1988).
- *Evidencia fósil*: establece que los estados de carácter que se encuentran en los fósiles más antiguos del grupo en estudio son plesiomórficos (Fig. 46b). Este criterio es problemático pues los fósiles más antiguos no necesariamente exhiben las condiciones más plesiomórficas, pudiendo representar ramas laterales del taxón actual (Crisci & Stuessy, 1980).
- *Común es primitivo*: establece que los estados de carácter distribuidos ampliamente en un grupo son plesiomórficos mientras que los más restringidos son apomórficos. Este criterio carece de justificación empírica (Schuh, 2000).

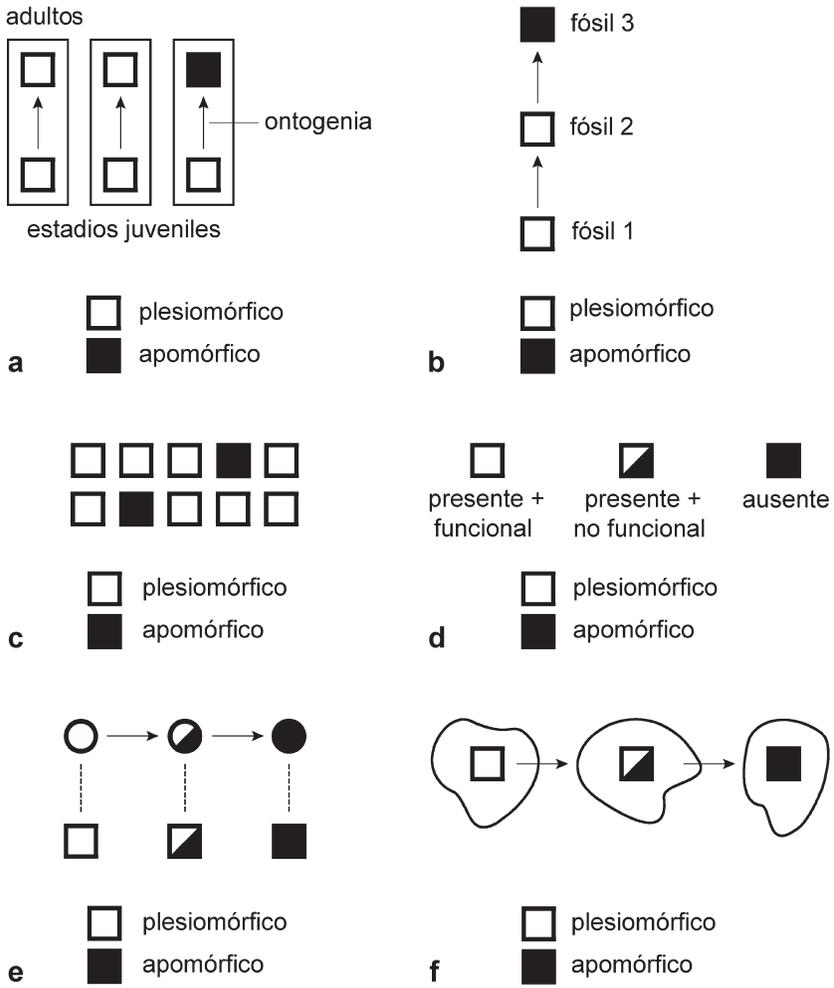


Fig. 46. Otros criterios. a, ontogenético; b, evidencia fósil; c, común es primitivo; d, órganos vestigiales; e, correlación; f, progresión corológica.

- *Órganos vestigiales*: si una estructura es presente y funcional en un estado de carácter, ausente en otro, y presente pero no funcional en un tercero, entonces presente y funcional será el estado plesiomórfico (Fig. 46d). Carece de justificación empírica.
- *Correlación*: asume que existe una correspondencia entre dos estados plesiomórficos de distintos caracteres, pero ambos presentes en el mismo taxón (Fig. 46e). Carece de justificación empírica.
- *Progresión corológica*: establece que los estados de carácter más plesiomórficos serán los situados más cerca del centro de origen del taxón y que los más apomórficos serán los que se encuentren más lejos del mismo (Fig. 46f). Este criterio descansa en el desacreditado concepto biogeográfico del centro de origen (Morrone, 2009).

CODIFICACIÓN DE CARACTERES

Una vez que se han identificado los estados de carácter plesiomórfico y apomórfico(s), es preciso codificarlos.

Caracteres binarios

Cuando hay dos estados de carácter, simplemente asignamos número diferentes a cada, siendo lo más frecuente emplear un 0 para el estado plesiomórfico y un 1 para el estado apomórfico. Por ejemplo, si tenemos el carácter “presencia de hojas modificadas” y la ausencia ha sido identificada como el estado plesiomórfico y la presencia como el apomórfico, codificamos de la siguiente manera:

Presencia de hojas modificadas: (0) ausente; (1) presente.

Caracteres multiestado

Cuando un carácter posee tres o más estados de carácter, existen diferentes opciones para codificarlo (Brooks & McLennan, 1991; Forey & Kitching, 2000; Pleijel, 1995):

- *Codificación multiestado*: consiste en postular una transformación de un estado de carácter a otro (Mickevich, 1982; Mickevich & Lipscomb, 1991). Por ejemplo, si tenemos el carácter “forma de los ojos” con los estados de carácter “redondeada”, “ovalada” y “elongada”, y se postula una transformación de “elongada” a “redondeada” pasando por “ovalada”, podemos codificar el carácter como:

Forma de los ojos: (0) elongada; (1) ovalada; (2) redondeada.

Esta codificación implica que hay una transformación de “elongada” a “ovalada”, y luego otra transformación de “ovalada” a “redondeada”.

- *Codificación binaria*: podemos tratar a cada estado de carácter como un carácter independiente y codificar los caracteres resultantes como presencia-ausencia. Para el mismo ejemplo, tendríamos tres caracteres:

Presencia de ojos elongados: (0) ausente; (1) presente.

Presencia de ojos ovalados: (0) ausente; (1) presente.

Presencia de ojos redondeados: (0) ausente; (1) presente.

Esta codificación, también llamada *codificación reduccionista* (Wilkinson, 1995), no asume que las alternativas son manifestaciones de un mismo carácter. Algunos autores prefieren la codificación binaria porque es más simple y directa (Pleijel, 1995), mientras que otros han argumentado que la codificación multiestado representa una hipótesis de transformación más sólida (Lipscomb, 1992; Mickevich, 1982) y que la codificación binaria puede oscurecer la información filogenética (Schuh, 2000).

- *Codificación binaria aditiva*: divide al carácter en varios caracteres binarios, cada uno representado con una columna; cada columna posee la información de los otros caracteres previos, así no se pierde información acerca de la serie de transformación.

Ejemplo de codificación multiestado

| | |
|---|---|
| A | 0 |
| B | 1 |
| C | 2 |
| D | 2 |

Ejemplo de codificación binaria

| | | | |
|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 |
| A | 0 | 0 | 0 |
| B | 1 | 0 | 0 |
| C | 0 | 1 | 0 |
| D | 0 | 0 | 1 |

Ejemplo de codificación aditiva

| | | |
|---|---|---|
| | 1 | 2 |
| A | 0 | 0 |
| B | 1 | 0 |
| C | 1 | 1 |
| D | 1 | 1 |

- *Transformación no aditiva o de Fitch*: consiste en una codificación multiestado, pero todos los estados de carácter pueden transformarse entre sí con el mismo costo (Fitch, 1971, 1984).
- *Análisis de series de transformación*: es una extensión de las ideas de Hennig (1966) que comienza hipotetizando una serie de transformación de los estados de caracteres basada en su similitud. Luego contrasta esta transformación por su congruencia con los demás caracteres en el cladograma. Si la serie de transformación inicial no concuerda con los otros caracteres, se recodifica y los datos se reanalizan. Este proceso se repite hasta que se maximiza la congruencia entre todos los caracteres en el cladograma (Lipscomb, 1990; Mickevich, 1982; Schuh, 2000).
- *Análisis de series de transformación compleja*: contiene estados de carácter que se relacionan entre sí de manera ramificada, no lineal. Dado que la relación entre los estados no es lineal, sería inapropiado emplear una codificación binaria (Brooks & McLennan, 1991). Luego, la mejor estrategia consiste en aplicar una codificación mixta o no redundante, donde se codifica la secuencia más larga como lineal y se codifican las ramas que salen de ella de manera aditiva.

Caracteres morfométricos

Existen situaciones en que datos morfométricos continuos se pueden tratar como caracteres filogenéticos, incluso cuando los taxones analizados muestran algún grado de superposición en sus estados (Kitching *et al.*, 1998). Se han sugerido algunos métodos para codificarlos (Thiele, 1993). Entre ellos, Goloboff *et al.* (1996) propusieron que los caracteres continuos son típicamente aditivos y deberían optimizarse con algoritmos adecuados. El programa TNT (Goloboff, Farris & Nixon, disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>) permite incorporar caracteres continuos en un análisis filogenético.

MATRICES DE DATOS

Una vez que se han codificado los caracteres, se compilan en una matriz de datos. Convencionalmente los taxones se ubican en las filas y los caracteres en las columnas (Fig. 47). La raíz y uno o más grupos externos se incluyen en las primeras filas. Cada celda representa la codificación del estado de carácter que corresponde a cada carácter para un taxón determinado.

Estados faltantes e inaplicables

Podemos tener un estado de carácter faltante cuando un espécimen está incompleto; por ejemplo, cuando por un accidente la falta la estructura particular que muestra el estado de carácter. Tenemos un estado de carácter inaplicable cuando el taxón carece de la estructura, por lo que no se puede ver el estado de carácter (Strong & Lipscomb, 1999; Wiens, 2003); por ejemplo, cuando estamos analizando caracteres de alas de insectos y una especie en particular es áptera o cuando estamos analizando caracteres de los genitales masculinos y una especie en particular es partenogenética, es decir que solo cuenta con hembras. Para indicar caracteres faltantes o inaplicables en una celda en particular, se puede utilizar un “?” o un “-”.

Estados polimórficos

Hablamos de estados polimórficos cuando un taxón terminal posee dos o más estados de carácter diferentes, especialmente cuando se trata de un taxón supraespecífico. Hay varios métodos para codificar especies polimórficas (Campbell & Frost, 1993; Kornet & Turner, 1999; Wiens, 1995):

- *Cualquier instancia*: cuando la condición apomórfica se presenta al menos una vez en una especie terminal se codifica como 1.
- *Faltante*: la especie terminal polimórfica se codifica como faltante o desconocida, con “?” o “-”.
- *Polimórfica*: cuando una especie terminal presenta dos o más estados de carácter diferentes se codifica como polimórfica; por ejemplo: “0, 1” o “2, 3, 4”.
- *Mayoría*: una especie terminal que posea dos o más estados de carácter se codifica con el estado que se encuentre presente en la mayoría de los especímenes.
- *Escalada*: una especie terminal con dos o más estados de carácter se codifica con un estado de carácter intermedio y el carácter multiestado resultante se trata como aditivo; por ejemplo: 0 para plesiomórfico, 1 para polimórfico y 2 para apomórfico. Dado que es aditivo, en los caracteres que no sean polimórficos, el cambio de 0 a 2 implicará dos pasos.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------|---|---|---|---|---|---|
| raíz | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| taxón A | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 |
| taxón B | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 3 |
| taxón C | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| taxón D | 1 | 0 | 0 | ? | 1 | 1 |

Fig. 47. Matriz de datos.

- *Desordenada*: es similar al método escalado, pero el carácter multiestado resultante se trata como no aditivo.
- *No escalada*: es similar al método escalado, pero el carácter no es aditivo, por lo que en los caracteres que no sean polimórficos el cambio de 0 a 2 valdrá un paso.
- *Frecuencia*: usa la frecuencia en que se encuentran los estados de carácter en la especie terminal.

Para codificar taxones supraespecíficos polimórficos, tenemos los mismos enfoques básicos que se emplean para los análisis filogenéticos de terminales supraespecíficas (Bininda-Emonds *et al.*, 1998; Prendini, 2001; Yeates, 1995):

- *Método del ejemplar*: consiste en analizar varias especies del taxón polimórfico, conocidas como *ejemplares*.
- *Método del plan básico*: consiste en examinar varias especies del taxón supraespecífico polimórfico y determinar la condición ancestral, empleando una hipótesis filogenética previa.

Alineación de secuencias de ADN

Para analizar secuencias de ADN es preciso determinar la homología de los sitios comparables, lo que se conoce como alineamiento (Schuh, 2000; Williams, 1992a). El alineamiento de regiones que codifican proteínas (Fig. 48a) es directo debido a la existencia de marcos de lectura estructurados con cambios más frecuentes en posiciones de tercera base en los codones (Mindell, 1991), por lo que se hace manualmente.

El alineamiento de regiones que no codifican proteínas es más complejo. Cuando comparamos secuencias de ADN de diferentes especímenes, éstas pueden diferir entre sí por dos tipos de sustituciones:

- *Transiciones*: sustituciones de nucleótidos en que una purina se reemplaza por otra purina o una pirimidina se reemplaza por otra pirimidina. Hay cuatro opciones: adenina (A) a guanina (G) o viceversa, y citosina (C) a timina (T) o viceversa.
- *Transversiones*: sustituciones de nucleótidos en que una purina se reemplaza por una pirimidina o una pirimidina por una purina. Hay ocho opciones: adenina (A) a citosina (C) o viceversa, citosina (C) a guanina (G) o viceversa, adenina (A) a timina (T) o viceversa y timina (T) a guanina (G) o viceversa.

La frecuencia de ambos tipos de sustituciones puede diferir. Usualmente las transiciones son más frecuentes que las transversiones.

Por otra parte, las secuencias pueden diferir debido a la existencia de inserciones/ deleciones (*indels*) (Fig. 48b), que son cambios mutacionales. En este caso, es preciso insertar *gaps* para alinear las secuencias (Fig. 48c). La adición de *gaps* incrementa el número de caracteres. La alineación manual consiste en reconocer visualmente segmentos más o menos conservados y minimizar el número de *gaps* que se agregan (Lanteri *et al.*, 2004b). Por ejemplo, para alinear las siguientes secuencias:

ACATT
AT

Podemos agregar tres *gaps* entre A y T en la segunda secuencia:

ACATT
A - - - T

Alternativamente, podemos agregar tres *gaps* al comienzo de la segunda secuencia:

ACATT
- - - AT

Entre estas dos alineaciones posibles deberíamos elegir la que implique agregar el menor número de *gaps*, aunque puede ocurrir que existan alineaciones alternativas con el mismo número de *gaps*.

| | |
|----------|-----------------------|
| taxón A | A T G C A G A T C T T |
| taxón B | T T G T A G A T C T T |
| taxón C | A T G C A A A T C T C |
| taxón D | T T G T A A A T C T C |
| a | |
| taxón A | A T G C A T T |
| taxón B | G T A T C |
| taxón C | A G C A A T C T C |
| taxón D | T G T T C T C C |
| b | |
| taxón A | A T G C A - - - - T T |
| taxón B | - - G T A T C - - - - |
| taxón C | A - G C A A T C T - C |
| taxón D | T - G T - - T C T C C |
| c | |

Fig. 48. Alineación de secuencias de ADN. a, secuencias codificantes para proteínas; b, secuencias no codificantes; c, igual que la anterior, pero con *gaps* insertados.

Al alinear las secuencias manualmente podemos aplicar diferentes criterios, por ejemplo, minimizar las sustituciones o minimizar las inserciones y deleciones. Veamos algunos ejemplos:

Ejemplo 1

ACTTCCGAATTTGGCT

ACT- - CGA - -TTG - CT

No hay sustituciones y hay cinco *gaps*.

Ejemplo 2

ACTTCCGAATTTGGCT

ACTC- - - - GATT - GCT

Hay tres sustituciones (en las posiciones 4, 9 y 10) y cinco *gaps*.

Ejemplo 3

ACTTCCGAATTTGGCT

ACTC - - - - GATTGCT

Tenemos cuatro sustituciones (en las posiciones 4, 10, 11 y 13) y cinco *gaps*.

Dado que agregando *gaps* se podría alinear cualquier par de secuencias, los *gaps* reciben costos, de acuerdo con distintos criterios. Si aplicamos un costo de 1 a las sustituciones y 2 a los *gaps* (usualmente estos reciben costos mayores) en los ejemplos anteriores, tendremos los siguiente:

Ejemplo 1

Sustituciones: $0 \times 1 = 0$

Gaps o indels: $5 \times 2 = 10$

Costo final: $0 + 10 = 10$

Ejemplo 2

Sustituciones: $3 \times 1 = 3$

Gaps o indels: $5 \times 2 = 10$

Costo final: $3 + 10 = 13$

Ejemplo 3

Sustituciones: $4 \times 1 = 4$

Gaps o indels: $5 \times 2 = 10$

Costo final: $4 + 10 = 14$

Los costos finales serán 10 para el ejemplo 1, 13 para el ejemplo 2 y 14 para el ejemplo 3.

No existe acuerdo acerca de cuál es la mejor estrategia para asignar costos y elegir entre alineaciones alternativas (Schuh, 2000). Hoy en día existen algunos programas que nos ayudan a alinear (Needleman & Wunsch, 1970).

Básicamente existen dos tipos de métodos para alinear secuencias que no codifican para proteínas (Schuh, 2000):

- *Métodos de similitud global*: establecen la similitud entre la secuencia calculando la distancia matemática entre pares de secuencias comparadas. El alineamiento intenta lograr un balance entre el número de *gaps* y la cantidad de sustituciones, normalmente empleando algún costo diferencial.
- *Métodos de parsimonia*: maximizan el número de correspondencias entre sitio a partir de la aplicación del criterio de parsimonia.

El alineamiento de secuencias es subjetivo y carece de un criterio de optimalidad. Por ello, Wheeler (1996, 2000) ha propuesto la optimización directa, que busca optimizar las secuencias directamente, sin alinearlas.

EJERCICIO 7

Con base en la siguiente secuencia de nucleótidos (Lanteri *et al.*, 2004b), propón los alineamientos alternativos de las especies B-E en relación con la especie A:

| | |
|-----------|----------------------------|
| Especie A | TCCGCCCCACCCGTGGGGCCGGAGGC |
| Especie B | CCGCCTTACGAGGTGGGGC |
| Especie C | CGGGGCTCTTGGCTCCGGGC |
| Especie D | CGTGCCGCGCGAGATCGGCATCGA |
| Especie E | CTCCCGGAGACGGGACGGGC |

MÉTODOS BASADOS EN EL PRINCIPIO DE PARSIMONIA

Los métodos filogenéticos clásicos se basan en el principio de parsimonia. Incluyen desde la implementación manual de Hennig hasta programas de cómputo muy sofisticados (Goloboff, 1998a; Morrone, 2000; Schuh & Brower, 2009).

Argumentación hennigiana

El primer método filogenético fue implementado por Hennig (1966). Consiste simplemente en considerar la información proporcionada por los caracteres, construir un subcladograma para cada uno de ellos y combinar todos los subcladogramas en el cladograma que implique el menor número de pasos o cambios (Lipscomb, 1998; Morrone, 2000, 2001). El método de la argumentación hennigiana utiliza tres reglas (Brooks & McLennan, 1991; Wiley & Lieberman, 2011):

- *Regla del agrupamiento*: solo las sinapomorfias proporcionan evidencia de relaciones de ancestro común.
- *Regla de la inclusión/ exclusión*: la información de dos caracteres diferentes puede combinarse en una única hipótesis de relaciones si permite la inclusión o exclusión completa de los grupos sustentados por estos caracteres. Al comparar los grupos definidos por dos caracteres, podemos encontrar cuatro relaciones posibles (Nelson, 1979): (a) exclusión: los dos grupos son combinables y exclusivos (por ejemplo, un carácter define el grupo ABC y

otro define el grupo DEF); (b) inclusión: los dos grupos son combinables e inclusivos (por ejemplo, un carácter define el grupo ABC y otro el grupo BC); (c) no-combinabilidad: los dos grupos no son combinables (por ejemplo, un carácter define el grupo ABC y otro define el grupo BCF); y (d) replicación: los dos grupos son replicados (por ejemplo, ambos definen el grupo ABC).

- *Regla de la homoplasia (o principio auxiliar de Hennig)*: nunca asumir convergencia o paralelismo; siempre postular homología en ausencia de evidencia contraria.

Examinemos ahora cómo funciona la argumentación hennigiana con una pequeña matriz de datos con seis caracteres (Fig. 49a):

- El carácter 1 permite considerar a los taxones A y B como un grupo monofilético (Fig. 49b).
- El carácter 2 permite considerar a los taxones C, D y E como un grupo monofilético (Fig. 49c).
- El carácter 3 es una autapomorfía de C (Fig. 49d).
- El carácter 4 permite considerar a D y E como un grupo monofilético (Fig. 49e).
- El carácter 5 une los taxones A y B (Fig. 49f).
- El carácter 6 permite considerar a los taxones B y C como un grupo monofilético (Fig. 49g).

Ahora podemos combinar los seis subcladogramas viendo si coinciden (postulan los mismos grupos monofiléticos), si están incluidos dentro de otros (postulan grupos monofiléticos anidados), si se excluyen (postulan dos grupos diferentes) o se superponen (postulan grupos superpuestos parcialmente). En el ejemplo:

- AB (carácter 1) = AB (carácter 5)
- CDE (carácter 2) incluye a C (carácter 3) y DE (carácter 4)
- BC (carácter 6) se superpone con AB (carácter 1), CDE (carácter 2) y AB (carácter 5)

La solución más parsimoniosa consiste en combinar los caracteres 1-5 como sinapomorfias y dejar al único carácter incongruente (6) como un paralelismo (Fig. 49h). Este cladograma posee siete pasos: uno por cada sinapomorfía y dos por el paralelismo.

El método de argumentación hennigiana se aplica fácilmente a matrices de datos pequeñas y cuando no hay demasiado conflicto entre los caracteres. En caso de duda, podemos construir dos o más cladogramas alternativos y contar su número de pasos para decidir cuál es el más parsimonioso.

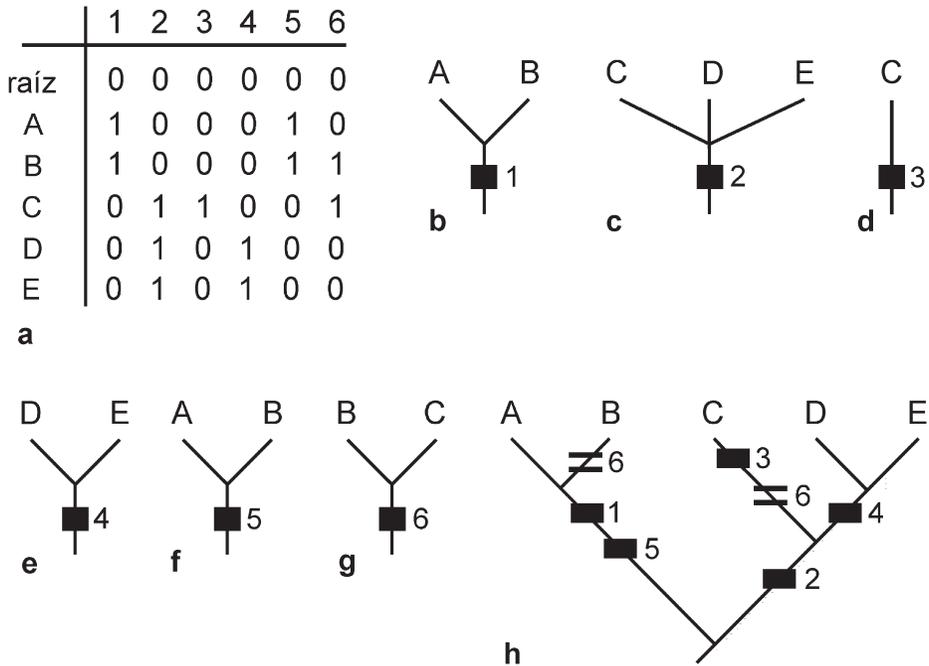
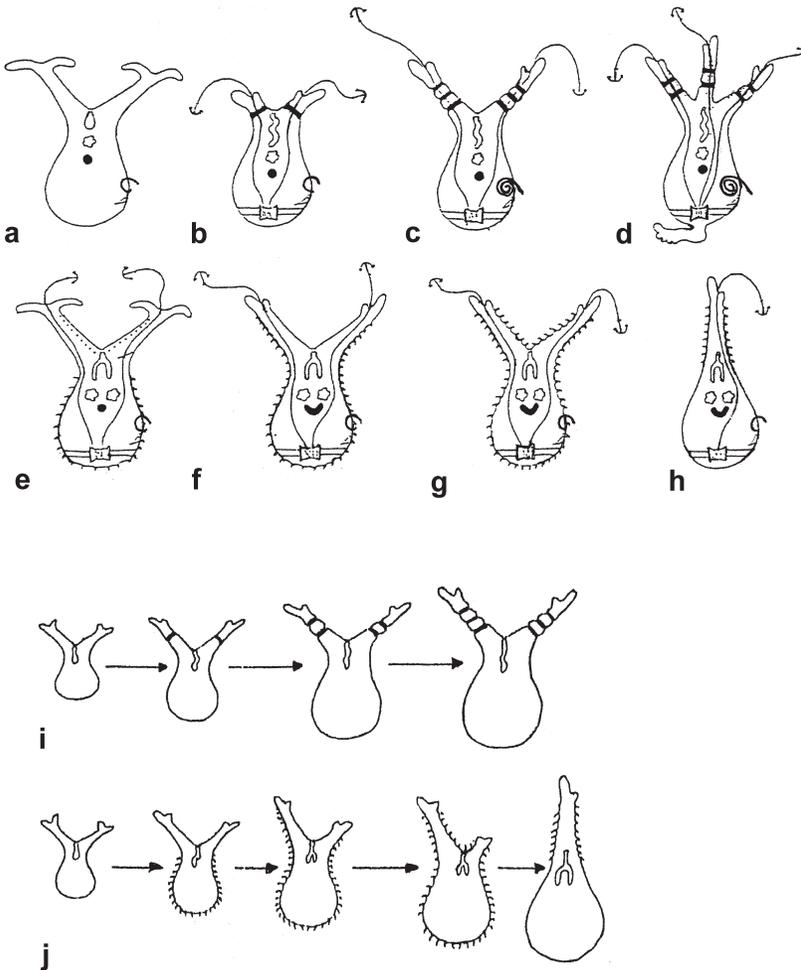


Fig. 49. Argumentación hennigiana. a, matriz de datos; b-g, subcladogramas basados en los distintos caracteres; h, cladograma obtenido.

EJERCICIO 8

Con base en los siguientes organismos (modificados de Brooks *et al.*, 1984):

- Obtén una lista de caracteres y sus correspondientes estados de carácter.
- Para cada carácter, identifica los estados plesiomórfico y apomórfico utilizando los criterios de comparación con el grupo externo y ontogenético. Para ello, considera que el taxón *a* es el grupo externo y ten en cuenta que las secuencias ontogenéticas de las figuras *i* y *j* corresponden a los taxones de las figuras *c* y *h*, respectivamente.
- Obtén el cladograma más parsimonioso aplicando la argumentación hennigiana.



EJERCICIO 9

Los moluscos comprenden ocho clases: Aplacophora, Bivalvia, Caudofoveata, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda. Con base en la siguiente lista de estados de carácter apomórficos y los taxones que los poseen (tomados de Brusca & Brusca, 1990), construye la matriz de datos y obtén el cladograma más parsimonioso aplicando la argumentación hennigiana.

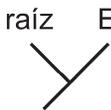
1. Presencia de rádula: Aplacophora, Caudofoveata, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda.
2. Pared dorsal del cuerpo en forma de manto: Aplacophora, Bivalvia, Caudofoveata, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda.
3. Músculos de la pared ventral del cuerpo que forman un pie muscular: Bivalvia, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda.
4. Presencia de tentáculos preorales: Bivalvia, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora, Polyplacophora y Scaphopoda.
5. Concha triestratificada: Bivalvia, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora y Scaphopoda.
6. Presencia de estatocistos: Bivalvia, Cephalopoda, Gastropoda, Monoplacophora y Scaphopoda.
7. Vísceras concentradas dorsalmente: Cephalopoda y Gastropoda.
8. Cabeza bien desarrollada: Cephalopoda y Gastropoda.
9. Sistema nervioso descentralizado: Bivalvia y Scaphopoda.

Árbol de Wagner

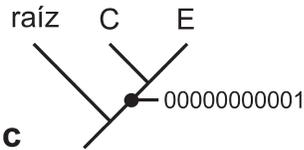
Este método se basa en el método propuesto por Wagner (1961, 1984). Conecta los taxones de a uno por vez hasta que todos han sido incorporados (Emig, 1985; Farris, 1970; Kluge & Farris, 1969; Lipscomb, 1998; Morrone, 2000). Consideremos la matriz de la figura 50a. Primero elegimos el taxón con el menor número de apomorfias y lo conectamos al grupo externo o raíz; en este caso E (Fig. 50b). Luego buscamos el taxón con el siguiente número más bajo de cambios, en este caso C. Podemos conectar este taxón con el anterior, E (Fig. 50c). Al comparar los estados de carácter de C y E, podemos calcular aquellos de su ancestro hipotético (anc1). Si C y E tienen ambos 0 o uno tiene 0 y el otro 1, el ancestro tiene 0; y si ambos tienen 1, el ancestro tiene 1:

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | número de pasos |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|-----------------|
| raíz | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| A | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 7 |
| B | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 6 |
| C | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 5 |
| D | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 6 |
| E | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 4 |

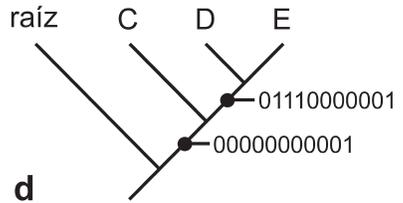
a



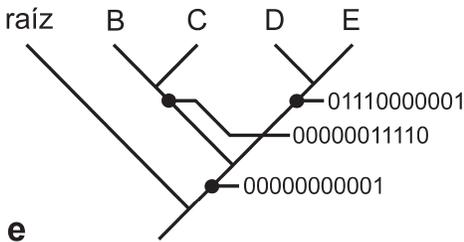
b



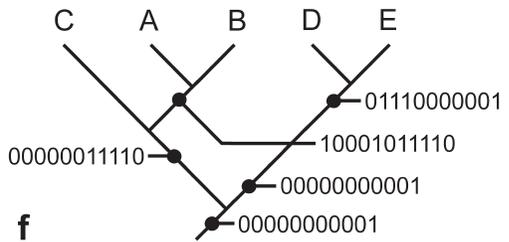
c



d



e



f

Fig. 50. Árbol de Wagner. a, matriz de datos; b-e, adición secuencial de taxones; f, cladograma obtenido.

```

C    00000011111
E    01110000001
anc1 00000000001

```

Luego buscamos el taxón con el siguiente número menor de cambios. En este caso tenemos dos taxones con el mismo número (6): B y D. Para elegir uno, es preciso calcular cuál agrega menos pasos. Además, es preciso determinar dónde los agregaremos (C, E o anc1):

Si B se une a C:

```

B    10001011110
C    00000011111

```

habría tres cambios (en los caracteres 1, 5 y 11).

Si B se une a E:

```

B    10001011110
E    01110000001

```

habría diez cambios (en los caracteres 1-5 y 7-11).

Si B se une al anc1:

```

B    10001011110
anc1 00000000001

```

habría siete cambios (en los caracteres 1, 5 y 7-11).

Si D se une a C:

```

D    01110000111
C    00000011111

```

habría cinco cambios (en los caracteres 2-4, 7 y 8).

Si D se une a E:

```

D    01110000111
E    01110000001

```

habría dos cambios (en los caracteres 9 y 10).

Si D se une al anc1:

D 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1

anc1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1

habría cinco cambios (en los caracteres 2-4, 9 y 10).

Lo más parsimonioso es unir D con E (Fig. 50d). Al comparar D y E, podemos calcular los estados de carácter de su ancestro hipotético (anc2):

D 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1

E 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

anc2 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

Luego podemos agregar a B. Necesitamos encontrar dónde unirlo (C, D, E, anc1 o anc2) para que introduzca el menor número de caracteres.

Si B se une a C:

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

C 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1

habría tres cambios (en los caracteres 1, 5 y 11).

Si B se une a D:

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

D 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1

habría ocho cambios (en los caracteres 1-5, 7, 8 y 11).

Si B se une a E:

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

E 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

habría diez cambios (en los caracteres 1-5 y 7-11).

Si B se une al anc1:

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

anc1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1

habría siete cambios (en los caracteres 1, 5 y 7-11).

Si B se une al anc2:

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

anc2 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

habría diez cambios (en los caracteres 1-5 y 7-11).

Entonces elegimos unir B con C (Fig. 50e) y calculamos los estados de carácter de su ancestro (anc3):

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

C 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1

anc3 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0

El último paso es agregar el taxón A. Éste podría unirse a B, C, D, E, anc1, anc2 o anc3.

Si A se une a B:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

habría un cambio (en el carácter 6).

Si A se une a C:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

C 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1

habría cuatro cambios (en los caracteres 1, 5, 6 y 11).

Si A se une a D:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

D 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 1

habría nueve cambios (en los caracteres 1-8 y 11).

Si A se une a E:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

E 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

habría 11 cambios (en todos los caracteres).

Si A se une al anc1:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

anc1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1

habría ocho cambios (en los caracteres 1 y 5-11).

Si A se une al anc2:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

anc2 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1

habría 11 cambios (en todos los caracteres).

Si A se une al anc3:

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

anc3 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0

habría tres cambios (en los caracteres 1, 5 y 6).

Por lo que entonces unimos A con B (Fig. 50f) y calculamos los valores de su ancestro común (anc4):

A 1 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0

B 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

anc4 1 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0

Para más de 20 taxones, el método del árbol de Wagner no identifica el cladograma más corto. Los árboles de Wagner, sin embargo, son siempre más cortos de los que se obtendrían al azar, por lo que constituyen un punto de partida adecuado para los métodos de búsqueda por permutación de ramas (Goloboff, 1998a).

EJERCICIO 10

A partir de la lista de caracteres de los organismos hipotéticos del ejercicio 4.

- a. Para cada carácter, identifica los estados plesiomórfico y apomórfico utilizando el criterio de comparación con el grupo externo (taxón a).
- b. Construye una matriz de datos.
- n. Obtén el cladograma más parsimonioso aplicando el algoritmo de Wagner.

EJERCICIO 11

Con base en la siguiente matriz de datos (Morrone, 2000):

| | |
|------|---------------|
| raíz | 0 0 0 0 0 0 0 |
| A | 0 0 0 1 0 1 0 |
| B | 1 1 1 1 1 1 0 |
| C | 1 1 1 1 0 1 1 |
| D | 1 1 0 1 0 1 1 |
| E | 1 0 0 1 0 1 1 |

Obtén el cladograma más parsimonioso aplicando el algoritmo de Wagner.

Búsqueda exhaustiva

Otra manera de encontrar el cladograma más parsimonioso consiste en examinar todas las soluciones posibles. Luego de examinar todos los cladogramas completamente resueltos, si el cladograma más corto posee alguna rama no sustentada por ningún carácter, entonces se colapsa esta rama (Lipscomb, 1998).

Examinemos un ejemplo (Fig. 51a). Con base en la matriz de datos, podemos construir 15 cladogramas completamente resueltos (Fig. 51b-p). Al contar sus pasos, el cladograma de la figura 51c, con cinco pasos, resulta ser el más corto.

Búsqueda *branch and bound*

Este método es más rápido que el anterior, ahorrando esfuerzo de búsqueda al examinar solo los cladogramas que probablemente son más cortos (Goloboff, 1998a; Kitching, 1992b). También se lo llama *enumeración implícita* (Farris, 1989b; Goloboff, 1998a; Kitching, 1992b; Swofford & Sullivan, 2009). Comienza construyendo un cladograma con algún método como el árbol de Wagner (Fig. 52a) y considerando que su longitud o número de pasos es el límite superior, es decir, que el cladograma más parsimonioso habrá de tener el mismo número de pasos o menos. Luego se eligen dos taxones terminales cualesquiera y se unen al grupo externo o a la raíz por el único cladograma no enraizado posible para ellos (Fig. 52b). Se agrega al anterior un tercer taxón en cualquier posición posible del anterior y se cuenta el número de pasos requeridos (Fig. 52c). Si alguno de los tres cladogramas excede el límite superior, no es necesario examinar todos los cladogramas basados en él ya que sabemos que no conducirá al

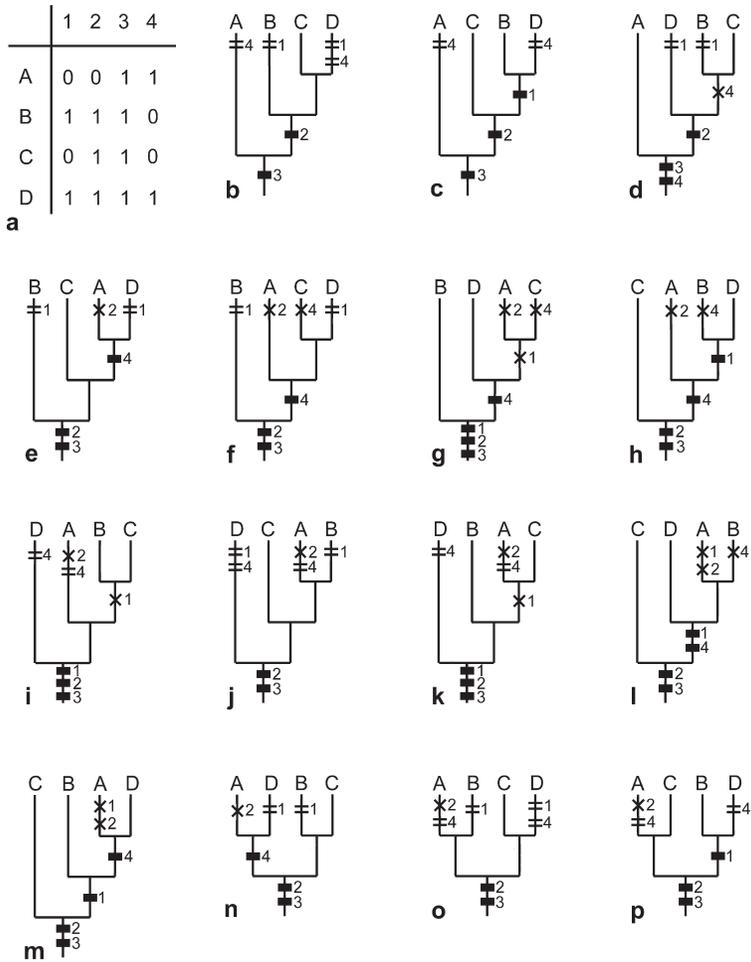


Fig. 51. Búsqueda exhaustiva. a, matriz de datos; b-p, todos los cladogramas totalmente resueltos posibles.

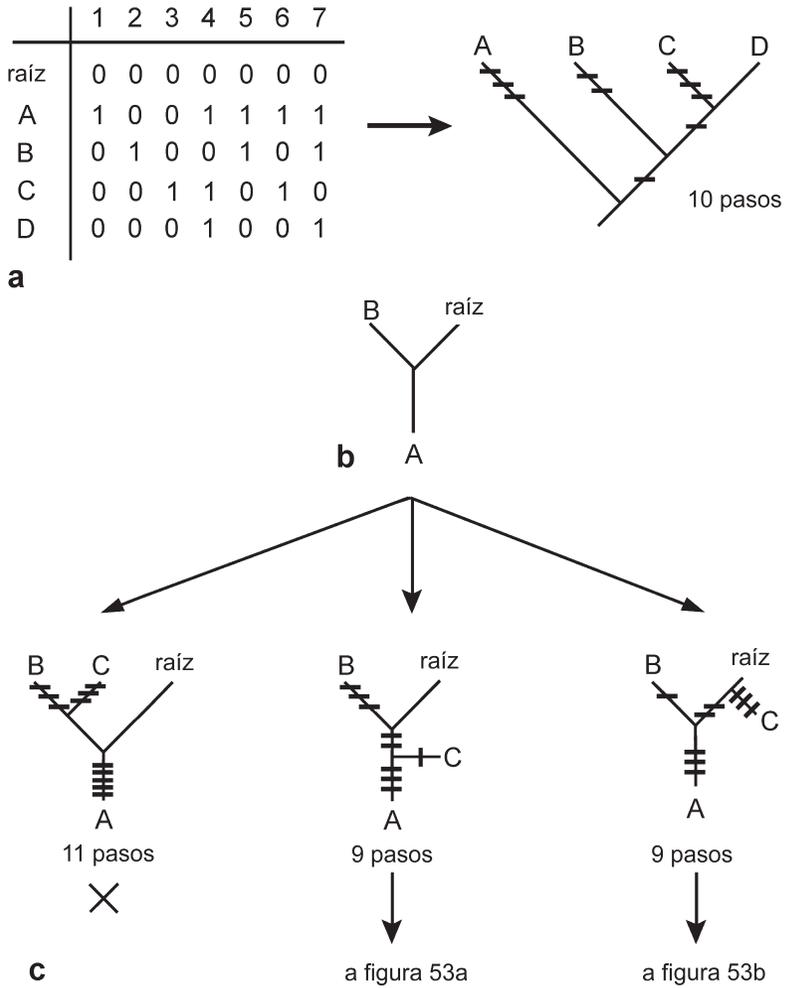


Fig. 52. Búsqueda *branch and bound*. a, matriz de datos y cladograma obtenido inicialmente; b, primer cladograma no enraizado; c, adición del tercer taxón.

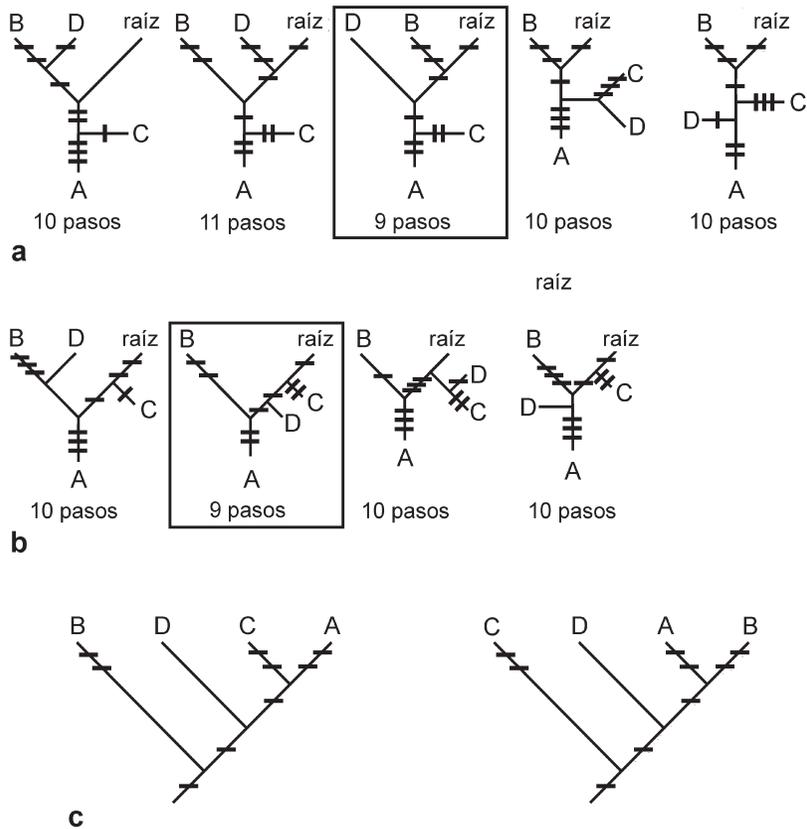


Fig. 53. Búsqueda *branch and bound* (cont.). a-b, adición del cuarto taxón; c, dos cladogramas obtenidos.

cladograma más corto. Luego se agrega el cuarto y último taxón en cada posición posible del cladograma y se anota el número de pasos requeridos (Fig. 53a-b). Finalmente, se enraizan los cladogramas más cortos (Fig. 53c).

Si bien la búsqueda *branch and bound* requiere examinar menos cladogramas que la búsqueda exhaustiva, consume mucho tiempo y puede ser poco práctica para conjuntos de datos muy complejos (Lipscomb, 1998). Para éstos, usualmente se usan métodos heurísticos como la búsqueda por permutación de ramas.

Búsqueda por permutación de ramas (*branch swapping*)

Este método corta y rearregla ramas del cladograma para hallar la topología más corta (Kitching, 1992b; Kitching *et al.*, 1998; Lipscomb, 1998), permitiendo tomar atajos para no examinar todos los cladogramas posibles (Goloboff, 1998a). Hay dos tipos (Kitching, 1992b):

- *Permutación local de ramas o intercambio con el vecino más cercano*: permuta entre sí ramas adyacentes en una rama interna (Fig. 54a).
- *Permutación global de ramas*: corta del cladograma dos o más subcladogramas y los rearregla en nuevos cladogramas. Esto se puede hacer mediante la poda y reinjerto de subcladogramas (*subtree pruning and regrafting*), cuando se corta un subcladograma del clado-

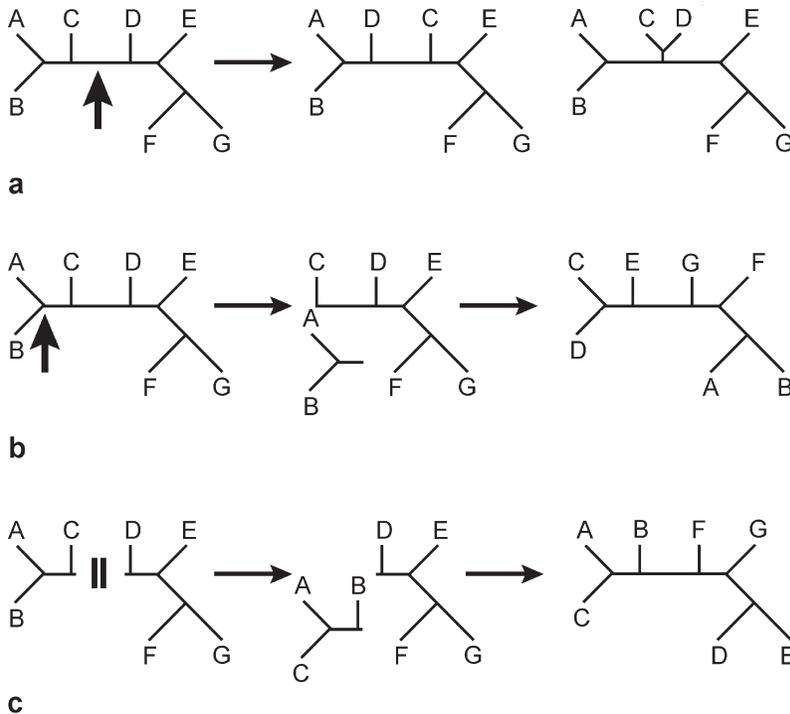


Fig. 54. Búsqueda por permutación de ramas. a, permutación local; b, poda y reinserción de subcladogramas; c, bisección y reconexión del cladograma.

grama principal y se “injerta” alternativamente en distintas ramas (Fig. 54b); o mediante bisección y reconexión del cladograma (*tree bisection and reconnection*), cuando la parte cortada del cladograma se reenraiza antes de reconectarla a cada rama, evaluándose todas los reenraizamientos y reconexiones posibles (Fig. 54c).

Cuanto más exhaustiva es la búsqueda por permutación de ramas, mayor es la posibilidad de descubrir el cladograma más corto y más tiempo tomarán los cálculos necesarios (Lipscomb, 1998).

Parsimonia de matraca

Para matrices de datos muy grandes (por ejemplo, con más de 200 taxones), el número total de cladogramas posibles es enorme y la posibilidad de encontrar la solución más parsimoniosa es menor. Nixon (1999) formalizó un algoritmo conocido como parsimonia de matraca (*parsimony ratchet*), destinado a dar soluciones en un lapso relativamente breve (Schuh, 2000).

CRITERIOS DE OPTIMALIDAD

Durante la construcción de los cladogramas, se aplica el criterio de parsimonia al elegir la hipótesis que requiere el menor número de pasos. Para contar los pasos, necesitamos establecer antes de la construcción del cladograma el número de pasos que hay entre los diferentes estados de carácter. El criterio que se utiliza para determinar el número de pasos entre cada estado de carácter se conoce como *criterio de optimalidad*. Existen diferentes criterios de optimalidad (Kitching, 1992b; Lipscomb, 1998; Morrone, 2000):

Optimalidad de Wagner

Fue formalizada por Farris (1970), quien tuvo como base el trabajo de Wagner (1981). Es el criterio más simple. De acuerdo con él, se permite que los estados de carácter reviertan a su condición anterior, por lo que el cambio de 1 a 0 vale el mismo número de pasos que el cambio de 0 a 1. Los caracteres multiestado son aditivos u ordenados, por lo que si el cambio de 0 a 1 vale un paso y el cambio de 1 a 2 vale un paso, el cambio de 0 a 2 vale dos pasos (Kitching, 1992b).

Optimalidad de Fitch

Fue formalizada por Fitch (1971). Es similar a la optimalidad de Farris en que los caracteres pueden revertir, pero difiere en que los caracteres multiestado son desordenados o no aditivos,

con lo que, si el cambio de 0 a 1 vale un paso y el cambio de 1 a 2 vale un paso, el cambio de 0 a 2 también valdrá un paso (Kitching, 1992b).

Optimización de Dollo

También fue formalizada por Farris (1977b), con base en la regla de Dollo (1893), según la cual la evolución raramente revierte a una condición inicial especializada (irreversibilidad filogenética). Esto significa que los caracteres complejos evolucionan una sola vez y que toda la homoplasia se considera como pérdida secundaria. Así, el cambio de 0 a 1 ocurre una sola vez, pero se permite cualquier número de reversiones de 1 a 0 (Kitching, 1992b).

Optimalidad de Camin-Sokal

Fue formalizada por Camin & Sokal (1965). Implica que una vez que se adquiere un estado de carácter, éste nunca puede perderse. Esto significa que se permiten todos los cambios necesarios de 0 a 1, pero se prohíben las reversiones de 1 a 0 (Kitching, 1992b).

Optimalidad de polimorfismos

Fue desarrollada independientemente por Farris (1978) y Felsenstein (1979) para caracteres binarios. Minimiza el número de cambios entre estados de carácter bajo dos premisas (Kitching, 1992b): un polimorfismo de los estados 0 y 1 puede aparecer una sola vez; y este polimorfismo se mantiene en el cladograma solo si es necesario, siendo la homoplasia explicada por la pérdida subsiguiente de uno o más estados de carácter. Solo debería aplicarse a caracteres que muestran polimorfismos dentro de individuos, como las inversiones cromosómicas (Farris, 1978).

Optimalidad generalizada

Los cuatro primeros criterios de optimalidad se pueden considerar como casos de optimalidad generalizada (Swofford & Maddison, 1992; Swofford & Olsen, 1990). De acuerdo con este criterio, se asigna un costo a cada transformación entre estados de carácter, por lo que es más flexible al permitir transformaciones que no son posibles bajo otros criterios. Sankoff (1975) y Sankoff & Cedergren (1983) desarrollaron un algoritmo general para calcular el número mínimo de pasos.

ACCTTRAN y DELTRAN

Cuando se optimizan los caracteres en un cladograma, hay algunas situaciones en que un carácter puede optimizarse de dos o más formas igualmente parsimoniosas. Por ejemplo, si

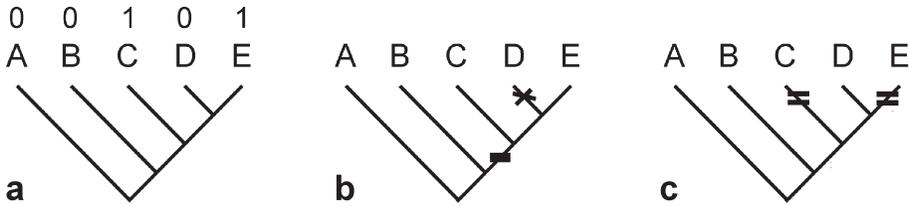


Fig. 55. ACCTRAN/ DELTRAN. a, cladograma con optimización ambigua; b, ACCTRAN (sinapomorfía y reversión); c, DELTRAN (paralelismo).

tenemos la situación de la figura 55a, podríamos optimizar el carácter como una sinapomorfía que revierte en D (Fig. 55b) o como un paralelismo entre C y E (Fig. 55c). La primera alternativa se conoce como ACCTRAN (*ACCElerates the TRANsformation*) y la segunda como DELTRAN (*DELays the TRANsformation*) (Kitching, 1992b). En muchos casos, puede haber diferentes resoluciones posibles, por lo que puede no ser sencillo distinguir entre ACCTRAN y DELTRAN.

Optimización de valores faltantes

Un problema potencial para las optimizaciones es el de los valores faltantes (Kitching, 1992b). Normalmente asignamos un valor numérico a cada taxón en la matriz de datos, pero hay dos situaciones en que esto no es posible:

- La estructura está presente en el taxón estudiado, pero ausente de los especímenes examinados; por ejemplo, porque están incompletos o porque son hembras y el carácter solo está presente en machos.
- El carácter puede “no aplicar”, es decir, que la codificación del carácter depende de la de otros caracteres; por ejemplo, un carácter referido a la venación alar en una especie áptera.

En cualquier caso, la solución consiste en asignar al taxón el estado de carácter que resulta más parsimonioso dada la posición del taxón en el cladograma. Entonces, solo aquellos caracteres para los cuales no hay valores faltantes afectarán la posición del taxón en el cladograma.

PESADO DE CARACTERES

Los métodos filogenéticos basados en el principio de parsimonia usualmente asumen que todos los caracteres poseen el mismo peso. Algunos autores consideran que es más adecuado aplicar algún tipo de pesado. Este asunto ha causado controversia (Neff, 1986; Schuh, 2000; Schuh & Brower, 2009; Wheeler, 1986). Hay distintos enfoques para el pesado de caracteres:

Pesado de caracteres *a priori*

Tradicionalmente, los sistemáticos evolutivos asignaron peso a los caracteres teniendo en cuenta su complejidad morfológica relativa, importancia funcional y significado adaptativo (Mayr & Bock, 2002). Estos criterios han sido criticados por los sistemáticos filogenéticos, quienes los consideraron subjetivos. Por ejemplo, si damos a los caracteres complejos mayor peso, deberíamos pesar menos a los caracteres que representan una reducción en la complejidad; sin embargo, estos últimos pueden ser excelentes caracteres diagnósticos como, por ejemplo, la ausencia de miembros en las serpientes (Schuh, 2000).

Neff (1986) argumentó que el pesado de los caracteres *a priori* es el único enfoque no circular y propuso que las hipótesis de caracteres deberían pesarse antes del análisis filogenético. Otros sistemáticos filogenéticos han argumentado que el pesado *a priori* produce resultados tan buenos como la confiabilidad en los caracteres (Goloboff, 1993; Wenzel, 1997). La bondad de un carácter no puede ser juzgada *a priori* y debería ser juzgada objetivamente en relación con la congruencia con los demás caracteres en el cladograma. De otro modo, podríamos invocar *ad infinitum* hipótesis de significado adaptativo y neutralidad selectiva (Schuh, 2000).

Compatibilidad

Bajo el enfoque de compatibilidad, se aplica una estrategia de pesado extremo, de “todo o nada”, considerando solo los caracteres perfectamente consistentes para construir el cladograma y dando al resto un peso de 0.

Pesado de caracteres sucesivo

Consiste en pesar los caracteres de acuerdo con su consistencia, por lo que los caracteres homoplásticos reciben un peso menor (Schuh & Brower, 2009). Farris (1969) formalizó el siguiente procedimiento:

- Calcular los cladogramas más parsimoniosos para una matriz de datos dando el mismo peso a todos los caracteres.

- Pesar los caracteres teniendo en cuenta su grado de acuerdo con el cladograma, por ejemplo empleando los índices de consistencia o de consistencia rescalados.
- Calcular los cladogramas más parsimoniosos teniendo en cuenta los pesos obtenidos en el paso anterior.
- Continuar este proceso hasta que los pesos se estabilicen.

Este procedimiento parte de pesos iniciales iguales y sucesivamente va determinando los pesos que los caracteres deberían recibir (Schuh, 2000). La consistencia de los caracteres y la función de pesado se aplican conjuntamente a toda la matriz de datos (Carpenter, 1988).

Platnick *et al.* (1991) encontraron que los caracteres que sustentan los grupos luego del pesado sucesivo son más consistentes que aquellos que lo hacen bajo pesos iguales. En 1996, estos autores sugirieron que los análisis bajo pesos iguales solo deberían considerarse como estimados preliminares y que el valor real de los caracteres solo puede evaluarse con el pesado. A pesar de que se considera que el pesado sucesivo es consistente con la lógica de la parsimonia (Farris, 1969), carece de un criterio de optimalidad que pueda medirse directamente (Schuh, 2000).

Pesado de caracteres implícito

Evalúa los cladogramas de acuerdo con los *pesos implícitos* de los caracteres analizados. De acuerdo con este enfoque, el cladograma más corto según sus pesos implícitos es autoconsistente, mientras que el cladograma que no es el más corto bajo los pasos que implica es autocontradictorio (Goloboff, 1993, 1995). Los pesos de los caracteres se asignan durante la construcción de los cladogramas con la finalidad de maximizar el ajuste total (la suma de todos los ajustes para todos los caracteres en el cladograma). Existen diferentes funciones de pesado:

- *Linear*: la misma diferencia de pasos es igualmente importante, no importa cuál sea la cantidad de homoplasia.
- *Convexa*: el valor de un carácter disminuye relativamente despacio cuando la homoplasia aumenta y se incrementa más rápidamente cuando la homoplasia alcanza su valor máximo.
- *Cóncava*: el valor de un carácter disminuye relativamente rápido cuando la homoplasia se incrementa y disminuye más lentamente cuando la homoplasia alcanza su valor máximo.

Una función cóncava es la más deseable, pues es la que da el peso máximo a los caracteres que definen mejor los grupos (Schuh & Brower, 2009). Se puede agregar una constante de conca-

vidad para cambiar la severidad de la función de pesado. Un valor de 0 mantiene la concavidad del índice de consistencia y valores más altos reducen la fuerza de la función de pesado (Schuh, 2000).

Pesado de caracteres moleculares

Las regularidades de los caracteres moleculares permiten implementar diferentes tipos de pesado (Kitching *et al.*, 1998). Los diferentes métodos pueden clasificarse de la siguiente forma (Hillis *et al.*, 1993):

- *Pesado a priori*: pesado uniforme (todas las bases reciben el mismo peso) y pesado no uniforme (las bases reciben pesos diferentes)
- *Pesado a posteriori*: pesado sucesivo (pesos de acuerdo con el nivel de homoplasia) y pesado dinámico (pesos de acuerdo con el nivel de homoplasia, pero incluyendo entre y dentro de posiciones)

MÉTODOS PROBABILÍSTICOS

A partir del desarrollo de la sistemática molecular se han propuesto diferentes métodos probabilísticos como una alternativa a los métodos de parsimonia. Éstos incluyen la verosimilitud máxima y la inferencia bayesiana.

Verosimilitud máxima

El concepto de verosimilitud se refiere a situaciones en las que, dados ciertos datos, debe decidirse cuál es la explicación más adecuada (Schmidt & Haeseler, 2009). Para ello es preciso formular un modelo específico (que no se cuestiona) y una hipótesis. En un contexto filogenético, se asume que las secuencias evolucionaron de acuerdo con un árbol y que las posibles hipótesis incluyen la estructura de los diferentes árboles, las longitudes de las ramas y los parámetros de la evolución de las secuencias. Al asignar valores a estos elementos, podemos computar la probabilidad de los datos bajo esos parámetros (Hillis, 1995; Martínez Castillo, 2007; Yang, 1994). La reconstrucción filogenética con verosimilitud máxima determina la topología de los árboles, las longitudes de las ramas y los parámetros de evolución del modelo (tasa de transiciones/ transversiones, frecuencias de bases, variación de las tasas entre sitios diferentes, etc.) que maximizan la probabilidad de observar los resultados obtenidos.

La reconstrucción filogenética con verosimilitud máxima incluye los siguientes pasos (Schuh & Brower, 2009; Swofford *et al.*, 1996):

- Comenzar con datos de secuencias alineadas.
- Designar un modelo de sustitución de nucleótidos basado en un árbol plausible (producido al utilizar un algoritmo de parsimonia o de distancia), que incluya parámetros como frecuencias de bases, probabilidades de transformaciones entre estados de carácter, proporción de sitios invariantes y un parámetro de heterogeneidad de tasas para los sitios variables.
- Utilizar un algoritmo heurístico para examinar los árboles alternativos.
- Para cada árbol, computar la verosimilitud de las distribuciones observadas en los estados de carácter para sitios particulares como la suma de las probabilidades de cada posible reconstrucción de estados de carácter ancestrales, de acuerdo con el modelo elegido.
- Computar la verosimilitud del árbol completo como el producto de la verosimilitud de todos los sitios.
- Elegir el árbol que posea la verosimilitud máxima.

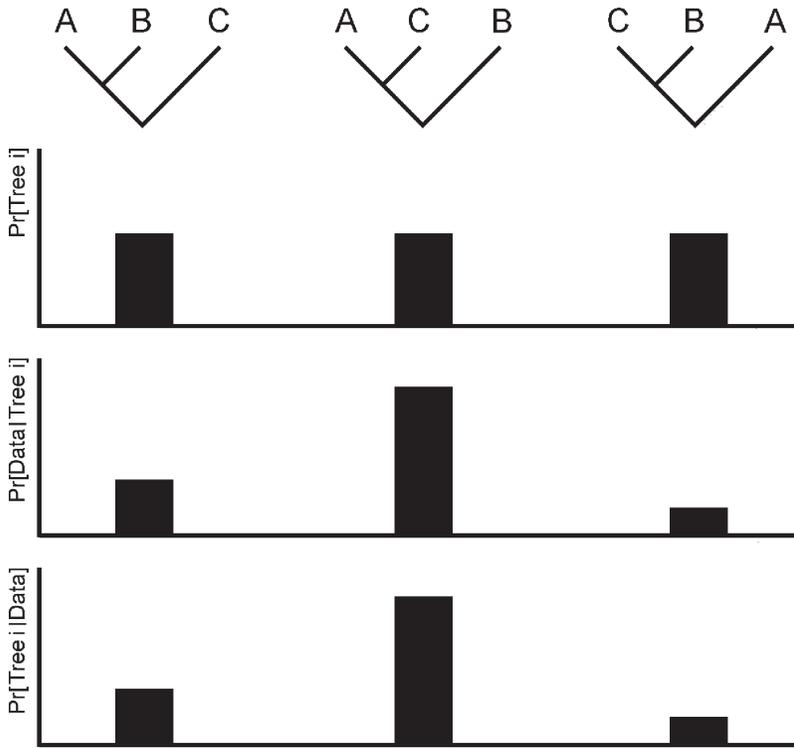


Fig. 56. Inferencia bayesiana.

Inferencia bayesiana

La inferencia bayesiana es el enfoque propuesto más recientemente para la inferencia filogenética (Huelsenbeck *et al.*, 2001; Larget & Simon, 1999; Martínez Castillo, 2007; Rannala & Yang, 1996; Ronquist *et al.*, 2009). Se relaciona con la verosimilitud máxima: la hipótesis óptima es la que maximiza la probabilidad posterior. De acuerdo con el teorema de Bayes, la probabilidad posterior para una hipótesis es proporcional a la verosimilitud multiplicada por la probabilidad previa de la hipótesis. El teorema de Bayes se expresa como:

$$\Pr[\text{Tree} \mid \text{Data}] = (\Pr[\text{Data} \mid \text{Tree}] \times \Pr[\text{Tree}]) / \Pr[\text{Data}]$$

Este teorema combina la probabilidad previa de un árbol ($\text{Pr}[\text{Tree}]$) con la verosimilitud ($\text{Pr}[\text{Data} \mid \text{Tree}]$) para producir una probabilidad posterior ($\text{Pr}[\text{Tree} \mid \text{Data}]$) (Fig. 56):

- *Probabilidad previa de un árbol*: probabilidad de un árbol antes de que se hayan hecho las observaciones. Típicamente, todos los árboles son considerados igualmente probables *a priori*; sin embargo, se puede utilizar alguna otra observación para dar a algunos árboles mayor probabilidad previa.
- *Verosimilitud*: es proporcional a la probabilidad de las observaciones sobre el árbol, la cual requiere de supuestos específicos acerca de los procesos que generan dichas observaciones.
- *Probabilidad posterior de un árbol*: probabilidad del árbol condicionada a las observaciones, la cual se obtiene combinando la probabilidad previa y la verosimilitud para cada árbol de acuerdo con la fórmula de Bayes.

Al igual que el análisis de verosimilitud máxima, el análisis bayesiano permite implementar modelos de evolución de secuencias para todos los datos y para diferentes particiones de los mismos (San Mauro & Agorreta, 2010). Dado que las funciones de verosimilitud para los modelos filogenéticos son muy complejas para integrar analíticamente, el método bayesiano utiliza los procedimientos de cadena de Markov Monte Carlo (Altekar *et al.*, 2004; Gilks *et al.*, 1996; Hastings, 1970).

OTROS ENFOQUES FILOGENÉTICOS

Además de los algoritmos basados en el principio de la parsimonia y probabilísticos, se han propuesto otros enfoques como la compatibilidad de caracteres, los enunciados de tres taxones y los métodos de distancia.

Compatibilidad de caracteres

La compatibilidad de caracteres, también conocida como análisis de *cliques*, fue desarrollada como un enfoque alternativo a la parsimonia. Se basa en el supuesto que el conjunto mayor de caracteres compatibles, el cual se denomina *clique*, provee la mejor estimación de la filogenia (Fig. 57). De acuerdo con esto, los grupos mejor sustentados en un cladograma son aquellos definidos por la mayor cantidad posible de caracteres perfectamente compatibles (Estabrook, 1984; Estabrook *et al.*, 1976; Felsenstein, 1982; Le Quesne, 1983; Meacham, 1984; Meacham & Estabrook, 1985). Por otro lado, Farris & Kluge (1979) discutieron algunos problemas del análisis de compatibilidad:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| A | 1 | 0 | 1 | 0 |
| B | 1 | 1 | 0 | 1 |
| C | 0 | 0 | 1 | 0 |
| D | 1 | 1 | 0 | 1 |

a

| | | | |
|-----|----|----|----|
| ABD | BD | AC | BD |
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| C | AC | BD | AC |

b

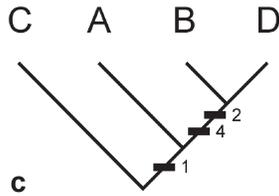


Fig. 57. Compatibilidad de caracteres. a, matriz de datos; b, *cliques*; c, cladograma.

- Para cualquier conjunto de taxones puede haber más de un *clique* máximo y no existen criterios para elegir uno de ellos.
- Una vez que se ha identificado el *clique* máximo, no está claro qué ocurre con los demás caracteres, los cuales aparentemente son descartados.
- Cuanto mayor homoplasia, más limitado es el soporte de cualquier *clique* porque todos los caracteres deben ser únicos para el grupo que ellos definen.

Enunciados de tres taxones

Nelson & Platnick (1991) propusieron recodificar los caracteres como enunciados de tres taxones que representan enunciados de homología mínimos (donde un taxón es más cercano a un segundo que a un tercero). La matriz de datos con los caracteres recodificados de esta manera se analiza con un algoritmo de parsimonia convencional (Kitching *et al.*, 1998; Schuh, 2000).

Como ejemplo, comparemos una matriz original (Fig. 58a) con la matriz donde los caracteres se recodificaron como enunciados de tres taxones (Fig. 58b). El análisis de la matriz

original produce el cladograma de la figura 58c, mientras que el análisis de la matriz recodificada produce el cladograma de la figura 58d. Ambos análisis recuperan el grupo BC, pero en el análisis de enunciados de tres taxones se manufactura el grupo ABC, no sustentado por ninguna sinapomorfía.

Nelson & Platnick (1991) consideraron que este enfoque representaría un uso más preciso de la parsimonia y ayudaría a reducir el número de cladogramas igualmente parsimoniosos. Algunos autores han considerado válido el uso de este enfoque (de Pinna, 1996; Kitching *et al.*, 1998; Nelson, 1993; Nelson *et al.*, 2003; Platnick, 1993; Siebert & Williams, 1998; Williams, 2002; Williams & Ebach, 2005, 2009), pero también ha habido numerosas críticas (De Laet & Smet, 1998; Farris, 2011; Farris & Kluge, 1998; Kluge, 1993; Kluge & Farris, 1999; Schuh & Brower, 2011; Wiley & Lieberman, 2011) que muestran que el análisis de enunciados de tres taxones no es consistente con la justificación ofrecida por la parsimonia, porque no minimiza el número de hipótesis *ad hoc* de homoplasia, tratando como independientes valores que están relacionados. Además, la transformación a enunciados de tres taxones implica pérdida de información, pues impide recuperar la matriz original (Farris, 2000). Los enunciados de tres

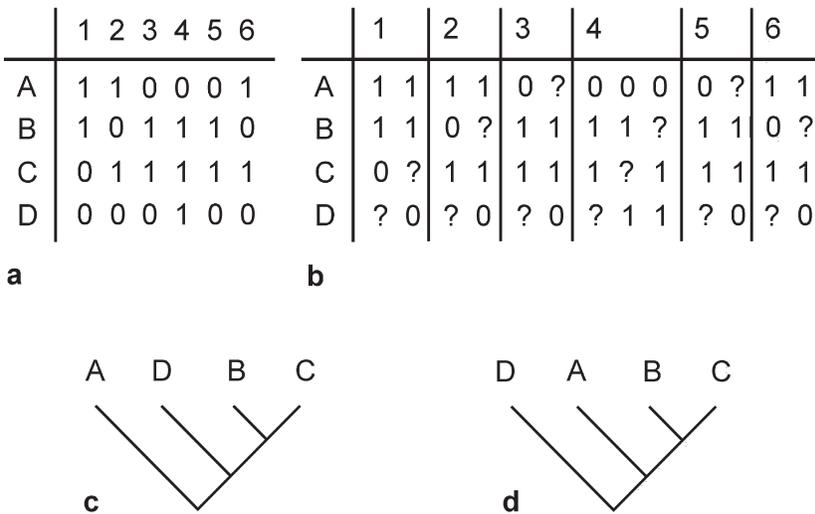


Fig. 58. Enunciados de tres taxones. a, matriz de datos original; b, matriz recodificada; c, cladograma obtenido de la matriz original; d, cladograma obtenido de la matriz recodificada.

taxones no proporcionan una evaluación satisfactoria de la homología porque no solo puede haber contradicciones internas sino que se excluyen sistemáticamente las homologías ocasionadas por reversiones, lo que lleva a la manufactura de grupos que no están sustentados por la evidencia (Farris *et al.*, 2001). Por otra parte, como ya vimos en el capítulo 2, la justificación filosófica de este enfoque, el cladismo de patrón, se encuentra fuera del paradigma evolutivo, por lo cual no es un método filogenético adecuado (Wiley & Lieberman, 2011).

Métodos de distancia

Los métodos de distancia se basan en el supuesto que la similitud entre secuencias, que mide el número de cambios que ocurre en las ramas (distancia evolutiva), puede asimilarse con una relación filogenética (Cavalli-Sforza & Edwards, 1967; Fitch & Margoliash, 1967; Martínez Castillo, 2007; Quicke, 1993; Roch, 2010; Williams, 1992b; van de Peer, 2009). Estos métodos incluyen el análisis de agrupamientos (*cluster analysis*) y métodos de optimalidad como la evolución mínima. Los métodos de agrupamiento fueron desarrollados originalmente por la taxonomía numérica para detectar similitud global. En el método de *neighbor-joining*, las secuencias de ADN o de aminoácidos se convierten en una matriz de distancias a partir de la cual se construye el árbol filogenético (Saitou & Nei, 1987). Los métodos de optimalidad calculan la desviación ajustada de las distancias observadas entre pares de taxones, la cual se estima a partir de la matriz de los datos y de la distancia que separa esos taxones en el cladograma. En el método de evolución mínima, el criterio de optimalidad es la suma de las longitudes de las ramas, optimizada de acuerdo con el criterio anterior (San Mauro & Agorreta, 2010).

La construcción de un cladograma mediante las distancias que aportan los datos de secuencias involucra los siguientes pasos (Williams, 1992b):

- *Convertir las secuencias alineadas en una matriz de distancias:* la distancia representa el grado de disimilitud entre dos taxones; por ejemplo, cuenta el número de posiciones en las cuales difieren y lo expresa como un porcentaje o como un valor numérico. Una matriz de distancias es una matriz simétrica de taxones x taxones que especifica las distancias entre todos los pares de taxones.
- *Construir los árboles a partir de la matriz:* como ya hemos visto, existen varios métodos que permiten obtener un árbol a partir de la matriz.
- *Evaluar los árboles obtenidos:* se elige el mejor árbol utilizando algún estadístico que permita comparar los árboles obtenidos.

Los métodos de distancia fueron utilizados originalmente para reconstruir árboles filogenéticos basados en secuencias de aminoácidos de la enzima citocromo oxidasa c (Fitch & Margoliash, 1967). Luego, su uso se extendió al análisis de secuencias de aminoácidos y de nucleótidos (Williams, 1992b). Sin embargo, han sido criticados en lo referente a la medición de las distancias entre los taxones y su significado filogenético (Brower *et al.*, 1996; Carpenter, 1990; Farris, 1981, 1985; Schuh & Brower, 2009; Williams, 1992b).

COMPARACIÓN DE LOS MÉTODOS

Para comparar entre sí los diferentes métodos filogenéticos disponibles, se han considerado cinco propiedades (Page & Colmes, 1998):

- *Eficiencia*: es el tiempo que le toma a un programa de cómputo para encontrar un cladograma.
- *Poder*: es el número de datos que son necesarios para arribar al resultado correcto.
- *Consistencia*: es la propiedad de aproximarse al árbol verdadero cuando se agregan más datos.
- *Robustez*: mide la sensibilidad de un método ante violaciones al modelo implícito.
- *Contrastabilidad*: se refiere a la capacidad de un método para poner a prueba o contrastar un modelo particular.

Hasta la fecha, ninguno de los métodos parece satisfacer los cinco criterios (Holder & Lewis, 2003; Page & Holmes, 1998). Todos los métodos enfatizan uno o más de ellos, por ejemplo, los métodos de parsimonia y de distancia son extremadamente rápidos (eficientes), pero los segundos no son robustos en relación con su supuesto implícito de un reloj molecular. La verosimilitud máxima es consistente pero computacionalmente muy ineficiente.

Para análisis de datos moleculares, se ha argumentado que los métodos de parsimonia son muy eficientes para análisis de matrices grandes y son robustos si las ramas del cladograma son cortas (San Mauro & Agorreta, 2010). Quienes prefieren los métodos de parsimonia lo justifican por su realismo, generalidad y economía de supuestos (Goloboff, 2003). No obstante, su principal objeción desde el punto de vista molecular es que no serían consistentes bajo ciertos modelos de evolución por lo que aun agregando más datos, podrían dar el cladograma “incorrecto” (Page & Holmes, 1998).

Desde otra perspectiva, Steel *et al.* (1993) señalaron que este no es necesariamente el caso y Farris (1999) demostró que la verosimilitud máxima también puede ser inconsistente en

casos complejos. La explicación típica de la inconsistencia se conoce como *atracción de ramas largas* (*long-branch attraction*) (Felsenstein, 1978; Swofford *et al.*, 2001) y ocurre cuando dos ramas largas, con muchos paralelismos y situadas cerca, se “atraen”, es decir, el criterio de parsimonia tiende a juntarlas a pesar de que no constituyan un grupo monofilético.

Swofford *et al.* (1996) argumentaron que la parsimonia carece de un modelo explícito de evolución, por lo que le resulta difícil tratar con un alto grado de homoplasia (cambios paralelos, convergentes o reversiones) cuando se analizan secuencias muy divergentes. En este caso, se pueden introducir pesos mediante matrices de pasos y así incorporar supuestos acerca de los costos que implican ciertos cambios (por ejemplo, transiciones y transversiones). Es importante señalar que la verosimilitud máxima es sensible al fenómeno opuesto, conocido como *repulsión de ramas largas* (*long-branch repulsion*) (Siddall, 1998a), en el cual las ramas largas de taxones cercanamente tienden a dar resultados erróneos.

Una ventaja de los métodos de distancia es que son relativamente rápidos, siendo relativamente eficientes cuando la divergencia entre las secuencias es baja (Holder & Lewis, 2003). Una desventaja fundamental es la pérdida de información cuando las secuencias se convierten a distancias porque hace imposible analizar la evolución de sitios individuales, produciendo solo un estimado global (Page & Holmes, 1998).

Algunos autores basan su preferencia por la verosimilitud máxima en su fundamento estadístico, que la haría más robusta al estimar filogenias moleculares (Holder & Lewis, 2003; Whelan *et al.*, 2001). Otros consideran que la teoría de probabilidad de frecuencias, en que se basa la verosimilitud máxima, es inapropiada para hacer inferencias históricas (Siddall & Kluge, 1997). En resumen, las principales críticas que ha recibido la verosimilitud máxima se relacionan con el hecho que los resultados varían según el modelo de evaluación de secuencias empleado (Page & Holmes, 1998; Whelan *et al.*, 2001) y que es muy lenta computacionalmente; en particular, cuando hay que analizar un número muy grande de secuencias (Holder & Lewis, 2003; San Mauro & Agorreta, 2010).

La inferencia bayesiana tiene la ventaja de su fuerte conexión con un marco estadístico (Holder & Lewis, 2003). Cada nodo del árbol obtenido posee una probabilidad posterior asociada (la fracción de veces que el clado existe entre los árboles muestreados) que se puede usar como medida de soporte del nodo (San Mauro & Agorreta, 2010). Sus desventajas parten del hecho que se deben especificar los parámetros de las probabilidades previas y esto puede ser difícil de determinar (Holder & Lewis, 2003). Típicamente requieren corridas muy largas (millones de generaciones, comenzando desde diferentes estados iniciales) para asegurar una búsqueda adecuada de árboles. Se ha sugerido que el enfoque bayesiano es más rápido y com-

putacionalmente menos demandante que la verosimilitud máxima usando los mismos modelos o incluso modelos más complejos. Sin embargo, tendrían objetivos diferentes: el enfoque bayesiano explora toda la distribución posterior de los árboles y parámetros, mientras que la verosimilitud máxima solo busca el árbol y parámetros que maximicen la verosimilitud (San Mauro & Agorreta, 2010).

Otra manera de comparar los métodos es en relación con su base epistemológica. La opinión más frecuente entre quienes prefieren los métodos de parsimonia es que éstos se enmarcan en el enfoque hipotético-deductivo popperiano, mientras que la verosimilitud máxima y los métodos bayesianos son inductivos (Kluge, 2001a; Siddall, 2001; Siddall & Kluge, 1997). Desde una perspectiva epistemológica general, Bunge (2006) rechazó el enfoque bayesiano dado que no permite contrastar las hipótesis; otros autores han interpretado que la verosimilitud máxima permite evaluar el grado de corroboración de Popper (De Queiroz & Poe, 2001, 2003; Faith & Trueman, 2002). Finalmente, Goloboff (2003) ha mostrado que la parsimonia puede justificarse por modelos muy diferentes (ya sean muy complejos o muy simples), lo cual sugiere que posee un lugar único entre otros métodos filogenéticos.

SOPORTE DE LOS CLADOGRAMAS

Una vez que hemos obtenido un cladograma es posible establecer cuál es su grado de soporte. Hay varios criterios estadísticos sencillos que miden el ajuste de los datos al cladograma. Estos incluyen la longitud, el índice de consistencia, el índice de retención y el índice de exceso de homoplasia.

Longitud

Es el número total de cambios o pasos entre los estados de carácter que sustentan las relaciones de los taxones en el cladograma (Lipscomb, 1998). Cuanto mejor sea el ajuste de los datos al cladograma, menor será la cantidad de homoplasias que se requieran. Un cladograma con longitud menor ajusta los datos mejor que uno más largo porque minimiza la cantidad de homoplasias, es decir, es más parsimonioso.

Como ejemplo consideremos la matriz de datos de la figura 59a. Al analizar estos cuatro caracteres (3 y 4 son aditivos u ordenados), obtenemos el cladograma de la figura 59b. El carácter 1 (Fig. 59c) tiene un paso, el carácter 2 (Fig. 59d) tiene dos pasos, el carácter 3 (Fig. 59e) tiene tres pasos y el carácter 4 (Fig. 59f) tiene cuatro pasos. La longitud total del cladograma es 10.

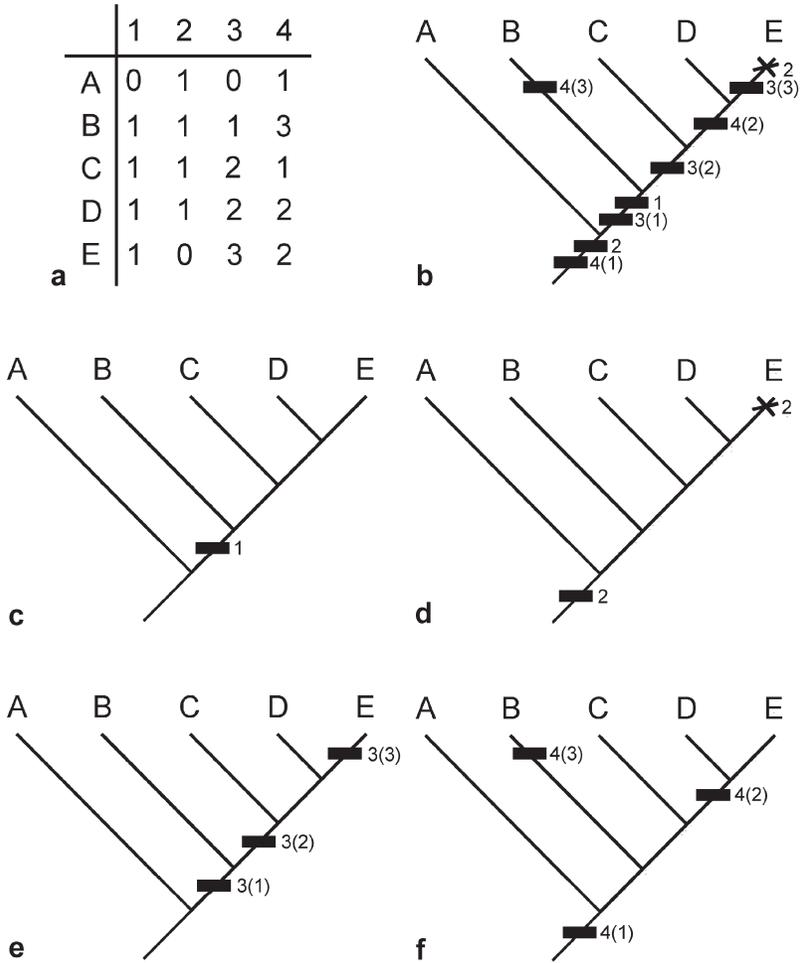


Fig. 59. Estadísticos. a, matriz de datos; b, cladograma con todos los caracteres (longitud = 10, CI = 0.8 y RI = 0.77); c, carácter 1 (longitud = 1, ci = 1.0 y ri = 1.0); d, carácter 2 (longitud = 2, ci = 0.5 y ri = 0.66); e, carácter 3 (longitud = 3, ci = 1.0 y ri = 1.0); f, carácter 4 (longitud = 4, ci = 0.75 y ri = 0.5).

Índice de consistencia

Mide la cantidad relativa de homoplasia. Se calcula como el número de pasos esperados entre los estados de carácter dividido por el número real de pasos. Fue propuesto por Farris (1969). Su fórmula es:

$$ci = m / s$$

donde m es el número mínimo de cambios esperados entre los estados de carácter y s es el número de cambios observados en los mismos. Los valores del índice de consistencia van de 1 (ajuste perfecto, nada de homoplasia) a cerca de 0 (peor ajuste posible).

El índice de consistencia para los cuatro caracteres antes examinados (Fig. 59c-f) es:

Carácter 1: $ci = 1 / 1 = 1.0$

Carácter 2: $ci = 1 / 2 = 0.5$

Carácter 3: $ci = 3 / 3 = 1.0$

Carácter 4: $ci = 3 / 4 = 0.75$ (Si se lo tratara como no ordenado, $ci = 1$)

El índice de consistencia de todos los caracteres juntos, llamado índice de consistencia global (Farris, 1989), es:

$$CI = \Sigma m / \Sigma s$$

En el ejemplo (Fig. 59b):

$$CI = 8 / 10 = 0.8$$

Índice de retención

Es otra medida de la cantidad relativa de homoplasia en el cladograma. Mide la cantidad de homoplasia observada en función de la homoplasia posible en los datos (Farris, 1989a; Siebert, 1992). Su fórmula es:

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

donde g es el número más alto de cambios que podría tener el carácter en el cladograma, s es el número de cambios observados y m es el número mínimo de cambios. Los valores del índice de retención van de 1 (ajuste perfecto) a 0 (peor ajuste). En contraste con el índice de consis-

tencia, el índice de retención puede alcanzar el valor 0 cuando un carácter no es informativo, por ejemplo, una autapomorfía o una sinapomorfía de todo el grupo analizado.

El índice de retención para los cuatro caracteres examinados antes (Fig. 59c-f) es:

| | |
|-------------|------------------------------|
| Carácter 1: | $r_i = 4 - 1 / 4 - 1 = 1.0$ |
| Carácter 2: | $r_i = 4 - 2 / 4 - 1 = 0.66$ |
| Carácter 3: | $r_i = 4 - 3 / 4 - 3 = 1.0$ |
| Carácter 4: | $r_i = 5 - 4 / 5 - 3 = 0.5$ |

El índice de retención para todos los caracteres juntos (índice de retención global) es:

$$CI = \Sigma g - s / \Sigma g - m$$

En el ejemplo (Fig. 59b):

$$RI = 7 / 9 = 0.77$$

EJERCICIO 13

Con base en la siguiente matriz de datos (modificada de Contreras Medina & García Sandoval, 2004):

- Obtén el cladograma más parsimonioso con algún programa filogenético (por ejemplo, NONA, Goloboff, 1998b; PAUP, Swofford, 2003; TNT, Goloboff *et al.*, 2008).
- Calcula los índices de consistencia y retención globales.
- Elimina las autapomorfias y obtén el cladograma más parsimonioso.
- Compara los índices de ambos análisis y discute sus diferencias.

| | |
|------|---------------------|
| raíz | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| Wus | 1 0 1 0 1 1 0 0 1 0 |
| Yus | 1 0 1 0 1 1 1 0 0 0 |
| Sus | 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 |
| Aus | 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 |
| Bus | 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 |

Índice de consistencia rescalado

Aun cuando el ajuste de un carácter en el cladograma sea el peor posible, el índice de consistencia nunca alcanzará el valor 0, pero esto sí puede ocurrir con el índice de retención. Farris

(1989a) formuló el *índice de retención rescalado*, el cual resulta de multiplicar los índices de consistencia y retención y se usar en el pesado sucesivo de caracteres. Su fórmula es:

$$rci = ci \times ri = (m / s) \times (g - s / g - m)$$

Índice de exceso de homoplasia

Esta medida fue desarrollada por Archie (1989) para resolver las deficiencias del índice de consistencia. Este índice aleatoriza la información de los caracteres para obtener un estimado del comportamiento de los caracteres para que se compare con el comportamiento real de los mismos (Siebert, 1992). La homoplasia observada (el número de pasos por encima del mínimo requerido) se compara con la cantidad máxima teórica de homoplasia (el número de pasos del conjunto de caracteres aleatorizados por encima del mínimo teórico requerido).

EVALUACIÓN DEL SOPORTE DE GRUPOS

Existen pruebas estadísticas diseñadas para proveer alguna medida de confianza en los resultados de un análisis filogenético. Un grupo estará mejor sustentado cuanto más evidencia lo favorezca y menos evidencia lo contradiga (Farris *et al.*, 2003). Algunas de estas pruebas son las siguientes:

Bootstrapping

Esta técnica (Efron, 1979; Efron & Tibshirani, 1993) fue aplicada por primera vez en análisis filogenéticos por Felsenstein (1985a). Algunos caracteres de la matriz de datos se eliminan al azar, pero el tamaño original de la matriz se mantiene replicando algunos de los caracteres que quedan (Kitching, 1992b; Kopuchian & Ramírez, 2011; Schuh, 2000). Después de esto, se llevan a cabo numerosos remuestreos. Los resultados del *bootstrapping* se reportan como la proporción de los cladogramas en que dichos grupos aparecen, lo cual proporciona un intervalo de confianza en los resultados (Harshman, 1994; Li & Zharkikh, 1994; Sanderson, 1989).

A pesar de que el *bootstrapping* se aplica ampliamente, su utilización es objeto de controversia. Algunas objeciones se centran en problemas estadísticos, mientras que otras se asocian con el rechazo a las pruebas estadísticas para análisis filogenéticos (Sanderson, 1995). Los resultados parecen ser afectados negativamente por la presencia de autapomorfías (Carpenter, 1996) y algunos otros autores han argumentado en contra de interpretar las frecuencias de *bootstrap* como confianza en la monofilia, dado que los caracteres no han sido muestreados al azar en poblaciones distribuidas idénticamente (Carpenter, 1992b, 1996; Kluge & Wolf,

1993). Diferentes clados de un cladograma pueden variar en sus valores de *bootstrap*, incluso en ausencia de homoplasia (Siddall, 1995).

Jackknifing

Fue propuesto por Lanyon (1985). Produce seudorréplicas en las cuales un taxón (o más) se remueve de la matriz por vez, analizando todas las eliminaciones posibles (Kitching, 1992b; Kopuchian & Ramírez, 2011). Los resultados del *jackknifing* se interpretan como la proporción de los cladogramas en que cada clado aparece.

Aparentemente, el *jackknifing* es superior a otros enfoques, debido a que no atribuye soporte a los datos cuando éste no existe, no es afectado por la presencia de autapomorfias y no produce resultados variables para diferentes clados solo porque éstos estén sustentados por un número diferente de sinapomorfias (Schuh, 2000). Siddall (1995) desarrolló un índice de monofilia, basado en el *jackknifing*, que permite determinar cuán estables son los clados en el cladograma más parsimonioso.

Soporte de Bremer

Fue propuesto por Bremer (1988, 1994) para determinar el soporte de las ramas en correspondencia con los datos originales. Esta medida se basa en el número de pasos extra que son necesarios para perder una rama en el cladograma de consenso de los cladogramas subóptimos, es decir, aquellos que requieran más pasos que el cladograma más parsimonioso (Schuh, 2000). Los resultados, llamados valores de soporte de Bremer, se reportan usualmente para cada rama del consenso de los cladogramas que poseen un paso más que el más parsimonioso, dos pasos más, etc. Cuanto más alto el valor de soporte de Bremer, más fuerte es el soporte de un clado.

Aún no está claro cuál es el significado de los valores de soporte de Bremer, a causa de la complejidad de las interacciones entre los caracteres. Adicionalmente, como es difícil hallar todos los cladogramas que son un cierto número de pasos más largos que el más parsimonioso, los programas de cómputo pueden reportar distintos números de cladogramas subóptimos, lo que podría influir en los valores de soporte resultantes (Schuh, 2000).

Pruebas de aleatorización

Otro enfoque para evaluar el soporte de grupos consiste en aleatorizar los datos, asumiendo que datos aparentemente informativos podrían alcanzar una estructura solo al azar. Fueron propuestas independientemente por Archie (1989) y Faith & Cranston (1991). Estas pruebas permutan estados de carácter al azar entre los taxones, siendo tratado cada carácter indepen-

dientemente durante el proceso de permutación. Se hacen numerosas permutaciones, se obtienen los cladogramas y se comparan los cladogramas derivados de los datos aleatorizados con los originales para establecer límites de confianza, usualmente al 95% (Schuh, 2000). Se han propuesto dos tipos de comparaciones: entre longitudes de los cladogramas resultantes (*permutation tail probability* o PTP) y entre grupos monofiléticos (*topology dependent permutation tail probability* o T-PTP).

Faith & Cranston (1991) consideraron que las pruebas de permutación proporcionan un criterio absoluto para juzgar hipótesis filogenéticas. Carpenter (1992b) consideró que estas pruebas constituyen una aplicación errónea de la estadística, al no proporcionar pruebas de las hipótesis en sí mismas y asumir que el número y frecuencias de los estados de carácter permanecen constantes. Källersjö *et al.* (1992) propusieron una modificación de estas pruebas para eliminar el inconveniente que en ocasiones indican una significancia alta para datos ambiguos. Carpenter *et al.* (1998) concluyeron que estas pruebas pueden atribuir significancia alta para datos que soportan grupos irresueltos. Slowinski & Crother (1998) encontraron empíricamente que las pruebas de PTP poseen bajo poder discriminante, con probabilidades significativas a menudo asociadas con cladogramas que poseen escasa resolución.

Distribución de las longitudes de los cladogramas (DCL)

Es posible examinar las distribuciones de las longitudes de todos los cladogramas dicotómicos posibles para un determinado conjunto de datos como indicador de señal filogenética de los datos (Hillis, 1991; Huelsenbeck, 1991). Dada una distribución de longitudes de cladogramas casi simétrica, muchos cladogramas serán solo unos pocos pasos más largos que el cladograma más parsimonioso, considerándose que la señal filogenética es débil. Si la distribución de las longitudes de los cladogramas está fuertemente sesgada hacia la izquierda (es decir que hay una “cola” a la izquierda de la distribución), significará que hay pocos cladogramas que sean poco más largos que la solución más parsimoniosa y podremos considerar que la señal filogenética es fuerte (Kitching *et al.*, 1998).

Esta medida no es afectada por el número de caracteres y no necesariamente refleja el grado en que las conclusiones se corroboran. También sufre de algunas dificultades prácticas, por ejemplo, solo trabaja con cladogramas dicotómicos (Kitching *et al.*, 1998).

Remoción de caracteres

La estabilidad de un clado puede evaluarse de acuerdo con el número mínimo de caracteres que, cuando son removidos, hacen que se pierda la resolución de un clado (Davis, 1993). Se

considera que un clado se “pierde” cuando no se encuentra en el cladograma de consenso estricto. Con el objeto de contrarrestar la interacción entre los distintos caracteres, éstos se van eliminando de a uno por vez de la matriz y se obtienen los cladogramas respectivos. A partir de ellos, es posible calcular la frecuencia con que aparecen distintos clados.

El índice de estabilidad de clados (CSI por sus siglas en inglés) es el cociente entre este número mínimo de caracteres y el número de caracteres informativos en la matriz de datos. Sus valores varían entre 1 (todos los caracteres informativos deben ser eliminados para que el clado sea removido) y 0 (ausencia del cladograma de consenso de todo el conjunto de caracteres).

Remuestreo simétrico

Cuando los caracteres analizados poseen diferentes pesos *a priori*, los valores que reportan el *bootstrapping* y el *jackknifing* pueden estar distorsionados, ya sea porque subestiman o sobrestiman los valores de soporte de los grupos (Goloboff *et al.*, 2003). El remuestreo simétrico evita estas distorsiones al igualar la probabilidad de incrementar el peso de un carácter con la probabilidad de disminuirlo. Se calcula con el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008).

CLADOGRAMAS MÚLTIPLES

El resultado de un análisis filogenético puede consistir en dos o más cladogramas. Esto puede ocurrir porque el análisis de la matriz de datos produjo dos o más cladogramas igualmente parsimoniosos o porque la evidencia incluía dos o más fuentes de datos diferentes que fueron analizadas independientemente (usualmente, evidencia morfológica y molecular). En estos casos, podríamos querer mostrar cuál es la información que los cladogramas tienen en común, lo cual se hace obteniendo cladogramas de consenso o subcladogramas podados comunes, estos últimos seleccionados por sus pesos sucesivos o por la decisividad de los datos.

Cladogramas de consenso

Los cladogramas de consenso combinan la información de los diferentes cladogramas (Fig. 60). Existen distintos tipos (Amorim, 1994; Kitching, 1992b; Schuh, 2000):

- *Cladograma de consenso estricto* (Nelson, 1979): contiene solo los clados que existen en todos los cladogramas de entrada (Fig. 60d). Nixon & Carpenter (1994) sugirieron que el término *cladograma de consenso* debería reservarse para el cladograma de consenso estricto y recomendaron llamar a los demás tipos *cladogramas de compromiso* debido a que, aunque

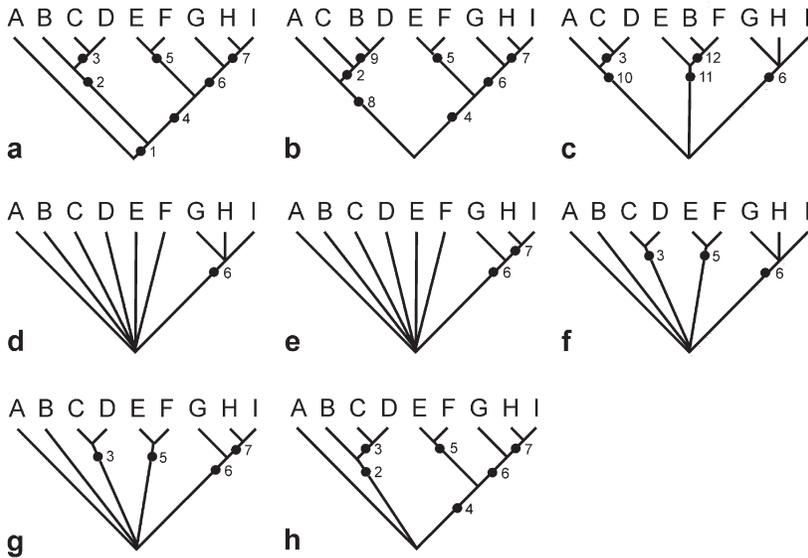


Fig. 60. Cladogramas de consenso. a-c, cladogramas originales; d, cladograma de consenso estricto; e, cladograma de consenso combinable; f, cladograma de consenso de Adams; g, cladograma de consenso de mayoría; h, cladograma de consenso de Nelson.

sean mejor resueltos que los cladogramas de consenso estricto, no constituyen exactamente un resumen de todos los cladogramas de entrada. Kitching *et al.* (1998), si bien aceptaron esta distinción básica, consideraron que también hay diferencias fundamentales entre los demás tipos, por lo que sugirieron conservar el término general *cladograma de consenso*.

- *Cladograma de consenso de componentes combinables o semiestricto* (Bremer, 1990; Page, 1993a): contiene solo los clados que se encuentran en al menos uno de los cladogramas de entrada, pero solo los compatibles o no conflictivos con el resto de los cladogramas de entrada (Fig. 60e).
- *Cladograma de consenso de Adams* (Adams, 1972; McMorris, 1983): coloca en la raíz del cladograma de consenso a todos los clados inestables (Fig. 60f). Puede resultar útil cuando los cladogramas de entrada difieren entre sí debido a que algunos taxones aparecen en posiciones muy divergentes pero hay una estructura común (Page, 1993a), incluso si llega a contener clados que no aparezcan en ninguno de los cladogramas de entrada y que no estén sustentados por caracteres (Wiley *et al.*, 1991).

- *Cladograma de consenso de mayoría* (Margush & McMorris, 1981): contiene los clados que se encuentran en más del 50% de los cladogramas de entrada (Fig. 60g). Se ha considerado como el más inadecuado de los cladogramas de consenso, debido a que clados incongruentes con el cladograma de consenso podrían existir en el 49.9% de los cladogramas de entrada que no contribuyeron a formarlo (Schuh, 2000).
- *Cladograma de consenso de Nelson* (Nelson, 1979; Page, 1989a, 1993a): contiene todos los clados replicados y todos los clados no replicados que pueden combinarse con los replicados y entre sí (Fig. 60h).

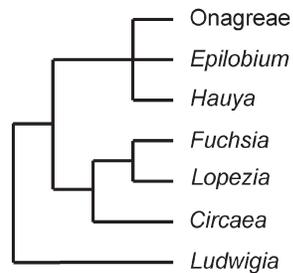
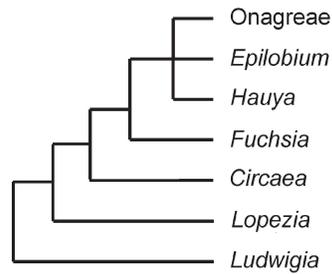
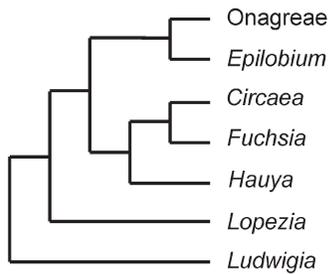
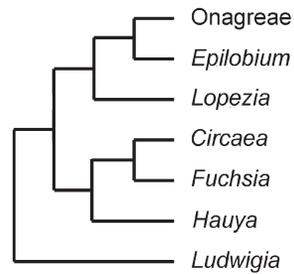
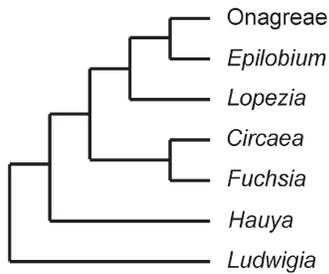
Los cladogramas de consenso pueden utilizarse con diferentes objetivos (Barrett *et al.*, 1991; Nixon & Carpenter, 1996a; Wilkinson, 1994):

- Encontrar los puntos de acuerdo entre un conjunto de cladogramas igualmente parsimoniosos, obtenidos de un mismo conjunto de datos.
- Encontrar clados en común entre cladogramas obtenidos a partir de análisis separados de distintas matrices de datos, las cuales luego podrían combinarse.
- Estimar el grado de acuerdo entre diferentes conjuntos de datos.
- Estimar el grado de acuerdo entre cladogramas obtenidos a partir de distintas matrices de datos que no pueden combinarse.
- Examinar el grado de acuerdo entre los resultados de diferentes métodos aplicados a la misma matriz de datos.
- Investigar la existencia de patrones comunes en la evolución de distintos clados (por ejemplo, huéspedes y parásitos) o diferentes clados y las mismas áreas geográficas.
- Utilizar el cladograma de consenso de mayoría para resumir los resultados del *bootstrapping*.
- Utilizar el cladograma de consenso estricto para estimar el soporte de ramas particulares en un cladograma.

Los cladogramas de consenso han sido criticados debido a que no proporcionan la explicación más eficiente de los datos en que se basan los cladogramas de entrada (Miyamoto, 1985). Bremer (1985), sin embargo, destacó su relevancia para construir clasificaciones, ya que resumen información de taxones con alto soporte en los datos.

EJERCICIO 14

Los siguientes cladogramas de seis géneros y una tribu de la familia de plantas Onagraceae (Conti *et al.*, 1993) se obtuvieron a partir de cinco conjuntos de datos diferentes. Con base en ellos, obtén los cladogramas de consenso estricto, de mayoría y de Nelson.



Subcladograma podado común (*common pruned subcladogram*)

Los cladogramas de consenso contienen el mismo número de taxones analizados originalmente. Una manera diferente de comparar cladogramas consiste en buscar subcladogramas podados comunes (Kitching *et al.*, 1998), los cuales muestran solo los clados y taxones comunes a dos o más cladogramas. El subcladograma podado común es el cladograma que resulta de podar el menor número de ramas de los cladogramas originales. Este enfoque resulta útil cuando la posición de uno o más taxones es incongruente entre los cladogramas comparados (Kitching *et al.*, 1998).

Pesos sucesivos

El enfoque de pesos sucesivos puede usarse para reducir el número de cladogramas igualmente parsimoniosos. La ventaja de este enfoque es que los resultados pueden resultar más útiles que los cladogramas de consenso, dado que habría un cladograma (o unos pocos) describiendo los datos óptimamente en lugar de un cladograma de consenso de escaso poder explicativo (Carpenter, 1988).

En algunos casos, este procedimiento nos impide seleccionar uno de los cladogramas originales, debido a que ninguno de los cladogramas encontrados luego del pesado se encuentra entre los cladogramas originales (Schuh, 2000). Platnick *et al.* (1991), sin embargo, consideraron que aun en esta situación el (los) cladograma(s) resultantes debería(n) ser preferido(s), porque preferir que todos los cladogramas posean el mismo peso (como los cladogramas originales) favorece a los caracteres con menor poder explicativo.

Decisividad de los datos

Goloboff (1991) desarrolló una medida de *decisividad de los datos* que permite distinguir entre homoplasia y confianza en los resultados. Se basa en la observación que algunos conjuntos de datos con mucha homoplasia no son necesariamente no informativos, y entonces algunos cladogramas pueden resultar “mejores” que otros al resumir mayor cantidad de información. Es decir, datos con mucha homoplasia podrían ser relativamente decisivos y permitirnos preferir un cladograma con relativamente mucha homoplasia en lugar de varios cladogramas igualmente parsimoniosos, aunque estos últimos tuvieran un índice de consistencia relativamente alto (Kitching, 1992b; Schuh, 2000).

EVIDENCIA TOTAL Y ANÁLISIS PARTICIONADO

Dados diferentes conjuntos de datos para un mismo grupo (por ejemplo, morfológicos *versus* moleculares, etológicos *versus* morfológicos, larvales *versus* adultos, etc.), es posible analizarlos conjuntamente o considerarlos como independientes. Esta cuestión ha sido muy debatida, especialmente cuando se analizan caracteres morfológicos y moleculares (Crisci & Morrone, 1995). A pesar de que una hipótesis filogenética obtenida a partir de datos moleculares debería ser igual a la obtenida de datos morfológicos, existen al menos dos razones por las cuales esto puede no ser así (Page & Holmes, 1998):

- *Duplicación de genes*: cuando los genes se duplican, las especies pueden contener secuencias distintas pero relacionadas. En el ejemplo de la figura 61a, las especies A, B y C contienen dos copias del mismo gen, x y x'. La filogenia correcta resulta de analizar las dos series

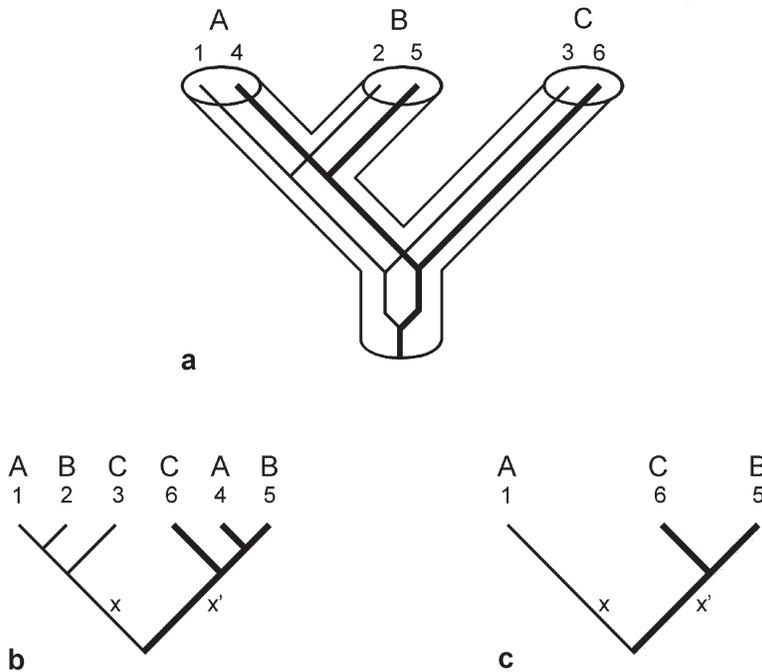


Fig. 61. Duplicación de genes. a, hipótesis filogenética de tres especies y seis genes derivados de un evento de duplicación; b, hipótesis basada en los genes ortólogos; c, hipótesis basada en los genes parálogos.

ortólogas (Fig. 61b); sin embargo, si solo tenemos una parte de ellas podríamos obtener un cladograma incorrecto (Fig. 61c).

- *Distribución de linajes (lineage sorting) y coalescencia*: aun si restringimos el análisis a genes ortólogos, la existencia de polimorfismos ancestrales combinada con la supervivencia diferencial de alelos puede resultar en una filogenia basada en datos moleculares diferente de la basada en la morfología. Si comenzamos con un par de alelos ortólogos y los rastreamos hacia atrás en el tiempo, eventualmente hallaremos su ancestro común. Éste es el punto en que los dos linajes coalescen y el tiempo en que ocurre es el tiempo de la coalescencia. Si el punto de coalescencia de los alelos se encuentra dentro del linaje orgánico, no habrá conflicto con la filogenia. Pero si la coalescencia es más antigua que la edad de su linaje, los linajes de los alelos se distribuirán entre los organismos analizados, por lo que las relaciones filogenéticas basadas en los genes podrán no coincidir con las de los organismos. El término *hemiplasia* (Avice & Robinson, 2008) se refiere a la discordancia entre las topologías del cladograma genético y el de las especies, la cual se atribuye a la distribución de linajes de polimorfismos genéticos conservados.

Existen muchos argumentos relacionados con el análisis de caracteres moleculares y morfológicos juntos o separados. Es posible identificar tres posiciones principales:

Análisis de evidencia total

Quienes proponen este enfoque argumentan que todos los datos disponibles deberían analizarse simultáneamente, porque ello permite evaluar el acuerdo global entre todos los datos (Schuh, 2000). Este enfoque se conoció inicialmente como *evidencia total* (Kluge, 1989, 1998; Kluge & Wolf, 1993), pero también se ha denominado *análisis simultáneo*, *análisis combinado* (Nixon & Carpenter, 1996b) y *análisis de supermatriz* (Lienau & DeSalle, 2009).

La justificación de la evidencia total es la observación empírica de que el análisis de parsimonia simultáneo de todos los datos con homoplasia sustancial produce mayor congruencia que análisis independientes (Schuh, 2000). Mishler (2000) argumentó en favor de la evidencia total, aunque consideró inapropiado combinar datos si hubiera evidencia de que algunos de ellos poseen una historia de ramificación diferente del resto. Para este autor, si la discordancia se debe a convergencia, la única manera de detectar este problema es combinando los datos.

Los argumentos en contra de la evidencia total incluyen la posibilidad de que ciertos datos no reflejen la filogenia adecuadamente, situación que se oscurecería en un análisis simultáneo,

y la existencia de datos que no pueden combinarse, por ejemplo, datos de distancia y datos discretos (de Queiroz *et al.*, 1995). Existen varias causas de incongruencia entre conjuntos de datos (Lanteri *et al.*, 2004b): entre las biológicas se incluyen genes con diferentes tasas evolutivas, hibridación y transferencia horizontal de genes; y entre las metodológicas, el muestreo insuficiente de caracteres, la elección de genes no ortólogos, alineaciones alternativas y estrategias de análisis. Desde una perspectiva epistemológica, se ha sugerido que el análisis de evidencia total no es hipotético-deductivo (Bucknam *et al.*, 2006; Rieppel, 2008).

Análisis particionado o congruencia taxonómica

Este enfoque considera que diferentes datos deberían analizarse independientemente (Miyamoto & Fitch, 1995). El argumento principal para ello es que datos independientes deberían someterse a análisis independientes debido a la disparidad en la cantidad de información, como en el caso de analizar juntas evidencia molecular y morfológica, donde esta última podría “ahogar” a la otra. Schuh (2000) concluyó que estos argumentos se basan en preconceptos sobre la naturaleza de los datos y los resultados esperados.

El análisis particionado se lleva a cabo calculando un cladograma de consenso luego de que los datos se analizaron separadamente. Es importante acotar que la evidencia total y el análisis particionado pueden dar resultados diferentes (Fig. 62). En este ejemplo discutido por Barrett *et al.* (1991), el grupo BCD, que está presente en ambos cladogramas resultantes del análisis particionado, no aparece en el análisis combinado.

Análisis combinado condicional

Este enfoque consiste en llevar a cabo inicialmente análisis particionados de los distintos conjuntos de caracteres, luego evaluar su congruencia y finalmente analizarlos simultáneamente si se encuentra congruencia entre ellos (Bull *et al.*, 1993; de Queiroz *et al.*, 1995; Huelsenbeck *et al.*, 1996). Si la heterogeneidad entre los diferentes conjuntos de datos da resultados significativamente diferentes, entonces los análisis deberían permanecer separados y no hacerse el análisis de evidencia total (Bull *et al.*, 1993). Existen algunas pruebas estadísticas que se podrían utilizar para determinar si la incongruencia entre los datos es mayor que la esperable al azar; la que se usa más frecuentemente es la prueba de diferencias en la longitud de las incongruencias (*incongruence length difference test* o ILLD) (Barker & Lutzoni, 2002; Farris *et al.*, 1994; Huelsenbeck & Bull, 1996). Adicionalmente, Wiens (1998) propuso un protocolo para el análisis combinado condicional que comprende los siguientes pasos:

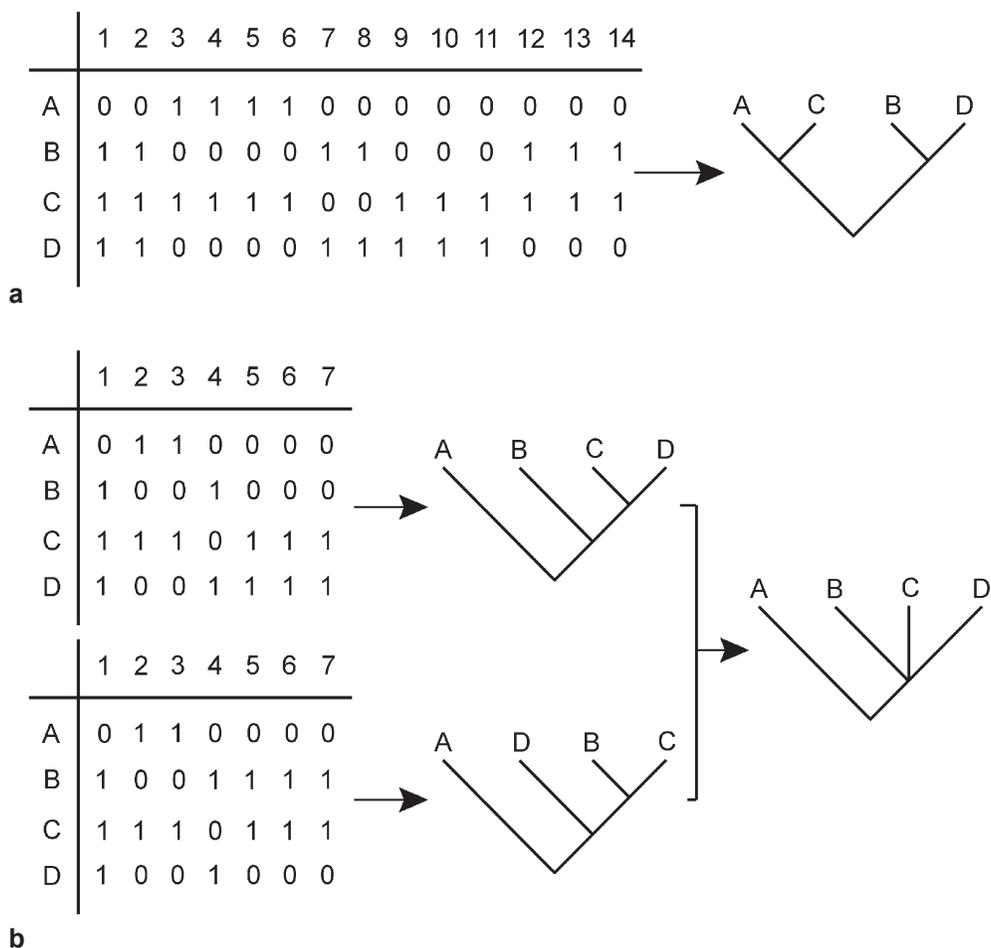


Fig. 62. Evidencia total y análisis particionado. a, evidencia total; b, análisis particionado.

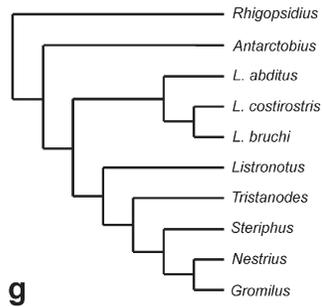
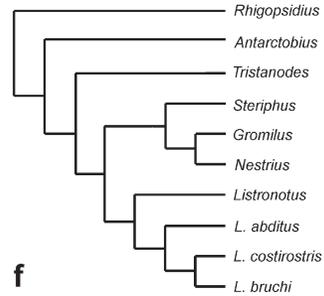
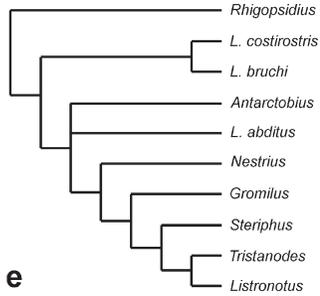
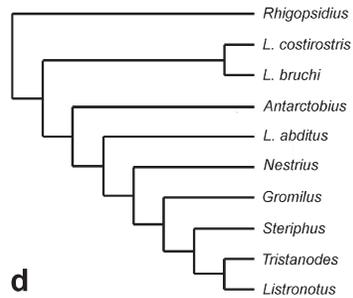
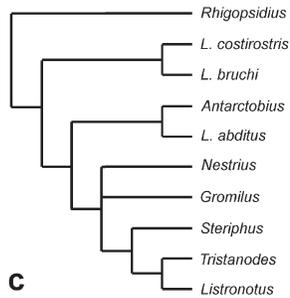
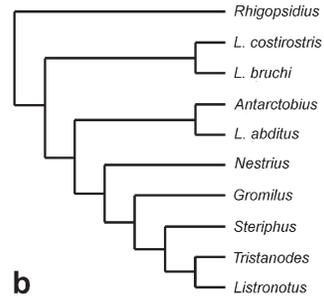
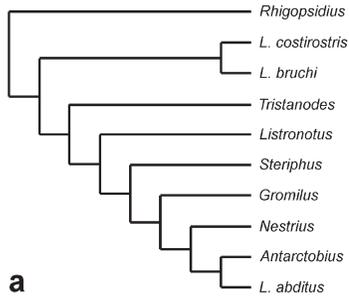
- Particionar los datos disponibles en conjuntos que podrían reflejar historias diferentes.
- Hacer análisis separados de los conjuntos de datos y evaluar el soporte de los cladogramas obtenidos en cada uno.
- Combinar y analizar los datos simultáneamente y considerar el cladograma resultante como la mejor estimación de la filogenia, pero también considerar cuestionables aquellos cladogramas en conflicto entre los análisis separados.

EJERCICIO 15

Los siguientes cladogramas de algunos géneros de la tribu de gorgojos Listroderini (Coleoptera: Curculionidae) fueron obtenidos a partir de caracteres de adultos (a-e), larvales (f) y evidencia total (g) (Morrone & Marvaldi, 1998). Analiza sus topologías y contesta lo siguiente:

- a. ¿Existe alguna congruencia entre los cladogramas basados en caracteres adultos y larvales?
- b. ¿Qué evidencia (adultos o larvas) crees que provee los mejores resultados? ¿Por qué?
- c. ¿El cladograma resultante del análisis de evidencia total coincide con algún otro?
- d. ¿Cuál es la decisión sistemática que habría que tomar en relación con la especie *Listroderes abditus*?

EJERCICIO 15 (continúa)



Superárboles

Los superárboles resultan de combinar varios cladogramas superpuestos parcialmente en un solo cladograma, en lugar de combinar los caracteres que se usaron para obtener dichos cladogramas (Baum, 1992; Bininda-Emonds, 2004; Sanderson *et al.*, 1998). Son especialmente útiles para sintetizar fuentes distintas de información filogenética en una hipótesis única. Dado que los superárboles combinan cladogramas más que datos, este enfoque es análogo a los cladogramas de consenso (Goloboff & Pol, 2002; McMorris & Wilkinson, 2011; Pisani & Wilkinson, 2002), aunque Bininda-Emonds & Bryant (1998) consideraron que los superárboles también poseen algunas propiedades de la evidencia total.

Los superárboles combinarían aspectos positivos de la congruencia taxonómica y de la evidencia total, evitando sus desventajas (Bininda-Emonds & Sanderson, 2001). Como la congruencia taxonómica, la construcción de superárboles utiliza las topologías de los cladogramas y permite combinar estimaciones filogenéticas derivadas de conjuntos de caracteres que pueden ser incompatibles, conservando usualmente una buena resolución. Como la evidencia total, los superárboles pueden combinar estimaciones con diferente número de taxones terminales y proporcionar una estimación de relaciones filogenéticas que no está presente en ninguna de las fuentes originales.

Existen varios métodos para construir superárboles (Bininda-Emonds, 2004). El más utilizado se conoce como *representación de matrices utilizando parsimonia* (MRP por sus siglas en inglés) (Baum, 1992). Consiste en convertir la estructura de los cladogramas en forma de matriz mediante algún método de codificación (por ejemplo, codificación aditiva binaria). En ocasiones este método puede crear grupos espurios (por ejemplo, grupos contradichos por los cladogramas de entrada), por lo que se ha cuestionado su uso (Goloboff, 2005; Goloboff & Pol, 2002). Para evitar esto, Goloboff & Pol (2002) implementaron un método para obtener superárboles semiestrictos, que consiste en crear una matriz que represente todos los grupos de los cladogramas de entrada y luego encontrar los cladogramas determinados por el conjunto de caracteres que no están contradichos por ningún otro carácter de la matriz (compatibilidad).

PROGRAMAS DE CÓMPUTO

Hay muchos programas de cómputo para hacer análisis filogenéticos (Higgins & Lemey, 2009; Schuh, 2000). Algunos de ellos son los siguientes:

- *AutoDecay*: para generar soportes de Bremer para archivos de árboles de PAUP.

- *BaliPhy*: para análisis bayesianos. Referencia: Redelings & Suchard (2005). Página web: <http://www.biomath.ucla.edu/msuchard/bali-phy/>
- *BAMBE*: para análisis bayesianos. Referencia: Mau *et al.* (1997). Página web: <http://www.stat.wisc.edu/~larget/>
- *BayesPhylogenies*: para análisis bayesianos. Referencia: Pagel & Meade (2004). Página web: <http://www.evolution.rdg.ac.uk/BayesPhy.html>
- *BEAST*: para análisis bayesianos. Referencia: Drummond *et al.* (2002). Página web: http://beast.bio.ed.ac.uk/Main_Page
- *BEST*: para estimar cladogramas a partir de datos de secuencias de ADN. Referencias: Liu & Pearl (2007) y Liu *et al.* (2008).
- *BIONJ*: para análisis de *neighbor-joining*. Referencia: Gascuel (1997). Página web: <http://www.atgc-montpellier.fr/bionj/binaries.php>
- *Bio++*: para análisis de secuencias, filogenéticos y de evolución molecular. Referencias: Dutheil *et al.* (2006) y Dutheil & Boussau (2008). Página web: <http://kimura.univ-montp2.fr/BioPP/>
- *Clustal*: para alineamiento de secuencias. Referencia: Thompson *et al.* (1994) y Higgins *et al.* (1996). Página web: <ftp://ftp.ebi.ac.uk/pub/software/clustalw2>
- *CTree*: para ver cladogramas. Referencia: Archer & Robertson (2007). Página web: <http://www.manchester.ac.uk/bioinformatics/ctree>
- *DAMBE*: para análisis filogenéticos con secuencias de ADN. Referencias: Xia (2000) y Xia & Xie (2001). Página web: <http://dambe.bio.uottawa.ca/dambe.asp>
- *DISTANCE*: para estimar la matriz de sustitución reversible que corresponde a secuencias alineadas de ADN. Referencia: Arvestad & Bruno (1997). Página web: <http://www.t10.lanl.gov/evolution/>
- *DnaSP*: para análisis de polimorfismos de nucleótidos a partir de secuencias de ADN. Referencias: Rozas & Rozas (1995, 1997, 1999). Página web: <http://www.ub.es/dnasp/>
- *DNA Stacks*: para análisis de secuencias de ADN. Página web: <http://biology.fullerton.edu/deernisse/dnastacks.html>
- *EMBOSS*: para análisis de secuencias. Referencia: Rice *et al.* (2000). Página web: <http://emboss.sourceforge.net/what/>
- *FastME*: para análisis de distancia. Referencia: Desper & Gascuel (2002). Página web: <http://www.atgc-montpellier.fr/fastme/binaries.php>
- *Freqpars*: para análisis de parsimonia de frecuencias génicas. Referencia: Swofford & Olse (1990). Página web: <http://paup.scs.fsu.edu>

- *GeneDoc*: para editar alineamientos de secuencias. Página web: <http://www.nrbcs.org/gfx/genedoc/>
- *GeneTree*: para reconciliar árboles de especies y de genes. Referencias: Page & Charleston (1997) y Page (1998). Página web: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/genetree/genetree.html>
- *Hennig86*: para análisis de parsimonia. Referencia: Farris (1989). Página web: <http://www.cladistics.org/education/hennig86.html>
- *jModelTest*: para analizar modelos de evolución de ADN empleando valores de verosimilitud. Referencia: Posada & Crandall (1998). Página web: <http://darwin.uvigo.es/software/jmodeltest.htm>
- *MacClade*: para análisis interactivos de evolución de caracteres, compatible con PAUP. Referencia: Maddison & Maddison (2008). Página web: <http://macclade.org/macclade.html>
- *Leaphy*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencia: Whelan (2007). Página web: <http://www.bioinf.manchester.ac.uk/leaphy/Leaphy.htm>
- *MALIGN*: para alineamiento de secuencias. Referencias: Wheeler & Gladstein (1992, 1994). Página web: <http://research.amnh.org/scicomp/projects/malign.php>
- *MAPPs*: para evaluar modelos obtenidos a partir de secuencias de ADN. Referencia: Bollback (2002). Página web: <http://www.simmap.com/bollback/software.html>
- *MEGA*: para análisis de parsimonia, distancia y verosimilitud máxima. Referencias: Tamura *et al.* (2007) y Kumar *et al.* (2008). Página web: <http://www.megasoftware.net>
- *MESQUITE*: para análisis comparativos. Referencia: Maddison & Maddison (2008). Página web: <http://mesquiteproject.org>
- *METREE*: para análisis de evolución mínima. Referencia: Rzhetsky & Nei (1994). Página web: <http://www.bio.psu.edu/people/faculty/nei/lab/software.htm>
- *ModelGenerator*: para seleccionar modelos de sustitución de aminoácidos y nucleótidos usando alineamientos de Fasta o PHYLIP. Referencia: Keane *et al.* (2006). Página web: <http://bioinf.nuim.ie/software/modelgenerator/>
- *MrBayes*: para análisis bayesianos. Referencia: Huelsenbeck & Ronquist (2001). Página web: <http://mrbayes.net>
- *MrModeltest*: para calcular pesos en modelos de sustitución de nucleótidos implementados en PAUP y MrBayes. Referencia: Nylander (2004). Página web: <http://www.abc.se/~nylander/>
- *Murka*: para análisis de parsimonia. Referencia: Valery (2008). Página web: <http://phylo-murka.sourceforge.net>

- *MUSCLE*: para crear alineamientos de aminoácidos o secuencias de nucleótidos. Referencia: Edgar (2004). Página web: <http://www.drive5.com/muscle/>
- *Network*: para inferir árboles a partir de ADN no recombinante, aminoácidos y datos de RFLP. Referencias: Bandelt *et al.* (1995, 1999). Página web: <http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm>
- *NONA*: para análisis de parsimonia. Referencia: Goloboff (1998b). Página web: <http://www.cladistics.com/aboutNona.htm>
- *NTSYSpc*: para análisis de distancia y de agrupamientos. Referencia: Rohlf (2000). Página web: <http://www.exetersoftware.com/cat/ntsyspc/ntsyspc.html>
- *PAL*: para análisis de verosimilitud máxima, modelos de probabilidad para sustitución de nucleótidos y aminoácidos, *bootstrapping* y simulación de árboles. Referencia: Drummond & Strimmer (2001). Página web: <http://www.cebl.auckland.ac.nz/pal-project/>
- *PAML*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencia: Yang (2008). Página web: <http://abacus.gene.ucl.ac.uk/software/paml.html>
- *Parsimov*: para análisis implementar *event cracking*, un método de parsimonia para hallar el número mínimo de cambios en secuencias de desarrollo en un árbol. Referencia: Jeffery *et al.* (2005). Página web: <http://www.uni-oldenburg.de/molekularesystematik/en/34011.html#EvoDevo>
- *PAUP*: para análisis de parsimonia, distancia y verosimilitud máxima. Referencia: Swofford (1999, 2003). Página web: <http://paup.csit.fsu.edu/>
- *PaupUp*: interfase gráfica para PAUP. Referencia: Calendini & Martin (2005). Página web: <http://www.agro-montpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/>
- *PHYLIP*: para análisis de parsimonia, distancia y verosimilitud máxima. Referencia: Felsenstein (1993). Página web: <http://evolution.gs.washington.edu/phylip.html>
- *PhyloBayes*: para análisis bayesianos. Referencia: Lartillot & Phillippe (2004). Página web: <http://www.atgc-montpellier.fr/phylobayes/binaries.php>
- *PhyloNet*: para inferir eventos de transferencia horizontal y recombinación interespecífica, utilizando parsimonia. Referencia: Than *et al.* (2008). Página web: <http://stormo.wustl.edu/PhyloNet/>
- *PHYLTEST*: para contrastar hipótesis filogenéticas de secuencias de ADN. Referencia: Rzhetsky *et al.* (1995). Página web: <http://iubio.bio.indiana.edu/soft/molbio/ibmpc/>
- *PIWE*: para calcular pesos implicados. Página web: <http://www.cladistics.com/aboutNona.htm>

- *POY*: para alinear y construir cladogramas bajo el principio de parsimonia. Referencias: Wheeler (1996), Varón & Wheeler (2008) y Varón *et al.* (2010). Página web: <http://research.amnh.org/scicomp/projects/poy.php>
- *PRAP*: para calcular índices de Bremer en árboles obtenidos por parsimonia o por verosimilitud máxima. Referencia: Müller (2004). Página web: <http://systemol.nees.uni-bonn.de/software>
- *PROCOV*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencia: Wang *et al.* (2007). Página web: <http://www.mathstat.dal.ca/~hcwang/procov.html>
- *ProfDist*: para construir árboles a partir de secuencias de nucleótidos. Referencia: Müller *et al.* (2004). Página web: <http://profdist.bioapps.biozentrum.uni-wuerzburg.de/>
- *PSODA*: para análisis de parsimonia de secuencias de nucleótidos, lee archivos en formato NEXUS y lleva a cabo rearrreglos heurísticos. Página web: <http://dna.cs.byu.edu/psoda/>
- *QuickTree*: para análisis de *neighbor-joining*. Referencia: Howe *et al.* (2002). Página web: <http://www.sanger.ac.uk/resources/software/quicktree/>
- *Random Cladistics*: para realizar *bootstrapping*, *jackknifing* y pruebas de permutación, que se utiliza con Hennig86 o NONA. Referencia: Siddall (1996). Página web: <http://research.amnh.org/~siddall/rc.html>
- *RESTSITE*: para computar distancias entre especies con base en sitios de restricción. Referencias: Nei & Miller (1990) y Miller (1991). Página web: <http://www.broadinstitute.org/~jmiller/restsite.htm>
- *SEMPHY*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencias: Friedman *et al.* (2002) y Ninio *et al.* (2007). Página web: <http://compbio.cs.huji.ac.il/semphy/>
- *SeqState*: para calcular estadísticos de secuencias de ADN. Referencias: Müller (2005, 2006). Página web: <http://systemol.nees.uni-bonn.de/software/SeqState>
- *SLR*: para computar tasas de sustituciones. Referencia: Massingham & Goldman (2005). Página web: <http://www.ebi.ac.uk/goldman/SLR/>
- *TNT*: para análisis de parsimonia, especialmente útil para analizar matrices muy grandes. Referencia: Goloboff *et al.* (2008). Página web: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT>
- *TreeAlign*: para alineamiento de secuencias. Referencia: Hein (1990). Página web: <ftp://ftp.ebi.ac.uk/pub/software/unix>
- *Treefinder*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencia: Jobb *et al.* (2004). Página web: <http://www.treefinder.de>

- *TreeFit*: para comparar árboles obtenidos con UPGMA y *neighbor-joining* a partir de la misma matriz de datos. Referencia: Kalinowski (2009). Página web: <http://www.montana.edu/kalinowski/Software/TreeFit.htm>
- *TREE-PUZZLE*: para análisis de verosimilitud máxima. Referencias: Strimmer & von Haeseler (1996, 1997) y Schmidt *et al.* (2002). Página web: <http://www.tree-puzzle.de>
- *TreeRot*: para calcular índices de Bremer, compatible con PAUP. Referencia: Sorenson & Franzosa (2007). Página web: <http://people.bu.edu/msoren/TreeRot.html>
- *Vanilla*: interfaz para PAL, con programas para análisis de verosimilitud máxima, *neighbor-joining* y UPGMA. Referencia: Drummond & Strimmer (2001). Página web: <http://strimmerlab.org/software/vanilla/index.html>
- *WINCLADA*: para leer y editar árboles y matrices de datos, compatible con NONA, PIWE y Hennig86. Referencia: Nixon (2002). Página web: <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm>

FORMATOS DE ARCHIVOS

Existen varios formatos de archivos para que los programas lean las matrices de datos. Algunos de los más comunes son los siguientes:

FASTA

Es uno de los formatos más sencillos para matrices de secuencias de ácidos nucleicos o proteínas (Bottu, 2009). La extensión que utiliza es *.fas* o *.fasta*:

```
>Taxon1
AATTCCTCCCAAAAACCTTC
>Taxon2
ATATTCCTCCCAACCCTTA
>Taxon3
ATATTCCTCCCAACCTTAA
>Taxon4
ATATTCATCCCAACCCTAA
```

Hennig86

Es el formato para Hennig86 (Farris, 1988), NONA (Goloboff, 1998b) y TNT (Goloboff *et al.*, 2008):

```
xread
9 4
root      000000000
taxon1    111011001
taxon2    100011100
taxon3    111101110
;
p/;
```

MEGA

Es el formato estándar para MEGA (Kumar *et al.*, 2008):

```
#Mega
Title: Example data set
! commenting
#Taxon1
AATTCCCTCCCAAAAACCTTC
#Taxon2
ATATTCCCTCCCAACCCTTA
#Taxon3
ATATTCCCTCCCAACCTTAA
#Taxon4
ATATTCAATCCCAACCCTAA
```

NEXUS

Es un formato utilizado para varios programas (Maddison *et al.*, 1997), que puede contener datos de secuencias y árboles filogenéticos en distintos bloques (Bottu, 2009). La extensión que utiliza es *.nex*, *.nexus* o *.nxs*:

```
#NEXUS
BEGIN DATA;
Dimensions ntax = 4 nchar = 20;
Format datatype = NUCLEOTIDE gap = -;
Matrix
Taxon1    AATTCCCTCCCAAAAACCTTC
Taxon2    ATATTCCCTCCCAACCCTTA
```

```
Taxon3    ATATTCCCTCCCAACCTTAA
Taxon4    ATATTCAATCCCAACCCTAA
;
End;
```

PHYLIP

Es el formato estándar para PHYLIP (Felsenstein, 1993). La extensión que utiliza es *.phy*:

```
4 20
Taxon1    AATTCCCTCCCAAAAACCTTC
Taxon2    ATATTCCCTCCCAACCCTTA
Taxon3    ATATTCCCTCCCAACCTTAA
Taxon4    ATATTCAATCCCAACCCTAA
```

LECTURAS RECOMENDADAS

- Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.). 1992. *Cladistics: A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford. Introducción a los métodos filogenéticos numéricos.
- Goloboff, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. Introducción a los métodos filogenéticos numéricos.
- Lemey, P., M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.). 2009. *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, Cambridge University Press, Cambridge. Introducción a los métodos filogenéticos moleculares.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter. 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* 12: 221-241. Discusión del enfoque de evidencia total.
- Schuh, R. T. & A. V. Z. Brower. 2009. *Biological systematics: Principles and applications. Second edition*. Cornell University Press, Nueva York. Presentación completa de la sistemática filogenética.
- Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics: Second edition*. Wiley, Nueva York. Presentación completa de la sistemática filogenética.

Capítulo 5

Capítulo 5

Especies: conceptos, reconocimiento y descripción

La exploración de la diversidad biológica de nuestro planeta sin duda se encuentra en una etapa inicial. Se conocen entre 1.6 y 1.8 millones de especies de seres vivos, pero algunos autores estiman que el número total de especies varía entre 5 y 100 millones; recientemente se han calculado 8.7 millones, de las especies ya descritas y nominadas, estimándose que apenas el 1% ha sido estudiado en algún detalle. Por ello, la tarea que enfrentan los sistemáticos es monumental. En este capítulo me refiero a varias cuestiones relacionadas con la definición, el reconocimiento y la descripción de especies.

DESARROLLO HISTÓRICO DE LOS CONCEPTOS DE ESPECIE

A lo largo de la historia de la sistemática se han propuesto numerosos conceptos de especie, en especial a partir de la *síntesis moderna* durante la segunda mitad del siglo XX (Cracraft, 2000; Crisci, 1981; Wilkins, 2009a, b). A continuación se definen los principales conceptos propuestos, junto con algunas variantes y versiones alternativas.

Concepto folk

Se refiere a un grupo de organismos compatibles reproductivamente que es reconocido por un grupo de personas sin entrenamiento científico (Cronquist, 1978). Este concepto, al igual que la taxonomía folk (ver capítulo 2), comúnmente se refiere a sociedades premodernas no occidentales. El reconocimiento de especies no solo se basa en la morfología externa, sino que también tiene en cuenta la reproducción. Por ejemplo, cualquier persona criada en una granja sabe que las yeguas se cruzan con caballos y que, si se cruzan con asnos, los descendientes son mulas, las cuales son estériles.

Concepto tipológico

Una especie tipológica es un grupo de organismos que se asignan a una especie si comparten ciertos atributos fijos o esenciales (Ruse, 1987; Sober, 1978). Se han planteado dos razones

principales para rechazar este concepto (Mayr, 1969): la existencia de individuos claramente coespecíficos a pesar de diferencias en su estructura, ya sea por dimorfismo sexual, polimorfismos u otras formas de variación individual; y la existencia de especies crípticas que pese a ser indistinguibles morfológicamente, son especies biológicas.

Concepto nominalista

Se refiere a una concepción mental aplicada a un grupo de seres vivos; las especies son abstracciones mentales sin realidad objetiva (Mayr, 1969, 1982). Este concepto asume que nuestros hábitos lingüísticos y mecanismos neurológicos predisponen a nuestra mente para “ver” especies (Crisci, 1981). Fue bastante popular en el siglo XVIII en Francia, por ejemplo, en los escritos iniciales de Buffon y Lamarck. Sin embargo, los sistemáticos (y los seres humanos en general) simplemente saben que las especies no son construcciones humanas (Mayr & Ashlock, 1991).

Concepto morfológico

Una especie morfológica o morfoespecie es el conjunto menor de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados por una distribución geográfica definida; es un conjunto consistente y persistentemente distinto, que se distingue de otros conjuntos similares por medios ordinarios (Cain, 1954; Crisci, 1981; Cronquist, 1978). *Menor* significa que no puede dividirse en entidades subordinadas; *consistentemente distinto* significa que todos los individuos considerados, o al menos una gran mayoría, pertenecen claramente a un grupo u otro y no a uno intermedio; y *persistentemente distinto* significa que existe certeza que toda la descendencia de los miembros de una especie pertenecerá a dicha especie (Cronquist, 1978).

El concepto morfológico ha sido criticado por Mayr (1992) debido a que poblaciones genéticamente distintas pueden ser muy similares y a que pueden existir diferencias morfológicas importantes entre poblaciones muy cercanas. Whittemore (1993) replicó que esta crítica era inadecuada y que Mayr simplemente intentaba refutar a quienes criticaban su concepto biológico.

Con frecuencia se utiliza el término *morfoespecie* para las unidades identificadas por ecólogos, técnicos o parataxónomos, en sus estudios de biodiversidad, que se basan exclusivamente en la morfología y no consideran la literatura sistemática. Esto es incorrecto porque induce al lector a asumir que estas unidades representan especies, cuando la eficacia de este procedimiento para reconocer especies es relativamente baja (Krell, 2004).

Los siguientes conceptos son afines al morfológico:

- *Concepto taxonómico:* Una especie taxonómica es una población o conjunto de poblaciones, cuyos caracteres morfológicos distintivos son, en opinión de un sistemático, suficientes para merecer un nombre binominal (Blackwelder, 1967a; Huxley, 1944; Regan, 1926). Kitcher (1984) señala, con un toque de cinismo, que una especie es un grupo de organismos reconocido por un sistemático competente o, dicho de otra forma, una especie es lo que un sistemático dice que es una especie.
- *Concepto asexual o agámico:* Una especie asexual o agamospecie es un linaje o conjunto de poblaciones de organismos de reproducción uniparental, a las que no se puede aplicar el concepto biológico porque no tienen verdadera reproducción sexual (Cain, 1954; Stuessy, 1990). El principal problema de este concepto es la ambigüedad de la definición (Crisci, 1981). Las agamospecies pueden ser secundariamente uniparentales si provienen de ancestros biparentales. También son denominadas microespecies, paraespecies, pseudoespecies, semiespecies, cuasiespecies y genomaspecies (Wilkins, 2009a, b).
- *Concepto paleontológico:* Una especie paleontológica o paleoespecie es un grupo de organismos fósiles cuyos límites espacio-temporales son arbitrarios (George, 1956; Simpson, 1961; Stuessy, 1990). Las especies paleontológicas también se conocen como cronoespecies (Mayr, 1942) o especies sucesivas (Simpson, 1961). Este concepto ha sido criticado porque implica la división arbitraria de un linaje (Eldredge, 1989); pero hay que reparar en lo difícil que es el reconocimiento de paleoespecies a causa de la naturaleza fragmentaria del registro fósil, la falta de continuidad geográfica y ontogenética y la existencia de parataxonomías, con icnotaxones basados en madrigueras, perforaciones, coprolitos, etc. (Forey *et al.*, 2004).
- *Concepto fenético:* Una especie fenética o fenoespecie es una clase de organismos fenéticamente similares, es decir, que comparten un conjunto de muchos tipos de caracteres que covarían estadísticamente (Crisci, 1981; Sneath, 1976; Sneath & Sokal, 1973; Sokal, 1973). Se conoce también como unidad taxonómica operativa (OTU por sus siglas en inglés) o fenón (Wilkins, 2009b). Ghiselin (1974) ha criticado este concepto porque trata a las especies como clases definidas por atributos de los organismos, y no como individuos con propiedades necesarias y suficientes para recibir la categoría especie.
- *Concepto de conjunto genotípico:* Una especie genotípica es un conjunto genotípico identificable de especies monotípicas o politípicas, que forman grupos que poseen pocos o ningún intermedio (Mallet, 2000, 2001). Se asemeja al concepto fenético pero, en lugar de caracteres morfológicos, utiliza caracteres genéticos (Wilkins, 2009a). Este concepto solo se aplica a poblaciones simpátricas y carece de un nivel de similitud o de aislamiento no arbitrario que especifique los límites de una especie (Wilkins, 2009a).

Concepto biológico

Una especie biológica o bioespecie es un grupo de poblaciones naturales, genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos semejantes (Crisci, 1981; Dobzhansky, 1970; Mayden & Wood, 1995; Mayr, 1957, 1963, 1969, 2000a-c; Mayr & Ashlock, 1991). Mayr (2000a) consideró que la interfertilidad indica solo una propensión debido a que poblaciones aisladas especial o temporalmente no se entrecruzan con otras poblaciones aunque tienen la capacidad para hacerlo si el aislamiento se interrumpe. El concepto biológico de especie se aplica en situaciones locales donde las poblaciones aisladas reproductivamente se encuentran en contacto. El estatus específico se da, entonces, basándose en la interesterilidad.

El concepto biológico solo se puede aplicar a organismos de reproducción sexual, por lo que solo es adecuado para algunos animales y plantas (Wilkins, 2003). Algunos autores han criticado este concepto porque infiere características biológicas teniendo en cuenta solo evidencia morfológica (Blackwelder, 1967a; Sneath & Sokal, 1973), siendo el aislamiento reproductivo entre especies y la continuidad reproductiva dentro de una especie usualmente inferidos más que demostrados empíricamente (Cronquist, 1978). Para otros, este concepto subestima el número de linajes en la naturaleza (Cracraft, 1983; Frost & Kluge, 1994). Desde una perspectiva operacional, no establece explícitamente cuáles son las operaciones para reconocer una especie (Sokal & Crovello, 1970). Eldredge & Gould (1972) cuestionaron el papel del flujo génico, considerando que la coherencia de una especie emerge como consecuencia histórica de su origen como población aislada periféricamente que adquiere su sistema homeostático. Wiley (1981) y Hey (2001) expresaron sus dudas acerca del uso exclusivo de este concepto, aun para organismos de reproducción sexual.

Coyne & Orr (2004) proporcionaron una versión revisada del concepto biológico en la que aceptan la definición de Mayr, pero consideran que debería referirse mayormente a poblaciones naturales interfértiles. Estos autores argumentaron que debería permitirse una introgresión limitada y que las especies pueden hibridar para formar especies nuevas.

Los siguientes conceptos son afines al biológico:

- *Concepto genético:* Una especie genética o genespecie es el grupo más inclusivo de organismos que posee el potencial de intercambio genético o demográfico (Dobzhansky, 1950; Simpson, 1943; Templeton, 1989). El intercambio genético se refiere a los límites para la difusión de nuevas variantes genéticas mediante flujo génico y el intercambio demográfico se refiere a los factores que definen el nicho fundamental de la especie.

- *Concepto de competencia reproductiva*: Es la unidad más extensiva de la economía natural en que hay competencia reproductiva entre sus partes (Ghiselin, 1974). Se conoce también como el concepto hipermoderno de especie (Wilkins, 2009b).
- *Concepto de reconocimiento de pareja*: Es la población más inclusiva de organismos biparentales que comparten un sistema de reconocimiento de pareja específico (Lambert *et al.*, 1987; Paterson, 1985, 1993). También se conoce como sistema de reconocimiento específico de pareja (Wilkins, 2009b). Su diferencia principal con el concepto biológico es que no solo se aplica a grupos que se entrecruzan actualmente, sino que permite comparar al menos algunos de los caracteres involucrados en el reconocimiento de pareja entre poblaciones alopátridas y alocrónicas (Scoble, 1985). A pesar de que este concepto se formuló explícitamente para organismos sexuales, Wilkins (2009a) consideró que el sistema de reconocimiento específico de pareja es solo un tipo de mecanismo homeostático, por lo que no habría razón para restringir su uso a organismos sexuales.
- *Concepto de selección*: Una especie es un sistema de individuos y poblaciones genéticamente similares que se mantiene como una unidad cohesiva a causa de presiones de selección que balancean las fuerzas impuestas por factores ambientales, mutación o recombinación génica (Crisci, 1981; Slobodchikoff, 1976).
- *Compiloespecie*: Una compiloespecie se define como una especie que se ha apropiado de los recursos genéticos de otra mediante entrecruzamiento introgresivo (Harlan & de Wett, 1963). Se ha aplicado solo a especies de plantas (Aguilar *et al.*, 1999).
- *Notoespecie*: Especie que surge a partir de la hibridación de dos especies sexuales, denominadas ortoespecies (Wagner, 1983). Este concepto se emplea en angiospermas y helechos, donde un gran número de especies posee origen híbrido.
- *Unidad evolutiva significativa*: Una unidad evolutiva significativa es una población o grupo de poblaciones que está aislado reproductivamente de otras poblaciones y que representa un componente importante en la historia evolutiva de la especie (Mayden & Wood, 1995; Waples, 1991, 1995).
- *Concepto génico*: Una especie génica es una especie caracterizada por todos los atributos genéticos de aislamiento en el genoma de una población (Wu, 2001).

Concepto evolutivo

Una especie evolutiva o evoespecie es una entidad compuesta por organismos que mantienen su identidad en espacio y tiempo y que poseen sus tendencias evolutivas propias (Simpson,

1961; Wiley, 1978, 1981; Wiley & Mayden, 2000a-c). Wiley (1978, 1981) derivó cuatro corolarios de la definición del concepto evolutivo:

- Todos los organismos pasados y presentes pertenecen a alguna especie evolutiva. Esto deriva de la observación de que cada organismo pertenece a un linaje que incluye al menos su(s) parental(es) y que si las especies son linajes todos los organismos deben pertenecer a una u otra especie. Si todas las especies son linajes, entonces todos los taxones supraespecíficos son grupos de linajes.
- Las especies deben estar aisladas reproductivamente entre sí para mantener su identidad y tendencias propias.
- Las especies evolutivas pueden poseer diferencias fenéticas evidentes o no, por lo que el número de especies puede ser sobrestimado o subestimado por los sistemáticos.
- Ningún linaje puede ser subdividido en una serie de especies ancestrales y descendientes, como hacen con frecuencia los paleontólogos.

Asimismo, Wiley & Mayden (2000a) han amplificado este concepto con las siguientes afirmaciones:

- Las especies evolutivas son individuos lógicos con origen, existencia y fin.
- Las especies evolutivas son entidades tocogenéticas (*sensu* Hennig, 1966) que funcionan en el sistema filogenético como análogas a los clados. Las especies están compuestas de partes (organismos) ligadas por la reproducción y puestas de manifiesto por la tocogenia. Los clados están compuestos de partes (especies) ligadas por la especiación y puestas de manifiesto por la filogenia.
- Las especies son el resultado de procesos históricos que se descubren a partir de la investigación sistemática.
- Las especies sexuales pueden mostrar patrones de cohesión entre organismos como sus relaciones tocogenéticas, que no se correlacionen con otras relaciones jerárquicas posibles entre los mismos organismos.
- Las especies asexuales poseen relaciones tocogenéticas que son idénticas a las relaciones de descendencia.
- “Mantienen su identidad” no es un enunciado tipológico sino una condición de su individualidad. Muchas especies se componen de poblaciones que ocasionalmente intercambian genes (temporalmente alopátridas), pero si hay simpatria subsiguiente, entonces las partes no tienen identidad propia.

- Si los linajes son independientes, deben tener sus tendencias propias, es decir, que pueden variar y evolucionar independientemente de sus especies afines.
- Referirse a *tendencias evolutivas* significa que son entidades reales, que especiarán o se extinguirán (o ambas cosas a la vez).

La justificación filogenética del concepto evolutivo ha sido discutida ampliamente (Wiley & Mayden, 2000a). Los clados y las especies son reales porque la evolución es un proceso real. Las especies ancestrales, como linajes, poseen realidad objetiva al igual que los grupos monofiléticos que descienden de ellas. El objetivo de la sistemática filogenética es descubrir grupos monofiléticos (niveles altos) y linajes (niveles bajos). Las especies ancestrales deben ser linajes que evolucionan independientemente porque las sinapomorfías diagnostican grupos monofiléticos. Si el origen y difusión de las novedades evolutivas no estuvieran constreñidos por la historia de los linajes, es decir, si los linajes intercambiaran libremente genes, entonces no podría existir el sistema filogenético. El concepto evolutivo promueve una relación estrecha entre sistemática, filogenia y evolución, permitiendo así nombrar entidades comparables.

Los siguientes conceptos son afines al evolutivo:

- *Concepto ecológico*: Una especie ecológica o ecoespecie es un linaje o grupo de linajes cercanos que ocupa un nicho ecológico o zona adaptativa mínimamente diferente de otros linajes con los que coexiste y que evoluciona separadamente de otros linajes que se encuentran fuera de su área de distribución (Andersson, 1990; Van Valen, 1976). También se ha definido como una comunidad reproductiva de poblaciones aisladas reproductivamente que ocupa un nicho específico en la naturaleza (Mayr, 1982). Este concepto asume que las poblaciones naturales forman conjuntos discretos que pueden reconocerse como especies debido a que procesos ecológicos y evolutivos controlan cómo los recursos se dividen para producir esos conjuntos. El problema de este concepto es que para identificar una especie, primero debemos identificar su nicho ecológico, lo cual no es sencillo.
- *Concepto de cohesión*: Una especie cohesiva es la población más inclusiva o el linaje que posee potencial para cohesión fenotípica mediante mecanismos intrínsecos, por ejemplo, mecanismos que limitan la acción de fuerzas microevolutivas como flujo génico, selección natural y deriva génica (Templeton, 1989). Puede considerarse una extensión del concepto de reconocimiento de pareja que contempla mecanismos de aislamiento postcopulatorios.
- *Concepto de linaje general*: Es una serie de entidades que constituyen un linaje o secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (de Queiroz, 1999; de Queiroz & Donoghue,

1990b). Los linajes no se cortan y siguen líneas simples cada vez que una entidad posee dos o más descendientes. Mientras que cada especie es un linaje, no todos los linajes constituyen una especie; incluso pueden existir linajes dentro de una especie. La aplicación de este concepto no especifica cuál es el nivel al cual se considerará una especie (Wilkins, 2009a). Para Wiley & Lieberman (2011) constituye un sinónimo del concepto evolutivo.

Concepto filogenético

Una especie filogenética o filo especie es el taxón menos inclusivo reconocible en una clasificación cuyos organismos se agrupan debido a la evidencia de monofilia (usualmente sinapomorfías). Este taxón es el que recibe la categoría formal de especie (Cracraft, 1983; Davis & Nixon, 1992; Eldredge & Cracraft, 1980; Hey, 2001; Mishler, 1985; Mishler & Brandon, 1987; Mishler & Theriot, 2000a-c; Nixon & Wheeler, 1990). También se conoce como concepto sinapomórfico (Wilkins, 2003). Se aplica por igual a organismos sexuales y asexuales y es posible justificarlo en las tres etapas de un análisis filogenético (Mishler & Theriot, 2000a):

- Cuando se recopilan los caracteres, los especímenes se agrupan en unidades operativas homogéneas para todos los caracteres analizados. El proceso de agrupar organismos en especies es una hipótesis compleja que involucra la iluminación recíproca entre hipótesis acerca de los caracteres y acerca de las especies.
- Durante el análisis filogenético, la iluminación recíproca frecuentemente se aplica al detectar incongruencia entre caracteres o el comportamiento “extraño” de alguna especie, lo que puede hacer necesario volver a la etapa previa.
- Las clasificaciones filogenéticas permiten reconocer y nombrar especies y taxones supraespecíficos con base en su monofilia y su utilidad para discutir teorías de procesos evolutivos.

El análisis de agregación de poblaciones (Davis & Nixon, 1992) es un método que se puede utilizar para identificar especies filogenéticas. Posee los siguientes pasos:

- Identificar organismos individuales como representativos de poblaciones locales.
- Identificar atributos de estos organismos comparándolos entre sí.
- Tabular los atributos de los organismos de cada población local para obtener su perfil.
- Comparar los perfiles de los atributos de diferentes poblaciones y distinguir caracteres (aquellos con diferencias fijas entre poblaciones) y rasgos (aquellos no fijos entre poblaciones).
- Agrupar las poblaciones que no están diferenciadas por caracteres y dividir las que sí lo están para constituir las especies filogenéticas correspondientes.

Una modificación de este procedimiento destinada a analizar secuencias de ADN (Brower, 1999) comprende los siguientes pasos:

- Identificar organismos como representantes de poblaciones locales.
- Identificar secuencias de ADN (haplotipos) de organismos representativos para compararlos.
- Tabular los haplotipos de organismos de poblaciones locales para obtener el perfil de haplotipos de cada población.
- Agrupar las poblaciones que comparten haplotipos idénticos en especies filogenéticas.
- Llevar a cabo un análisis filogenético de los haplotipos para determinar la estructura de las poblaciones no agrupadas.
- Dividir los sistemas de poblaciones diferentes en especies filogenéticas.

Los siguientes conceptos son afines al filogenético o versiones del mismo:

- *Concepto hennigiano*: Una especie hennigiana es una población o grupo de poblaciones naturales que se origina por la extinción de la especie ancestral en un evento de especiación y cesa de existir por la misma causa (Hennig, 1950, 1966; Meier & Willmann, 2000a, b; Willmann, 1985; Willmann & Meier, 2000). Este concepto enfatiza el aislamiento reproductivo por sobre la cohesión del flujo génico, porque este último puede ser un criterio para definir una especie solo si se aplica al taxón más inclusivo donde hay entrecruzamiento: la población. Su aspecto más significativo radica en la dimensión temporal, ya que las especies se definen por eventos de especiación (Wilkins, 2009a). Una especie surge como comunidad reproductiva independiente a partir de un evento de especiación y cesa de existir en otro evento de especiación, cuando origina dos especies hijas. Esta convención hennigiana, de acuerdo con la cual la especie ancestral se extingue al originar dos especies hijas, ha sido criticada por quienes prefieren otros conceptos, aunque Wilkins (2009a) ha considerado que es una convención nomenclatural.
- *Concepto filogenético (monofilético)*: Una especie filogenética (monofilética) o filoespecie es el menor conjunto de poblaciones sexuales o linajes asexuales que se reconoce por una combinación diagnóstica única de estados de carácter (Platnick & Wheeler, 2000; Rosen, 1978, 1979; Wheeler & Platnick, 2000a, b). También se denomina concepto autapomórfico y se aplica explícitamente a organismos sexuales y asexuales (Wilkins, 2009a, b).
- *Concepto filogenético (diagnosticable/ monofilético)*: Una especie filogenética (diagnosticable/ monofilética) o filoespecie es el conjunto menor de organismos individuales que forman un grupo monofilético dentro del cual hay un patrón de ancestría común (McKittick & Zink, 1988).

- *Concepto cladístico*: Una especie cladística o cladoespecie es un conjunto de organismos entre dos procesos de especiación o un evento de especiación y uno de extinción (Ridley, 1989, 1990). También se puede definir como un linaje filogenético entre dos nodos (Wilkins, 2009b).
- *Concepto de concordancia genealógica*: Considera que una especie es cualquier subdivisión de una población identificada concordantemente por múltiples atributos genéticos independientes (Avice & Ball, 1990).
- *Concepto de especie compuesta*: Una especie compuesta es un grupo de organismos que pertenecen a un nodo interno y sus descendientes continúan hasta el internodo subsiguiente; un internodo se define como un conjunto de organismos cuyas relaciones parentales no se interrumpen (Kornet, 1993). También se conoce como especie internodal, cladoespecie (en parte) y filoespecie (Wilkins, 2009b).
- *Concepto genealógico*: Una especie genealógica es un grupo basal y exclusivo de organismos relacionados entre sí que con cualquier otro organismo fuera del grupo y no contiene ningún grupo menos inclusivo dentro del mismo (Baum, 2009; Baum & Shaw, 1995). *Basal* significa que cada especie no contiene subgrupos y *exclusivo* significa que cada individuo en una especie genealógica está más relacionado con individuos que pertenecen a la misma especie que con cualquier organismo fuera de ella (Hudson & Coyne, 2002). En relación con la ausencia de un criterio simple y objetivo para otorgar esta categoría, Baum (2009) sugirió que, si bien hay que aceptar cierta ambigüedad, deberían existir ciertos atributos biológicos de los taxones a los que se da la categoría de especie.
- *Unidad taxonómica menos inclusiva (LITU por sus siglas en inglés)*: Un grupo taxonómico diagnosticable de acuerdo con sus autapomorfias, pero que no posee una categoría fija o nombre binominal (Pleijel, 1999). Pretende desechar la noción de especies y reemplazarla por un término neutral.

¿Cuál es el mejor concepto?

La diversidad de conceptos de especie es asombrosa. ¿Cómo es posible que ninguno de ellos haya adquirido mayor aceptación que el resto? Wilson (1992) consideró de la mayor relevancia el poseer un concepto de especie único para todos los seres vivos, lo que constituiría una suerte de Santo Grial de la biología evolutiva. En las últimas décadas, algunos autores han tratado de solucionar esta problemática usualmente desde una perspectiva pluralista (Crisci, 1981; de Queiroz, 2005; Dupré, 1999; Ereshefsky, 2011; Mayden, 1997, 1999; Mishler & Donoghue, 1982; Wiley & Lieberman, 2011; Wilkins, 2003).

Mayden (1997, 1999) llevó a cabo un análisis jerárquico de diferentes conceptos de especie con niveles distintos de consiliencia. De acuerdo con la idea de consiliencia (Whewell, 1840; Wilson, 1998), deberían preferirse aquellas hipótesis que posean mayor capacidad de unificar conceptos y poder explicativo. Mayden (1997) consideró que el concepto evolutivo es el concepto primario porque posee el mayor nivel de consiliencia y que los demás conceptos, secundarios, pueden utilizarse para descubrir entidades biológicas compatibles con éste (Fig. 63). De acuerdo con este autor, el concepto evolutivo posee una fuerte perspectiva ontológica,

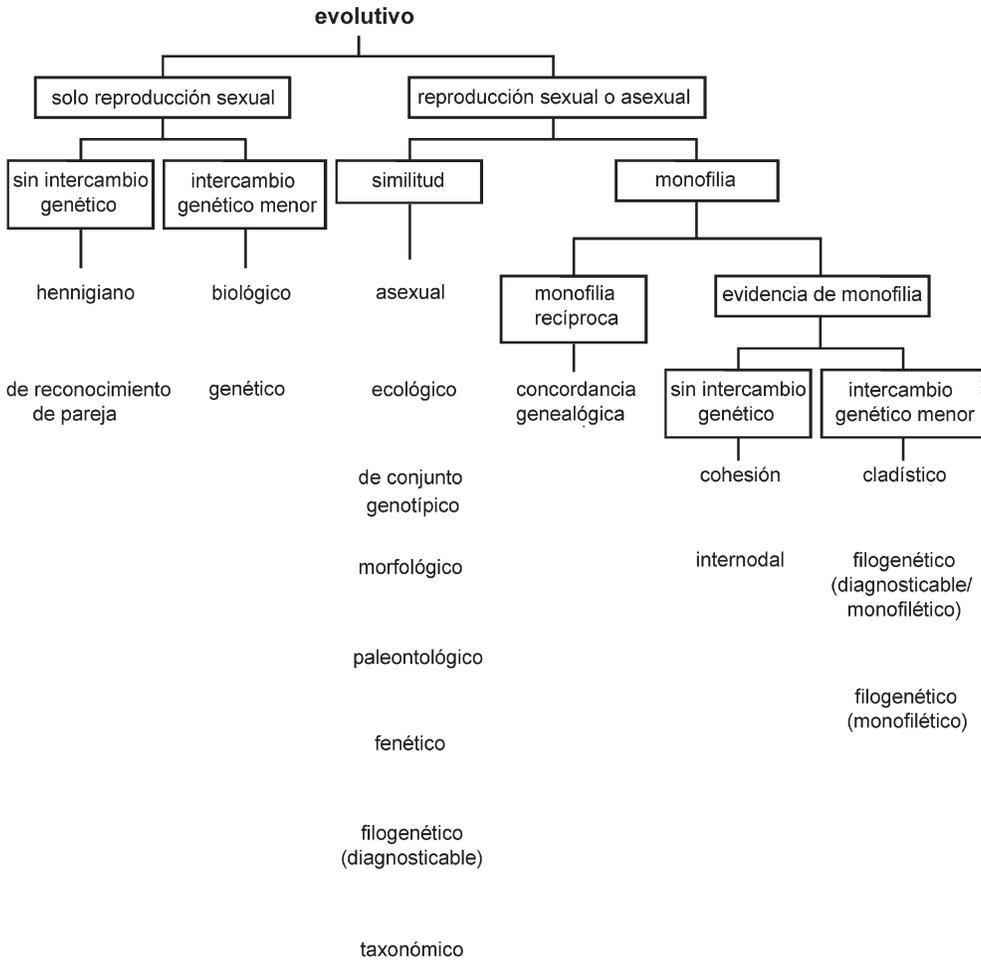


Fig. 63. Organización jerárquica de los conceptos de especie (modificado de Mayden, 1999).

al basarse en la idea de linajes, y es consistente con diferentes tipos de divergencia, modos de reproducción, distribución geográfica y modos de especiación. Cada uno de los conceptos secundarios excluye alguna forma de diversidad reconocida por los sistemáticos, aunque puede ser operacional, al proveer criterios específicos para reconocer una especie.

De Queiroz (1999, 2005, 2007a) propuso un enfoque semejante, llamado *solución consiliente* por Cotterill (2003), que asume que los conceptos alternativos de especie se basan en propiedades diferentes, por ejemplo, aislamiento reproductivo, ocupación de un nicho ecológico, monofilia, etc. Para reconciliarlos, es preciso identificar sus elementos comunes y evaluar sus diferencias. De acuerdo con este autor, el elemento común es que la mayor parte de los conceptos consideran que las especies son poblaciones o linajes de poblaciones:

- Algunos conceptos explícitamente tratan a especies y linajes como equivalentes: el concepto evolutivo de Simpson (1961) y Wiley (1978) y el concepto ecológico de Van Valen (1976).
- Algunos conceptos tratan a especies y linajes como equivalentes en las discusiones proporcionadas por sus autores: los conceptos filogenéticos de Mishler (1985) y Nixon & Wheeler (1990), el concepto cladístico de Ridley (1990), el concepto de cohesión de Templeton (1989) y el concepto genealógico de Baum & Shaw (1995).
- En algunos conceptos las especies se representan gráficamente como linajes: Baum & Shaw (1995), Hennig (1966), Nixon & Wheeler (1990) y Simpson (1961).
- Algunos conceptos tratan a especies y linajes como equivalentes al considerar a estas como poblaciones: Dobzhansky (1950), Mayr (1969), Paterson (1985, 1993), Rosen (1979) y Simpson (1961).
- Algunos conceptos tratan a especies y linajes como equivalentes al considerar a estas como poblaciones en las discusiones proporcionadas por sus autores: Cracraft (1983), Mallet (1995) y Sneath & Sokal (1973).

Si consideramos que la existencia de linajes es la propiedad primaria que define las especies, cada concepto alternativo adoptaría una propiedad diferente de los linajes como una propiedad secundaria de los mismos. En otras palabras, de acuerdo con todos los conceptos una especie es un linaje, pero de acuerdo con el concepto biológico el linaje debe estar aislado reproductivamente de otros linajes; de acuerdo con el concepto ecológico, el linaje debe ocupar una zona adaptativa; y de acuerdo con el concepto filogenético (diagnosticable), el linaje debe poseer una combinación única de caracteres. Estas propiedades secundarias evolucionaron en momentos

diferentes durante el proceso de divergencia de los linajes (Fig. 64). Por ello, los taxones llamados especies constituyen un conjunto heterogéneo de linajes caracterizados por diferentes propiedades secundarias (Ereshefsky, 2011). Siempre son linajes, pero solo a veces son especies biológicas, especies filogenéticas y/o especies ecológicas.

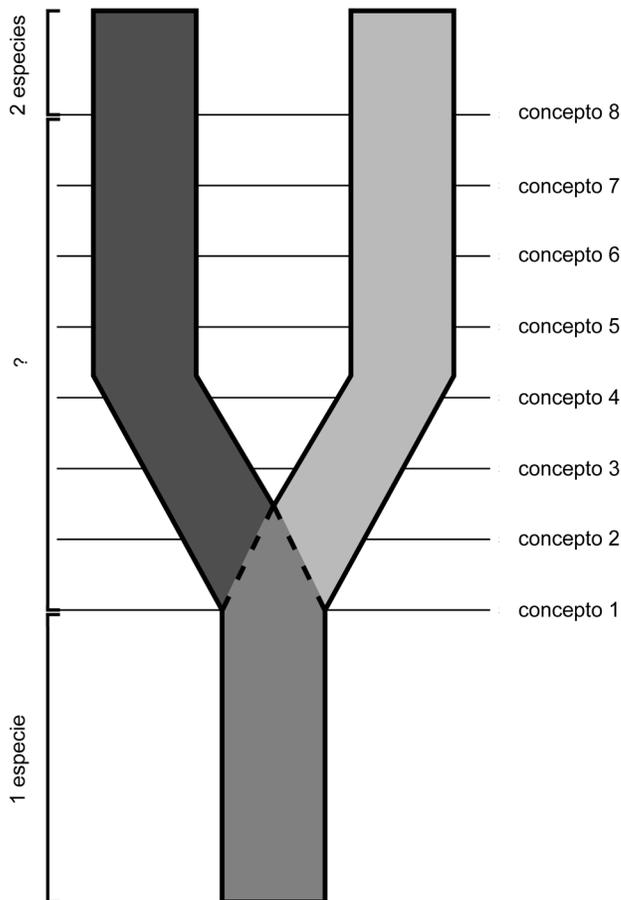


Fig. 64. Divergencia de linajes y criterios de especies alternativos. Las líneas horizontales numeradas corresponden al momento en que los linajes hermanos adquirieron diferentes propiedades, por ejemplo, se hicieron distinguibles fenéticamente, diagnosticables, recíprocamente monofiléticos, incompatibles reproductivamente, ecológicamente distintos, etc. (modificado de de Queiroz, 2005).

¿Cuántas especies de seres vivos existen?

Hasta el momento se conocen entre 1.6 y 1.8 millones de especies de seres vivos. Se desconoce el número total de especies, es decir, la suma de las descritas y las que aún no se conocen, pero existen estimaciones para algunos taxones, basadas en diferentes enfoques:

- *8,7 millones de eucariotas*: extrapolando a partir del número de taxones supraespecíficos conocidos (Mora *et al.*, 2008).
- *3-5 millones de especies de organismos macroscópicos*: a partir de la comparación entre regiones templadas muy bien muestreadas y áreas tropicales (Raven, 1985).
- *10 millones de especies de mar profundo*: extrapolando el número de especies de muestras (Grassle & Maciolek, 1992).
- *1.6 millones de especies de hongos*: a partir de un cociente entre especies de hongos y plantas vasculares (Hawksworth, 1991).
- *10-50 millones de especies de animales*: a partir de la frecuencia de especies pequeñas y de gran tamaño (May, 1988).
- *30 millones de especies de artrópodos en los trópicos*: a partir de un cociente entre especies de coleópteros y especies de árboles (Erwin, 1982).
- *1.84-2.57 millones de especies de insectos*: a partir de un cociente entre especies de hemípteros y de otros insectos (Hodkinson & Casson, 1991).
- *5 millones de especies de insectos*: compilación de estimados de sistemáticos expertos en distintos grupos (Gaston, 1991).
- *200,000 especies de animales marinos*: compilación de estimados de sistemáticos expertos en distintos grupos (Briggs & Snelgrove, 1999).
- *19,800 especies de peces marinos*: extrapolando a partir del registro de nuevos descubrimientos (Mora *et al.*, 2008).
- *11,997 especies de aves*: extrapolando a partir del registro de nuevos descubrimientos (Bebber *et al.*, 2007).

MODELOS DE ESPECIACIÓN

Especiación es el término general utilizado para referirse a los diferentes procesos que llevan al origen de nuevas especies (Dobzhansky, 1970; Reig, 1983; Ruiz Gutiérrez & Rodríguez Caso, 2009). Estos procesos involucran factores intrínsecos y extrínsecos. Los factores extrínsecos son los atributos espaciales o geográficos que aíslan a los linajes, mientras que los intrínsecos son los cambios genéticos y cromosómicos que ocurren en los mismos. Los diferentes modos

de especiación difieren en la relevancia relativa de estos factores, desde la especiación alopátrida en que los factores extrínsecos son más relevantes a la especiación simpátrida en que los intrínsecos son los más importantes (Wilkins, 2007). Los sistemáticos están particularmente interesados en los patrones filogenéticos y biogeográficos resultantes, pero para analizar dichos patrones es preciso comprender los distintos modelos de especiación. A continuación se presentan los principales modelos (Morrone, 2000, 2001; Reig, 1983; Ruiz Gutiérrez & Rodríguez Caso, 2009; Wiley, 1981).

Modelo de especiación alopátrida

Consiste en la separación geográfica de dos poblaciones relativamente grandes a partir de una población ancestral, las cuales adquieren independencia como linajes (Fig. 65). También se denomina especiación geográfica (Mayr, 1963), modelo de especiación Ia (Bush, 1975), divergencia adaptativa (Templeton, 1980a) o modelo de especiación alopátrida I (Wiley, 1981). Se basa en tres supuestos (Wiley, 1981): (1) las poblaciones tienden a diferenciarse en respuesta a factores estocásticos y locales; (2) su diferenciación es contrabalaceada por el flujo génico dentro de su área de distribución; y (3) las diferencias entre poblaciones son inversamente proporcionales al flujo génico y al tamaño de la población. Con base en estos supuestos, es posible hacer ocho predicciones:

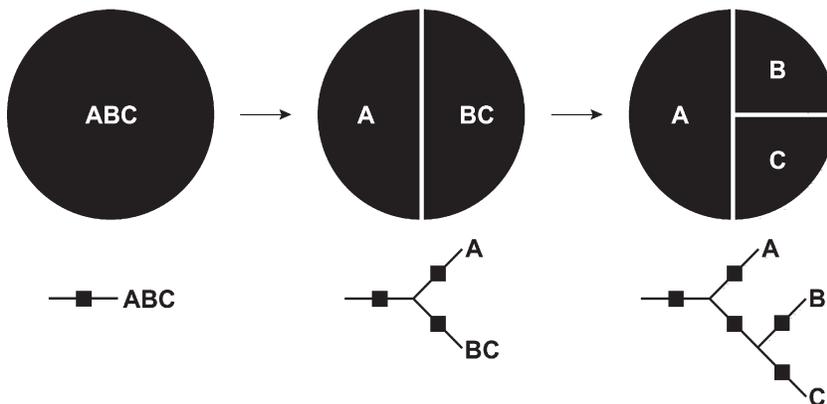


Fig. 65. Modelo de especiación alopátrida. Se muestran sucesivas disyunciones entre poblaciones ancestrales con los patrones filogenéticos resultantes.

- Dada una cantidad inicial de variación geográfica, la disyunción resultará en diferenciación de dos especies hijas debido a la interrupción del flujo génico.
- La plesiomorfía o apomorfía relativa de una especie hija particular para un carácter que es polimórfico para la especie ancestral y varía geográficamente será determinada por la distribución geográfica.
- No es posible predecir la plesiomorfía o apomorfía relativa de una especie hija particular para una novedad evolutiva después de la disyunción, asumiéndose que es al azar.
- El tiempo en que se logra la diferenciación puede ser relativamente largo y dependerá del tamaño de las poblaciones locales, la migración y la ventaja adaptativa de diferentes caracteres.
- Una hipótesis filogenética debería reflejar la separación geográfica o vicariante (Fig. 65) y se espera que la historia de eventos de especiación sea básicamente dicotómico, porque la posibilidad de división múltiple es relativamente baja.
- Se puede estimar la distribución geográfica de la especie ancestral sumando las distribuciones de las especies hijas.
- La ubicación geográfica de la disyunción corresponde al límite entre especies hijas disyuntas o contiguas.
- Diferentes clados que habiten la misma área geográfica poseerán patrones biogeográficos congruentes.

Modelo de especiación peripátrida

Consiste en el origen de una especie nueva en la periferia de una población central de mayor tamaño (Fig. 66). También se llama efecto o principio fundador (Mayr, 1963, 1978; Templeton, 1980b), equilibrio puntuado (Eldredge & Gould, 1972), modelo de especiación Ib (Bush, 1975), transiliencia genética (Templeton, 1980a), modelo de especiación alopátrida II (Wiley, 1981) o modelo de aislados periféricos (Frey, 1993). Se basa en dos supuestos (Wiley, 1981): (1) las poblaciones tienden a diferenciarse al azar y en respuesta a factores locales extrínsecos del ambiente, pero el flujo génico es lo suficientemente fuerte en la parte más central de la población para impedir la diferenciación; y (2) el flujo génico no es suficientemente fuerte en la periferia de la distribución de una especie para impedir el establecimiento de nuevos genotipos a frecuencias relativamente altas. Con base en estos supuestos, es posible hacer ocho predicciones:

- Las nuevas especies tenderán a aparecer en hábitats marginales, situados en los márgenes de la distribución de la especie ancestral. El lugar se relacionará causalmente con la

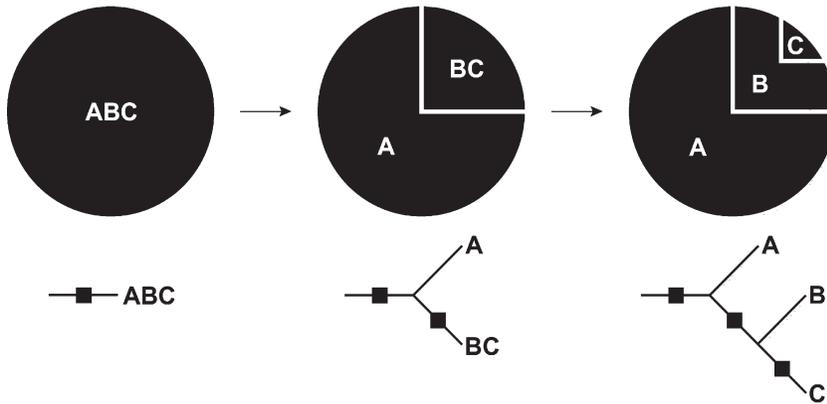


Fig. 66. Modelo de especiación peripátrida. Se muestran sucesivas disyunciones entre poblaciones ancestrales con los patrones filogenéticos resultantes.

disyunción geográfica que impide la migración entre poblaciones locales y la distribución original de la nueva especie será relativamente pequeña en relación con la de la especie ancestral.

- La nueva especie aislada en la periferia será más apomórfica que la población central sin importar si esta deviene una especie nueva diferente de la ancestral (regla de la desviación de Hennig, 1966). La distribución de los caracteres apomórficos no podrá necesariamente predecirse de la distribución geográfica de la especie ancestral.
- La divergencia de la especie periférica se dará al azar en relación con los genotipos ancestrales.
- Si la historia de especiación de un grupo se llevó a cabo por aislamiento periférico, especiación, migración subsiguiente de la especie periférica, nuevo aislamiento periférico y así sucesivamente (Fig. 66), esperaremos un patrón filogenético básicamente dicotómico.
- Si la historia de especiación de un grupo se llevó a cabo por aislamiento periférico y especiación de varios aislados periféricos alrededor de una especie ancestral (Fig. 67), esperaremos que el patrón filogenético sea politómico debido a que las especies descendientes compartirían entre sí solo los caracteres compartidos también con la especie ancestral (no aplica la regla de la progresión de Hennig, 1966).
- Si aplican los supuestos inherentes a la predicción 4, la dispersión debe producir un patrón biogeográfico concordante con las relaciones filogenéticas del grupo (Fig. 66). Esto significa que una especie hija o la especie ancestral misma debe ser plesiomórfica y ocupar

el área ancestral mientras que la otra especie hija debe ser más apomórfica y ocupar una nueva área geográfica (regla de la progresión de Hennig, 1966).

- Si aplican los supuestos inherentes a la predicción 5, la dispersión no debería seguir las reglas de la progresión o desviación de Hennig (Fig. 67).
- Debido a sus distintas capacidades de dispersión, los patrones biogeográficos de diferentes clados que habitan la misma área geográfica no serán similares bajo los supuestos inherentes a las predicciones 5 o 6.

Modelo de especiación aloparapátrida

Ocurre cuando se separan dos poblaciones de una especie ancestral, se diferencian a un grado insuficiente para adquirir independencia de linajes y luego desarrollan esta independencia durante un periodo de parapatría o simpatría limitada (Wiley, 1981) (Fig. 68). El proceso de independencia de los linajes es reversible porque es posible que las dos poblaciones parcialmente diferenciadas formen un linaje con variación clinal después de encontrarse, más que servir el periodo de simpatría para reforzar sus diferencias (Endler, 1977). También se llama modelo de especiación estasiopátrida (Mayr, 1942).

La especiación aloparapátrida comparte los supuestos de los modelos alopátrido y peripátrido. Las predicciones dependen del mayor o menor tamaño de las poblaciones.

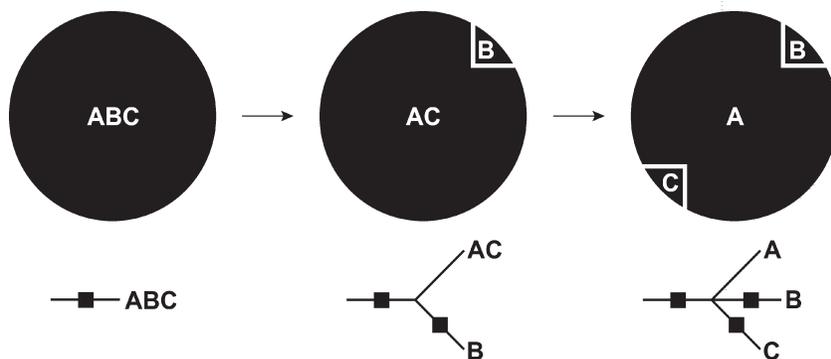


Fig. 67. Modelo alternativo de especiación peripátrida. Se muestran sucesivas disyunciones entre poblaciones ancestrales con los patrones filogenéticos resultantes.

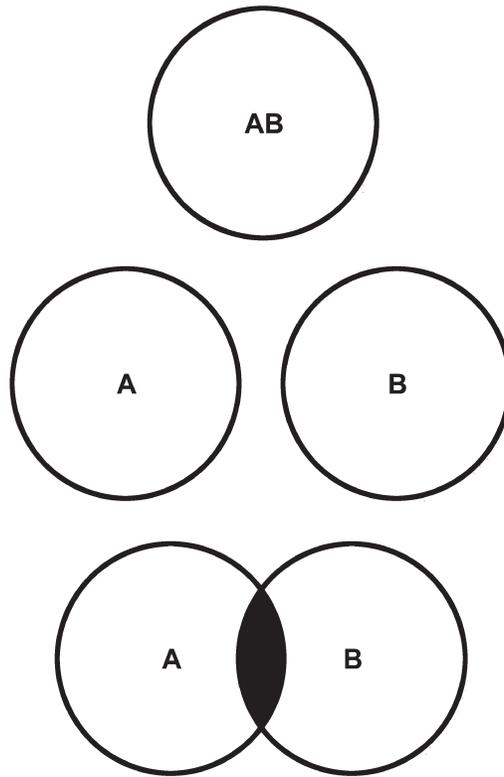


Fig. 68. Modelo de especiación aloparapátrida.

Modelo de especiación parapatrida

Ocurre cuando dos poblaciones de una especie ancestral se diferencian a pesar de no haber existido una disyunción completa (Fig. 69). Las especies hijas pueden compartir una pequeña fracción de sus áreas de distribución, entrecruzarse dentro de esta zona de contacto y aun así diferenciarse. También se llama modelo de especiación II (Bush, 1975) o divergencia clinal (Templeton, 1980a).

La especiación parapatrida se basa en cuatro supuestos (Wiley, 1981): (1) las poblaciones locales tienden a diferenciarse en respuesta a procesos estocásticos y selección local; (2) su diferenciación tiende a ser contrabalanceada por el flujo génico dentro del área de la especie ancestral; (3) los individuos de la especie ancestral tienen una vagilidad relativamente baja y

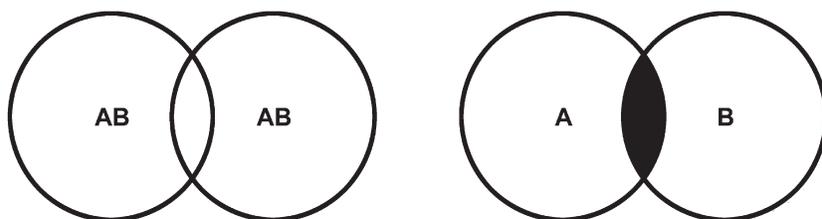


Fig. 69. Modelo de especiación parapátrida.

por ello la diferenciación es pronunciada; y (4) dada la disminución en la adecuación de los genotipos heterocigotas, a lo largo de un gradiente de variación geográfica pueden ocurrir apareamientos asortativos, es decir, entre organismos semejantes. Con base en estos supuestos, se pueden formular tres predicciones:

- Si existe algún tipo de competencia entre las nuevas especies hermanas, entonces se establecerá una franja de simpatría.
- El patrón filogenético será similar al esperado en el modelo alopátrido.
- La plesiomorfía o apomorfía relativa de cualquiera de las especies hijas, si no hay novedades evolutivas, será determinada por la distribución de los caracteres en la especie ancestral. No es posible predecir el origen de cualquier novedad evolutiva luego del establecimiento de la zona de contacto.

Modelo de especiación simpátrida

Ocurre cuando se diferencian una o más especies nuevas a partir de una especie ancestral sin que exista segregación geográfica de las poblaciones (Bush, 1975; Freeman & Herron, 2001; Mayr, 1942, 1978; Wiley, 1981). También se llama modelo de especiación III (Bush, 1975) o divergencia de hábitats (Templeton, 1980a). Dentro de este modelo se incluyen cuatro tipos de especiación (Wiley, 1981):

- *Especiación por hibridación*: se debe a la hibridación entre dos especies sexuales. Es muy común en plantas.
- *Especiación por apomixis*: ocurre cuando surge una especie asexual de una especie ancestral sexual.

- *Especiación de una población local en una población con escasa o nula migración:* una especie se origina a partir de una población local donde el flujo génico es insuficiente para proveer cohesión a la especie ancestral. Puede considerarse como alopátrida o microalopátrida.
- *Especiación ecológica:* cuando la segregación de hábitats permite la evolución de una especie nueva. Mayr (1963) consideró que en muchos casos podría interpretarse como especiación alopátrida. Freeman & Herron (2001) presentaron varios ejemplos de la misma.

MECANISMOS DE AISLAMIENTO REPRODUCTIVO

Son los factores que impiden el entrecruzamiento entre las especies que son real o potencialmente simpátridas (Dobzhansky, 1937b; Lanteri *et al.*, 2004a; Mayr, 1963, 1978; Ridley, 1996; Wilkins, 2007). Son fundamentales para aplicar el concepto biológico de especie. Se clasifican de la siguiente manera:

Mecanismos precopulatorios

Son los factores que hacen que los individuos de una especie solo se apareen con los de su misma especie.

- *Aislamiento ecológico o de hábitat:* los individuos se aparean en su hábitat preferido, por lo que individuos de especies con diferentes preferencias ecológicas no llegan a encontrarse. Por ejemplo, *Turdus merula*, un ave básicamente de bosque, está aislada ecológicamente de su especie afín *T. torquatus*, distribuida en páramos.
- *Aislamiento temporal o estacional:* los individuos de diferentes especies no se cruzan entre sí porque el apareamiento o floración ocurre en diferentes estaciones. Por ejemplo, *Rana aurora*, que se reproduce entre enero y marzo, no se cruza con *R. boylei*, que se reproduce entre marzo y mayo.
- *Aislamiento de comportamiento o etológico:* individuos de especies diferentes se encuentran pero no copulan entre sí, eligiendo miembros de su propia especie. Por ejemplo, las poblaciones de *Drosophila mojavensis* del norte de México y el sur de Arizona se encuentran aisladas de las poblaciones de la misma especie de la península de Baja California.
- *Aislamiento anatómico, mecánico o morfológico:* individuos de especies diferentes intentan copular, pero no hay transferencia de esperma. Es común en insectos, donde las estructuras genitales de machos y hembras en muchos casos funcionan como una estructura llave-cerradura.

Mecanismos poscopulatorios

Son factores que actúan después de la cópula.

- *Incompatibilidad gamética*: se produce transferencia de esperma, pero no se forma el cigoto. Por ejemplo, en organismos con fertilización interna, los gametos o gametofitos de una especie pueden ser inviables en los conductos sexuales de la otra.
- *Mortalidad cigótica*: se forma el cigoto pero muere en alguna etapa de su desarrollo. Por ejemplo, en animales, el cigoto puede morir en su primera división (cuando los dos conjuntos de cromosomas parentales son incompatibles para permitir la primera división mitótica) o en la gastrulación.
- *Inviabilidad híbrida*: se forman embriones híbridos, pero poseen viabilidad reducida o son totalmente inviables. Por ejemplo, híbridos entre cabras y ovejas.
- *Esterilidad híbrida*: los híbridos de la primera generación (F1) son viables, pero los adultos de uno o ambos sexos no producen gametos funcionales. Por ejemplo, las mulas (híbridos de burros y yeguas) y los tiglonos (híbridos de tigres y leonas).
- *Breakdown híbrido*: los híbridos de primera generación (F1) son viables y fértiles, pero las generaciones siguientes (F2 y retrocruzas) son inviables o estériles. Por ejemplo, los híbridos de *Drosophila pseudoobscura* y *D. persimilis*.

VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA

Existen varios términos utilizados para describir la variación intraespecífica, algunos incluso poseen categorías nomenclaturales.

Variedad

Es la única subdivisión de una especie reconocida por Linneo. Clásicamente se interpretó como una “desviación” del tipo (Mayr & Ashlock, 1991). La confusión acerca de qué entidades realmente son variedades desacreditó su uso y fueron abandonadas por los zoólogos. Los botánicos las utilizan ocasionalmente.

Raza geográfica

Durante el siglo XX se reconocieron razas geográficas para describir la variación geográfica de una especie, usualmente sin recibir nombres. Algunos autores también utilizaron el término *raza* para referirse a poblaciones locales dentro de una subespecie. La distinción entre razas geográficas y subespecies no es clara.

El concepto de raza en la especie humana, bastante común en el siglo XIX, ha sido abandonado en las últimas décadas debido a su asociación negativa con el racismo. Sin embargo, Andreasen (2000, 2004) defendió la definición filogenética de razas humanas y discutió las objeciones a este concepto.

Subespecie

Durante la segunda mitad del siglo XIX se comenzaron a utilizar las subespecies para reemplazar a las variedades, usualmente para describir razas geográficas. Una subespecie es un conjunto de poblaciones fenotípicamente similares que habitan una parte definida del área total de una especie y que difieren levemente de otras poblaciones de la misma (Mayr, 1942; Mayr & Ashlock, 1991). Las subespecies están aisladas temporalmente, aunque pueden eventualmente hibridarse con otras subespecies y desaparecer (Frost & Kluge, 1994).

Las subespecies son normalmente alopátridas y/o alocrónicas, con algunas excepciones por ejemplo en especies migratorias. No debería existir superposición geográfica entre dos o más subespecies de una misma especie. Si dos poblaciones se mantienen aisladas reproductivamente en simpatria, entonces son especies. Las especies para las cuales no se han reconocido subespecies se denominan monotípicas, mientras que las especies que poseen dos o más subespecies se denominan politípicas (Mayr, 1978).

La práctica de reconocer subespecies es inherente a la aplicación del concepto biológico de especie y ha sido común en el siglo pasado para algunos taxones animales, como aves, mamíferos y mariposas. El argumento principal a favor del reconocimiento de especies politípicas es de índole práctica: un menor número de nombres que memorizar (Mayr, 1942). Durante las décadas de 1950 y 1960 numerosos autores criticaron el reconocimiento de subespecies (Brown & Wilson, 1954; Edwards, 1954; Gosline, 1954; Inger, 1961; Moore, 1954; Starrett, 1958; Wilson & Brown, 1953), principalmente debido a la dificultad en la identificación de los caracteres que realmente muestran variación geográfica, el reconocimiento de razas microgeográficas dentro de subespecies formalmente reconocidas y la arbitrariedad en el grado de distinción considerado como subespecífico. Durrant (1955) y Tilden (1961), por su parte, defendieron la descripción de subespecies considerando que, a pesar de que algunas de las críticas son válidas, lo erróneo fue el abuso en el reconocimiento de las mismas. En años más recientes, la aplicación de conceptos de especie evolutivos y filogenéticos ha llevado a abandonar paulatinamente el reconocimiento de subespecies. Por ejemplo, la aplicación del concepto evolutivo de especie a las aves mexicanas resultó en numerosas subespecies elevadas a especies, resultando en un aumento de 122 especies “nuevas” endémicas para el país, para un

total de 323 especies (Rojas-Soto *et al.*, 2010). A pesar de que este incremento podría parecer enorme, cae dentro de la tasa esperada de 1.9 especies filogenéticas por cada especie biológica reconocida por Zink (2004). En las últimas décadas del siglo XX, apenas el 3% de los trabajos sistemáticos publicados incluyó descripciones de subespecies (Winston, 1999).

Resulta interesante que recientes análisis filogeográficos basados en caracteres moleculares (Avice, 2000; Avice *et al.*, 1987; Riddle & Hafner, 2004) mostraron que numerosas especies poseen una fuerte estructura geográfica. Estas diferencias se deberían a las capacidades de dispersión, barreras al flujo génico, migración, deriva génica, selección natural, mutaciones, recombinación génica, sistemas de apareamiento y estructura de hábitats (Avice, 1994). Los autores que han reconocido estas diferencias geográficas, sin embargo, usualmente no han contemplado su reconocimiento formal como subespecies.

Semiespecie

Un taxón que se encuentra en el límite entre subespecie y especie (Mayr, 1940), es decir, depende del criterio empleado para considerarla como una u otra (Mayr, 1978). Amadon (1966) propuso reemplazar este término por *aloespecie*.

Clon

Es un grupo de organismos que desciende de un ancestro común con el cual son genéticamente idénticos, por ejemplo, una colonia de bacterias cuyos miembros descienden de una célula original o plantas reproducidas vegetativamente. En algunos animales (por ejemplo, lagartijas) hay clones de origen híbrido que en ocasiones dependen de esperma de una especie bisexual simpátrida para reproducirse. Es discutible si estos clones merecen reconocerse con nombres o no. Dubois & Günther (1982) argumentaron que no deberían reconocerse formalmente como especies, mientras que Cole (1985) propuso algunos lineamientos para reconocer especies partenogénicas.

Clina

Es un gradiente de carácter que define una serie contigua de poblaciones de una especie (Endler, 1983; Huxley, 1939; Mayr, 1963). Cualquier carácter puede variar clinalmente y una misma población puede pertenecer a distintas clinas (Mayr & Ashlock, 1991), por lo que no reciben nombres formales.

Las clinas pueden resultar de la variación geográfica de algunos factores ambientales (Endler, 1983). Por ejemplo, áreas secas y calurosas favorecerán aquellos caracteres que con-

serven el agua, como pubescencia en las hojas de algunas plantas o glándulas especiales y colores en la piel de algunos animales. Dado un gradiente ambiental, las poblaciones inicialmente similares van a divergir a lo largo del gradiente formando una clina; esto se denomina contacto primario, porque las poblaciones están continuamente en contacto durante la evolución de la clina. Las clinas también pueden resultar del contacto de dos especies previamente aisladas, si ellas poseen diferencias antes del contacto; esto se denomina contacto secundario.

Círculo de razas

Es un grupo de diferentes poblaciones distribuidas contiguamente unas a otras; son interfértiles en las áreas donde dos de ellas son simpátridas, pero interestériles con las demás (Mayr & Ashlock, 1991).

Variación intrapoblacional

Existe una serie de variantes intrapoblacionales que son relevantes para la correcta identificación de las especies (Lanteri *et al.*, 2004a; Mayr & Ashlock, 1991). Desafortunadamente, en el pasado, la insuficiente información sobre variación intrapoblacional llevó en ocasiones a errores, como describir una especie basada en especímenes macho y otra en hembras. El origen de las variaciones intrapoblacionales de las especies polimórficas puede ser genético o no. En caso que así lo sea, incluye diferentes tipos:

- *Dimorfismo sexual*: existencia de variantes morfológicas asociadas con un sexo u otro. Las diferencias sexuales primarias involucran los órganos reproductivos primarios y raramente son fuente de confusión. Las diferencias sexuales secundarias, que pueden ser muy pronunciadas en aves del paraíso, patos y colibríes, son más difíciles de analizar y en el pasado han llevado a describir machos y hembras como especies diferentes. Se conocen ginandromorfos (individuos con caracteres masculinos en una parte del cuerpo y caracteres femeninos en otra) e intersexos (individuos con una mezcla de caracteres masculinos y femeninos) en muchas especies de insectos.
- *Generaciones reproductivas diferentes*: en algunas especies de insectos, como los áfidos, las hembras partenogenéticas ápteras son usualmente diferentes de las hembras sexuales aladas.
- *Variación genética ordinaria*: no se limita al sexo ni involucra caracteres sexuales. La variación en caracteres discontinuos, ocasionada por un polimorfismo genético, permite agrupar los organismos en grupos. Por ejemplo, en muchas especies de insectos (especialmente Hemiptera y Coleoptera) existen individuos alados y ápteros. La variación en caracteres

continuos se debe a diferencias genéticas leves entre los individuos y se manifiesta particularmente en medidas y proporciones.

La variación no genética es la variación intrapoblacional que carece de bases genéticas. Es difícil de determinar en especímenes preservados, pero es posible hacer inferencias válidas combinando la observación de especímenes con observaciones de campo o evidencia experimental (Mayr, 1942; Mayr & Ashlock, 1991). Los sistemáticos deben familiarizarse con esta variación, que incluye diferentes tipos:

- *Variación individual en el tiempo*: existencia de variantes morfológicas dentro de una población. Por ejemplo, en muchas especies animales los organismos pasan por etapas de desarrollo en las cuales son muy diferentes a los adultos. Esta variación con la edad puede ser difícil de analizar, especialmente cuando los estadios son tan diferentes como los huevos, larvas, pupas y adultos de los insectos holometábolos (por ejemplo, escarabajos, moscas y mariposas). En parásitos, los diferentes estadios se pueden encontrar en distintas especies de huéspedes. Otra variación en el tiempo es la variación estacional, que ocurre cuando un mismo individuo puede poseer diferente aspecto en distintas épocas del año, por ejemplo, las aves con coloración nupcial llamativa que son oscuras durante la época no reproductiva. Algunas especies de insectos de vida corta producen varias generaciones al año, muchas veces con diferentes variantes si nacen en primavera o verano o si nacen en la estación seca o la húmeda. Finalmente, un tipo especial de variación estacional, conocido como ciclomorfosis, ocurre en rotíferos y cladóceros, donde los cambios morfológicos se asocian con cambios en la temperatura, turbulencia y otras propiedades del agua.
- *Variación social*: variantes morfológicas asociadas con aspectos ecológicos. La variación ecofenotípica o de hábitat ocurre cuando poblaciones de diferentes hábitats dentro de la misma región son visiblemente diferentes. Cambios temporarios climáticos pueden inducir variantes morfológicas diferentes, especialmente en organismos con plasticidad fenotípica como las plantas. Los parásitos también proporcionan una fuente potencial de variación ecológica, por ejemplo, en diferencias de tamaño o atributos fisiológicos. Se ha reportado variación neurogénica o neurohumoral en algunos animales que cambian su color como respuesta a cambios ambientales.
- *Variación alométrica*: cuando algunas estructuras adquieren un tamaño desproporcionado en relación con el tamaño del resto del cuerpo. Este fenómeno puede ser muy marcado en varias especies de insectos, como los escarabajos de la familia Lucanidae con “cuernos” frontales grandes.

- *Variación traumática*: cuando parásitos inducen modificaciones estructurales en sus huéspedes. La variación accidental y teratológica es común en insectos.

Lecturas recomendadas

Wheeler, Q. D. & R. Meier (eds.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*. Columbia University Press, Nueva York. Conceptos de especies.

Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics: Second edition*. Wiley, Nueva York. Conceptos de especies y modelos de especiación.

Wilkins, J. S. 2009. *Species: A history of the idea*. Peter Lang, American University Studies, Series V, Philosophy, Nueva York. Conceptos de especies.

Capítulo 6

Capítulo 6

Actividades sistemáticas básicas

Las actividades sistemáticas principales consisten en identificar taxones, llevar a cabo análisis filogenéticos, revisar grupos y describir especies y taxones supraespecíficos, entre otras (Fig. 70). En este capítulo me refiero al reconocimiento de especies, el análisis de la variación intra-específica, la descripción de especies, la clasificación, la identificación de especies y la ejecución de revisiones sistemáticas.

RECONOCIMIENTO DE ESPECIES

Hemos examinado los conceptos de especie desde el punto de vista teórico. Sin embargo, como sistemáticos debemos reconocer especies en la práctica. Existen varios pasos en el proceso de reconocer especies (Fig. 71) (Doyen & Slobodchikoff, 1974; Winston, 1999). Primero reconocemos agrupamientos fenéticos de organismos, usualmente basados en caracteres morfológicos. Luego, estos especímenes pueden analizarse de acuerdo con criterios geográficos, reproductivos y ecológicos. Un sistemático que se encuentre revisando un grupo utilizando especímenes de colección atacará el problema siguiendo las etapas iniciales de este protocolo, mientras que un sistemático de campo o laboratorio podrá comenzar en otras etapas.

Sites & Marshall (2004) proporcionaron una clasificación de los métodos operacionales propuestos para reconocer especies. Estos básicamente se dividen en filogenéticos (como la agregación cladística de haplotipos, exclusividad genealógica y las pruebas de cohesión de Templeton) y no filogenéticos (como el análisis de zonas híbridas, distancias genéticas, matrices de distancia correlacionadas y análisis de agregación de poblaciones).

Cuando analizamos algunos organismos y de acuerdo con la literatura no corresponden a ninguna especie conocida, deberíamos considerar que existen las siguientes posibilidades (Winston, 1999):

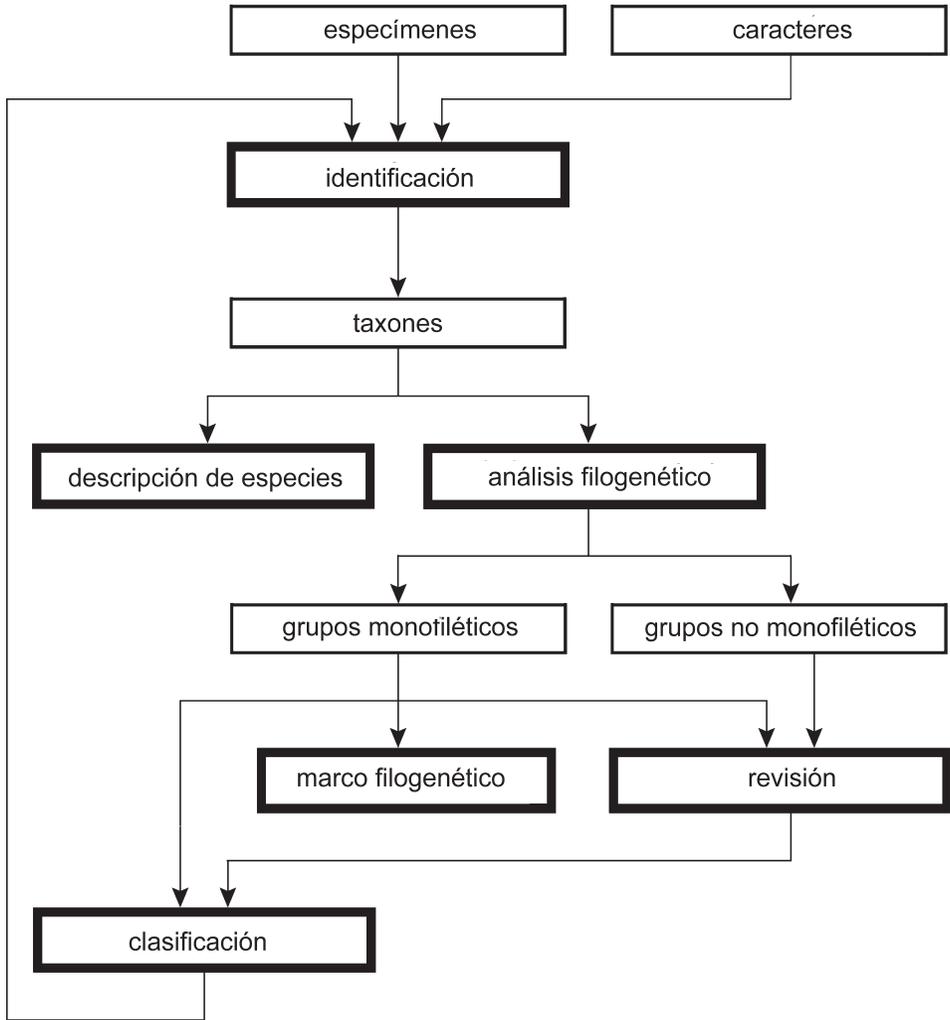


Fig. 70. Diagrama de flujo señalando las actividades sistemáticas principales.

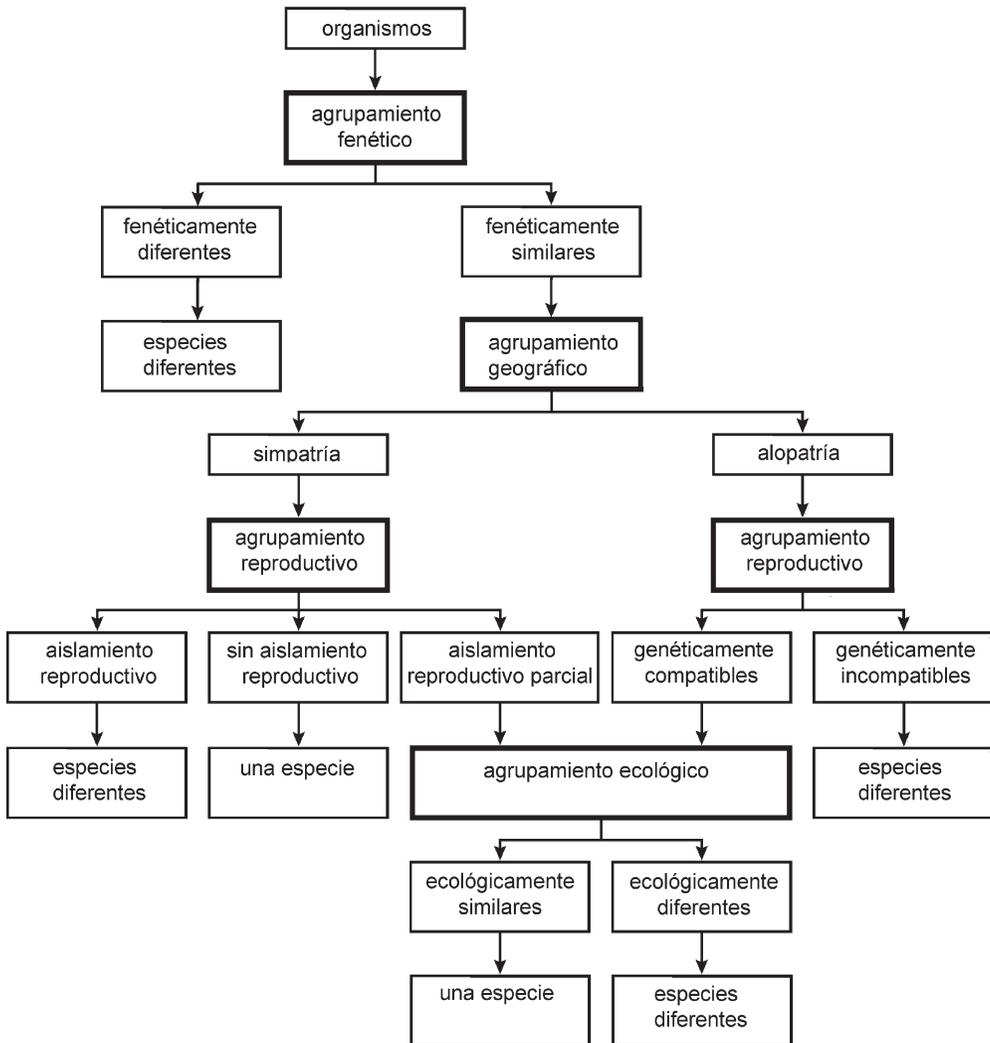


Fig. 71. Representación esquemática del proceso de toma de decisiones para reconocer especies (modificado de Winston, 1999).

- Que representen variantes genéticas de alguna especie conocida.
- Que correspondan a variantes producidas por el crecimiento en condiciones desfavorables (por ejemplo, plantas sujetas a fuerte herbivoría, animales parasitados, etc.).
- Que sean híbridos entre especies conocidas, especialmente en plantas.
- Que hayan sido descritas tan recientemente que no se encuentren consideradas en la clave usada para la identificación.
- Que pertenezcan a una especie conocida pero que aún no fue citada para el área donde los encontramos.
- Que pertenezcan a una especie introducida.
- Que representen una nueva especie, que debe ser descrita y nombrada.
- Que pertenezcan a una especie ya descrita, pero cuyo nombre ha sido considerado erróneamente por algún sistemático como sinónimo del nombre de otra especie.
- Que pertenezcan a una especie conocida pero llamada por un nombre erróneo.

Para identificar especies adecuadamente, una de las tareas más básicas es la búsqueda de la literatura específica apropiada. Libros, guías de campo, revisiones y otros trabajos generales pueden ayudarnos en la búsqueda exploratoria inicial, pero se requiere consultar literatura secundaria (resúmenes e índices) para detectar bibliografía más específica. El *Zoological Record* y los *Biological Abstracts* cubren una gran cantidad de trabajos sistemáticos, el primero solo para animales y el segundo para todos los taxones. Ambos tienen acceso en línea, que permite búsquedas rápidas y eficientes. Una vez que se hallaron las citas de las publicaciones sistemáticas describiendo especies del taxón estudiado o referencias secundarias, es preciso conseguirlas en bibliotecas o préstamos interbibliotecarios. Cada día existen más publicaciones antiguas que se digitalizan y se hacen disponibles en línea.

Una vez que se ha completado la búsqueda bibliográfica, si aún existen dudas, es necesario examinar especímenes de referencia. Especialmente cuando no existe seguridad acerca de la identidad de una nueva especie, es aconsejable examinar ejemplares de especies afines para corroborar nuestra hipótesis y evitar errores embarazosos (Winston, 1999). Primero se examinan colecciones locales, como la colección de referencia de la institución donde desarrollamos nuestra investigación. Luego, se consultan colecciones de museos o herbarios mayores. Solicitar el préstamo de especímenes identificados por autoridades en el grupo o incluso de material tipo resulta muchas veces apropiado. Esta tarea puede ser tediosa y frustrante, pero nos asegura no cometer errores al describir como especie nueva una ya conocida.

ANÁLISIS DE LA VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA

Los caracteres cuantitativos, es decir aquellos que pueden medirse o contarse, se utilizan frecuentemente para analizar la variación intraespecífica y pueden permitir la distinción entre especies relacionadas cercanamente. Los caracteres cuantitativos continuos que se miden normalmente incluyen longitud, ancho, peso y forma (esta última resulta comúnmente de una combinación de caracteres continuos). Los caracteres cuantitativos discontinuos describen el número de elementos estructurales que contribuyen a un carácter, como el número de dientes de una especie de mamíferos, el número de carpelos de una flor o el número de cromosomas de un genoma (Wiley, 1981).

Selección de caracteres cuantitativos

Los tipos de caracteres que un sistemático habrá de analizar dependen de los propósitos de su estudio. Cuando se describen especies, la variación de caracteres permitirá caracterizarlas y distinguirlas de especies afines. Los caracteres cuantitativos más comúnmente analizados incluyen el tamaño, forma y número de estructuras determinadas. Una estrategia para seleccionar caracteres cuantitativos para comparar especies relacionadas involucra los siguientes pasos (Wiley, 1981):

- Consultar la literatura previa acerca de estudios sobre variación geográfica de la especie (o especies afines). Si los caracteres no muestran una variación geográfica significativa no se requerirán muchos especímenes de varias áreas geográficas.
- Determinar si los datos están disponibles y si es posible examinar los especímenes para corroborarlos.
- Si los especímenes representan una muestra geográfica amplia, entonces se podrán hacer conteos adicionales y medidas sin la necesidad de repetir el trabajo de otros.
- Si los especímenes no representan una muestra geográfica amplia, entonces se requerirá coleccionar especímenes adicionales o solicitar su préstamo a las colecciones donde se encuentren depositados.
- Para caracteres no analizados previamente, hay que tomar dos o tres muestras de áreas geográficas diferentes y determinar si existe variación. Si la hay, se puede proceder a analizar más especímenes. Para describir una especie, es suficiente con tomar las medidas necesarias para caracterizarla; pero si el objetivo es analizar la variación geográfica, entonces se deberá analizar un número importante de especímenes.

Análisis univariado

Involucra el análisis de un único carácter cuantitativo. Algunos estadísticos descriptivos (Fig. 72) para caracteres continuos son los siguientes (Wiley, 1981):

- *Límites observados*: son los valores mínimo y máximo que se encuentran en los datos. Por ejemplo, los límites observados para la longitud total de una especie de escarabajo pueden ser 0.41-0.82 mm.
- *Rango*: se computa a partir del número de unidades entre la medida mayor y menor:

$$\text{rango} = (X_h - X_l) - 1$$
 Para el ejemplo anterior:

$$\text{rango} = (0.82 - 0.41) - 1 = 40$$
- *Número de especímenes examinados (N)*: proporciona al lector una idea de cuan adecuado fue el muestreo y permite computar el error estándar a partir de la desviación estándar y viceversa.
- *Media*: es una medida de la tendencia central de datos distribuidos de manera continua.
- *Varianza*: muestra la variación alrededor de la media.
- *Desviación estándar*: es otra medida de la variación alrededor de la media.
- *Coficiente de variación*: es otra medida de la variación alrededor de la media.

Además de los estadísticos descriptivos, existen estadísticos inferenciales (Fig. 72). Los más comunes son:

- *Error estándar*: es una estimación de la desviación estándar de una muestra determinada. Usualmente se reporta junto con la media; por ejemplo: 9.0 ± 0.45 .
- *Límites de confianza*: proporcionan un rango dentro del cual se predice que caerá la media, donde t_n especifica el valor de t para n grados de libertad.

Análisis bivariado y trivariado

Es posible analizar dos caracteres cuantitativos simultáneamente para discriminar poblaciones de una especie. El análisis divariado puede representarse simplemente en un diagrama de coordenadas (Fig. 73). Se pueden utilizar algunas pruebas estadísticas sencillas para determinar si las líneas de regresión son significativamente diferentes o no.

Si queremos analizar tres caracteres los podemos representar gráficamente en un triángulo. Ellos pueden permitirnos apreciar diferencias entre especies que son aparentes similares al analizar solo dos caracteres.

| | |
|--|--|
| Media | Coefficiente de variación |
| $\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n}$ | $CV = \frac{100s}{\bar{x}}$ |
| Varianza | Error estándar |
| $S^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}$ | $SE = \frac{S}{\sqrt{n}}$ |
| Desviación estándar | Límites de confianza |
| $SD = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}}$ | $CL = \bar{x} \pm tn \frac{S}{\sqrt{n}}$ |

Fig. 72. Estadísticos descriptivos.

Análisis multivariado

En la actualidad, existen programas de cómputo para analizar fácilmente numerosos caracteres a la vez. Las técnicas más comunes son el análisis de agrupamientos, el análisis de componentes principales y el análisis discriminante lineal (Cigliano *et al.*, 2004a; Lanteri *et al.*, 2004d; Sneath & Sokal, 1973).

Existen varias técnicas multivariadas que permiten agrupar individuos o poblaciones. Como resultado de los análisis de agrupamientos se producen fenogramas, que se obtienen mediante los siguientes pasos (Cigliano *et al.*, 2004a; Quicke, 1993; Sneath & Sokal, 1973):

- *Selección de las unidades taxonómicas operativas (OTU por sus siglas en inglés):* dependiendo de los objetivos del análisis, podrán ser individuos, poblaciones o linajes genéticos.
- *Elección de los caracteres:* los caracteres usados más frecuentemente son cuantitativos, por ejemplo, medidas, frecuencias de alelos, etc. Si los caracteres morfométricos se expresan en diferentes unidades, es aconsejable estandarizarlos.
- *Construcción de una matriz de datos:* una matriz de datos es usualmente una matriz $n \times t$, donde las columnas t son las OTU analizadas y las filas n son los caracteres.
- *Estimación de la similitud entre las OTU:* la similitud entre las OTU se estima utilizando coeficientes de similitud. Estos coeficientes cuantifican la semejanza entre dos elementos

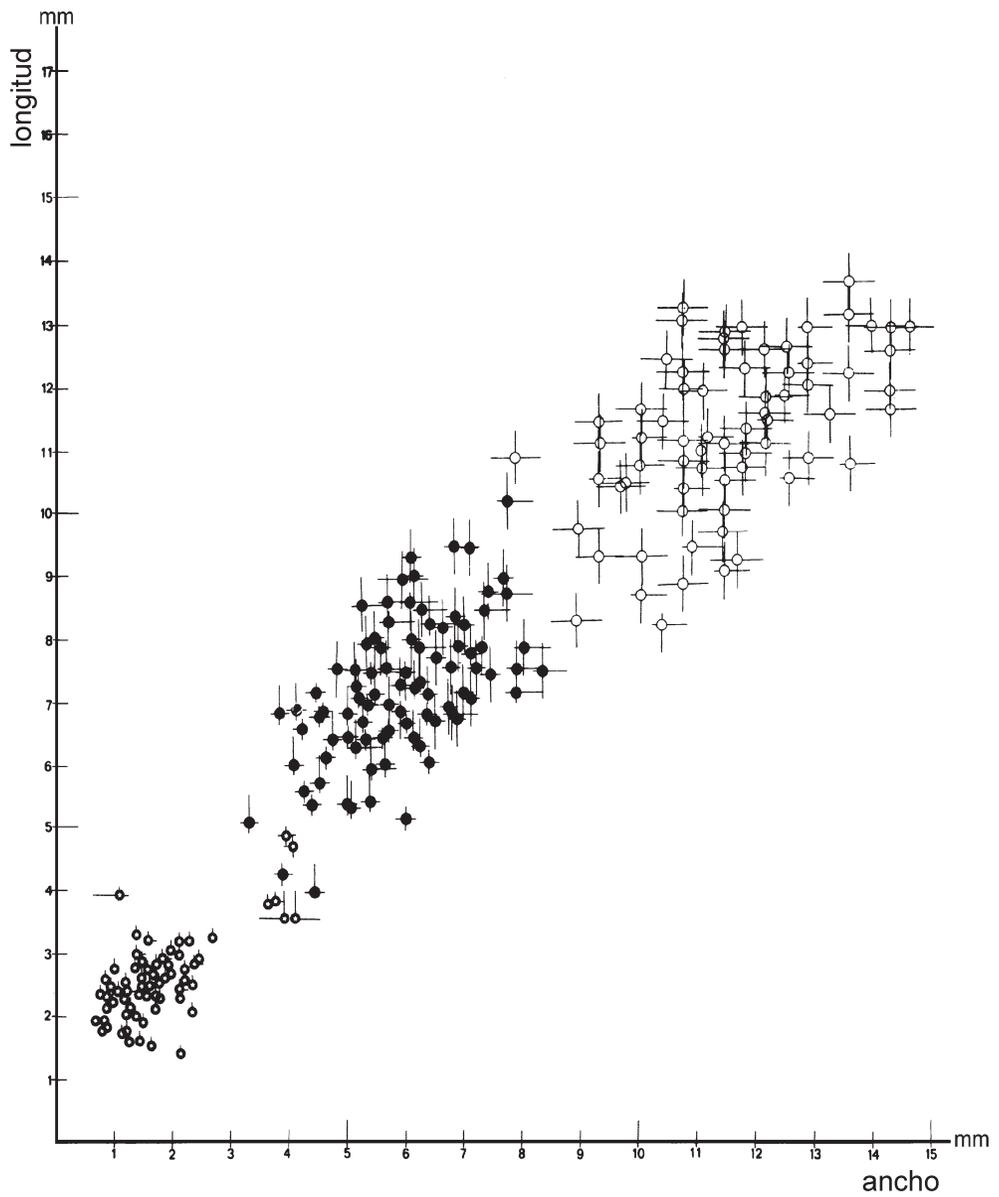


Fig. 73. Análisis divariado de la longitud por el ancho en tres poblaciones diferentes.

en dos columnas de la matriz de datos. Hay cuatro clases de coeficientes de similitud: distancia, asociación, correlación y similitud probabilística.

Los coeficientes de distancia miden la similitud entre dos OTU, las cuales tendrán una distancia de cero si son idénticas y cuanto más diferentes sean mayor será la distancia. Se computan para caracteres binarios y multiestado. Los más comunes son *Manhattan distance*, *Taxonomic distance* y *Mean character distance* (Fig. 74).

Los coeficientes de asociación miden el parecido entre pares de OTU para un conjunto de caracteres binarios. Cuando se comparan los estados de carácter para dos OTU, existen cuatro posibilidades: (a) que ambas tengan 1; (b) que la primera tenga 1 y la segunda 0; (c) que la primera tenga 0 y la segunda 1; y (d) que ambas tengan 0. Estos símbolos a, b, c y d se usan en los diferentes coeficientes de asociación, algunos de los cuales son los coeficientes de *Jaccard*, *Simple Matching* y *Rogers y Tanimoto* (Fig. 74).

Coeficientes de distancia

$$\text{Manhattan distance: MD} = \sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|$$

$$\text{Taxonomic distance: TD} = \left[\sum_{i=1}^n (x_{ij} - x_{ik})^2 \right]^{1/2}$$

$$\text{Mean character difference: MCD} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|$$

Coeficientes de asociación

$$\text{Coeficiente de Jaccard: } S_J = \frac{a}{a + b + c}$$

$$\text{Coeficiente de simple matching: } S_{SM} = \frac{a + d}{a + b + c + d}$$

$$\text{Coeficiente de Rogers y Tanimoto: } S_{RT} = \frac{a + d}{a + 2b + 2c + d}$$

Coeficiente de correlación

$$\text{Coeficiente momento-producto de Pearson: PM} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_j)(x_{ik} - \bar{x}_k)}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_{ij} - \bar{x}_j)^2 \sum_{i=1}^n (x_{ik} - \bar{x}_k)^2}}$$

Fig. 74. Coeficientes de similitud.

Los coeficientes de correlación miden la interdependencia de dos variables aleatorias, cuyo valor varía entre -1 (correlación negativa perfecta) y +1 (correlación positiva perfecta) e indican con 0 la ausencia de correlación. Se computan para datos donde la mayoría o todos son multiestado. El más común es el momento-producto de Pearson (Fig. 74). Los coeficientes de similitud probabilística toman en cuenta la distribución de las frecuencias de los estados de carácter en el conjunto de OTU. Esto presupone que el acuerdo entre estados de carácter raros es menos probable que el acuerdo entre caracteres frecuentes y debería tener un peso mayor.

- *Construcción de una matriz de similitud:* los coeficientes calculados para todos los pares de OTU se compilan en una matriz $t \times t$, donde t es el número de OTU (Fig. 75a).
- *Construcción de un fenograma:* hay varios algoritmos de agrupamiento que permiten obtener un fenograma a partir de una matriz de similitud. Los más comunes son ligamiento simple, ligamiento completo y ligamiento promedio.

El ligamiento simple, también conocido como la técnica del vecino más cercano, asume que una OTU candidata para un grupo posee una similitud con dicho grupo igual a su similitud con el miembro más cercano dentro del mismo. Las conexiones entre OTU y grupos o entre dos grupos se establecen por uniones simples.

El ligamiento completo, también conocido como el agrupamiento del vecino más alejado, es la antítesis del anterior. Una OTU que es candidata para un grupo posee una similitud con el mismo que es igual a la similitud con el miembro más alejado dentro del mismo. Cuando se unen dos grupos, su similitud es la existente entre los pares de miembros más alejados, uno en cada grupo.

Las técnicas de ligamiento promedio evitan los extremos del ligamiento simple o completo al computar alguna forma de similitud promedio entre OTU y/o grupos. La más común es la técnica llamada UPGMA (por las siglas de su nombre en inglés *unweighted pair-group method using arithmetic averages*). Computa la similitud promedio de una OTU candidata a entrar en un grupo, pesando igualmente cada OTU en el grupo, sin importar cuál sea su subdivisión estructural. Los pasos sucesivos de esta técnica se ilustran en la figura 75.

- *Evaluación del fenograma obtenido:* para evaluar el fenograma obtenido, podemos calcular el coeficiente de correlación cofenética (Sneath & Sokal, 1973; Sokal & Rohlf, 1962). Este método asigna un valor cofenético a la similitud entre cualquier par de OTU implícito en un fenograma dado y genera una matriz para dichos valores. Luego se computa

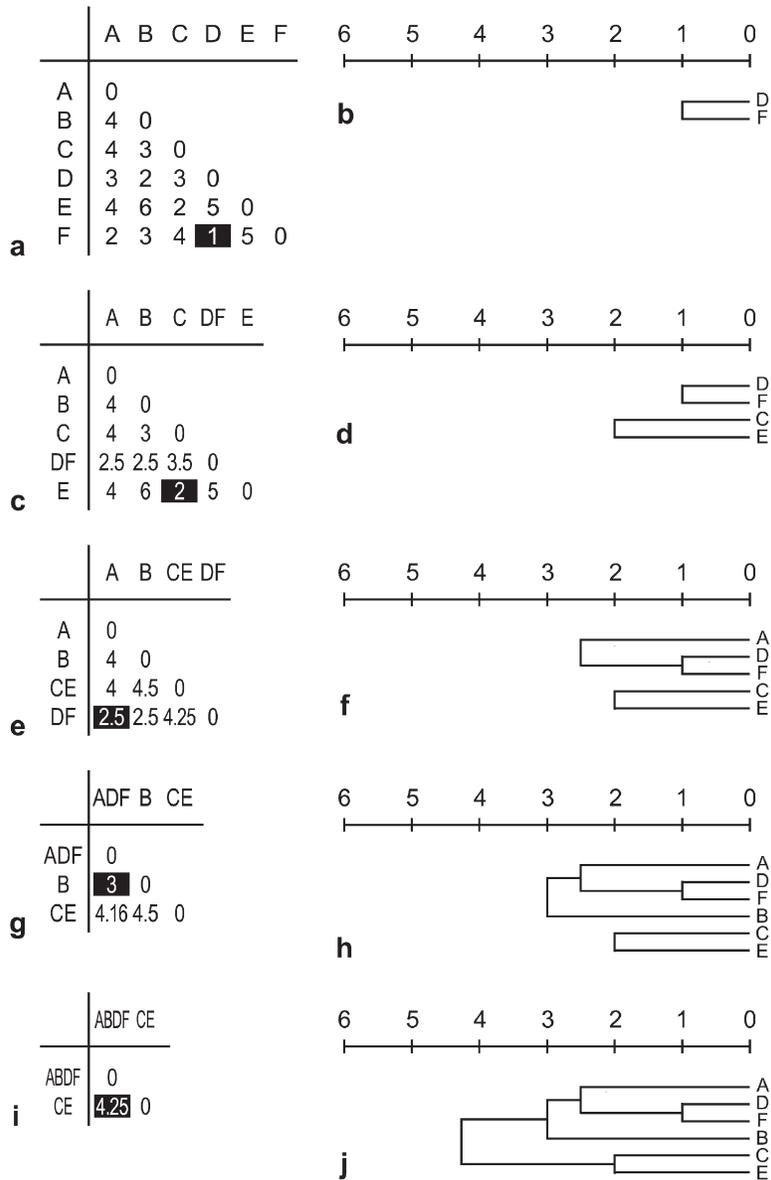


Fig. 75. Pasos sucesivos de un análisis de agrupamientos. a, matriz de similitud original, b, ingreso de dos primeras OTU; c, e, g, I, matrices de similitud derivadas; d, f, h, j, adición de las siguientes OTU.

un coeficiente momento-producto entre los valores de la matriz de similitud original y los valores cofenéticos. Este coeficiente de correlación cofenética (CPCC por sus siglas en inglés o r_{cs}) es una medida del acuerdo entre los valores de similitud implícitos en el fenograma y aquellos de la matriz original.

EJERCICIO 16

A partir de la siguiente matriz de datos:

| | |
|-------|---------------------|
| sp. A | 1 1 1 1 1 1 1 1 1 0 |
| sp. B | 1 1 1 0 0 1 1 1 0 0 |
| sp. C | 1 1 1 1 0 1 1 1 0 1 |
| sp. D | 1 1 0 0 0 1 0 0 0 0 |
| sp. E | 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 |

- Aplica un coeficiente de distancias o asociación a cada par de especies.
- Construye una matriz de similitud.
- Construye fenogramas utilizando los ligamientos simple, completo y promedio.
- Compara los resultados obtenidos.

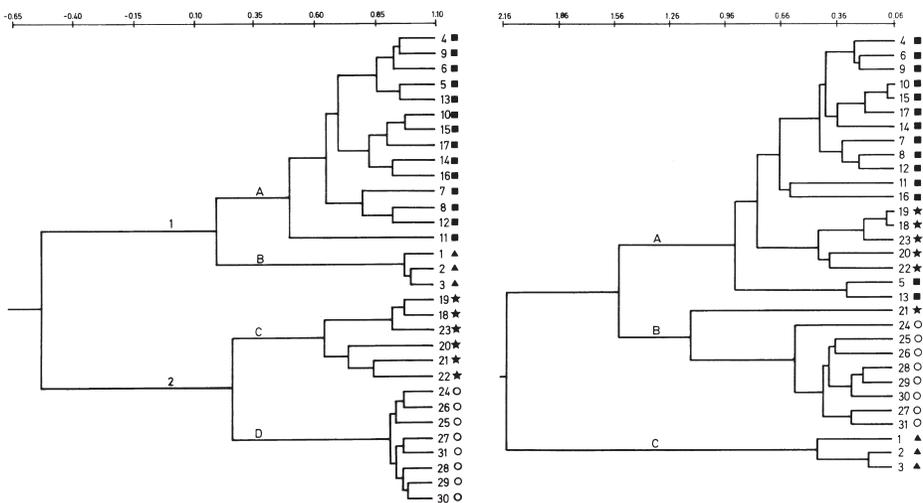
El análisis de componentes principales es una técnica utilizada para encontrar relaciones estructurales entre especímenes sin una subdivisión *a priori* de las muestras en grupos discretos. Este método divide la variación total de los caracteres en un número limitado de nuevas variables no correlacionadas, que reciben el nombre de *componentes principales* (Cigliano *et al.*, 2004a; Crisci & López Armengol, 1983; Sneath & Sokal, 1973). El primer componente principal resume más de la variabilidad total que cualquier otra variable. El segundo resume mucha de la variabilidad no resumida en el primero y no correlacionada con éste, y así sucesivamente. Debido a que estas variables nuevas no están correlacionadas, pueden interpretarse independientemente. La variación total es fraccionada en componentes, cada uno de los cuales expresa algo acerca del tamaño, forma y otros atributos analizados.

El análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) se puede aplicar para analizar la variación en especies cercanamente relacionadas. También se ha utilizado para discriminar especies de origen híbrido. Neff & Smith (1979) analizaron dos especies de peces del género *Lepomis* (Centrarchidae) y un análisis de componentes principales les permitió discriminar las especies *L. macrochirus*, *L. cyanellus* y sus híbridos (Fig. 76).

EJERCICIO 17

Cigliano *et al.* (1989) llevaron a cabo un análisis multivariado para establecer el estatus sistemático de cuatro especies de Orthoptera: *Philippiacris rabiosus*, *P. wagenechti*, *Elasmoderus lutescens* y una probable especie nueva. Analizaron 32 especímenes, separando machos y hembras debido a su dimorfismo sexual. A partir de dos de los fenogramas obtenidos:

- ¿Qué puedes inferir en cuanto al estatus de los taxones analizados?
- ¿Estás de acuerdo con la decisión de los autores de describir una especie nueva?
- ¿Reconocerías uno o dos géneros?



El análisis discriminante lineal es un conjunto de técnicas usadas para comparar dos o más poblaciones, contrastando la variabilidad de los caracteres entre y dentro de las poblaciones. Una de las técnicas más usadas es el análisis canónico.

Morfometría geométrica

La morfometría comprende la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y tamaño de las estructuras. En las últimas décadas se han desarrollado varias técnicas y enfoques, conocidos colectivamente como morfometría geométrica, que proporcionan detalles

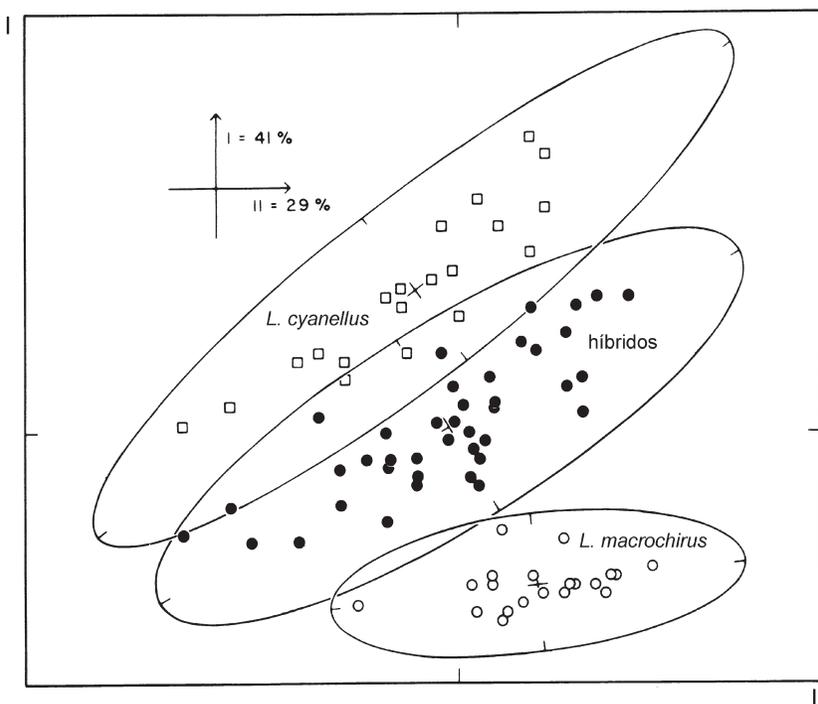


Fig. 76. Análisis de componentes principales de *Lepomis cyanellus*, *L. macrochirus* e híbridos (modificado de Neff & Smith, 1979).

más finos que la morfometría tradicional (Cigliano *et al.*, 2004a; MacLeod, 2008; Marcus *et al.*, 1996; Rohlf & Marcus, 1993). Estas técnicas han sido aplicadas para resolver problemas sistemáticos como el reconocimiento de especies (Sarà, 1996), dimorfismo sexual (Wood & Lynch, 1996), variación geográfica (Baylac & Daufresne, 1996) e hibridación e introgresión (Albarrán-Lara *et al.*, 2010). Existen varios métodos morfométricos geométricos que permiten reducir una forma a un conjunto de coordenadas bi o tridimensionales. Uno de ellos es el análisis de *landmarks*.

El análisis de *landmarks* determina la distribución de puntos de referencia descritos por un conjunto de reglas, por ejemplo, la sutura entre dos huesos (Fig. 77). La elección de los *landmarks* (puntos anatómicos de referencia) más adecuados es un asunto fundamental, pues deberían reflejar puntos homólogos. Los *pseudolandmarks* (marcas definidas por ubicaciones

relativas; por ejemplo, el punto del ancho máximo del esternito abdominal de un escarabajo) y los *semilandmarks* (marcas definidas en relación con otros *landmarks*; por ejemplo, el punto medio entre los *landmarks* x e y) poseen una utilidad menor. Para comparar *landmarks* homólogos en diferentes organismos, se eliminan sus diferencias de tamaño y luego se superponen, rotándolos hasta que coinciden de manera significativa. Existen varias técnicas para llevar a cabo este análisis, pero la más utilizada es *thin-plate-spline* (Cigliano *et al.*, 2004a).

Catalano *et al.* (2010) y Goloboff & Catalano (2011) desarrollaron un método para incorporar directamente datos de *landmarks* en los análisis filogenéticos. Se basa en encontrar para cada *landmark* la posición ancestral que minimiza la distancia entre los puntos ancestrales y descendientes en el cladograma, minimizando así el grado en que los *landmarks* de diferentes taxones se deben a ancestría común. Este método no requiere transformación de los datos, ya que estos son las mismas coordenadas x, y y z de los *landmarks*.

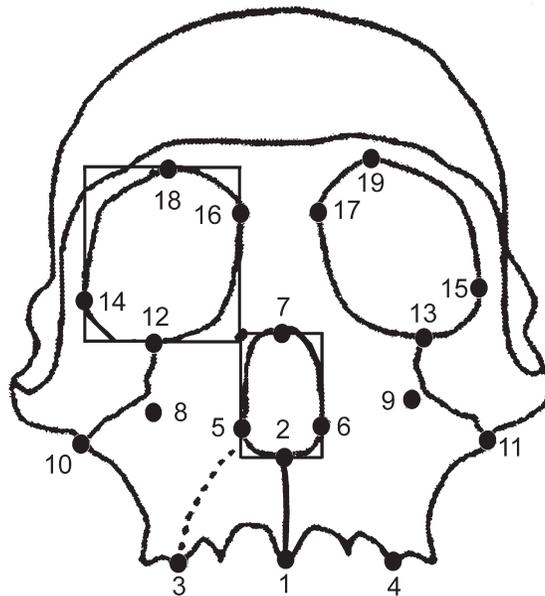


Fig. 77. *Landmarks* en un cráneo humano (modificado de Guy *et al.*, 2003).

DESCRIPCIÓN DE ESPECIES

Cuando consideramos que algunos de los organismos analizados pertenecen a una especie nueva, debemos describirla formalmente. Describir una especie nueva continúa siendo una actividad sistemática relevante; sin embargo, el enfoque de describir una sola especie a la vez solo es aceptable para los grupos mejor conocidos, como aves o primates (Bolton, 2007). Un análisis de la literatura sistemática producida durante las últimas décadas del siglo XX indica que se describió al menos una especie nueva en el 35.7% de los artículos analizados (Winston & Metzger, 1998).

Es posible publicar la descripción de una nueva especie como un artículo corto. Para los sistemáticos que están comenzando su carrera, éste puede ser un ejercicio útil antes de escribir artículos más ambiciosos. También se puede incluir la descripción de una especie nueva en un artículo que incluya los resultados de alguna investigación ecológica, biogeográfica, fisiológica o morfológica. En cambio, las revisiones, que pueden incluir la descripción de especies nuevas junto con redescriptiones de las ya conocidas, son más complejas. La descripción de una especie nueva debe incluir las siguientes secciones:

Diagnosis

Una diagnosis es un enunciado breve de los caracteres que permiten identificar una especie (u otro taxón) y distinguirla de otros (Blackwelder, 1967a; Winston, 1999). Las diagnosis diferenciales señalan específicamente cómo la especie difiere de otras relacionadas o con las cuales podría confundirse. En botánica, las diagnosis deben escribirse en latín.

Ejemplo: *Macrostyphlus bilbo* Morrone, 1994 (Coleoptera: Curculionidae)

Esta especie se reconoce por la combinación de los siguientes caracteres: escapo ensanchándose gradualmente hacia el ápice, pronoto con carena media, esternitos sin escamas y tibias con un espolón (Morrone, 1994a: 7).

Descripción

Esta sección incluye la información necesaria para proveer una imagen adecuada de la especie y permitir su reconocimiento. Los caracteres que se utilizan en la descripción dependen de cada grupo. Cuando se escribe la descripción de una especie por primera vez, es aconsejable leer descripciones hechas por especialistas en el grupo y tratar de imitar la secuencia estándar de caracteres.

La descripción original debería basarse exclusivamente en especímenes examinados por el autor. Se recomienda un estilo telegráfico y uniforme. Una descripción no debería ser excesiva-

mente larga porque esto podría oscurecer lo importante, pero tampoco debería ser tan breve que omita la información más relevante (Blackwelder, 1967a).

Ejemplo: *Meconopsis biloba* An *et al.*, 2009 (Papaveraceae)

*Hierba perenne, ca. 30–50 cm de altura, cubierta en su base por hojas persistentes, densamente pubescente, con pelos castaños y cortos. Hojas enteras, formando una roseta basal; pecíolos de 5–9 cm; láminas de hojas oblongas, ovadas, rectangulares o redondeadas, 3–8 x 1.5–3 cm, ápice romo, anchamente cuneadas en la base, atenuadas en los pecíolos, ambas superficies pubescentes, con pelos amarillos o castaños, pelos cortos, con 3–5 venas longitudinales visibles. Un escapo por roseta, pubescente, con pelos castaños. Flor solitaria, levemente péndula; 2 sépalos caducos; 4 pétalos azules de 3–4.3 x 2.5–3.5 cm, obovados o subredondeados, bifidos en 1/3 a 1/2 apical; estambres con filamentos azules, de 1.5–2 cm; anteras amarillo pálidas, oblongas, de 1–1.5 mm; ovario subgloboso, de 5–8 mm, densamente pubescente, con pelos castaños y cortos; estilo corto, de 1–1.5 mm; estigmas capitados, 4-partidos. Cápsula formada por 4 carpelos. Semillas no vistas (An *et al.*, 2009: 286).*

Las ilustraciones son una parte fundamental de la descripción de una especie (Fig. 78). Se utilizan dibujos y fotografías para ilustrar los caracteres más relevantes. A continuación proporciono algunos consejos (Winston, 1999):

- Ilustra los caracteres más importantes, pero tratando de minimizar la cantidad de ilustraciones; por ejemplo, agrupa varias en una lámina.
- Adecua el tamaño de las ilustraciones al tamaño de la página de la revista donde publicarás el artículo. Muchas revistas poseen un formato en dos columnas, lo que permite reducir ilustraciones pequeñas a una columna y así ahorrar espacio. Deja espacio en blanco en la parte inferior de la página para colocar el pie de la lámina.
- Asegúrate de que los números señalando cada figura sean suficientemente legibles, con al menos ocho puntos en la reducción final. Recomiendo las tipografías de palo seco, como Helvetica o Arial. ¡No utilices Times New Roman!
- Muestra el tamaño de las estructuras ilustradas usando una barra con escala; en el pie de la lámina deberás aclarar cuánto se redujo o aumentó la figura.
- Asegúrate de que las ilustraciones sean nítidas.

Notas comparativas

A continuación de la descripción se puede incluir una sección comparando la especie nueva con otras especies. Aquí es posible destacar las razones para describir la especie. También es

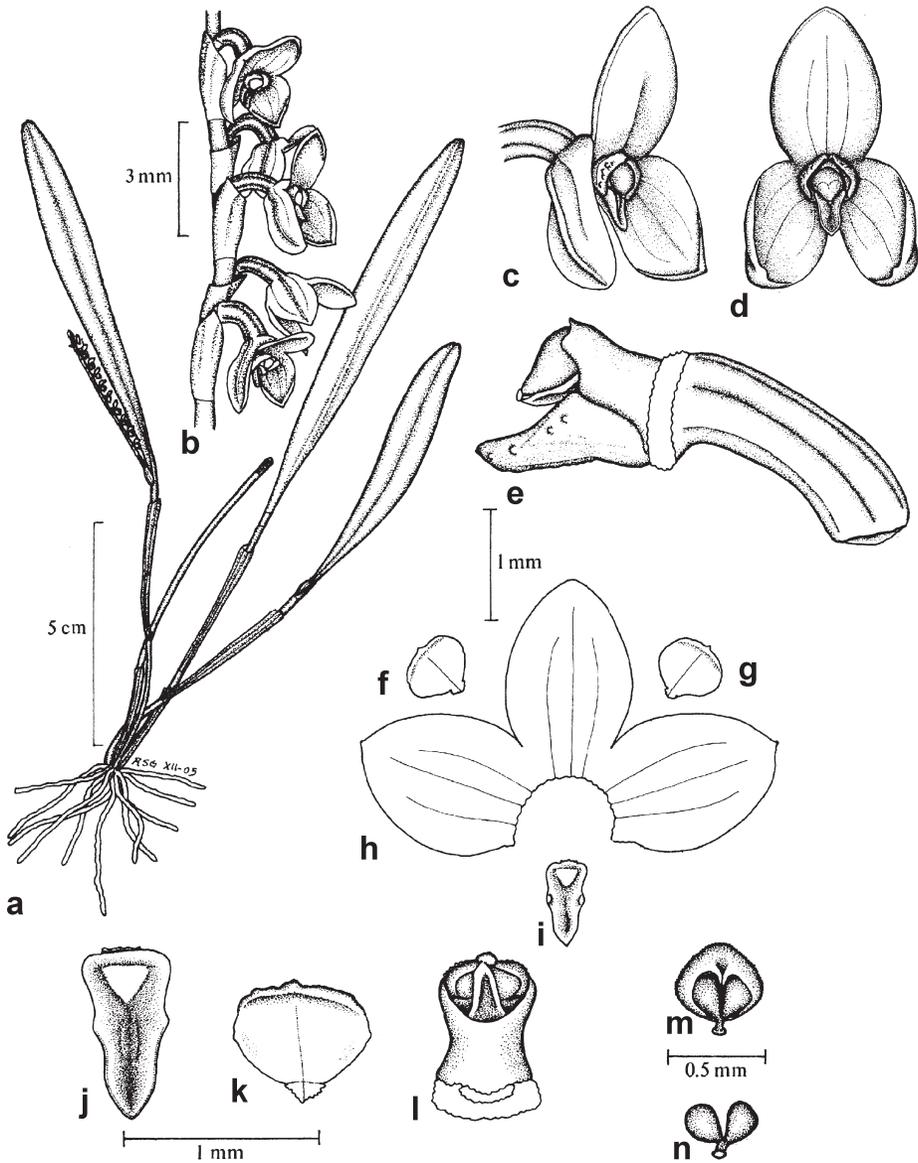


Fig. 78. *Stelis desantiagai* Solano-Gómez & Salazar (Orchidaceae). a, aspecto general; b, detalle de la inflorescencia; c, flor, vista de tres cuartos; d, flor, vista frontal; e, columna, ovario y labelo, vista lateral; f, sépalo dorsal; g, pétalo; h, sépalo lateral; i, labelo; j, labelo alargado; k, pétalo alargado; l, columna, vista ventral; m, antera y pollinarium; n, pollinarium, vista dorsal (modificado de Solano-Gómez & Salazar, 2007).

posible incluir en esta sección referencias de otros autores que se refirieron a la especie antes de que fuera reconocida como nueva.

Ejemplo: *Furculanurida septemocolata* Palacios-Vargas & Gao, 2009 (Collembola: Neanuridae)

Furculanurida septemocolata sp. nov. se asemeja a *F. guatemalensis* sp. nov., ambas especies carecen de las sedas cefálicas a0, d0 y Th. I con 3+3 sedas. También comparten la presencia del Ant. IV con 6 sensilas y un bulbo apical trilobulado; dens. con 6 sedas, tenaculum con 3+3 dientes y tubo ventral con 4+4 sedas, pero poseen diferente número de ojos. La especie más cercana parece ser *F. goeldiana* de Brasil (Palacios-Vargas & Gao, 2009: 57).

Ecología

Existen algunos atributos ecológicos (hábitat, huéspedes, parásitos, alimentación, patrones reproductivos, patrones estacionales, etc.) que son específicos. Una razón para incluir una sección con información ecológica es permitir que otros investigadores hallen organismos de la especie en el futuro. Asimismo, algunos datos ecológicos pueden ser importantes para comprender la necesidad de conservar la especie y documentar el impacto de cambios ambientales.

Ejemplo: *Madapoderus pacificus* Biondi, 2005 (Coleoptera: Attelabidae)

Esta especie solo se conoce hasta el momento para dos localidades de la provincia de Tulear en el centro-oeste de Madagascar, situadas a menos de 100 km de distancia. El tamaño de la población del bosque Kirindy se estimó a partir del número de hojas enrolladas encontradas. Aparentemente, estas se limitan a una zona estrecha donde el número fue extremadamente alto: cada rama de la planta huésped podría albergar varias docenas. El biotopo donde se encontró la especie nueva se clasifica como bosque deciduo seco primario. Este tipo de bosque tenía en el pasado una distribución geográfica amplia, pero en la actualidad solo existe en algunas zonas restringidas del oeste y norte de Madagascar (Biondi, 2005: 45).

Distribución

Cuando se describe una especie nueva, se reporta su distribución a partir de los sitios donde se coleccionaron los especímenes analizados. También se puede estimar el área de distribución de la especie, asumiendo dónde podría estar distribuida. Si se dispone de un esquema biogeográfico, se puede citar la provincia o distrito donde se encuentra la especie; para especies fósiles, se reporta el rango estratigráfico.

Etimología

Nominar la especie nueva es esencial. En esta sección se proporcionan algunos comentarios al nombre que se le ha dado, las razones por las cuales se escogió y el modo en que se compuso.

Existen algunas reglas básicas para nominar especies nuevas (ver capítulo 7). En algunas revistas esta sección es opcional, mientras que en otras es obligatoria. Aun si no es requerido, es una buena práctica explicar porqué se eligió el nombre de la especie.

Ejemplo: *Adioristidius hirsutus* Morrone, 1994 (Coleoptera: Curculionidae)

Del latín hirsutus por piloso, en referencia a las sedas que cubren los élitros (Morrone, 1994: 20).

Tipos y otros materiales examinados

Una sección sobre los materiales tipo es fundamental al describir una especie nueva. La siguiente información debería incluirse: localidad de colecta, fecha de colección, nombre del colector o colectores, sexo, información biológica relevante, nombre de la institución donde se depositan los materiales tipo y número de catálogo asignado.

Ejemplo: *Geraeus pannuceus* Prena, 2009 (Coleoptera: Curculionidae)

Holotipo macho, disecado, rotulado "MEXICO, Chihuahua:/ S. Juanito-Creel rd. km 63/ 27u57.00N 107u35.84W, 9.8.2007, 2,424 m, / leg. David G. Furth," "TYPUS/ Geraeus pannuceus/ Prena, 2009" (UNAM). Paratipos: 14 machos y 6 hembras. Estados Unidos de América: Arizona, Huachuca Mts., Copper Canyon, S end, 24 Aug 1964, G. H. Nelson (CWOB 1). México: Chihuahua, San Juanito-Creel rd., 27u579N, 107u369W, 2,350 m, 13Jul 2006, D. G. Furth (JPPC 2, UNAM 2, USNM 3); Chihuahua, San Juanito-Creel rd. km 63, 27u57.009N, 107u35.849W, 2,424 m, 9 Aug 2007, D. G. Furth (BMNH 1, CWOB 1, JPPC 2, UNAM 2, USNM 4); Chihuahua, Huachachi, Sisoguichi, 27u49.569N, 107u29.709W, 2,280 m, 4 Aug 2007, D. G. Furth (USNM 2); Chiapas: 6 km N San Cristóbal, 3 Aug 1990, R. W. Jones (TAMU 1) (Prena 2009: 145-146).

Además de los materiales tipo, se pueden detallar los especímenes de referencia (en inglés *voucher specimens*). Estos son especímenes (o partes de ellos) que se citan en el artículo y se encuentran depositados en una colección permanente para proporcionar evidencia relacionada con la identidad del material estudiado (Quicke, 1993). En ocasiones, el autor puede no haber seleccionado todos los especímenes como tipos, por lo cual los ejemplares no típicos deberían listarse en esta sección.

Publicación

Éste es el paso final de la investigación. Después de consultar algunos buenos trabajos publicados por especialistas en el grupo y las instrucciones a los autores de la revista donde pretendes publicar el artículo, puedes escribir un primer borrador. Una vez que lo has hecho,

debes revisarlo cuidadosamente para detectar errores gramaticales y tipográficos. Después, es recomendable que se lo muestres a un colega o amigo. Esto es muy importante porque otras personas usualmente descubren errores que pudieron no ser obvios. Luego debes hacer una segunda versión y releerla. Esto se puede repetir muchas veces e incluso resulta aconsejable que dejes a un lado el manuscrito por unos días para leerlo luego con más objetividad.

Cuando estés seguro, entonces puedes enviar el manuscrito a la revista elegida. En unos meses recibirás respuesta, con comentarios del editor y revisores. Existen básicamente tres posibilidades:

- El manuscrito fue rechazado. En este caso deberemos tratar nuevamente con otra revista, sin embargo, es recomendable que utilices los comentarios del editor y revisores para mejorar tu manuscrito.
- El manuscrito fue aceptado con cambios importantes. En este caso, debes trabajar para eliminar las dudas o clarificar las partes confusas y devolverlo al editor.
- El manuscrito fue aceptado con cambios menores. ¡A celebrar!

Un aspecto fundamental es elegir la revista apropiada. Podemos analizar títulos de artículos publicados, preguntar a colegas o ver dónde los especialistas en el grupo publican con mayor frecuencia. Existen algunas revistas generales que publican artículos sistemáticos, por ejemplo:

- *American Journal of Botany*
- *Annals of Botany*
- *Biological Bulletin*
- *Journal of Natural History*
- *Journal of Phycology*
- *Mycological Research*
- *Mycotaxon*
- *Phycologia*
- *Systematic Botany*
- *Taxon*
- *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*
- *ZooKeys*
- *Zoologica Scripta*
- *Zoological Journal of the Linnean Society*
- *Zootaxa*

Otras revistas tratan taxones particulares, por ejemplo:

- *Acarologia*
- *Aquatic Insects*
- *Coleopterists Bulletin*
- *Journal of Arachnology*
- *Journal of Crustacean Biology*
- *Journal of Mammalogy*
- *Journal of Nematology*
- *Journal of Plankton Research*
- *Journal of the Lepidopterists' Society*
- *Systematic Entomology*
- *The Auk: A Quarterly Journal of Ornithology*
- *The Veliger*

También existen revistas que publican artículos relacionados con un área geográfica particular, por ejemplo:

- *Canadian Journal of Aquatic Sciences and Fisheries*
- *Caribbean Journal of Science*
- *Florida Scientist*
- *Pacific Science*
- *Revista Mexicana de Biodiversidad*
- *Revue de Zoologie Africaine*
- *Tropical Zoology*

CLASIFICACIÓN

Los sistemáticos enfrentan diferentes problemas clasificatorios. Algunos de ellos son los siguientes:

- Asignar una especie recién descubierta al género al que pertenece, el cual puede ser ya conocido o será preciso describir un género nuevo para situar a la especie.

- Transferir un taxón incorrectamente clasificado al taxón superior al cual pertenece. Por ejemplo, transferir un género originalmente descrito en una familia a otra familia a la cual realmente pertenece.
- Dividir un taxón en diferentes taxones de la misma categoría, ya sea separando grupos de especies menores de un conjunto heterogéneo o removiendo un elemento extraño de un taxón superior. Por ejemplo, una familia heterogénea o artificial puede dividirse en dos o más familias de menor tamaño.
- Elevar la categoría de un taxón conocido. Por ejemplo, elevar una tribu a la categoría de familia.
- Fusionar varios taxones de la misma categoría, sinonimizando sus nombres. Por ejemplo, podemos considerar que algunos géneros deberían ser tratados como un solo género.
- Reducir el rango de un taxón. Por ejemplo, reducir un género a subgénero.
- Describir un nuevo taxón mayor al llevar a cabo un reagrupamiento de varios taxones de categoría inferior. Por ejemplo, podemos describir un nuevo phylum para algunas clases excluidas de otro phylum.
- Buscar el taxón más relacionado con un taxón aislado y determinar si se debería establecer un nuevo taxón de rango superior para contenerlos. Por ejemplo, si encontramos los taxones más cercanamente relacionados con un género relativamente inusual, podría ser adecuado describir una tribu para incluirlos.

Clasificación filogenética

El propósito más importante de las clasificaciones biológicas es servir como sistema general de referencia. Algunas de las propiedades básicas que debería tener una clasificación son las siguientes (Lipscomb, 1998):

- *Estabilidad*: las clasificaciones no deberían cambiar significativamente cuando se describen taxones nuevos y se incorporan a las mismas.
- *Robustez*: las clasificaciones no deberían cambiar significativamente cuando se analizan nuevos caracteres.
- *Contenido de información*: si los taxones reconocidos en una clasificación son naturales, debería ser relativamente sencillo usar esta clasificación para almacenar y recuperar información.
- *Predictividad*: las clasificaciones deberían permitir predecir características desconocidas de un taxón recién descubierto.
- *Naturalidad*: si bien es posible construir clasificaciones artificiales con propósitos espe-

ciales, las clasificaciones destinadas a constituir sistemas generales de referencia deberían ser naturales.

Las clasificaciones filogenéticas resultan ser las más informativas, robustas y naturales, además de poseer mayor predictividad. La conexión particular entre naturalidad y contenido de información ha sido discutida ampliamente por Farris (1977a, 1979a, b, 1980, 1982b, 1983), quien demostró que incluso bajo los criterios de los feneticistas, las clasificaciones filogenéticas son superiores que aquellas basadas en similitud global.

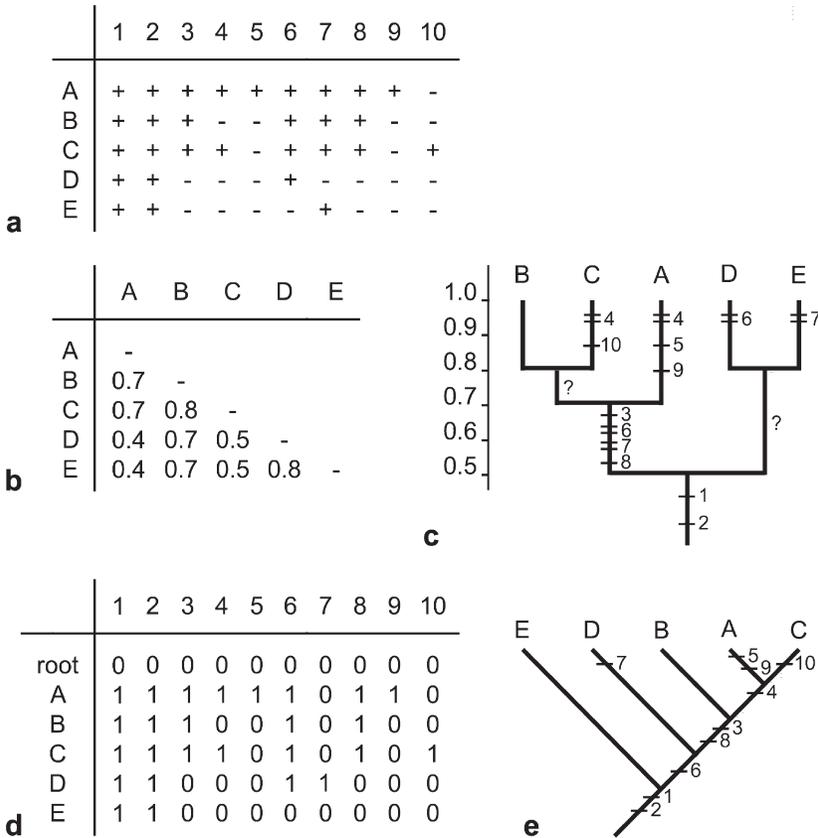


Fig. 79. Comparación de un cladograma y un fenograma. a, matriz de datos; b, matriz de similitud fenética; c, fenograma basado en la matriz de similitud; d, matriz de datos cladística, con el agregado de una raíz; e, cladograma basado en la matriz de datos cladística (modificado de Lipscomb, 1998).

Es posible examinar cuánta información contiene una clasificación fenética y una filogenética comparando un fenograma y un cladograma obtenidos a partir del mismo conjunto de datos (Fig. 79). A partir de la matriz de datos de la figura 79a, se obtuvo una matriz de similitud (Fig. 79b) y se calculó un fenograma (Fig. 79c). Cuando los caracteres se marcan sobre el fenograma, se requieren 13 cambios y ningún carácter soporta los grupos BC y DE. Luego de añadir una raíz y reescribir la matriz (Fig. 79d), se obtuvo un cladograma (Fig. 79e). Éste requiere sólo 10 pasos y todas las ramas están sustentadas por caracteres. Resulta evidente que el cladograma describe de manera más eficiente los cambios de estados de carácter y posee mayor contenido de información. La razón es simple: el análisis filogenético agrupa los taxones parsimoniosamente en una jerarquía de caracteres, mientras que el método fenético promedia todos los caracteres en el fenograma (Lipscomb, 1998).

A diferencia de los fenogramas, en los cladogramas se detallan los cambios en los estados de los caracteres. Esto es importante pues caracteres diferentes son útiles a distintos niveles de universalidad; algunos justifican grupos menores y otros justifican grupos mayores. El mayor acuerdo o congruencia entre distintos caracteres habrá de producir la clasificación con mayor contenido de información, la cual a su vez será la más natural (Lipscomb, 1998; Schuh, 2000).

No existen criterios para decidir qué categoría se debe otorgar a los grupos monofiléticos reconocidos en un análisis filogenético (Lipscomb, 1998). Algunos autores, llamados *lumpers*, enfatizan las similitudes y prefieren reconocer grupos mayores. Otros autores, llamados *splitters*, enfatizan las diferencias y prefieren reconocer grupos más pequeños. Cuando *lumpers* y *splitters* trabajan en el mismo taxón, sus criterios suelen entrar en conflicto, causando inestabilidad en la clasificación. ¿Cuál de las dos es la mejor estrategia? Esto debería ser analizado caso por caso. Por ejemplo, si un género monofilético relativamente grande no está bien sustentado, sería preferible dividirlo en varios géneros menores. Si varios géneros pobremente sustentados integran una tribu claramente monofilética, sería mejor juntarlos y tratarlos como un solo género.

Con el objeto de referirse a los significados alternativos de un mismo nombre dado por diferentes autores, podemos utilizar los términos latinos *sensu lato* y *sensu stricto*. *Sensu lato* significa *en el sentido más amplio*, mientras que *sensu stricto* significa *en sentido estricto*.

Categorías linneanas supraespecíficas

Para construir clasificaciones basadas en los resultados de análisis filogenéticos, usualmente se utiliza la jerarquía linneana. Las seis categorías supraespecíficas utilizadas por todos los códigos de nomenclatura son las siguientes (Wiley, 1981):

- *Reino*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de grupos monofiléticos con categoría de phylum/ división.
- *Phylum (zoología) o división (botánica)*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de grupos monofiléticos con categoría de clase.
- *Clase*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de grupos monofiléticos con categoría de orden.
- *Orden*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de grupos monofiléticos con categoría de familia.
- *Familia*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de grupos monofiléticos con categoría de género.
- *Género*: un nombre plural uninominal dado a una especie o un número variable de especies.

Si fuera necesario se pueden añadir los prefijos *super*, *sub* e *infra* e incluso otras categorías intermedias: subphylum, subdivisión, superclase, subclase, infraclase, cohorte, superorden, suborden, infraorden, superfamilia, subfamilia, subtribu, subgénero y subespecie.

Subordinación y secuenciación

Para construir una clasificación filogenética existen dos procedimientos básicos (Eldredge & Cracraft, 1980; Forey, 1992a; Nelson, 1972b, 1974; Phillips, 1984):

- *Subordinación*: consiste en nominar todos los taxones monofiléticos, asignando a cada uno la misma categoría que posee su grupo hermano. Por ejemplo, dado el cladograma de seis especies de la figura 80a, la aplicación de este procedimiento implica reconocer dos familias, dos subfamilias, dos tribus y dos subtribus, además de los géneros (Fig. 80b).
- *Secuenciación*: permite dar la misma categoría a los taxones que siguen una secuencia en un cladograma asimétrico, listándolos en una secuencia donde cada uno es el taxón hermano de todos los taxones siguientes. En el ejemplo, implica reconocer solo siete géneros (Fig. 80c). La ventaja de la secuenciación es obvia, ya que las clasificaciones resultan más cortas y requieren menos categorías.

Cuando un cladograma es asimétrico solo en una parte, podemos aplicar conjuntamente subordinación y secuenciación. Por ejemplo, dado el cladograma parcialmente asimétrico de la figura 81a, podemos reconocer dos familias (subordinación) y luego secuenciar los géneros dentro de cada una de ellas (Fig. 81b).

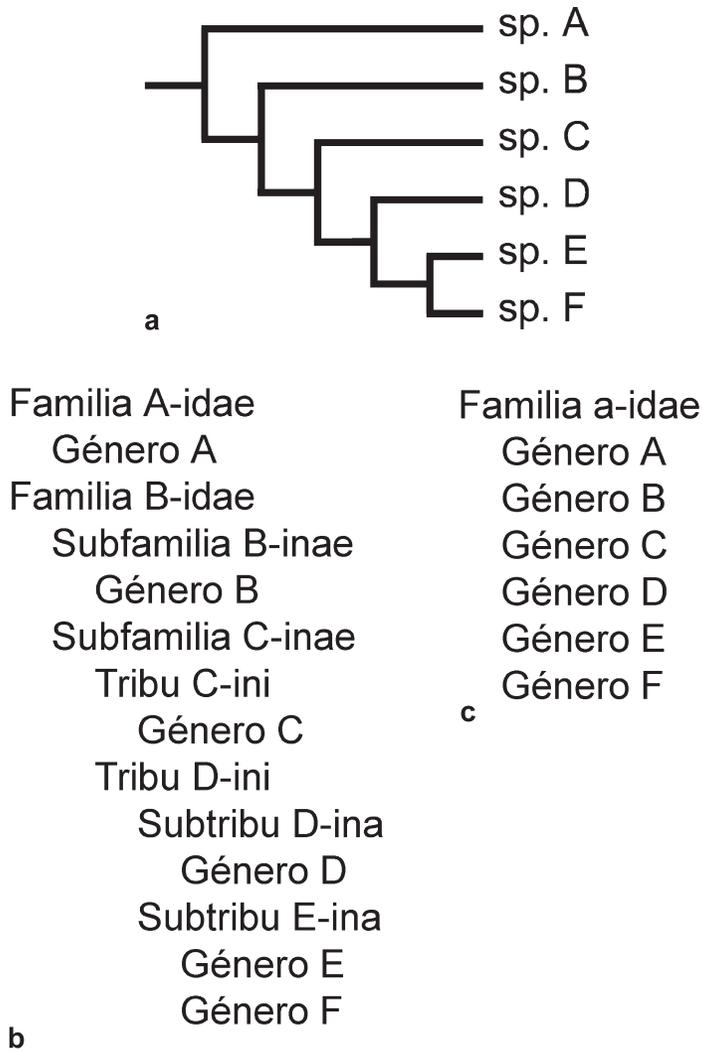


Fig. 80. Clasificación por subordinación en comparación con clasificación por secuenciación. a, cladograma; b, clasificación subordinada; c, clasificación secuenciada.

EJERCICIO 18

De acuerdo con el siguiente cladograma de los principales grupos de vertebrados tetrápodos (Hernández Baños & Escalante, 2004), ¿cuál de las siguientes tres clasificaciones es la más adecuada? Justifica tu respuesta:

Clasificación 1

Lissamphibia

Reptilia

Chelonia

Lepidosauria

Crocodylia

Aves

Mammalia

Clasificación 2

Lissamphibia

Mammalia

Chelonia

Lepidosauria

Crocodylia

Aves

Clasificación 3

Tetrapoda

Lissamphibia

Amniota

Mammalia

Reptilia

Chelonia

Sauria

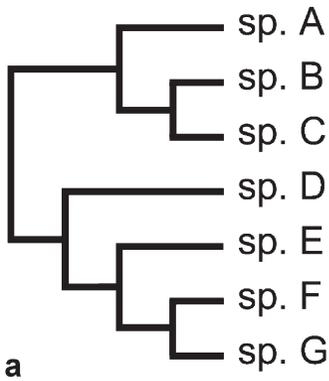
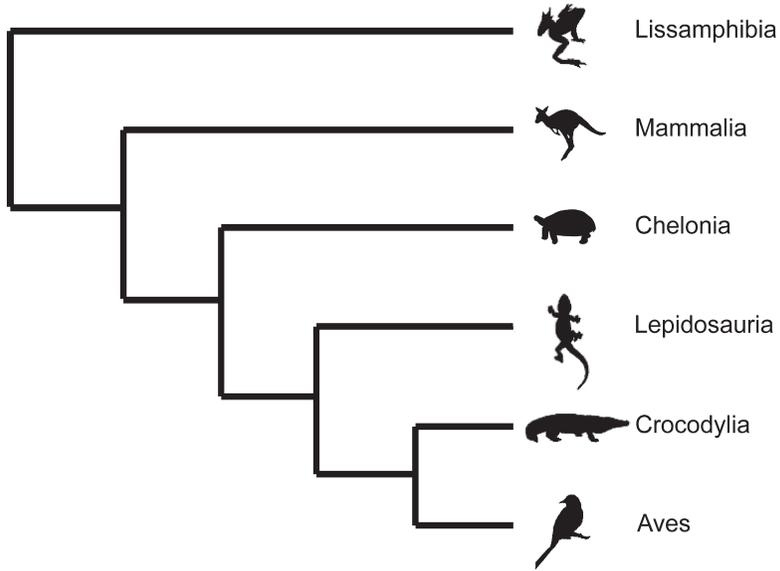
Lepidosauria

Archosauria

Crocodylia

Aves

EJERCICIO 18 (continúa)



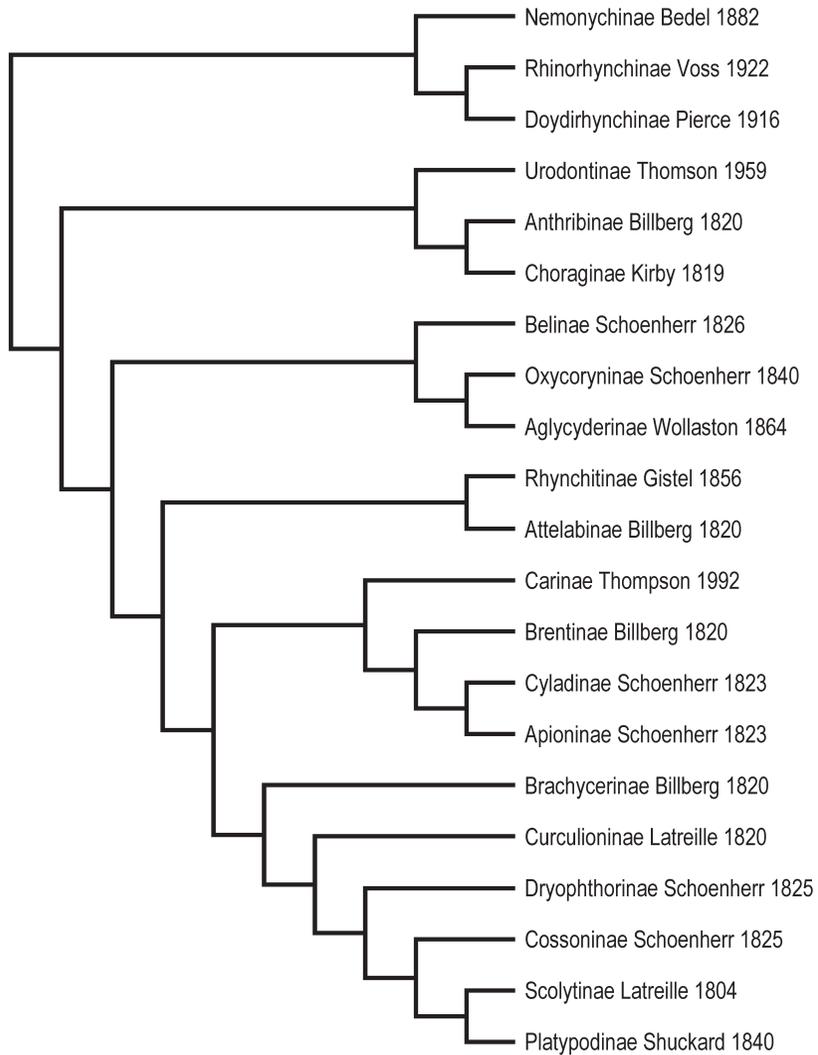
- Familia A-idae
- Género A
- Género B
- Género c
- Familia D-idae
- Género D
- Género E
- Género F
- Género G

Fig. 81. Clasificación combinando subordinación y secuenciación. a, cladograma; b, clasificación.

EJERCICIO 19

El siguiente cladograma representa las relaciones filogenéticas de las subfamilias de Curculionoidea (Insecta: Coleoptera):

- ¿Cuántas familias reconocerías?
- De acuerdo con el principio nomenclatural de prioridad, ¿cuáles serían sus nombres?



EJERCICIO 20

La siguiente clasificación de las aves Ratites (Cracraft, 1974) refleja sus relaciones filogenéticas. Reconstruye el cladograma sobre el cual se basa:

Orden Palaeognathiformes

Suborden Tinami

Familia Tinamidae

Suborden Ratiti

Infraorden Apteryges

Superfamilia Apterygoidea

Familia Apterygidae

†Superfamilia Dinornithoidea

†Familia Dinornithidae

†Infraorden Aepyornithoidea

†Familia Aepyornithidae

Superfamilia Struthionoidea

Familia Casuariidae

Familia Struthionidae

Convenciones para clasificaciones linneanas

Varios autores han propuesto algunas convenciones para construir clasificaciones filogenéticas (Amorim, 1982, 1993; Farris, 1976; Nelson, 1972b; Patterson & Rosen, 1977; Phillips, 1984; Wiley, 1979b, 1981):

- *Convención 1:* Para clasificar a los seres vivos se usará la jerarquía linneana, con ciertas convenciones.
- *Convención 2:* Al construir una nueva clasificación o revisar una ya existente, se hará la menor cantidad de cambios posibles. Para esto, no se producirán categorías vacías o redundantes (a menos que sean requeridas por los códigos de nomenclatura, como por ejemplo cuando describimos un género monotípico y su especie, la categoría de género es redundante, pero requerida por la nomenclatura linneana) y, siempre que sea posible, los taxones monofiléticos conservarán la categoría que se les ha asignado tradicionalmente. Esta convención implica que las clasificaciones deberían ser mínimamente redundantes,

mínimamente novedosas y máximamente informativas (Farris, 1976). Por ejemplo, si se revisan las especies de una familia y se reconocen dos grupos monofiléticos, simplemente se reconocerán dos géneros.

- *Convención 3:* Los taxones que forman la parte asimétrica de un cladograma deberán recibir la misma categoría y ser secuenciados filogenéticamente. Cuando en una clasificación filogenética encontramos una lista de taxones, implícitamente asumiremos que se trata de una secuencia completamente dicotómica, donde cada taxón es el grupo hermano de todos los siguientes de la lista. Ocasionalmente, es posible no aplicar la secuenciación a un cladograma asimétrico, por ejemplo, si se quiere preservar algún nombre tradicional o porque la distribución geográfica sugiere una disyunción mayor. En estos casos, se aplica la subordinación.

Se han formulado dos propuestas para tratar con niveles intermedios en clasificaciones secuenciadas y politomías. Grupo⁺ se puede utilizar para grupos monofiléticos intermedios sin nombre, agregando un + al nombre del taxón más basal de la secuencia (Amorim, 1982). Grupo^{*} se puede utilizar para grupos politómicos sin nombre, agregando un * al nombre de uno de los taxones incluidos en la politomía (Amorim, 1993).

- *Convención 4:* A los grupos monofiléticos en relaciones politómicas se les dará la misma categoría y se agregará el término *sedis mutabilis* (del latín “de posición cambiante”). La convención *sedis mutabilis* permite preservar la secuenciación y a la vez destacar un problema en las relaciones filogenéticas (Wiley, 1981). Por ejemplo, una tricotomía en los Amniota se puede representar de la siguiente forma:

Subdivisión Amniota

División Theropsida, *sedis mutabilis*

División Anapsida, *sedis mutabilis*

División Sauropsida, *sedis mutabilis*

- *Convención 5:* Los taxones fósiles o recientes con relaciones inciertas pueden incluirse en una clasificación agregándoles el término *incertae sedis* (del latín “de posición incierta”). Algunos autores han sugerido restringir su uso para taxones fósiles (Nelson, 1972b), mientras que otros lo han utilizado también para taxones actuales (Wiley, 1981).
- *Convención 6:* Un grupo parafilético o polifilético puede incluirse en una clasificación si su nombre se coloca entre comillas para indicar que los taxones incluidos son *incertae sedis* al nivel de la jerarquía donde se coloca al grupo. Por ejemplo, Patterson & Rosen (1977) consideraron que la familia de peces Semionotidae era parafilética, clasificándola de la siguiente manera:

Infraclase Neopterygii

División Ginglymodi

División Halecostomi

Halecostomi *incertae sedis*: "Semionotidae"

Subdivisión Halecomorphi

Subdivisión Teloestei

- *Convención 7*: Los taxones fósiles se tratarán de forma diferente de los actuales, dándoles la categoría de *plesión*. Cuando un plesión se secuencia en una clasificación que incluye taxones fósiles y actuales, se lo considerará como el grupo hermano de todos los taxones terminales siguientes. Un plesión puede ser *sedis mutabilis* o *incertae sedis* en relación con otros plesiones o taxones actuales.
- *Convención 8*: La especie ancestral de un taxon supragenérico se podrá clasificar en un género monotípico, situado en la jerarquía entre paréntesis al lado del taxón que contiene a sus descendientes. Si bien es debatible si los ancestros pueden ser identificables como tales, Wiley (1981) justificó esta convención para incorporar especies ancestrales en las clasificaciones sin necesidad de distorsionar las relaciones filogenéticas de los taxones. Como ejemplo, Wiley (1981) discutió la posibilidad de identificar en un futuro la especie ancestral de las aves y clasificarla de la siguiente manera:

Supercohorta Aves (*Avus ancestorcus*)

Plesión Archaeornithes

Cohorte Neornithes

Plesión Hesperornithiformes

Subcohorta Palaeognathae

Subcohorta Neognathae

- *Convención 9*: Un taxón de origen híbrido puede clasificarse con una o ambas especies parentales. Su naturaleza híbrida se indica colocando los nombres de las especies parentales separados por un signo de multiplicación (x) entre paréntesis al lado del nombre de la especie híbrida. La secuencia del taxon híbrido no posee connotación alguna en relación con la estructura filogenética de los taxones secuenciados siguientes. Por ejemplo, un taxón genérico que se origina por hibridación de dos especies de distintos géneros se indica como sigue:

Género A

Género B

Género C (*A aus x B bus*)

Los taxones de origen simbiótico se pueden clasificar de la misma manera que los de origen híbrido (Wiley, 1981). Existirían dos excepciones: (1) las especies involucradas no necesitan especificarse, porque la evidencia del origen simbiótico podría no depender de la identificación de una especie particular sino de taxones particulares; y (2) el signo de multiplicación podría reemplazarse por un signo de adición (+) para señalar la naturaleza aditiva del proceso.

- *Convención 10*: Es posible incorporar información sobre la distribución geográfica de cada taxón en una clasificación, indicándola entre paréntesis al lado del nombre de cada taxón.

Por ejemplo:

Tribu Aini (neártica-neotropical)

Género A (neártica)

Género B (neártica)

Género C (neotropical)

EJERCICIO 21

Con base en la siguiente clasificación de los primates del infraorden Anthroidea (según Schwartz *et al.*, 1978), reconstruye el cladograma en que se basa:

Infraorden Anthroidea

Plesión *Amphipithecus*

Plesión *Oligopithecus*

Superfamilia Platyrrhinoidea

Plesión *Branisella*

Familia Cebidae

Familia Callithricidae

Superfamilia Catarrhinoidea

Plesión Parapithecidae

Plesión *Oreopithecus*

Familia Cercopithecidae

Plesión *Prohylobates*

Plesión *Victoriapithecus*

Subfamilia Colobinae

Subfamilia Cercopithecinae

Tribu Papionini

Tribu Cercopithecini

Superfamilia Hominoidea

Plesión *Propliopithecus*

Plesión *Aeolopithecus*

Familia Hylobatidae

Género *Hylobates*

Género *Symphalagus*

Plesión *Dendropithecus*

Plesión *Pliopithecus*

Familia Hominidae

Plesión Dryopithecini

Tribu Pongini

Género *Pongo*

Tribu Panini

Género *Pan*

Género *Gorilla*

Tribu Hominini

Plesión *Sivapithecus*

Plesión *Gigantopithecus*

Plesión *Ramapithecus*

Plesión *Australopithecus*

Género *Homo*

EJERCICIO 22

Las especies de Asteraceae del género *Anacyclus*, el cual posee tres especies de origen híbrido, se clasifican como sigue (según Humphries, 1979):

Género *Anacyclus* L.

Sección *Pyretharia* DC

Anacyclus pyrethrum (L.) Link

Anacyclus x *officinarum* Hayne (*A. pyrethrum* x *A. radiatus*)

Sección *Anacyclus* L.

Anacyclus monanthos (L.) Thell.

Anacyclus maroccanus (Ball) Ball

Anacyclus radiatus Loisel.

Anacyclus x *valentinus* L. (*A. radiatus* x *A. homogamos*)

Grupo de especies de *Anacyclus clavicus*

Anacyclus linearilobus Boiss. & Reuter

Anacyclus homogamos (Maire) Humphries

Anacyclus clavicus (Desf.) Pers.

Anacyclus x *inconstans* Pomel (*A. homogamos* x *A. clavicus*)

Grupo de especies de *Anacyclus nigellifolius*

Anacyclus latealatus Hub.-Mor.

Anacyclus nigellifolius Boiss.

Reconstruye el cladograma en que se basa esta clasificación.

Clasificación de taxones fósiles

Los taxones fósiles representan un problema especial para la clasificación filogenética, especialmente cuando se combinan con taxones actuales (Crowson, 1970; Hennig, 1966; Patterson & Rosen, 1977; Wiley, 1979b, 1981). La combinación de taxones fósiles y actuales implica tres problemas: (1) los organismos fósiles son incompletos en comparación con sus formas relacionadas actuales; (2) cuando se clasifica una especie fósil junto con especies actuales existe la posibilidad que sea la especie ancestral de algunos de los taxones actuales; y (3) la incorporación de taxones fósiles relativamente basales en una clasificación requiere de la utilización de más categorías (Wiley, 1981). Debido a las dificultades de clasificar especies ancestrales en la misma jerarquía que sus descendientes, se ha propuesto que todas las especies fósiles se traten

siempre como taxones terminales en una clasificación filogenética (Patterson & Rosen, 1977). Hay tres alternativas (Wiley, 1979b, 1981):

- Clasificar los taxones fósiles separadamente de los actuales. Crowson (1970) sugirió excluir los taxones fósiles de las clasificaciones de taxones actuales, y proponer clasificaciones particulares para acomodar los fósiles de cada periodo geológico. Løvtrup (1977) incorporó esta propuesta en su clasificación axiomatizada. Patterson & Rosen (1977) y Wiley (1981) concluyeron que, a pesar de sus ventajas potenciales, la exclusión de taxones fósiles llevaría a disminuir el contenido de información de la clasificación, y a que ésta no serviría como sistema general de referencia.
- Clasificar los taxones fósiles y actuales juntos y tratarlos de la misma manera. Por ejemplo, McKenna (1975) propuso una clasificación filogenética totalmente subordinada de los mamíferos, que incluye taxones fósiles y actuales. Wiley (1981), sin embargo, consideró que una clasificación en que los taxones fósiles y actuales se tratan de la misma manera podría ser poco práctica.
- Clasificar los taxones fósiles y actuales juntos, pero tratando a los fósiles de una manera diferente. Varios autores (Amorim, 1982; Griffiths, 1974; Hennig, 1969; Nelson, 1972b, 1974; Patterson & Rosen, 1977; Wiley, 1981) argumentaron que las clasificaciones de los taxones con la mayor cantidad de caracteres y que posean interés más general para todos los biólogos serían las más estables. Para tratar los taxones fósiles de una manera diferente, Hennig (1969) sugirió referirse a los fósiles más primitivos de un taxón actual como grupos tronco (*stem groups*). Estos grupos, sin embargo, han sido considerados como inadecuados porque usualmente son parafiléticos (Wiley, 1981). Nelson (1972b) sugirió simplemente agregar a los nombres de taxones fósiles la tradicional daga (†) y listarlos en el orden de su patrón de ramificación. Wiley (1981) sugirió emplear la categoría *plesión* (convención 7).

Metataxones

Algunos autores propusieron reconocer *metataxones* para porciones de una politomía que previamente han recibido un nombre y para las cuales la evidencia de parafilia o monofilia es ausente o ambigua (de Queiroz & Gauthier, 1990; Donoghue, 1985). Se han reconocido tres clases de metataxones (Archibald, 1994):

- *Metaespecie*: metataxón de nivel específico en que ninguna de las unidades terminales (organismos) posee apomorfías. La politomía resulta de la ausencia de apomorfías que unan

a las unidades terminales o que las ubiquen en otros clados (Fig. 82a). Las metaespecies se denotan con un asterisco.

- *Mixotaxón*: metataxón de cualquier nivel en que los clados incluidos poseen autapomorfías. Un clado puede carecer de autapomorfías y, si las unidades terminales son organismos, más de una puede carecer de autapomorfías. La politomía resulta de la ausencia de apomorfías que unan los clados en un clado mayor o que los ubiquen en otros clados (Fig. 82b). Los mixotaxones se denotan con dos asteriscos.
- *Ambitaxón*: metataxón de cualquier nivel en que los clados incluidos poseen autapomorfías. Un clado puede carecer de autapomorfías y, si las unidades terminales son organismos, más de una puede carecer de autapomorfías. Los clados en el ambitaxón comparten incongruentemente apomorfías con uno o más clados unidos en la misma politomía. La politomía resulta de la incapacidad de diferenciar entre hipótesis filogenéticas alternativas (Fig. 82c). Los ambitaxones se denotan con tres asteriscos.

Estas convenciones han sido criticadas, pues preservarían hipótesis incorrectas, entorpeciendo el avance del conocimiento filogenético (Frost & Kluge, 1994).

Alternativas a las clasificaciones filogenéticas linneanas

Algunos autores han propuesto sistemas alternativos, algunos de los cuales se presentan brevemente a continuación.

- *Sistemas numéricos*: Hennig (1969) propuso asignar a cada taxón un prefijo numérico para indicar su posición filogenética relativa. A continuación se presenta la parte inicial de su clasificación de los insectos:

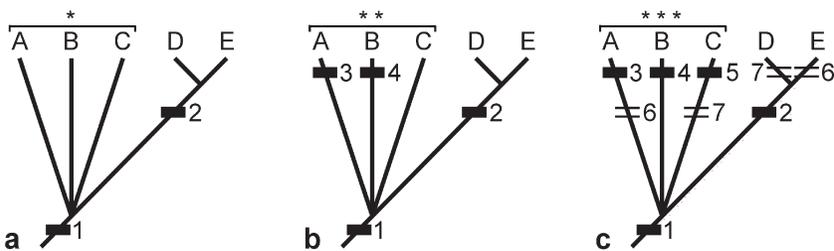


Fig. 82. Clases de metataxones. a, metaespecies; b, mixotaxón; c, ambitaxón.

- 1. Entognatha
 - 1.1. Diplura
 - 1.2. Elliplura
 - 1.2.1. Protura
 - 1.2.2. Collembola
- 2. Ectognatha
 - 2.1. Archaeognatha
 - 2.2. Dicondylia
 - 2.2.1. Zygentoma
 - 2.2.2. Pterygota
 - 2.2.2.1. Palaeoptera
 - 2.2.2.1.1. Ephemeroptera
 - 2.2.2.1.2. Odonata
 - 2.2.2.2. Neoptera
 - 2.2.2.2.1. Plecoptera
 - 2.2.2.2.2. Paurometabola
 - 2.2.2.2.2.1. Embioptera
 - 2.2.2.2.2.2. Orthopteromorpha
 - 2.2.2.2.2.2.1. Blattopteriformia
 - 2.2.2.2.2.2.1.1. Notoptera
 - 2.2.2.2.2.2.1.2. Dermaptera
 - 2.2.2.2.2.2.1.3. Blattopteroidea
 - 2.2.2.2.2.2.1.3.1. Mantodea
 - 2.2.2.2.2.2.1.3.2. Blattodea

Si bien este sistema es completamente lógico y consistente, los prefijos numéricos resultan difíciles de memorizar y en algunos casos pueden llegar a ser excesivamente largos. Løvtrup (1977) sugirió una modificación del sistema de Hennig utilizando una codificación binaria; para acortar los prefijos se suman todos los dígitos iguales y adyacentes. Por ejemplo, 1.1.1.1 se convertiría en 4. El sistema de Løvtrup acorta los prefijos, pero sus ventajas no son claras (Wiley, 1981).

- *Sistemas de indentación:* La posición filogenética relativa puede ser indicada simplemente indentando los taxones subordinados debajo de un taxón superior y dando a los grupos hermanos la misma indentación, utilizando categorías linneanas o no. Por ejemplo, la

primera parte de la clasificación de los insectos de Hennig (1969) puede indentarse de la siguiente forma:

```

Entognatha
  Diplura
  Eллиplura
    Protura
    Collembola
Ectognatha
  Archaeognatha
  Dicondylia
    Zygentoma
    Pterygota
      Palaeoptera
        Ephemeroptera
        Odonata
      Neoptera
        Plecoptera
        Paurometabola
          Embioptera
          Orthopteromorpha
            Blattopteriformia
              Notoptera
              Dermaptera
              Blattopteroidea
                Mantodea
                Blattodea
  
```

Estos sistemas también son lógicos, pero requieren que el lector pueda alinear correctamente los taxones coordinados para verificar su estatus de grupos hermanos (Wiley, 1981).

Bases de datos sistemáticos

A medida que progresa el trabajo sistemático, cada día se conocen más especies y se publican más análisis filogenéticos. El manejo de toda la información sistemática es una tarea enorme,

que requiere necesariamente de bases de datos (Bailly, 1996). Una base de datos sistemáticos debería contener al menos las siguientes categorías de información (Schuh, 2000): nombres de los taxones (incluyendo sinónimos y homónimos), relaciones filogenéticas, referencias a la literatura, información biológica (asociaciones, parásitos, importancia económica, etc.), imágenes, caracteres y distribución geográfica. En la figura 83 se presenta un modelo sencillo de base de datos sistemáticos.

E-sistemática

En las últimas décadas hemos presenciado varios cambios tecnológicos, especialmente el desarrollo de la bioinformática y el amplio uso de internet, que podrían hacer más eficiente el modo en que se disemina la información sistemática (Cigliano & Eades, 2010). Es debatible si estos cambios van a revolucionar realmente la práctica sistemática. Algunos autores revisaron recientemente algunos aspectos referidos a la situación de la sistemática en Internet (Agosti & Egloff, 2009; Godfray *et al.*, 2007; Knapp, 2008; Scoble, 2008; Wheeler, 2004, 2008b; Zauner, 2009) y destacaron la existencia de información básica —como datos de especímenes, localización de ejemplares tipo, bibliotecas en línea y catálogos— para varios taxones. Cada vez existen más bases de datos sistemáticos y programas de cómputo especializados. Algunas

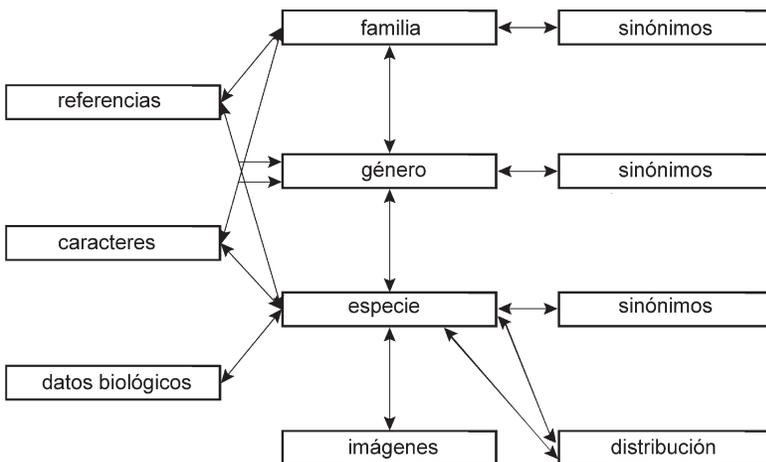


Fig. 83. Modelo de base de datos relacional (modificado de Thompson & Knutson, 1987).

de las demandas más evidentes son las monografías virtuales, una base de datos morfológicos (análoga al GenBank), programas para el reconocimiento de imágenes con aplicaciones para identificar especies y claves de identificación interactivas.

Por otra parte, la publicación de información sistemática en línea es creciente. En el caso del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, la versión actual acepta la publicación en línea en formato PDF si éste posee un ISSN o ISBN (Knapp *et al.*, 2011). Dos enfoques recientes resultan muy interesantes. Uno implica la mejora en el acceso a la información sistemática a partir de documentos semánticamente realzados, de amplia disponibilidad en Internet y ligados con otros recursos (Agosti & Egloff, 2009; Penev *et al.*, 2010a, b). Otro es la publicación electrónica de manuscritos sistemáticos (a través de un Scratchpad), el registro electrónico de los actos nomenclaturales (a través de ZooBank), la publicación en línea (en la revista ZooKeys) y la diseminación simultánea (ZooKeys y Scratchpads) para los actos nomenclaturales donde se describan especies nuevas (Blagoderov *et al.*, 2010).

Algunos proyectos que se están desarrollando en Internet son los siguientes:

- *Creating an e-Taxonomy (CATE Sphingidae)*: dirigido a crear una clasificación consensuada utilizando la familia Sphingidae como modelo. Pretende promover las revisiones en línea como fuentes de información para especialistas y no especialistas. Página web: <http://www.cate-sphingidae.org/>
- *Diversity of life*: motor de búsqueda que provee acceso a ilustraciones y fotografías de seres vivos. Página web: <http://www.diversityoflife.org/>
- *Encyclopedia of Life*: incluirá una página electrónica para cada especie del planeta. Página web: <http://www.eol.org>
- *GenBank*: base de datos de secuencias genéticas, que contiene todas las secuencias de ADN publicadas. Referencia: Benson *et al.* (2008). Página web: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
- *Global Biodiversity Information Facility (GBIF)*: provee una arquitectura informática para hacer accesibles los datos de la biodiversidad a cualquier usuario. Referencia: Speers & Edwards (2008). Página web: <http://www.gbif.org>
- *Index to Organism Names (ION)*: contiene los nombres publicados de seres vivos a partir de la información proporcionada por la base de datos del Zoological Record. Se agregarán los nombres de virus, bacterias y plantas a partir de otras bases de datos de Thomson Reuters como BIOSIS Previews y Biological Abstracts. Página web: <http://www.organismnames.com/>

- *Integrated Taxonomic Information System (ITIS)*: proporciona información sistemática de plantas, animales, hongos y microbios de América del Norte y el mundo. Página web: <http://www.itis.gov/>
- *Legacy Infrastructure Network for Natural Environments (LINNE)*: red interactiva que incorpora las tecnologías más recientes para conectar a los sistemáticos con otros científicos, colecciones biológicas y otros instrumentos para descubrir, identificar y clasificar especies. Página web: <http://www.flmnh.ufl.edu/linne/>
- *Morphbank*: base de datos de imágenes de seres vivos utilizables para colaboración internacional, investigación y educación. Página web: <http://www.morphbank.net/>
- *Partnerships for Enhancing Expertise in Taxonomy (PEET)*: asociación entre la National Science Foundation (NSF), instituciones académicas, jardines botánicos, acuarios y museos de historia natural para estimular la investigación sistemática y formar las generaciones futuras de expertos. Referencia: Rodman (2007). Página web: http://www.nsf.gov/funding/pgm_summ.jsp?pims_id=54518otg=BIO
- *Species 2000*: tiene el objetivo de enumerar todos los seres vivos conocidos del planeta para constituir la base de estudios de biodiversidad global. Página web: <http://www.species2000.org/>
- *The International Plant Names Index (IPNI)*: base de datos de nombres y bibliografía de plantas y helechos. Página web: <http://www.ipni.org/>
- *TreeBASE*: repositorio de información filogenética, cladogramas y las matrices usadas para generarlos. Página web: <http://www.treebase.org/treebase-web/home.html>
- *Tree of Life (ToL)*: esfuerzo de colaboración de sistemáticos y naturalistas aficionados para proporcionar información sobre biodiversidad, características de ciertos taxones y sus relaciones filogenéticas. Página web: <http://tolweb.org/tree/phylogeny.html>
- *TROPICOS*: permite el acceso a datos nomenclaturales, bibliográficos y de especímenes acumulados en las bases de datos del Missouri Botanical Garden durante las últimas décadas. Página web: <http://www.tropicos.org/>
- *ZooBank*: propuesto como el registro oficial de los nombres de animales y actos nomenclaturales, asociando trabajos publicados, autores y materiales tipo. Referencias: Polaszek *et al.* (2005, 2008) y Pyle & Michel (2008). Página web: <http://zoobank.org>

IDENTIFICACIÓN

Los especímenes depositados en colecciones biológicas o colectados en el campo se identifican utilizando las clasificaciones disponibles y analizando los caracteres provistos por especímenes

de referencia y claves. Recientemente, se ha propuesto una técnica molecular conocida como código de barras de ADN para permitir la identificación automatizada de especímenes. Con base en los taxones identificados en áreas particulares es posible elaborar floras y faunas.

Experiencia básica

La identificación, el aspecto utilitario de la sistemática, se refiere a los procedimientos empleados para asociar especímenes con el nombre que les corresponde. Este proceso supone la existencia de una clasificación ya establecida y cierta familiaridad con los métodos sistemáticos y caracteres del grupo (Blackwelder, 1967a). Los caracteres empleados dependen de cada taxón, siendo muy diferentes aun dentro de diferentes órdenes o familias, por lo que la experiencia sistemática en un taxón puede ser irrelevante al tratar de identificar especies de otro. Por ello, el entrenamiento sistemático es esencial para llegar a identificaciones correctas. Al respecto, la consulta de monografías y glosarios resulta muy útil para los principiantes.

Asumiendo que se posee un conocimiento básico apropiado, se puede proceder a identificar los especímenes. Si se tiene acceso a una colección sistemática, será posible comparar los especímenes con otros ya identificados. La literatura es la mayor fuente de identificaciones, especialmente cuando incluye claves. También es posible requerir la ayuda de un especialista en el grupo.

Colecciones sistemáticas

Las colecciones sistemáticas son aquellas que preservan especímenes biológicos y se encuentran alojadas en museos, universidades y otras instituciones. Algunas colecciones importantes, especialmente en Europa y los Estados Unidos de América, poseen una representación amplia de muchos taxones, mientras que otras se restringen a taxones o áreas geográficas particulares. La calidad de la información proporcionada por las colecciones depende de varias cuestiones (Llorente Bousquets, 1990): la condición en que se encuentran preservados los organismos; la exactitud y calidad de los datos asociados con los especímenes; las técnicas y materiales empleados para su preservación; el número de especímenes y la adecuada representación de sexos, estadios y distribución geográfica; la correcta identificación de los especímenes; el cuidado y mantenimiento de la colección; y la localización rápida de los especímenes y la literatura asociada con ellos.

Los sistemáticos que trabajan en colecciones algunas veces poseen la responsabilidad de llevar a cabo la curación de los especímenes preservados en ellas. El trabajo curatorial requiere de experiencia, responsabilidad y una comprensión clara de las funciones de las colecciones

(Mayr & Ashlock, 1991). Algunas de las actividades llevadas a cabo por los curadores y sus asistentes son: preparar los especímenes, catalogarlos, ordenarlos en la colección, preservar apropiadamente los ejemplares tipo y prestar e intercambiar ejemplares.

Claves

La forma más común de identificar especímenes es utilizando una clave. Las claves son dispositivos para identificar taxones de acuerdo con una secuencia ordenada de dilemas o disyuntivas, donde cada dilema sucesivo va planteando dilemas cada vez más restringidos y finalmente se llega al nombre del taxón (Simpson, 1961). A partir de la comparación de los especímenes con las alternativas de cada dilema, gradualmente se van eliminando las opciones que no concuerdan e (idealmente) se llega a una que concuerda, donde se indica el nombre del taxón.

Si bien las claves poseen una estructura jerárquica, no son hipótesis filogenéticas. En una clave, la secuencia de niveles y la subordinación implícita no son fundamentales, pues su objetivo es la identificación. En realidad, las claves usualmente son artificiales. Cuando se incluyen claves en revisiones extensas, puede ser conveniente construir claves diferentes para las diferentes categorías (Sneath & Sokal, 1973). Por ejemplo, se puede construir una clave para los géneros de una tribu y luego claves independientes para las especies de cada género.

La elección de los caracteres para incluir en una clave es estrictamente práctica (Winston, 1999). Los caracteres deben ser claros y distintivos (Blackwelder, 1967a) y no es necesario que sean significativos desde el punto de vista filogenético. Es mejor incluir caracteres que se apliquen a todos los miembros del taxón (machos, hembras, juveniles, adultos, etc.), que sean cualitativos, que puedan observarse sin técnicas o equipos especiales, que sean relativamente constantes (es decir, que no muestren variación temporal o individual) y que sean relativamente indestructibles (es decir, que no se pierdan fácilmente en vida o durante la preparación) (Mayr, 1969; Quicke, 1993; Winston, 1999). Es preferible no emplear caracteres continuos como medidas, a pesar de que estas pueden dar información útil si no se superponen; por ejemplo, "4-8 mm de longitud" versus "12-18 mm de longitud".

Las claves son instrumentos imperfectos. Hacer claves sin errores es virtualmente imposible, pero a partir de un buen análisis de los especímenes y de la literatura es posible confeccionar claves que sean relativamente satisfactorias (Metcalf, 1954). Al usar una clave, podemos descubrir sus fallas. Algunas fallas posibles (Blackwelder, 1967a) son que la clave puede no incluir el taxón que estamos tratando de identificar, que hay alguna variabilidad en los especímenes que resulta en ambigüedad, que una clave diseñada para animales adultos puede no funcionar para estadios más jóvenes, que un carácter en una clave puede aplicar solo a individuos

de un sexo y nuestro espécimen ser del otro sexo, o que un dilema particular puede funcionar razonablemente bien para la mayor parte de los ejemplares de una especie, pero fallar cuando aparecen algunos inusuales (como híbridos, especímenes teratológicos, etc.).

Hay varios tipos de claves. Se clasifican en claves de acceso único y de acceso múltiple (Winston, 1999).

Claves de acceso único

Se conocen también como claves secuenciales, dicotómicas o analíticas. Casi siempre son dicotómicas, es decir, que cada dilema consta de dos alternativas opuestas (Winston, 1999). Si bien ocasionalmente podemos incluir un dilema con tres o más alternativas, las claves que solo incluyen dilemas dicotómicos suelen ser más efectivas (Sneath & Sokal, 1973). Existen varios estilos de claves de acceso único:

- *Claves abiertas o sin sangría:* son aquellas en las que las dos alternativas de un dilema se colocan juntas en yuxtaposición y cada una indica a qué dilema el usuario debería ir. Son las más sencillas de emplear por principiantes. Un ejemplo es la siguiente clave para los géneros norteamericanos de Mycetophagidae (Coleoptera) proporcionada por Young (2002):
 1. Cabeza tan ancha como el pronoto; clava antenal bisegmentada *Berginus*
 - 1'. Cabeza más angosta que el pronoto; clava antenal, si está presente, de más de dos artejos 2
 2. Ángulos basales del pronoto bien definidos 3
 - 2'. Ángulos basales del pronoto redondeados *Thrimolus*
 3. Pliegue epipleural de los élitros horizontal y plano 4
 - 3'. Pliegue epipleural de los élitros cóncavo *Litargus*
 4. Ojos transversales, con seno anterior *Mycetophagus*
 - 4'. Ojos redondeados, sin seno anterior *Typhaea*
- *Claves indentadas o con sangría:* son aquellas en que se agotan las posibilidades que siguen a cada alternativa de un dilema antes de pasar a la otra alternativa. La clave anterior se presenta indentada a continuación:
 1. Cabeza tan ancha como el pronoto; clava antenal bisegmentada *Berginus*
 - 1'. Cabeza más angosta que el pronoto; clava antenal, si está presente, de más de dos artejos

2. Ángulos basales del pronoto bien definidos
 3. Pliegue epipleural de los élitros horizontal y plano
 4. Ojos transversales, con seno anterior....*Mycetophagus*
 - 4'. Ojos redondeado, sin seno anterior....*Typhaea*
 - 3'. Pliegue epipleural de los élitros cóncavo....*Litargus*
- 2'. Ángulos basales del pronoto redondeados....*Thrimolus*

Las claves indentadas son preferidas por algunos autores, especialmente botánicos, porque mostrarían más claramente un patrón lógico. Para claves extensas, sin embargo, fuerzan al usuario a buscar en páginas diferentes para encontrar la segunda alternativa de un dilema (Quicke, 1993) y a medida que hay más dilemas queda muy poco espacio a la derecha para los dilemas finales (Winston, 1999).

- *Claves combinadas*: combinan elementos de las claves abiertas e indentadas (Metcalf, 1954). Son poco utilizadas.
- *Claves pictóricas*: son claves diseñadas especialmente para la identificación en el campo, usualmente por aficionados (Fig. 84). Ilustran caracteres diagnósticos o incluso organismos completos.
- *Claves ramificadas*: son muy fáciles de utilizar porque siguen un patrón ramificado claro (Fig. 85). A pesar de que parecen cladogramas, es preciso recordar que no son esquemas filogenéticos (Winston, 1999).

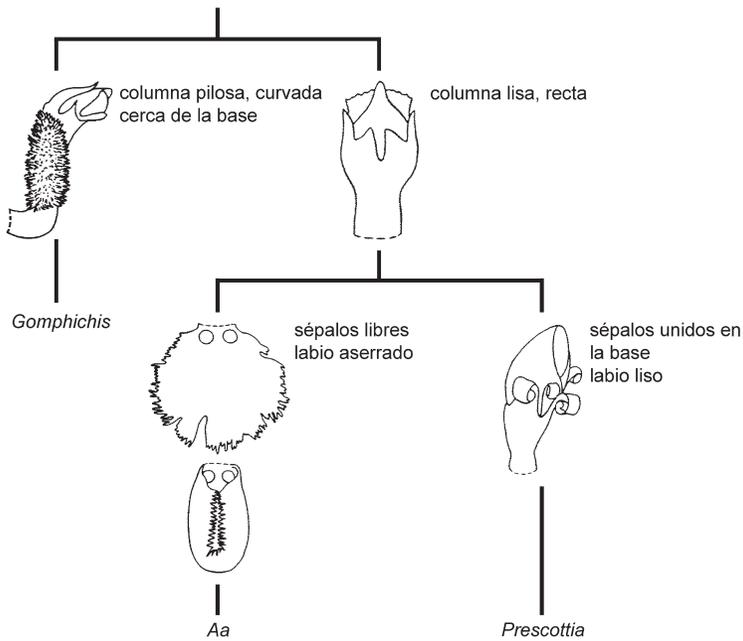


Fig. 84. Clave pictórica para identificar los géneros de la subtribu Prescottiinae (Orchidaceae) de Costa Rica y Panamá (modificado de Dressler, 1993).

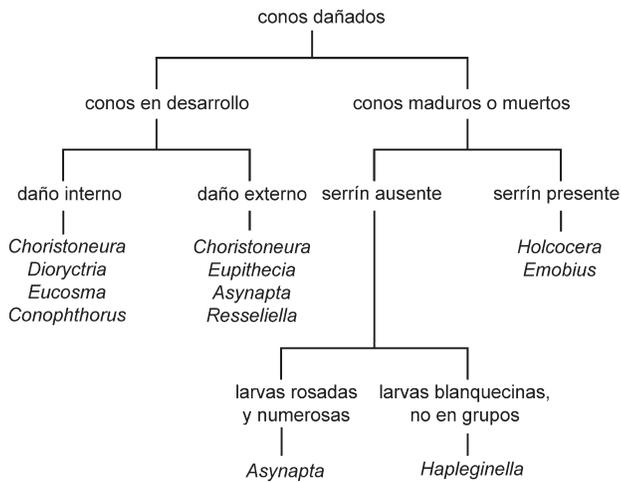
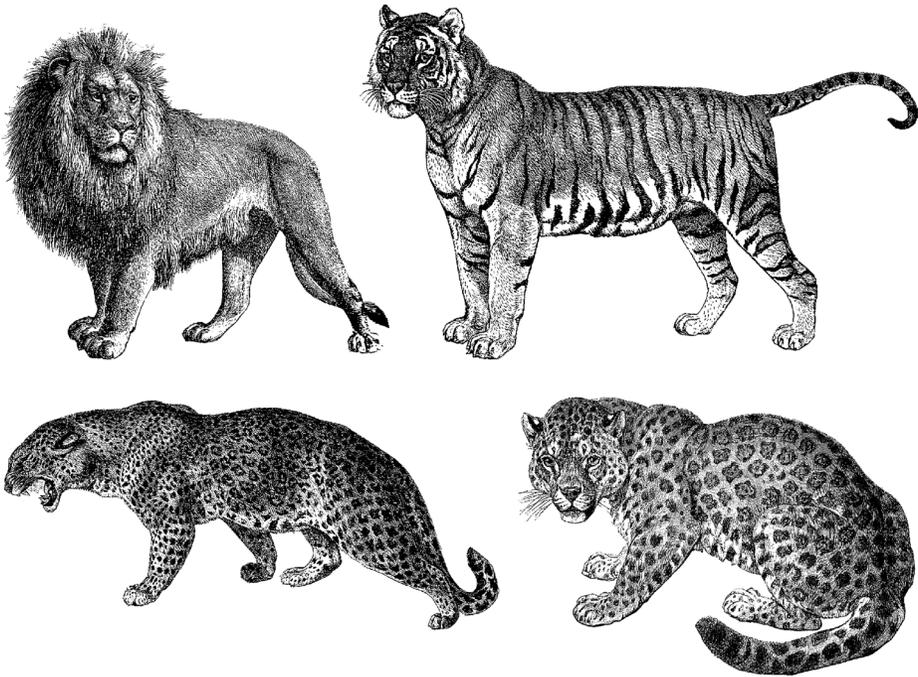


Fig. 85. Clave ramificada para identificar los géneros de insectos que dañan los conos de pinos en América del Norte (modificado de Hedlin *et al.*, 1980).

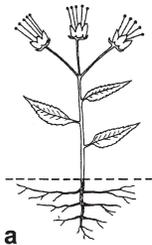
EJERCICIO 23

Construye una clave para la identificación de las cuatro especies vivientes del género *Panthera* (Felidae): *P. leo* (león), *P. tigris* (tigre), *P. pardus* (leopardo) y *P. onca* (jaguar) (tomadas de Harter, 1979).

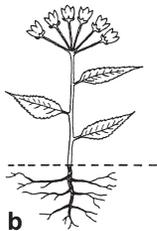


EJERCICIO 24

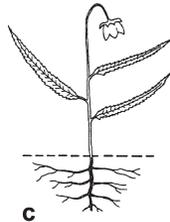
Construye una clave para la identificación de las 16 especies de la familia de plantas hipotéticas Dendrogrammeaceae (modificadas de Duncan *et al.*, 1980).



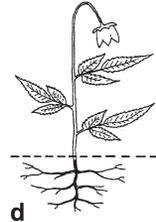
a



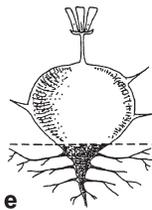
b



c



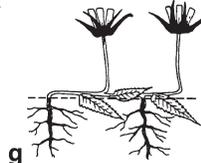
d



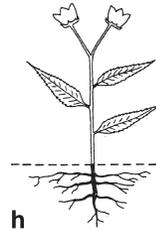
e



f



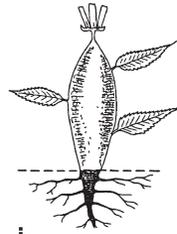
g



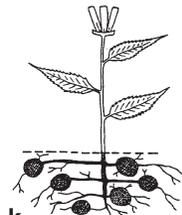
h



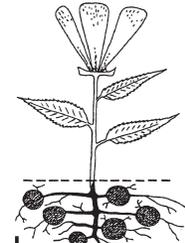
i



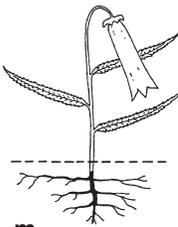
j



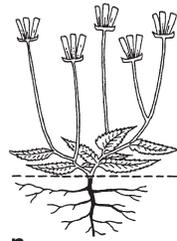
k



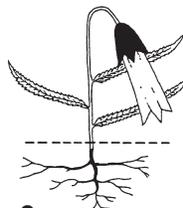
l



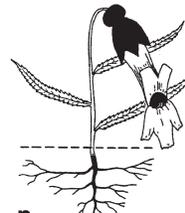
m



n



o



p

Claves de acceso múltiple

Son claves en las que es posible ingresar desde diferentes puntos. Son más flexibles que las de acceso único, donde la secuencia de dilemas es fija (Pankhurst, 1974; Winston, 1999). Se las conoce también como policlaves. Hay varios tipos de claves de acceso múltiple:

- *Claves con tarjetas perforadas:* son las precursoras mecánicas de las claves computarizadas, creadas originalmente en la década de 1930 (Winston, 1999). Hay dos variedades: perforadas en el borde y perforadas en el centro. En las claves perforadas en el borde hay una tarjeta para cada taxón, donde las perforaciones indican los caracteres. Cuando un carácter no está presente en un taxón determinado, se corta la perforación, abriéndola como una U, por lo que al pasar una aguja a través de todas las tarjetas, las tarjetas con la perforación abierta permanecerán en su lugar. Si se sigue el mismo procedimiento para otros caracteres, llegará un momento en que solo quedará la tarjeta con el nombre del taxón. En las claves perforadas en el centro hay una tarjeta para cada carácter. Todos los taxones se incluyen en cada tarjeta y el usuario decide cuáles son los caracteres que muestra cada taxón en particular, tomando las tarjetas para aquellos caracteres y las coloca juntas alineando las perforaciones. Los taxones que poseen todos los caracteres mostrarán las perforaciones. Al agregar tarjetas adicionales llega un momento en que solo queda visible una perforación, la cual señala el taxón al cual pertenece el espécimen a identificar.
- *Claves de matrices:* son versiones impresas de las claves con tarjetas perforadas (Fig. 86). Se presentan como matrices de datos que se pueden inspeccionar visualmente (Winston, 1999). Proveen algunas de las ventajas de las claves con tarjetas perforadas, pero de modo más económico y fácil de emplear en campo.
- *Claves computarizadas:* en la actualidad existen varios software que permiten confeccionar claves de manera más o menos automatizada.

¿Cómo construir una clave?

Construir claves es una de las tareas más básicas de la sistemática práctica, pues éstas normalmente se incluyen en revisiones y monografías, además de presentarse con frecuencia al describir una especie nueva. Su construcción implica un protocolo bien diseñado que permite construirlas de manera eficiente (Bolton, 2007; Mayr, 1969; Metcalf, 1954; Winston, 1999):

- Primero se confecciona una matriz de datos con los taxones en las filas y los caracteres en las columnas. Luego, se completa la matriz con la información correspondiente a los estados de carácter de cada taxón.

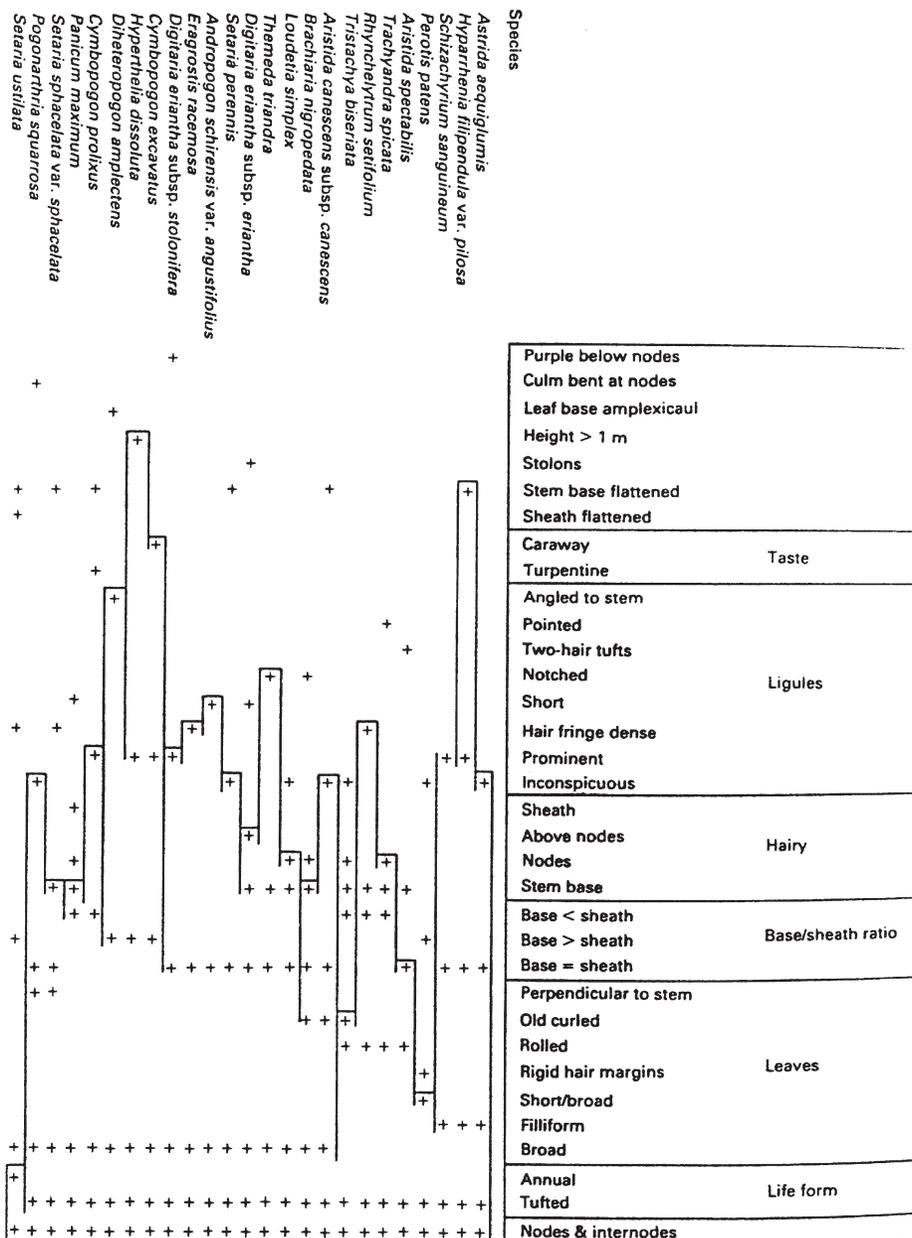


Fig. 86. Parte de una clave de matriz para identificar plantas sudafricanas (modificado de Westfall *et al.*, 1986).

- El siguiente paso consiste en separar los taxones en dos conjuntos, idealmente basados en varios caracteres. Las razones para elegir varios caracteres son las siguientes: (1) es posible que uno o más estados de carácter no puedan observarse en algunos especímenes (por ejemplo, especímenes dañados o plantas que no estén en flor); (2) existen pocos taxones excepcionales en que se observan todos los caracteres con facilidad; y (3) el usuario puede cometer un error al analizar un solo estado de carácter (Sneath & Sokal, 1973). De elegirse un solo carácter, debe ser muy conspicuo.
- Utilizando los primeros caracteres, se construye el primer dilema, cuyas alternativas conducen a los dos conjuntos. Si los dos conjuntos poseen un número semejante de taxones, el número de dilemas de la clave será menor (Pankhurst, 1978).
- En los pasos siguientes se van subdividiendo los conjuntos en subconjuntos menores y eventualmente se termina en los taxones terminales. Las especies muy comunes, que posiblemente se colectan con mayor frecuencia, deberían separarse en los dilemas iniciales, mientras que las especies raras deberían dejarse para los últimos dilemas de la clave.
- El paso final consiste en probar la clave. Muchas veces es útil que un colega lo haga por nosotros para detectar errores o inconsistencias.

Obtención de ayuda de un especialista

La manera más segura de arribar a una correcta identificación, especialmente en taxones difíciles, es conseguir ayuda de un especialista. Antes de enviar especímenes para su identificación por un especialista, hay algunas cuestiones éticas que es preciso considerar (Blackwelder, 1967a; Mayr *et al.*, 1953):

- Nunca envíes especímenes sin aviso previo. Hoy en día podemos enviar primero fotografías por correo electrónico y preguntar al especialista si requiere que se le envíen algunos especímenes para una identificación más precisa.
- No deberías solicitar identificaciones sin otorgar un tiempo razonable al especialista. Después de todo, él posee otros intereses y obligaciones. En el caso de una emergencia, por ejemplo que una serpiente haya mordido a alguien y se requiera conocer qué antídoto darle, una explicación de la situación ayudará seguramente a acelerar el proceso.
- Dado que los curadores usualmente identifican especímenes sin remuneración económica, es esperable que conserve los especímenes para incorporarlos a la colección donde trabaja. Si la persona que los envía a su vez se encuentra construyendo una colección de referencias, puede solicitar la devolución de algunos de los especímenes identificados, siempre y cuando sea posible.

- Hay que asegurarse que los especímenes enviados para identificación estén adecuadamente preservados, preparados y empacados. Es muy descortés que solicites a un curador que prepare el material que le envías.
- Nunca solicites a un especialista que separe materiales misceláneos. Primero debes separar los especímenes en especies, intentar una identificación preliminar y luego consultar al especialista.
- Proporciona al especialista toda la información biológica disponible: huéspedes, parásitos, condiciones del lugar donde se colectaron los especímenes, etc.
- Envía una cantidad adecuada de especímenes, si es posible, pues la variación intraespecífica podría ser de valor para el especialista.

Código de barras de ADN

La identificación empleando caracteres morfológicos requiere un sistemático experimentado. Además, si los especímenes están dañados y les faltan partes clave o solo se cuenta con estadios inmaduros, la identificación basada en la morfología puede ser imposible. El código de barras de ADN (Hebert *et al.*, 2003; Meier, 2008) ha sido propuesto para intentar resolver estos inconvenientes, usando un marcador genético corto del ADN de un espécimen para identificarlo como miembro de una especie particular. Su propósito es proveer una herramienta para la identificación, a pesar de que también ha sido usado para detectar especies aún no descritas o establecer límites entre especies. El código de barras de ADN se basa en que el ADN mitocondrial (ADNmt) posee una tasa de mutación relativamente rápida, lo cual resulta en una variación significativa en las secuencias de ADNmt de especies diferentes y una variación baja dentro de la misma especie. Una secuencia corta de 648 pares de bases del gen mitocondrial CO1 es efectiva para identificar especies animales, mientras que los genes de cloroplastos *rbcL* y *matK* son útiles para plantas.

Existe una iniciativa global, conocida como el Consorcio del Código de Barras de la Vida (<http://www.barcodeoflife.org>), enfocada a la implementación del código de barras de ADN como un procedimiento estándar para la identificación de especies. Consta de 170 organizaciones de 50 países del mundo. El consorcio promueve la compilación de los registros de códigos de barra de ADN de todas las especies de seres vivos, el desarrollo de instrumentos nuevos para que el proceso sea más rápido y eficiente, la participación de sistemáticos de todo el mundo y el uso del código de barras de ADN para beneficio de la humanidad. Algunos casos interesantes de su utilización incluyen el hallazgo de 10 especies crípticas de la mariposa neotropical *Astraptus fulgerator* (Hebert *et al.*, 2004a), la identificación de 260 especies nortea-

mericanas de aves (Hebert *et al.*, 2004b), la identificación de especies crípticas de anfípodos del género *Hyaletta* (Witt *et al.*, 2006), la autenticación de alimentos marinos (Wong & Hanner, 2008) y la identificación de peces australianos (Ward *et al.*, 2005).

El desarrollo del código de barras de ADN ha sido motivo de polémicas (Hamilton & Wheeler, 2008; Prendini, 2005; Wheeler, 2004; Will & Rubinoff, 2004; Hołyński, 2010). Una de ellas consiste en acusar a este procedimiento de promover una simplificación de la sistemática pues produce información pero no más conocimiento (Ebach & Holdrege, 2005; Holdrege & Ebach, 2006). Esta crítica lamentablemente se basa en una confusión entre sistemática y una herramienta para la identificación. Críticas más serias involucran los métodos utilizados (DeSalle *et al.*, 2005). Por ejemplo, Meier *et al.* (2006) investigaron empíricamente la utilización de secuencias de Diptera para identificar especies, hallando un bajo porcentaje de identificaciones (< 70%) que podría deberse a la variabilidad intra e interespecífica y a que varias especies carecen de códigos de barra de ADN únicos. Nicolalde-Morejón *et al.* (2011) analizaron diferentes combinaciones de genes para cícadas mexicanas y concluyeron que por el momento no es posible contar con un código de barras único para todas las plantas, análogo al de los animales.

Floras y faunas

A partir de la identificación de las especies halladas en un área o país se puede escribir una flora o fauna. Por flora nos referimos a todas las especies de plantas que habitan un área particular y también al libro u otra obra (disco compacto, página web, etc.) que describe las plantas de un área, incluyendo claves para la identificación, fotografías, ilustraciones, etc. Existe una fuerte tradición botánica de publicar floras. Algunas de las floras más importantes son las siguientes:

- *Flora Mesoamericana*: resultado de la colaboración entre el Missouri Botanical Garden (E.U.A.), el Instituto de Biología de la UNAM (México), el Natural History Museum (Gran Bretaña) y numerosos especialistas del mundo. Cubre todos los grupos de plantas vasculares que crecen en el sudeste de México (incluyendo la península de Yucatán) y los países de América Central. El proyecto publica sus resultados en internet, a través del servidor del Missouri Botanical Garden, y la UNAM ha publicado los volúmenes 1 (Psilotaceae a Salviniaceae) y 6 (Alismataceae a Cyperaceae).
- *Flora Neotrópica*: publicada por la Organización para la Flora Neotrópica (OFN), establecida en 1964. Cubre los hongos, líquenes, musgos y plantas con semillas de los trópicos del Nuevo Mundo. Ya ha publicado monografías de varias familias.

- *Flora of North America*: cubre la flora de América del norte sin incluir a México. Resulta de la colaboración entre más de 30 instituciones de Canadá y los E.U.A. La mayoría de los volúmenes puede consultarse en línea (http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=1).
- *Flora of China*: incluye unas 31,000 especies de plantas, que representan un octavo del total del mundo. Es un esfuerzo internacional en que los autores chinos trabajan junto con colegas de los E.U.A., Canadá, Unión Europea, Japón, Australia y Rusia. El borrador producido es luego revisado por botánicos chinos, el Comité Editorial, especialistas de la familia del mundo y asesores de las floras de regiones que rodean a China. Ya se han publicado en línea los tratamientos de varias familias (<http://flora.huh.harvard.edu/china>).
- *Flora of Australia*: cubre unas 20,000 plantas vasculares, briofitas y líquenes distribuidos en Australia. Es publicada por el Australian Biological Resources Study. Algunas familias se encuentran en línea (<http://www.environment.gov.au/biodiversity/abrs/online-resources/flora/main/>).

Una fauna es el equivalente de una flora, pero para taxones animales. Las faunas usualmente se restringen a phyla o clases. Por ejemplo, los artrópodos mexicanos han sido estudiados en *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México* (Llorente Bousquets *et al.*, 1996, 2000, 2004; Llorente Bousquets & Morrone, 2002). Hasta el momento, se han tratado 38,000 especies de insectos y arácnidos (Morrone & Márquez, 2008).

Las floras y faunas permiten la identificación de especies y otros taxones, siendo invaluable para el trabajo sistemático ulterior. Además son útiles para veterinarios, agrónomos y otros profesionales que requieran un conocimiento básico de taxones de plantas y animales (Matile *et al.*, 1987). La ejecución de floras y faunas puede llegar a constituir una tarea formidable. Por ejemplo, se ha calculado que tomará 30 años completar la *Flora of North America* y 400 años completar la *Flora Neotropica* (Stevens, 2000). En los últimos años algunos autores han cuestionado la importancia de las floras para inventariar la biodiversidad. Por ejemplo, Walters (1993) sugirió que las floras constituyen un mero ejercicio de compilación. Renner & Ricklefs (1994) cuestionaron la necesidad de catalogar todas las especies de un área antes de que desaparezcan, considerando que ello restaría recursos a enfoques más constructivos para la conservación, además de debilitar a la sistemática como actividad científica. Heywood (2001) consideró que el análisis filogenético de taxones de plantas es una actividad intelectual más relevante, además de que algunas floras pueden ser muy superficiales.

REVISIONES SISTEMÁTICAS

Una revisión es el estudio de un taxón supraespecífico para corregir o mejorar su diagnosis, clasificación o filogenia, y describir especies nuevas y proporcionar claves e ilustraciones adecuadas. Constituye el trabajo sistemático más completo, por lo que requiere mucho tiempo y acceso a literatura y colecciones. Luego, es más sencillo llevar a cabo revisiones sistemáticas en centros de investigación mayores como universidades, museos y herbarios.

Una buena revisión debe reunir dos objetivos aparentemente contradictorios: debe ser completa y selectiva. Completa porque cuanto más material y literatura se consulte, mejor fundado será el trabajo de revisión, y selectiva porque para publicar los resultados de una revisión es necesario restringirse a lo esencial. Algunos consejos para llevar a cabo una buena revisión incluyen los siguientes (Bolton, 2007; Leenhouts, 1968):

- Elige un taxón adecuado, con base en su importancia económica, su interés en otras disciplinas (biodiversidad, evolución, biogeografía, morfología, etología, etc.) y su relevancia para avanzar en el conocimiento filogenético.
- En el caso de revisiones regionales, es mejor comenzar con un objetivo un poco más amplio que el límite del área. Por ejemplo, si revisas un taxón de un país particular, es aconsejable que también consideres taxones de los países limítrofes.
- Desde el principio toma todas las notas en el idioma en que publicarás la revisión. En la actualidad el inglés es el lenguaje de la ciencia, por lo que será el preferido con mayor frecuencia. Esto te permitirá un buen entrenamiento para escribir el manuscrito y asegurará la incorporación gradual de los términos de la literatura especializada.
- Si el encontrar información te tomó un tiempo considerable, es mejor que la compiles de manera que puedas utilizarla en el futuro.
- Si bien una revisión se basa en caracteres morfológicos, es aconsejable que aproveches cualquier oportunidad que se te presente para colaborar con especialistas en otras disciplinas, siempre en beneficio mutuo.

Actividades preliminares

Para hacer una revisión completa es necesario reunir toda la literatura referida al taxón analizado. Esto incluirá las descripciones originales de las especies y taxones supraespecíficos, así como las referencias posteriores a ellas (artículos o libros referidos a biogeografía, ecología, filogenia, etc.). Las búsquedas de literatura se llevan a cabo en compilaciones de resúmenes, catálogos y bases de datos, los que pueden ser generales o restringidos a taxones particulares.

Algunos de los más útiles en sistemática son los siguientes:

- *Biological Abstracts*: permiten explorar diversas disciplinas biológicas. Página web: <http://apps.webofknowledge.com>
- *Science Citation Index Expanded*: permite acceder a la información bibliográfica necesaria para encontrar datos, revistas científicas y analizar tendencias (SCI, 2008). Página web: <http://apps.webofknowledge.com>
- *Scopus*: es la mayor base de datos de resúmenes y citas de literatura científica, con herramientas para analizar y visualizar los resultados (Elsevier, 2008). Página web: <http://www.info.scopus.com/>
- *The Kew Record of Taxonomic Literature Relating to Vascular Plants*: bibliografía con más de 200,000 publicaciones relacionadas con la sistemática de angiospermas, gimnospermas y helechos, publicadas desde 1971 hasta fines del 2007. Página web: <http://kbd.kew.org/kbd/searchpage.do>
- *Zoological Record*: índice impreso y electrónico de literatura zoológica, el cual también funciona como el registro no oficial de nombres de animales. La Zoological Society of London lo comenzó a publicar en 1864, entre 1980 y 2004 fue publicado por BIOSIS y desde esa fecha es publicado por Thomson Reuters. Página web: <http://apps.webofknowledge.com>

Resulta práctico que prepares una base de datos con todas las referencias que se compilan. Esto te será muy útil cuando escribas la sección de referencias citadas del manuscrito e incluso para artículos futuros. Al mismo tiempo que haces una base de publicaciones también es posible que prepares una base de datos con todos los nombres que alguna vez fueron aplicados a las especies analizadas. Cada nombre debería incluir autor(es), fecha de publicación, cita completa, tipificación, otras referencias y, cuando sea necesario, notas.

Una vez que has decidido en qué taxón habrás de trabajar, es preciso que accedas a los ejemplares para la revisión. Puedes estudiar especímenes colectados en campo y material depositado en museos, otras instituciones y colecciones particulares (Bolton, 2007).

Para coleccionar y preservar especímenes primero es necesario que estudies las técnicas y procedimientos propios del grupo en estudio (Mayr & Ashlock, 1991). Es importante que poseas algo de información biológica para saber dónde puedes encontrar los organismos. Por ejemplo, si vas a coleccionar plantas, es preciso que sepas en qué época podrían estar en flor. Adicionalmente, debes conocer las leyes y regulaciones del país o área donde habrás de coleccionar, incluyendo la gestión de los permisos pertinentes. Los especímenes colectados deben ser preservados,

siguiendo las técnicas de cada grupo, con datos precisos de las localidades de colecta. Estas localidades hoy en día se reportan con precisión mediante los sistemas de posición geográfica (GPS por sus siglas en inglés). Otros datos que deben incluirse son el nombre del colector, fecha de colección y cualquier otra información relevante.

Para solicitar especímenes en préstamo de una colección primero debes determinar dónde están depositados. Para algunos grupos existen listas de instituciones, como el *Index Herbariorum* (Holmgren *et al.*, 1990) para herbarios. En otros casos, existe en internet mucha información disponible acerca de los museos y los especímenes depositados en ellos. Las colecciones científicas se sitúan en sitios limpios, secos y seguros. Las personas a cargo de las colecciones se conocen como curadores y su trabajo consiste en supervisar cómo el personal técnico a su cargo prepara, almacena, ordena, cataloga y presta los especímenes. Los especímenes de museos y herbarios son muy valiosos, y en ocasiones irremplazables, por lo que deben ser tratados con mucho cuidado (Leenhouts, 1968). Los materiales en préstamo deben ser guardados en lugares adecuados. Si tienes ejemplares de diferentes colecciones, deberías colocarles rótulos provisionales para poder devolverlos al terminar la revisión.

Una revisión implica trabajar con cientos de especímenes, usualmente de varias colecciones. Es importante que solicites los especímenes lo antes posible, pues en ocasiones puede tomar semanas o incluso meses recibirlos. A pesar de que es importante estudiar la mayor cantidad posible de especímenes, inicialmente puedes seleccionar las colecciones mayores, las que posean especímenes identificados por especialistas o revisores previos, o aquellas donde existan más ejemplares tipo.

Identificación de grupos de especímenes y análisis de caracteres

Una estrategia útil para comenzar un análisis sistemático es tratar de identificar grupos de especímenes (Leenhouts, 1968). Si estás revisando un género, puedes intentar clasificar los especímenes en los subgéneros o grupos de especies reconocidos por los autores previos. A la vez, también sería importante analizar especies de los géneros relacionados. Esta actividad te permitirá familiarizarte gradualmente con los caracteres del grupo estudiado.

Durante esta etapa también es aconsejable que comiences a elaborar una lista de caracteres y estados de carácter. Ellos te permitirán distinguir las especies, diagnosticarlas y describirlas, hacer claves y llevar a cabo el análisis filogenético. Hacer dibujos y tomar fotografías te permitirá definir los caracteres de manera más precisa.

Análisis sistemático

Luego de ordenar los especímenes en grupos y adquirir cierta familiaridad con los caracteres, es momento de hacer el análisis filogenético. Este te permitirá contrastar la monofilia de los grupos reconocidos previamente. Una vez que has definido los taxones supraespecíficos, puedes elaborar la clave y utilizarla para comprobar su utilidad.

Todas las especies y taxones supraespecíficos deberían ser diagnosticados, descritos e ilustrados (Fig. 87). La variabilidad debería analizarse y describirse cuidadosamente, especialmente en los caracteres cuantitativos que poseen un rango de variación importante. También debes representar la distribución de las especies en mapas (Fig. 88).

Luego de establecer la identidad de las especies y taxones supraespecíficos, deberías trabajar su sinonimia. Si puedes examinar los especímenes tipo, podrás tomar mejores decisiones nomenclaturales.

Preparación del manuscrito

El paso final de la revisión sistemática es preparar el manuscrito para la publicación (Bourne, 2005; Carneiro *et al.*, 2007; Carraway, 2007). Cada sección debe elaborarse con cuidado, analizando artículos sobre taxones afines elaborados por especialistas reconocidos y teniendo en cuenta las instrucciones para los autores de la revista donde publicarás el trabajo.

- *Título:* Es la síntesis más breve del trabajo, por lo que debería proporcionar las palabras clave para indizar al mismo. Si la revisión es parcial o restringida a un área geográfica, esto debería aclararse en el título. Se recomienda incluir alguna referencia al orden y familia del taxón entre paréntesis.

Ejemplos:

Revisión sistemática del género *Cybiantus*, subgénero *Grammadenia* (Myrsinaceae)

Revisión sistemática del grupo de especies *costirostris* del género *Listroderes* Schönherr (Coleoptera: Curculionidae)

Revisión sistemática y redefinición del género neotropical *Epipedonota* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae), con la descripción de ocho especies nuevas

Revisión de *Begonia* sect. *Platycentrum* en Vietnam

Una revisión del género de marsupiales *Marmosa*, con una discusión de su radiación adaptativa

- *Nombre de los autores y sus direcciones:* La autoría de un trabajo debería definirse teniendo en cuenta el mérito y participación real en el mismo. Para que una persona sea autor, debe-

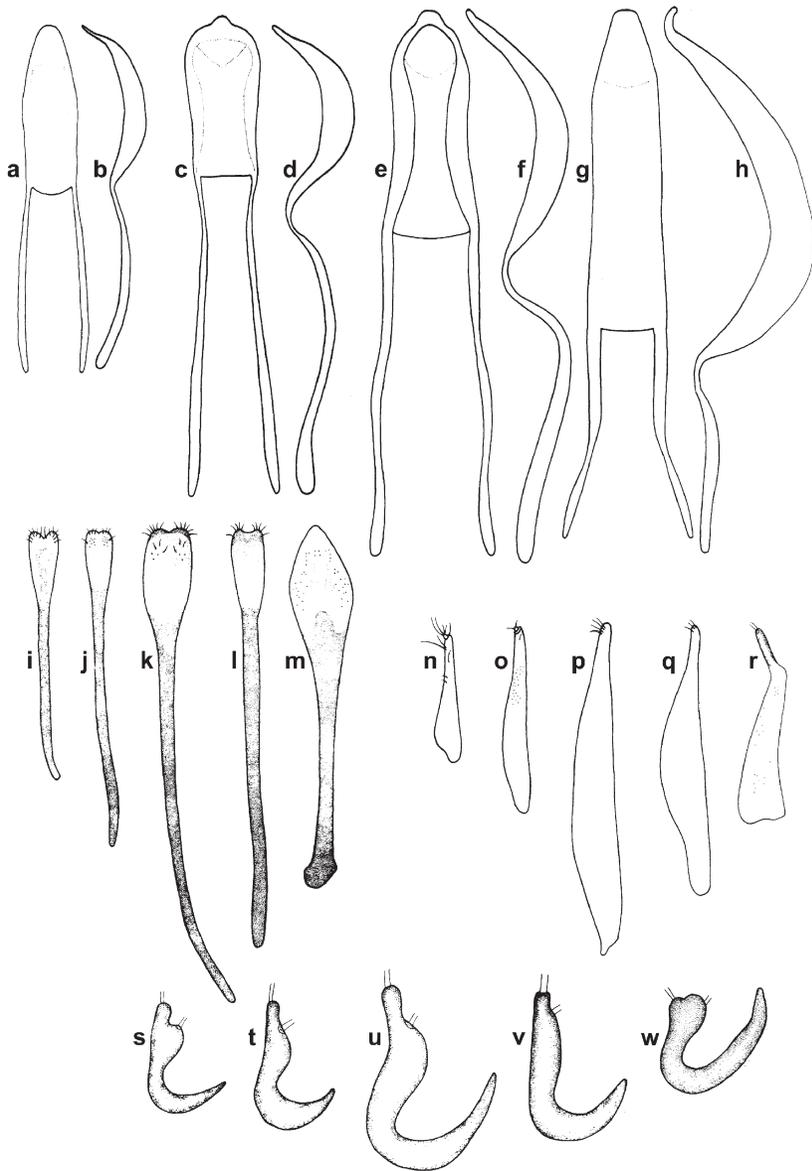


Fig. 87. Ilustraciones de los genitales de las especies de *Falklandius* (Coleoptera: Curculionidae) (modificado de Morrone, 1992). a-h, edéagos, vistas dorsal y lateral; i-m, esternitos femeninos 8; n-r, oviscaptes; s-w, espermatecas. a, b, i, n, s, *F. antarcticus*; c, d, j, o, t, *F. turbificatus*; k, p, u, *F. goliath*; e, f, l, q, v, *F. kuscheli*; g, h, m, r, w, *F. magellanicus*.

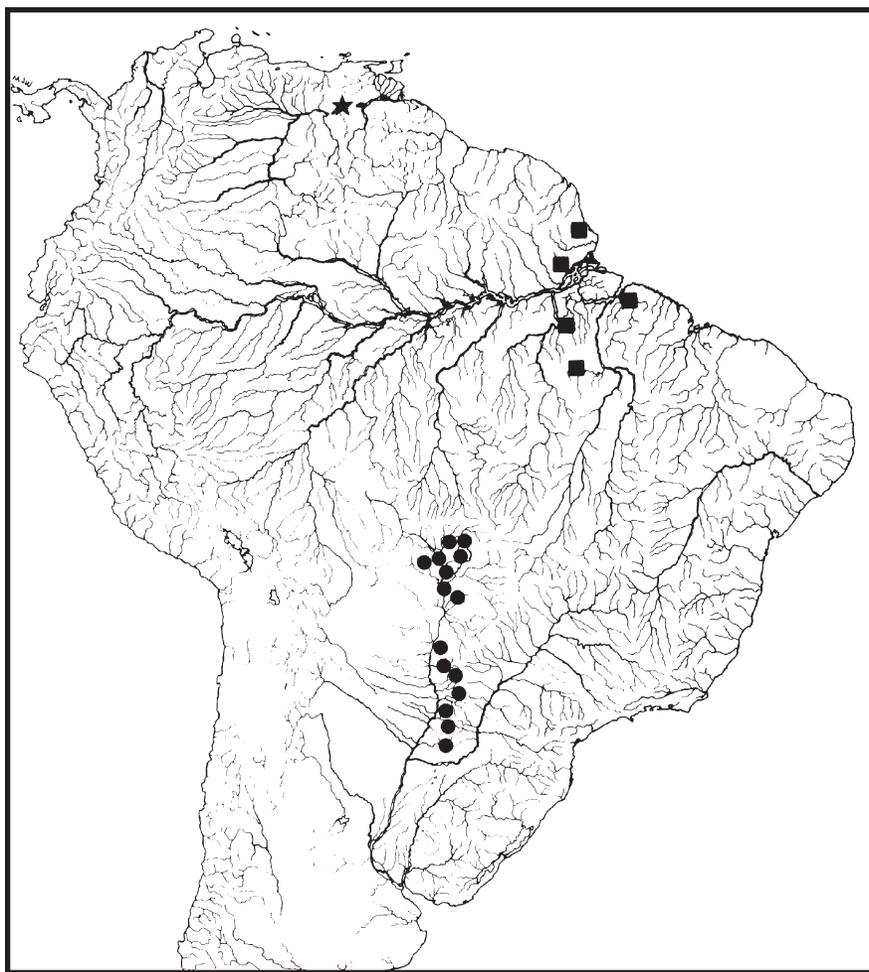


Fig. 88. Distribución geográfica de las especies de *Cyphocharax* (Osteichthyes: Curimatidae) (modificado de Vari, 1992). Estrella, *C. meniscaprorus*; cuadrados, *C. gouldingi*; círculos, *C. gillii*.

ría cumplir al menos con los siguientes criterios (Carneiro *et al.*, 2007): haber contribuido sustancialmente a la concepción y diseño del artículo, y/o a la adquisición y/o interpretación de los datos; haber participado en la elaboración o revisión crítica del contenido del artículo; y haber autorizado la versión final enviada a publicar. El primer autor es la persona que llevó a cabo la mayor parte del trabajo. Los coautores o autores secundarios son los directores de tesis o colegas que han participado en uno o más pasos del estudio. Además de la dirección de trabajo, hay que incluir el correo electrónico para permitir que la gente se contacte con el autor.

- Resumen:* Es una parte muy importante del trabajo porque, si alguien resultó atraído por el título el resumen, será la segunda parte que lea (y muchas veces la última). El resumen debería ser claro, conciso e informativo. Si no se provee un buen resumen del trabajo, es posible que eso ocasione que el trabajo no sea citado nunca (Winston, 1999). Por ejemplo: *El género de cíclidos Archocentrus ha sido considerado como uno de los géneros más prometedores (i.e., posiblemente natural) para ser resucitado y recibir algunas de las especies incluidas previamente Cichlasoma. Se presenta evidencia para justificar el reconocimiento del género Archocentrus, así como de ocho géneros relacionados cercanamente (Caquetaia, Hypsophrys, Parachromis, Amphilophus, Archocentrus, Cryptoheros, Amatitlania y Rocio). De ellos, se describen Amatitlania (especie tipo A. nigrofasciata) y Rocio (especie tipo R. octofasciata) como géneros nuevos. La presente revisión trata todas las especies nominales alguna vez asignadas a Archocentrus y las especies incluidas en o cerca del clado donde se encuentra Archocentrus centrarchus (la especie tipo del género) en análisis filogenéticos previos. Se examinó la variación geográfica en la morfología de las especies de distribución más amplia, lo que resultó en la descripción de seis especies nuevas (Cryptoheros chetumalensis, Amatitlania coatepeque, A. kanna, A. siquia, Rocio gemmata y R. ocotal) además de una séptima resucitada de sinonimia (Cryptoheros cutteri). Archocentrus incluye la especie tipo (Ar. centrarchus), más Ar. spinosissimus y Ar. multispinosus. Se restringe Cryptoheros a los complejos de especies de Cr. spilurus (= subgénero Cryptoheros, incluyendo también a Cr. chetumalensis y Cr. cutteri) y Cr. septemfasciatus (= Bussingius n. subgen., incluyendo también a Cr. altoflavus, Cr. nanoluteus, Cr. myrnae y Cr. sajica); Cryptoheros panamensis se sitúa en Panamius n. subgen. Herotilapia se considera sinónimo de Archocentrus, y Neetroplus se considera sinónimo de Hypsophrys, que ahora incluye las especies H. nicaraguensis y H. nematopus. Se designan lectotipos para Amatitlania nigrofasciata, Archocentrus pinosissimus, Cryptoheros septemfasciatus, Cr. spilurus y Rocio octofasciata. Cichlasoma immaculatum se considera sinónimo de Archocentrus spilurus, no de Ar. spinosissimus (Schmitter-Soto, 2007).*

- *Introducción:* Aquí se introduce el problema estudiado. Deberías incluir referencias a trabajos previos, hipótesis, relevancia del taxón (económica, evolutiva, ecológica, biogeográfica, etc.) y las razones para escribir el artículo. Proveer el contexto histórico es útil para colocar nuestro artículo en una perspectiva más amplia (Winston, 1999).
- *Material y métodos:* En esta sección se detallan las técnicas utilizadas para capturar los especímenes, las colecciones donde fueron solicitados en préstamo y los métodos utilizados para analizarlos. Si la revisión incluye un análisis filogenético se debería clarificar lo siguiente (Stewart, 1993): (1) ¿qué programas y algoritmos se emplearon para construir los cladogramas?; (2) ¿qué parámetros se usaron?; (3) ¿qué criterio se utilizó para seleccionar el cladograma presentado?; (4) si se obtuvieron varios cladogramas igualmente parsimoniosos, ¿se presenta un cladograma de consenso?; (5) ¿cuántos pasos tiene el cladograma?; y (5) ¿qué soporte (*bootstrap*, soporte de Bremer, etc.) posee el cladograma?
- *Sección descriptiva:* La parte más importante de la revisión es donde se presentan los taxones estudiados. Usualmente se comienza con el taxón supraespecífico mayor, seguido de una clave para identificar sus especies y/o grupos intermedios. Luego se presentan las especies, ordenadas filogenéticamente o por orden alfabético. El tratamiento de cada especie incluye la lista sinonímica, diagnosis, descripción, notas comparativas y observaciones ecológicas, de distribución, etimología, tipos y otros materiales examinados. Una lista sinonímica incluye todos los sinónimos, presentados en orden cronológico estricto o combinando el orden cronológico con grupos referidos a combinaciones diferentes del mismo nombre específico.

Ejemplo de lista cronológica:

Puranius exsculpticollis (Enderlein, 1907)

Listroderes exsculpticollis Enderlein, 1907: 60.

Listroderes insquameus Enderlein, 1907: 62.

Reichertia exsculpticollis; Enderlein, 1912: 32.

Reichertia insquamea; Enderlein, 1912: 33.

Amathynetes exsculpticollis; Kuschel, 1949: 45.

Amathynetes insquameus; Kuschel, 1949: 45 (= *A. exsculpticollis*).

Puranius exsculpticollis; Kuschel, 1955: 288.

Ejemplo combinando los nombres en grupos:

Puranius exsculpticollis (Enderlein, 1907)

Listroderes exsculpticollis Enderlein, 1907: 60; Enderlein, 1912: 32 (*Reichertia*); Kuschel, 1949: 45 (*Amathynetes*); Kuschel, 1955: 288 (*Puranius*).

Listroderes insquameus Enderlein, 1907: 62; Enderlein, 1912: 33 (*Reichertia*); Kuschel, 1949: 45 (*Amathynetes*; = *A. exsculpticollis*).

Las otras secciones (diagnosis, descripción, notas comparativas, etc.) son semejantes a las tratadas para la descripción de especies.

- *Discusión o conclusiones:* En artículos sencillos puede no haber discusión o conclusiones. En artículos más complejos o los que también incluyen aspectos biológicos o de otro tipo, pueden proporcionarse algún tipo de discusión o conclusiones.
- *Agradecimientos:* Esta sección permite agradecer a otras personas por su asistencia, a colectores y colegas que nos facilitaron especímenes, estudiantes, técnicos, ilustradores, revisores y editores, bibliotecarios, familiares y amigos (Blackwelder, 1967a; Winston, 1999). También es importante agradecer a las agencias que proporcionaron fondos para la investigación (Carneiro *et al.*, 2007).
- *Literatura citada:* Al final del artículo se incluye una lista con las referencias citadas. La forma de citación depende de la revista. Una forma más o menos típica es la siguiente:
Libro: nombre(s) del autor(es) o editor(es), año de publicación, título en itálicas, nombre de la editorial y lugar de publicación. Por ejemplo:
 Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
Capítulo de libro: nombre(s) del autor(es), año de publicación, título del capítulo entre comillas, En: título del libro en itálicas, nombre(s) del editor(es), (ed.) o (eds.), nombre de la editorial, lugar de publicación y número de las páginas inicial y final del capítulo. Por ejemplo:
 Cracraft, J. 1979. Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology. En: *Phylogenetic analysis and paleontology*, J. Cracraft & N. Eldredge (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 7-39.
Artículo en una revista: nombre(s) del autor(es), año de publicación, título del artículo, título de la revista en itálicas, número de volumen y número de las páginas inicial y final. Por ejemplo:
 Platnick, N. I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-546.

Otras publicaciones sistemáticas

Además de las revisiones sistemáticas y las descripciones de especies, existen otros tipos de contribuciones sistemáticas (Martins & Llorente Bousquets, 1999; Winston, 1999). Algunas de ellas son las siguientes:

- *Descripciones de taxones supraespecíficos*: Las descripciones de taxones de nivel de familia o superiores no son frecuentes (Winston, 1999). Muchos autores que describen estos taxones lo hacen en el contexto de una revisión. Sin embargo, existen algunos trabajos de este tipo, como la descripción del phylum Loricifera (Kristensen, 1983).
- *Sinopsis*: Resumen de conocimientos de morfología, terminología, clasificación, ecología y biogeografía de un taxón. Para ayudar en la identificación, las sinopsis con frecuencia incluyen claves e ilustraciones. Un ejemplo es la sinopsis de los trematodos de Yamaguti (1971).
- *Reviews*: Examinan críticamente el conocimiento acerca de un grupo, pero no incluyen el análisis detallado que conlleva una revisión o monografía. Por ejemplo, la obra de Harbach (2007) referida a la familia Culicidae.
- *Catálogos*: Son listas de los especímenes de una colección o de las especies de una región particular o expedición. Por ejemplo, el catálogo de Elgueta & Morrone (1993) de los ejemplares tipo de especies descritas por Germain, que se encuentran depositados en la colección del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile).
- *Lista anotadas (en inglés checklists)*: Son listas de especies de taxones particulares de un área o país. Puede contener listas sinonímicas, información distribucional o incluso descripciones breves. Por ejemplo, la lista anotada de los coleópteros americanos de Blackwelder (1944).
- *Monografías*: Una monografía es el tratamiento más completo de la sistemática de un taxón. Incluye claves, descripciones completas, ilustraciones, ecología, distribución, etc. Abarcan la distribución completa y se publican con frecuencia como libros o como parte de series monográficas. Por ejemplo, la revisión de la familia Oestridae (Diptera) de Papavero (1977).
- *Análisis filogenéticos*: Incluyen el análisis cladístico de un taxón, pudiendo incluir también tratamientos sistemáticos y descripción de nuevas especies.
- *Floras y faunas*: Detallan las plantas o animales que habitan una determinada región. Su objetivo es frecuentemente la identificación.
- *Guías de campo*: Son similares a las floras y faunas, pero están designadas para el uso en campo por parte de aficionados; usualmente contienen ilustraciones y fotografías (Winston, 1999).

PROGRAMAS DE CÓMPUTO

Existen varios programas disponibles para la identificación automatizada y la construcción de claves. Algunos de ellos son los siguientes:

- *Biota*: para manejar datos sistemáticos de especímenes. Página web: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/Biota>
- *Biótica*: para manejar datos curatoriales, nomenclaturales, geográficos, bibliográficos y ecológicos. Página web: <http://www.conabio.gob.mx/biotica5/>
- *DELTA/IntKey*: para producir descripciones sistemáticas y claves automáticamente. Referencias: Dallwitz (1990, 1992) y Dallwitz *et al.* (2009). Página web: <http://delta-intkey.com/>
- *LucID*: para generar claves. Referencia: CPITT (1999). Página web: <http://www.lucid-central.org/>
- *Pandora*: sistema de bases de datos para investigación sistemática y elaboración de floras y monografías, compatible con DELTA. Referencia: Pankhurst (2004). Página web: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html>
- *PANKEY*: para generar claves. Referencia: Pankhurst (2010). Página web: <http://www.exetersoftware.com/cat/pankey/pankey.html>
- *XID Authoring System*: para generar claves. Página web: <http://xidservices.com/>

LECTURAS RECOMENDADAS

Wiley, E. O. 1979. An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology* 28: 308-337. Discusión de las convenciones para clasificaciones linneanas.

Winston, J. E. 1999. *Describing species: Practical taxonomic procedures for biologists*. Columbia University Press, Nueva York. Una introducción a la descripción de especies y otras actividades sistemáticas básicas.

Capítulo 7

Capítulo 7

Nomenclatura

Cuando se describe una especie nueva o luego de resolver un problema sistemático, los taxones reconocidos deben ser nombrados. El objetivo principal de la nomenclatura es proporcionar nombres a los taxones reconocidos a diferentes niveles. Un nombre es una convención que permite la comunicación. En este capítulo describo los objetivos de la nomenclatura, los códigos de nomenclatura, los principios generales de la nomenclatura (independencia, nomenclatura binominal, prioridad, homonimia, sinonimia, coordinación, primer revisor, tipificación, lenguaje y retroactividad), la formación de nombres, la tipificación y la nomenclatura filogenética.

OBJETIVO DE LA NOMENCLATURA BIOLÓGICA

El objetivo principal de la nomenclatura biológica es proporcionar nombres a los taxones. Un nombre es una convención que permite la comunicación entre sistemáticos, otros biólogos y cualquier persona que utilice el sistema general de referencia proporcionado por la clasificación. Idealmente, esperamos que los nombres de los taxones sean universales (deberían significar lo mismo para cualquiera que los emplee), fáciles de memorizar, informativos, concretos (cada nombre debe hacer referencia inequívoca a un taxón) y estables (deberían cambiar poco con el tiempo).

Cabe destacar que las reglas nomenclaturales no deberían restringir la libertad de tomar decisiones sistemáticas. Por ejemplo, si un sistemático decide que dos nombres son sinónimos, es decir que ambos se refieren al mismo taxón, las reglas nomenclaturales deberían permitirle elegir su nombre, pero si otro sistemático no está de acuerdo con esta decisión podría continuar utilizando ambos nombres para referirse a dos taxones diferentes.

Otro punto importante se relaciona con la ética. Con el objeto de manejar una conducta ética, los zoólogos han propuesto las siguientes recomendaciones (ICZN, 1999):

- Un autor no debería publicar un nombre nuevo si existe alguna razón para creer que otra persona ya ha reconocido el mismo taxón e intenta establecer un nombre para él (o que

el taxón será nombrado en un trabajo póstumo). Lo más adecuado es comunicarse con la otra persona (o sus representantes) y solo establecer el nombre nuevo si esta persona no se ha comunicado en un tiempo razonable.

- Un autor no debería publicar un nombre de reemplazo (un *nomen novum*, *nom. nov.*) para un homónimo posterior si el autor del mismo aún vive. Se debería comunicar a ese autor de la homonimia y darle un tiempo razonable (al menos un año) para que establezca un nombre de reemplazo.
- Ningún autor debería publicar un nombre a sabiendas de que podría resultar ofensivo para otra persona. No debería emplearse lenguaje inapropiado en una discusión o escrito que involucre cuestiones nomenclaturales y todos los debates deberían conducirse de manera amistosa. El establecimiento de nombres con el propósito de difamar o insultar —como, por ejemplo, hizo Girault (1924) al describir *Homo perniciosus* como un ataque explícito a las mujeres— es una mala práctica.
- Los editores y otras personas responsables de publicaciones deberían impedir la publicación de cualquier material que viole estos principios.

CÓDIGOS DE NOMENCLATURA

Las reglas de nomenclatura de los seres vivos se encuentran contenidas en diferentes códigos:

- *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*: adoptado por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). Trata los nombres de taxones animales actuales y fósiles y de taxones de protistas que sean o hayan sido tratados como animales para propósitos nomenclaturales.
- *Código Internacional de Nomenclatura Botánica*: adoptado por el 17° Congreso Internacional de Botánica, Viena 2005 (McNeill *et al.*, 2006). Trata los nombres de plantas, algas, hongos, protistas fotosintéticos y cianobacterias.
- *Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias*: adoptado por la Sesión Plenaria del 15° Congreso Internacional de Microbiología, Osaka 1990 (LaPage *et al.*, 1992). Trata los nombres de bacterias y arqueas.
- *Código Internacional de Nomenclatura para Plantas Cultivadas*: adoptado por la Comisión para la Nomenclatura de Plantas Cultivadas de la Unión Internacional de Ciencias Biológicas (Brickell *et al.*, 2009). Representa un conjunto de reglas subordinadas a las del *Código Internacional de Nomenclatura Botánica*, solo aplicables a nombres de plantas cultivadas.

A pesar de las diferencias entre los códigos, éstos poseen algunas similitudes básicas (Crisci *et al.*, 1993; Winston, 1999):

- Aseguran un nombre único para cada taxón, escrito en latín y conformado de acuerdo con ciertas reglas.
- Proveen reglas para publicar nombres nuevos y determinar si los nombres publicados son aceptables.
- Cuando hay más de un nombre para un mismo taxón, permiten elegir entre ellos inequívocamente.
- Aseguran una documentación adecuada de los nombres.
- Aseguran la tipificación (que cada nombre se encuentre ligado a un tipo portanombre) para permitir que los nombres sean asignados a taxones, sin interferir con la libertad científica.
- Proporcionan un punto de partida cronológico, de modo que los nombres anteriores al mismo sean desechados.
- Proveen mecanismos para desestimar cualquier regla que pudiera amenazar el nombre en uso de un taxón.
- Proporcionan sistemas administrativos: por ejemplo, la Unión Internacional de Ciencias Biológicas y su Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica para el *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica*, y el Congreso Internacional de Botánica y su Comité Permanente de Nomenclatura para el *Código Internacional de Nomenclatura Botánica*.

En este capítulo me referiré en particular al *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica* (ICZN por sus siglas en inglés) y el *Código Internacional de Nomenclatura Botánica* (ICBN por sus siglas en inglés).

Breve historia

A partir de la publicación de la décima edición del *Systema Naturae* de Linneo (1758) y de la adopción de la nomenclatura binominal para las especies animales, el sistema se expandió durante un siglo. Sin embargo, los usos diferentes o contradictorios eran frecuentes y se requería un acuerdo para lograr mayor estabilidad. Asimismo, el crecimiento del conocimiento sistemático y la exploración de áreas poco conocidas resultaron en una multiplicación de los nombres, muchos de los cuales eran sinónimos derivados del trabajo de autores investigando independientemente. Uno de los intentos más importantes para regular la nomenclatura zoológica fue llevado a cabo por Hugh Strickland (1842), quien junto con algunos colegas formuló el Código Strickland, el cual fue publicado y revisado durante los años siguientes. Luego

de amplias discusiones en los Congresos Internacionales de Geología (París, 1878 y Boloña, 1881) y de Zoología (París, 1889 y Moscú, 1892) se hizo evidente la necesidad de un acuerdo formal para tener reglas para todos los nombres zoológicos. En 1905, se publicaron las *Règles Internationales de la Nomenclature Zoologique*, las cuales fueron enmendadas en sucesivos congresos y permanecieron en uso hasta ser reemplazadas por la primera edición del *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN, 1961). En 1964, se publicó una segunda edición. Durante el 17° Congreso Internacional de Zoología, Mónaco 1972, se tomaron decisiones para enmendar la edición de 1964 y asegurar mecanismos para futuras revisiones, transfiriéndose así la responsabilidad para los códigos futuros a la Unión Internacional de Ciencias Biológicas (IUBS por sus siglas en inglés). En respuesta a las propuestas para llevar a cabo cambios mayores, se preparó una tercera edición, la cual se publicó en 1985. La última revisión culminó en la publicación del actual código (ICZN, 1999).

Los inicios del Código Internacional de Nomenclatura Botánica datan del Congreso Internacional de Botánica, París 1867, cuando Alphonse de Candolle desarrolló una serie de 68 reglas nomenclaturales. Por varias décadas, estas reglas fueron utilizadas ampliamente por los botánicos, pero no sin controversias. El primer código real fue creado en el Congreso de Botánica de Viena (1905). En este se exigía la descripción de nombres nuevos en latín, lo cual causó un cisma entre los botánicos europeos y los estadounidenses, quienes usaron el Código Americano de Nomenclatura Botánica (Arthur *et al.*, 1907) durante 25 años. En el Congreso de Cambridge de 1930 se llegó a un acuerdo y todos adoptaron el Código de Nomenclatura Botánica. La versión anterior a la actual, el *Código de Viena* (McNeill *et al.*, 2006), se basó en las decisiones del 17° Congreso Internacional de Botánica, Viena, 2005; y fue precedido por el *Código de Saint Louis* (Greuter *et al.*, 2000) y el *Código de Tokyo* (Greuter *et al.*, 1994), ambos disponibles en línea. El código actual se basa en las decisiones del 18° Congreso Internacional de Botánica, Melbourne 2011 (Knapp *et al.*, 2011).

Estructura y regulaciones

A pesar de que los códigos de nomenclatura no están estructurados de la misma forma, usualmente comprenden lo siguiente:

- *Principios generales*: los principios nomenclaturales básicos son explícitos en el ICBN y se incluyen en el preámbulo del ICZN.
- *Artículos*: las reglas obligatorias que deberían aplicarse para resolver problemas nomenclaturales específicos.

- *Recomendaciones*: tratan con problemas menores, sugiriendo los mejores procedimientos a seguir. No son obligatorias, aunque es recomendable seguirlas. En el ICZN se encuentran algunas recomendaciones generales en el Apéndice B.
- *Procedimientos para modificaciones futuras*: cada código establece cómo modificar las reglas en ediciones futuras.

PRINCIPIOS GENERALES

Existen algunos principios básicos de la nomenclatura biológica (Bernardi, 1999; Mayr, 1969).

Independencia

Cada uno de los códigos es independiente de los demás. Por ejemplo, el nombre de un taxón animal no puede ser rechazado porque es idéntico al nombre de un taxón vegetal y viceversa: *Phoebe* es el nombre de un género de aves de la familia Tyrannidae y de un género de plantas de la familia Lauraceae. El ICZN, sin embargo, recomienda que los autores que intentan establecer un nombre genérico nuevo consulten el *Index nominorum genericorum (plantarum)* y la *Approved list of bacterial names* para establecer si existen nombres idénticos para plantas o bacterias, y, de ser así, evitar utilizarlos para animales (ICZN, 1999).

Tanto el ICZN como el ICBN admiten nombres que fueron originalmente publicados para taxones cuyos nombres son tratados por otros códigos. Por ejemplo, cualquier nombre disponible de un taxón que en algún momento haya sido clasificado como animal continúa compitiendo a los fines de la homonimia en la nomenclatura zoológica, aunque posteriormente el taxón no sea considerado como un animal (ICZN, 1999).

EJERCICIO 25

De los siguientes pares de nombres, ¿cuáles son homónimos y cuáles no? Explica el porqué.

- Platypus* (ornitorrinco) y *Platypus* (gorgojo perforador de madera)
- Cecropia* (planta) y *Cecropia* (palomilla)
- Lactarius* (hongo) y *Lactarius* (pez)
- Hectoria* (braquiópodo) y *Hectoria* (insecto).
- Pharus* (bivalvo) y *Pharus* (gramínea).

Nomenclatura binominal

El principio según el cual el nombre científico de una especie es la combinación de dos nombres (binomio). El uso de trinomios se utiliza para las subespecies y los nombres uninominales para taxones supraespecíficos.

Prioridad

La idea de la prioridad es simple: siempre que se hayan dado dos o más nombres al mismo taxón, el más antiguo prevalece. Por ejemplo, consideremos los siguientes nombres genéricos:

Strangaliodes Schoenherr, 1842

Malonotus Blanchard, 1851

Tapinopsis Blanchard, 1851

Tapinopsis Blanchard, 1851

Opseotapinus Gemminger, 1871

Opseotropis Gemminger, 1871

Strangaloides Bruch, 1915

Chersostrangaliodes Kuschel, 1949

Si todos ellos corresponden al mismo taxón genérico, su nombre debería ser *Strangaliodes* Schoenherr, 1842.

A pesar de su simplicidad, la aplicación de este principio ha causado algunos problemas y muchos sistemáticos se han opuesto a su aplicación irrestricta (Mayr, 1969). Esto se debe a que seguir la prioridad de manera estricta algunas veces ha llevado a búsquedas “arqueológicas” de nombres olvidados sin producir realmente avance en el conocimiento sistemático de los organismos. Por ello, la prioridad no es absoluta y existen algunas limitaciones:

- *Punto de partida*: es la fecha fijada por cada código antes de la cual ningún nombre es considerado en la nomenclatura. Para el ICZN el punto de partida es el 1 de enero de 1758 (10ª Edición del *Systema naturae* de Linneo y *Aranei suecici* de Clerk). Para el ICBN es el 1 de mayo de 1753 (primera edición de *Species plantarum* de Linneo), sin embargo existen excepciones: (1) nombres supragenéricos: 4 de agosto de 1789 (Jussieu, *Genera plantarum*), (2) musgos (excepto Sphagnaceae): 1 de enero de 1801 (Hedwig, *Species muscorum*), (3) algunos hongos: 31 de diciembre de 1801 (Persoon, *Synopsis methodica fungorum*) y

1 de enero de 1821 (Fries, *Systema mycologicum*), (4) taxones fósiles: 31 de diciembre de 1820 (Sternberg, *Flora der Vorwelt*), y otros.

- *Rango*: para el ICZN la prioridad opera dentro de cada grupo de taxones: grupo de la familia (superfamilia, familia, subfamilia, supertribu, tribu y subtribu), grupo del género (género y subgénero) y grupo de la especie (especie y subespecie). Para el ICBN, la prioridad no aplica para nombres de taxones superiores a superfamilia.
- *Nomina oblita* (*nombres olvidados; singular nomen oblitum*): los códigos permiten que los sistemáticos se aparten del principio de prioridad cuando existen nombres que no han sido utilizados durante lapsos prolongados. Por ejemplo, bajo ciertas circunstancias se permite que los zoólogos no desplacen un nombre que ha sido utilizado como válido por al menos 10 autores en 25 publicaciones durante los últimos 50 años, comprendiendo un periodo de al menos 10 años (ICZN, 1999).
- *Nomina conservanda* (*nombres conservados; singular nomen conservandum*): nombres que se conservan a pesar de existir sinónimos u homónimos, los cuales son rechazados, para evitar cambios nomenclaturales desventajosos que implicaría la aplicación estricta de las reglas. La conservación de un nombre es declarada por una resolución de la Comisión de Nomenclatura utilizando sus poderes plenarios.
- *Nomina rejicienda* (*nombre rechazados; singular nomen rejiciendum*): nombres que son rechazados a favor de un nombre conservado.
- *Primer revisor*: el primer autor que cita un nombre luego de su publicación original puede ayudar a estabilizar la nomenclatura, al elegir cuál de diferentes grafías originales debería ser utilizada o cuál de dos o más nombres publicados simultáneamente debería tener precedencia sobre los otros. Para nombres genéricos de animales, si no se fijó la especie tipo en una publicación anterior a 1931, el primer revisor puede seleccionar la especie que otorgue una mayor estabilidad.

HOMONIMIA

Este principio establece que el nombre de cada taxón debe ser único. Si se han propuesto dos o más nombres idénticos para diferentes taxones, el propuesto primero (*senior*) es el que puede utilizarse, mientras que el propuesto posteriormente (*junior*) debe ser reemplazado por otro. Por ejemplo, si tenemos dos géneros de animales con el nombre siguiente:

Echidna Forster, 1777 (morena)

Echidna Cuvier, 1797 (equidna)

El nombre de Forster tiene prioridad sobre el de Cuvier. Por ello, el último hubo de ser reemplazado por *Tachyglossus* Illiger, 1811.

Sinonimia

Cada taxón debe tener un solo nombre. Dos o más nombres aplicados al mismo taxón son sinónimos y, de acuerdo con el principio de prioridad, solo el más antiguo debería ser utilizado. Por ejemplo, si de acuerdo con Esser (2010) los siguientes nombres se han aplicado a una misma especie de plantas asignada al género *Stillingia* (Euphorbiaceae):

Sapium tenellum Pax & K. Hoffm. in Engler (1924)

Stillingia yungasensis Belgrano & Pozner (2005)

El nombre correcto de la especie es *Stillingia tenella* (Pax & K. Hoffm.) Esser.

EJERCICIO 26

Si todos los nombres siguientes corresponden a un mismo taxón genérico, ¿cuál es su nombre correcto y por qué?:

- Clavitriconia* Lenza, 1942
- Haidaia* Crickmay, 1930
- Myophorella* Bayle, 1878

EJERCICIO 27

Si los cuatro nombres siguientes se aplican al mismo taxón de moluscos, ¿cuál es el nombre válido de la especie si pertenece al género *Chlamis* según un estudio de Richmond? ¿Por qué no pueden usarse los otros nombres?

- Pecten tenuicostatus* Stoll, 1934
- Pecten sulcatus* Bird, 1822
- Pecten fibrosus* Sowerby, 1816 (*non* Storn, 1810)
- Pecten alveolus* Bird, 1754

Coordinación

Cuando se establece el nombre de un taxón de cualquier categoría dentro de un grupo (familia, género o especie), simultáneamente se establecen con el mismo autor y fecha los nombres de las otras categorías dentro del grupo. Por ejemplo, al proponer el nombre de un género, simultáneamente se establece el nombre del subgénero. Solo se aplica en la nomenclatura zoológica (ICZN).

Primer revisor

Establece que la precedencia relativa de dos o más nombres o actos nomenclaturales publicados en la misma fecha, o de dos o más grafías originales del mismo nombre, es dirimida por el primer revisor.

Tipificación

Establece que cada nombre posee (real o potencialmente) un tipo portanombre, el cual proporciona un estándar de referencia para la aplicación del nombre.

Lenguaje

Los nombres científicos se escriben en latín, sin importar cuál sea su etimología. Se forman a partir de una palabra en latín, una palabra latinizada, una palabra en otro idioma u otro alfabeto, e incluso una combinación arbitraria de letras. En cualquier caso deben ajustarse a las declinaciones del latín y a su alfabeto, aunque las letras j, v y w, que no se empleaban en latín, se permiten en el latín científico.

Retroactividad

Para el ICZN las reglas no se aplicarían de manera retroactiva. En cambio, el ICBN establece que las reglas son retroactivas a menos que se limite expresamente. Esto significa que cualquiera que proponga un cambio en el ICBN debe considerar el efecto que este cambio podría tener en los nombres ya publicados.

NOMBRES CIENTÍFICOS

Cada taxón debe tener un nombre, pero no todos los nombres taxonómicos están regidos por los códigos de nomenclatura. El ICZN excluye explícitamente de su ámbito los nombres propuestos para taxones hipotéticos, especímenes teratológicos, especímenes híbridos como tales o taxones infrasubespecíficos, nombres para referencia temporaria (no para uso sistemático formal) y modificaciones de nombres disponibles por la adición de un prefijo u sufijo estándar.

Número de palabras en los nombres

De acuerdo con el número de palabras, existen nombres uninominales, binominales y plurinominales. Los taxones supraespecíficos poseen un solo nombre (uninominales) y comienzan con letra mayúscula. Por ejemplo:

- Felis* (un género)
- Asteraceae (una familia)
- Mammalia (una clase)
- Magnoliophyta (una división)

Los nombres zoológicos de taxones superiores (por encima de superfamilia) no están tipificados y no poseen una terminación específica. Algunos autores han propuesto regular estos nombres a través de terminaciones específicas (Alonso-Zarazaga, 2005; Starobogatov, 1991), como *-ozoacei* para infraphylum, *-omorphae* para superclase e *-iformi* para suborden (Alonso-Zarazaga, 2005).

El ICZN contempla solo seis nombres supragenéricos, los cuales constituyen el grupo de la familia:

- *Superfamilia*: terminación *-oidea*.
- *Familia*: terminación *-idae*.
- *Subfamilia*: terminación *-inae*.
- *Supertribu*: sin terminación específica (con frecuencia se utiliza *-itae*).
- *Tribu*: terminación *-ini*.
- *Subtribu*: terminación *-ina*.

El ICBN contempla 10 nombres supragenéricos:

- *División*: terminaciones *-phyta* (plantas y algas) y *-mycota* (hongos).
- *Subdivisión*: terminaciones *-phytina* (plantas y algas) y *-mycotina* (hongos).
- *Clase*: terminaciones *-opsida* y *-atae* (plantas), *-phyceae* (algas) y *-mycetes* (hongos).
- *Subclase*: terminaciones *-idea* (plantas), *-phycidae* (algas) y *-mycetidae* (hongos).
- *Orden*: terminación *-ales* (plantas, algas y hongos).
- *Suborden*: terminación *-ineae* (plantas, algas y hongos).
- *Superfamilia*: sin terminación específica.

- *Familia*: terminación –aceae (plantas, algas y hongos). Ocho familias de plantas poseen dos nombres alternativos, uno de ellos sin esta terminación: Compositae (Asteraceae), Cruciferae (Brassicaceae), Gramineae (Poaceae), Guttiferae (Clusiaceae), Labiatae (Lamiaceae), Leguminosae (Fabaceae), Palmae (Arecaceae) y Umbelliferae (Apiaceae).
- *Subfamilia*: terminación –oideae (plantas, algas y hongos).
- *Tribu*: terminación –eae (plantas, algas y hongos).
- *Subtribu*: terminación –inae (plantas, algas y hongos).

Entre el género y la especie los códigos reconocen distintos nombres. El ICZN solo reconoce el subgénero, que junto con el género constituye el grupo del género. Se escribe entre paréntesis entre el nombre genérico y el específico, no se cuenta como una palabra del binomio (nombre de una especie) o trinomio (nombre de una subespecie) y comienza con letra mayúscula. Por ejemplo:

Listroderes (*Antarctobius*)

Listroderes (*Listroderes*)

Listroderes (*Trachodema*)

El ICBN reconoce cinco taxones entre género y especie: subgénero, sección, subsección, serie y subserie. Estos nombres son plurinominales. Por ejemplo:

Costus subgen. *Metacostus* (un subgénero)

Primula subgen. *Primula* sect. *Primula* ser. *Acaules* (una serie)

Los nombres de las especies son binominales, es decir compuestos por un nombre genérico y un nombre específico (ICZN, 1999) o por un nombre genérico y un epíteto específico (Greuter *et al.*, 2000). Por ejemplo:

Canis lupus

Brassica nigra

La segunda parte del binomio (nombre específico en el ICZN o epíteto en el ICBN) no puede ser escrita sola. Por ejemplo, existen cientos de especies de plantas y animales llamadas *alba* o *nigra*, las cuales a menos que se provea un nombre genérico carecen de significado. Una vez

que en un artículo se ha citado el binomio por primera vez, las siguientes es posible abreviar el nombre genérico, por ejemplo *M. alba* o *J. nigra*.

El término *tautónimo* se refiere a un binomio en que los nombres genérico y específico son idénticos; por ejemplo *Bison bison* (bisonte americano) o *Gorilla gorilla* (gorila). La tautonimia es permitida en la nomenclatura zoológica y está prohibida explícitamente en la botánica.

En relación con los nombres de taxones infraespecíficos, hay diferencias entre los códigos. Para los taxones animales, solo se contempla la subespecie (ICZN, 1999), que junto con la especie constituye el grupo de la especie. Las subespecies se nombran con un trinomio, el binomio más un tercer nombre escrito con minúsculas. Por ejemplo:

Mus musculus musculus

Homo sapiens neanderthalensis

El ICZN no contempla nombres infrasubespecíficos. El ICBN contempla cuatro nombres infrasubespecíficos: variedad, subvariedad, forma y subforma. Estos son plurinominales. Por ejemplo: *Saxifraga aizoon* var. *aizoon* subvar. *brevifolia* forma *multicaules* subforma *surculosa* (una subforma)

EJERCICIO 28

Los siguientes nombres se han asignado a un mismo taxón de plantas, una rosa:

Rosales

Rosa

Plantae

Angiospermopsida

Rosa canina

Tracheophyta

Rosa canina var. *lutetiana*

Determina sus categorías y ordénalos jerárquicamente.

EJERCICIO 29

Los siguientes nombres se han asignado a un mismo taxón de animales, el perro doméstico:

Canis lupus familiaris

Canidae

Animalia

Canis lupus

Mammalia

Carnivora

Canini

Canis

Caninae

Determina sus categorías y ordénalos jerárquicamente.

EJERCICIO 30

La especie vegetal *Pyrus malus* (manzana) fue descrita por Linneo (1753) y luego transferida al género *Malus*. ¿Cuál es el estatus del nombre resultante y qué correspondería hacer con él?

ESTATUS DE LOS NOMBRES

Los códigos de nomenclatura distinguen diferentes tipos de nombres, según cumplan con las reglas establecidas. Las decisiones nomenclaturales requieren una comprensión básica de los conceptos de publicación, disponibilidad (o validez de publicación), validez (o legitimidad) y corrección (Fig. 89).

Publicación

Ninguna acción nomenclatural que afecte el estatus de un nombre científico o la tipificación de un taxón nominal es válida hasta que no ha sido publicada. Para los nombres zoológicos, un trabajo se considera publicado si su objetivo fue proveer un registro científico público y

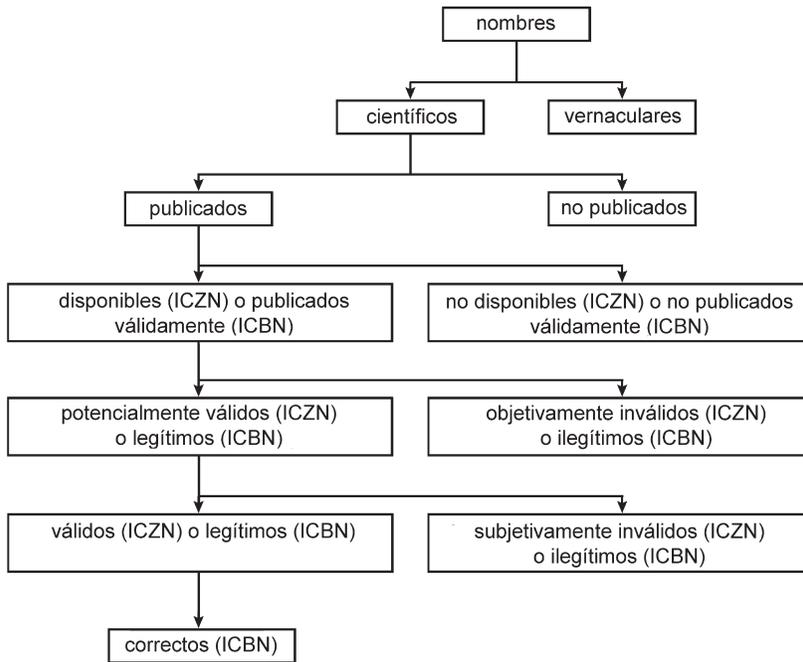


Fig. 89. Diagrama de flujo del estatus de los nombres biológicos.

permanente, si se puede obtener por compra o gratuitamente y si se publicaron simultáneamente copias idénticas y durables. Antes de 1986, un trabajo debe haber sido producido en papel, por un método de impresión convencional o con mimeógrafo o hectógrafo. Después de 1985 y antes del 2000, se requiere que haya sido impreso utilizando un método convencional, que el autor establezca que el objetivo de cualquier nombre o acto nomenclatural es el registro público y permanente y que se haya producido en una edición conteniendo copias obtenidas simultáneamente. Los trabajos producidos después de 1999 que no hayan sido impresos sobre papel deben contener una aclaración de que copias de los mismos (en la forma que hayan sido publicados) fueron depositadas en al menos cinco bibliotecas públicas identificadas por su nombre en el trabajo.

Para nombres botánicos, el ICBN establece que la publicación es efectiva solo cuando se distribuye material impreso (por venta, intercambio o regalo) al público general o al menos

a instituciones botánicas con bibliotecas accesibles a los sistemáticos en general. La publicación no es afectada por la comunicación de nombres nuevos en congresos, por la colocación de nombres en colecciones o jardines abiertos al público, por microfilmes de manuscritos u otros materiales no publicados, o solo por la distribución empleando medios electrónicos. Además, el ICBN recomienda que la publicación de actos nomenclaturales en revistas que distribuyan una versión electrónica y una impresa debería darse solo si las dos versiones son idénticas en contenido y paginación, si la versión electrónica puede ser impresa y está disponible públicamente en la Web y si se señala explícitamente la presencia de novedades nomenclaturales.

Disponibilidad o validez de publicación

Para ser disponible (ICZN) o publicado válidamente (ICBN) los nombres deben satisfacer algunos requisitos especificados en los códigos. Un nombre zoológico es disponible, con su autor y fecha, cuando cumple con lo siguiente: está escrito en alfabeto latino, el autor usa consistentemente la nomenclatura binominal, los nombres deben haber sido válidos cuando el nombre fue propuesto (por ejemplo, no pueden haber sido publicados como sinónimos posteriores de un nombre válido), etc. Los nombres deben acompañarse de una descripción o definición que permita identificar el taxón. Para nombres publicados después de 1999, el ICZN establece que la intención de establecer un nombre nuevo debe estar indicada explícitamente, usando términos latinos como *fam. nov.*, *gen. nov.*, *spec. nov.* o expresiones equivalentes como *familia nueva*, *género nuevo* o *especie nueva*. Para considerarse publicado válidamente, el ICBN establece que el nombre de un taxón debe estar publicado efectivamente en o luego del punto de partida del grupo respectivo, estar compuesto solo con letras del alfabeto latino (con algunas excepciones), contar con una diagnosis en latín o inglés (que establezca los caracteres que distinguen al taxón) o hacer referencia a una descripción o diagnosis publicada previamente, y cumplir con ciertas provisiones.

Los siguientes nombres no son disponibles (ICZN) o publicados válidamente (ICBN):

- *Nomen nudum*: Del latín: nombre desnudo; abreviatura *nom. nud.*; plural *nomina nuda*. Nombre que no satisface algunos de los requisitos de disponibilidad. Dado que los *nomina nuda* no son considerados por la nomenclatura, algunos autores (por ejemplo, Mayr, 1969) consideran que deberían ser ignorados completamente; no obstante, creo que puede ser útil incluirlos en una sinonimia. Cuando un *nomen nudum* se hace disponible, toma el autor y fecha de esta acción y no los de la publicación anterior.

- *Nomen dubium* (del latín: nombre de aplicación dudosa, abreviatura nom. *dub.*, plural *nomina dubia*): Nombre que a pesar de que su disponibilidad no puede aplicarse a un taxón porque posee deficiencias en su diagnóstico o material tipo.
- *Nomen oblitum* (del latín: nombre olvidado, abreviatura nom. *obl.*, plural *nomina oblita*): Nombre disponible que no toma precedencia sobre un sinónimo posterior o un homónimo en uso. Si el nombre posterior fue usado por al menos 10 autores en 25 publicaciones a lo largo de los últimos 50 años, y abarcando un lapso de no menos de 10 años entre ellos, toma precedencia sobre el nombre anterior (ICZN, 1999). El nombre posterior se llama *nomen protectum* (del latín: nombre protegido).
- *Nomen nullum* (del latín: nombre nulo, abreviatura nom. *null.*, plural *nomina nulla*): Alteración no intencional de la ortografía de un nombre disponible.

Validez o legitimidad

Se refiere al estatus de los nombres en relación con la homonimia y la sinonimia (Mayr, 1969). El ICZN distingue dos tipos de homónimos: primarios y secundarios. Los homónimos primarios ocurren cuando dos autores publican el mismo nombre específico en el mismo género para referirse a dos especies distintas. Por ejemplo:

Culex affinis Stephens, 1825

Culex affinis Adams, 1903

También puede ocurrir a nivel genérico. Por ejemplo:

Argus Bohadsch, 1761 (molusco)

Argus Scopoli, 1763 (mariposa)

Argus Scopoli, 1777 (mariposa)

Argus Poli, 1791 (molusco)

Argus Temminck, 1807 (ave)

Argus Lamarck, 1817 (mariposa)

Argus Boisduval, 1832 (mariposa)

Argus Walckenaer, 1836 (arácnido)

Argus Gray, 1847 (molusco)

Argus Gerhard, 1850 (mariposa)

La homonimia secundaria ocurre cuando dos nombres específicos idénticos fueron publicados originalmente en distintos géneros y luego fueron asignados al mismo género. Por ejemplo, cuando la especie de gorgojo *Adioristus brevirostris* Voss, 1954 fue transferida por Kuschel (1986) al género *Listroderes*, la nueva combinación *Listroderes brevirostris* (Voss, 1954) devino homónimo secundario de *Listroderes brevirostris* Germain, 1895. Kuschel (1986) tuvo que proponer un nombre de reemplazo (*nomen novum*), *Listroderes incanus*.

Los nombres de especies que difieran solo en las siguientes letras también son homónimos (ICZN, 1999):

- ae, oe, e: por ejemplo *caeruleus*, *coeruleus*, *ceruleus*.
- ei, i, y: por ejemplo *cheiropus*, *chiropus*, *chyropus*.
- i, j para la misma letra en latín: por ejemplo *iavanus*, *javanus*.
- u, v para la misma letra en latín: por ejemplo *neura*, *nevra*.
- c, k para la misma letra: por ejemplo *microdon*, *mikrodon*.
- aspiración o no de una consonante: por ejemplo *oxyrhynchus*, *oxyrynychus*.
- consonante simple o doble: por ejemplo *litoralis*, *littoralis*.
- presencia o ausencia de c delante de la t: por ejemplo *auctumnalis*, *autumnalis*.
- f, ph: por ejemplo *sulfureus*, *sulphureus*.
- ch, c: por ejemplo *chloropterus*, *cloropterus*.
- th, t: por ejemplo *clathratus*, *clatratus*.
- diferentes vocales conectivas en palabras compuestas: por ejemplo *nigricinctus*, *nigro-cinctus*.
- transcripción de i como y, ej o ij: por ejemplo *guianensis*, *guyanensis*.
- -i o -ii, -ae o -iae, -orum o -iorum, -arum o -iarum como terminaciones del genitivo basado en el nombre de una persona, lugar, huésped u otra entidad asociada con el taxón, o entre los elementos de una palabra compuesta: por ejemplo *smithi*, *smithii*, *patchae*, *patchiae*, *fasciventris*, *fasciiventris*.
- presencia o ausencia de -i delante de un sufijo: por ejemplo *timorensis*, *timoriensis*.

Existen dos tipos de sinónimos: objetivos y subjetivos. Los sinónimos objetivos, también llamados nomenclaturales u homotípicos, son aquellos basados en el mismo tipo. Por ejemplo, dados los siguientes nombres genéricos:

Neopachytychius Hustache, 1939 (especie tipo: *N. squamosus* Hustache, 1939)

Pernotaris Voss, 1943 (especie tipo: *P. squamiger* Voss, 1943)

Dado que se ha encontrado que los nombres *Neopachtychius squamosus* y *Pernotaris squamiger* se refieren a la misma especie (sinónimos subjetivos), ambos nombres genéricos son sinónimos objetivos, porque se basan en la misma especie tipo.

Los sinónimos subjetivos, también llamados taxonómicos o heterotípicos, son aquellos que, basados en diferentes tipos, dependen de una decisión sistemática. Por ejemplo, luego de examinar las especies asignadas a los géneros *Chelipoda* Macquart, 1823, *Phyllodromia* Zetterstedt, 1837, *Chiromantis* Rondani, 1856, *Lepidomyia* Bigot, 1857 y *Litanomyia* Melander, 1902 (Diptera: Empididae), se encontró que corresponden al mismo género. Estos nombres son sinónimos secundarios y el nombre válido es *Chelipoda* Macquart, 1823.

Los isónimos son reconocidos en la nomenclatura botánica cuando hay nombres idénticos basados en el mismo tipo publicados independientemente por diferentes autores. Solo el isónimo anterior es legítimo (ICBN).

EJERCICIO 31

Dados los siguientes nombres:

Crassostrea Sacco, 1897 (especie tipo: *Ostrea virginica* Gmelin, 1791)

Dioecioostrea Orton, 1928 (especie tipo: *D. americana* Orton, 1928, sinónimo de *O. virginica* Gmelin, 1791)

- ¿Cuál es el estatus de los géneros y las especies?
- ¿Cuál es el nombre válido del género?
- ¿Cuál es el nombre actualizado de la especie tipo?

EJERCICIO 32

Todos los nombres siguientes se refieren al elefante marino austral, que pertenece al género *Mirounga*:

Phoca leonina Linneo, 1758

Mirounga patagonica Gray, 1827

Phoca elephantina Molina, 1782

Phoca coxii Desmarest, 1820

Phoca proboscidea Péron, 1817

¿Cuál es el nombre válido de esta especie?

Corrección

En botánica, los nombres correctos son aquellos para los cuales su circunscripción, posición y rango han sido adoptados de acuerdo con las reglas del ICBN.

EJERCICIO 33

Todos los nombres siguientes corresponden a una especie de plantas de la familia Poaceae, que se ha asignado al género *Dichantium*:

Andropogon scandens Roxb. (1814) (*nom. nud.*)

Andropogon annulatus Forssk (1775)

Andropogon blanchii Retz. (1781)

Andropogon papillosus Hochst. in Rich. (1831)

Dichantium fecundum Blake (1944)

¿Cuál es el nombre correcto de esta especie?

AUTORÍA Y FECHA DE PUBLICACIÓN

El autor de un nombre o acción nomenclatural es la persona que lo publica por primera vez satisfaciendo los criterios de disponibilidad (ICZN) o validez de publicación (ICBN). El nombre del autor (o autores) se escribe a continuación del nombre científico, usualmente seguido de la fecha de publicación. Para los nombres zoológicos, el autor (o autores) y la fecha pueden separarse por una coma, y para los nombres botánicos la fecha siempre se coloca entre paréntesis. Por ejemplo:

Homo sapiens Linneo, 1758

Homo sapiens Linneo 1758

Viburnum fragrans Bunge (1831)

Para nombres zoológicos, la citación de autores y fecha es opcional. En botánica, el nombre del autor es parte del nombre, por lo que no puede evitarse citarlo al menos la primera vez que se menciona el nombre en el texto.

Cuando un autor establece un nombre nuevo en el trabajo de otra persona, se utiliza *in* (del latín: en) para aclarar esta situación. Por ejemplo: *Gryphaea darwini* Forbes *in* Darwin, 1846

Cuando un autor establece un nombre nuevo que fue propuesto por un autor previo pero no publicado válidamente, se puede utilizar *ex* (del latín: tomado de) entre el nombre del primero y del segundo. Por ejemplo: *Andropogon tabina* Steudel *ex* Lechler (1857)

Cuando se combina un nombre específico o subespecífico con un nombre genérico distinto del original, el nombre del autor original se cita entre paréntesis. Por ejemplo: *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819)

En botánica es obligatorio incluir también el nombre del autor que establece la nueva combinación (la cual se conoce en latín como *combinatio nova*, *comb. nov.*). Por ejemplo: *Dichanthium annulatum* (Forssk) Blake

Si un nombre zoológico fue publicado anónimamente, pero existe evidencia indirecta de su autoría, se puede indicar el nombre del autor entre corchetes. Por ejemplo: *Leptaus* [Fischer de Waldheim] 1829

En nombres botánicos, los corchetes se emplean para indicar un autor anterior al punto de partida. Por ejemplo: *Lupinus* [Tournefort] Linneo (1754)

Los homónimos se indican con *non* (del latín: no) en el caso de dos homónimos, y *nec* (del latín: ni) para más de dos homónimos. Por ejemplo:

Haplopappus patagonicus Spegazzini (1897) *non* Philippi (1856)

Phylonthus ruficornis Melsheiner (1846) *non* Motschulsky (1860) *nec* Broun (1880)

Usos posteriores del nombre de un autor con un sentido diferente al del autor original se pueden indicar con *sensu* (del latín: en el sentido de) o con “:”. Por ejemplo:

Cancer pagurus Linneo *sensu* Latreille

Cancer pagurus: Latreille

La fecha de publicación corresponde a la fecha en que fueron disponibles las copias del trabajo con el nombre o acción nomenclatural. La fecha de publicación es básica para establecer la prioridad al analizar la validez/ legitimidad de sinónimos, la precedencia relativa de homónimos y la validez de una acción nomenclatural.

EJERCICIO 34

¿Cuáles de las citas siguientes son una referencia correcta de la especie *Crepidula dilatata* Lamarck, tal cual fue usada por Parodiz?:

- a. *Crepidula dilatata*: Parodiz
- b. *Crepidula dilatata*; Lamarck
- c. *Crepidula dilatata* Parodiz
- d. *Crepidula dilatata* Lamarck; Parodiz
- e. *Crepidula dilatata* Lamarck *sensu* Parodiz
- f. *Crepidula dilatata* Lamarck y Parodiz

EJERCICIO 35

¿Cuál es la historia nomenclatural que puedes deducir de los siguientes tres nombres?

- a. *Colocasia esculenta* (Linneo) Schott *in* Schott & Endler (1832)
- b. *Diplocylus decipiens* (Hock, 1890) Jeffrey, 1952
- c. *Curculio granarius* (Stroem, 1783) *non* Linneo, 1758

FORMACIÓN Y TRATAMIENTO DE LOS NOMBRES

Los nombres se escriben utilizando el alfabeto latino. Existen algunas reglas para transliterar nombres al latín:

- *Marcas diacríticas o de otro tipo*: no se pueden utilizar marcas diacríticas u otras (como acentos, apóstrofes, la letra francesa ç o la española ñ) o ligaduras entre las letras a y e (ae) o entre o y e (oe). Por ejemplo:
mülleri debería ser *mulleri* or *muelleri*
martínezi debería ser *martinezi*
o'sullivanae debería ser *osullivanae*
ibañezorum debería ser *ibanezororum* o *ibagnezororum*
- *Guiones*: se pueden utilizar guiones en nombres botánicos (ICBN), pero estos no están permitidos en los nombres zoológicos (ICZN). Por ejemplo: *novae-hispaniae* debería ser *novaehispaniae* (ICZN), pero en el caso de un nombre botánico se quedaría así (ICBN)
- *Números*: no se pueden utilizar números. Por ejemplo: *10-lineata* debería ser *decemlineata*

EJERCICIO 36

Corrige los siguientes nombres específicos:

L. d'Orbigny

A. 2-lineata

S. Ibañezi

C. pseudo-platanus

Z. O'Brienae

G. Rödingerum

Nombres genéricos

Hay algunas reglas y recomendaciones para establecer nombres genéricos. En relación con el número de letras, se ha sugerido no excederse de 15 letras o de cinco sílabas. Los siguientes nombres, propuestos por Dybowski para géneros de crustáceos (De Santis, 1981), son un claro ejemplo de lo que hay que evitar hacer:

Brandtinuskytodermogammarus

Gammaracanthuskytodermogammarus

Kesslerinuskytodermogammarus

Parabrandtiakytodermogammarus

Nombres específicos

Existen algunas reglas y recomendaciones para establecer nombres específicos:

- *Iniciales minúsculas*: los nombres específicos empiezan con minúscula, aun si se forman a partir del nombre de una persona. Por ejemplo: *Rhea darwini*, no *Rhea Darwini*. Hasta hace poco tiempo, los botánicos utilizaban mayúsculas iniciales en estos casos, pero el ICBN actualmente recomienda utilizar minúsculas.
- *Extensión*: Los nombres de especies deben tener más de una letra.

También podemos clasificar los nombres específicos en cuatro tipos (Winston, 1999):

- *Nombres descriptivos*: se refieren a alguna característica o combinación de caracteres de la especie, con frecuencia refiriéndose al tamaño, forma, color, apariencia, comportamiento, hábitat, etc. Gramaticalmente, los nombres descriptivos más simples son adjetivos. Los adjetivos latinos pueden ser masculinos, femeninos o neutros y deben concordar en género gramatical con el nombre genérico:

Canis familiaris (perro), masculino

Rosa alba (rosa), femenino

Ribes nigrum (grosella negra), neutro

En ocasiones se extiende el significado de un adjetivo, por ejemplo, con los sufijos comparativos *-ior* (masculino y femenino singular), *-iores* (masculino y femenino plural), *-ius* (neutro singular) o *-iora* (neutro plural). También se pueden hacer superlativos, agregando *-issimus*, *-a*, *-um* o *-imus*. Por ejemplo: *Rattus villosissimus* (rata peludísima)

Los nombres descriptivos pueden ser también sustantivos en aposición, es decir, un sustantivo que explica o enfatiza el nombre genérico:

Equus caballus (caballo)

Panthera leo (león)

Es posible combinar dos términos para hacer una descripción más adecuada. Esto se puede hacer ligándolos mediante una vocal (a, o, i). En este caso, solo la terminación del segundo es afectada por el género gramatical del nombre genérico:

Corvus cryptoleucus (cuervo con una mancha blanca oculta en su cuello)

Naupactus viridipennis (gorgojo con los élitros verdes)

- *Nombres geográficos*: derivan de la localidad donde se encontró la especie. Por ejemplo:

Lilium canadense (lirio de Canadá)

Lepus europaeus (liebre europea)

En ocasiones, los nombres geográficos se refieren a un sitio donde la especie no se encuentra distribuida porque hubo algún error al establecer la localidad original; sin embargo,

esta no es razón para rechazarlos. Por ejemplo, *Rattus norvegicus* (rata) no es originaria de Noruega y *Simondsia chinensis* (jojoba) no proviene de China.

Los nombres geográficos pueden ser tratados como adjetivos con los sufijos *-ensis*, *-ien-sis*, *-anus*, *-inus* e *-icus*. Por ejemplo:

Adioristidius chilensis (gorgojo de Chile)

Lepus californicus (liebre californiana)

- *Nombres conmemorativos*: honran a una persona (colector, maestro, cónyuge, amante, hijo, amigo o colega) o un evento (expedición, congreso). Estos nombres pueden basarse en el nombre, el apellido de la persona o en la combinación de ambos. Para dedicar un nombre zoológico a una mujer se utiliza el sufijo *-ae*, a un varón *-i*, a dos o más mujeres *-arum* y a dos o más varones o mujeres y varones *-orum*. Por ejemplo: *Canthigaster smithae*. Para dedicar nombres botánicos, el sufijo varía según el apellido de la persona: Si termina en *-er*, se forman como los zoológicos. Por ejemplo: *Celmisia hookeri*. Si termina en consonante (excepto *-er*), se forman agregando *-iae* para una mujer, *-ii* para un varón, *-iarum* para dos o más mujeres, e *-iorum* para dos o más varones o varones y mujeres. Por ejemplo: *Berberis wilsoniae*. Si termina en vocal, se forma agregando *-an-* más la terminación adecuada para concordar con el género gramatical del nombre genérico. Por ejemplo: *Cyperus heyneanus* (masculino), *Vanda lindleyana* (femenino) y *Aspidium berteroeum* (neutro). Como excepción, si el nombre termina en *a*, se agrega *-n-* más la terminación. Por ejemplo: *Atractocarpus balansanus* (masculino), *Vitis balansana* (femenino) y *Arum balansanum* (neutro). Si termina en consonante, se forman agregando *-ian-* más la terminación adecuada para concordar con el género gramatical del nombre genérico. Por ejemplo: *Rosa webbiana*, *Desmodium griffithianum* y *Verbena hassleriana*.
- *Nombres sin sentido*: en ocasiones se emplean combinaciones aleatorias de letras o anagramas (formados por el reacomodo de las letras de una palabra). Por ejemplo: *Rupanius* (anagrama de *Puranius*)

Nombres de taxones híbridos

El ICBN y *El Código Internacional de Nomenclatura para Plantas Cultivadas* proveen reglas para nombrar especies de plantas de origen híbrido o notoespecies (Fernández *et al.*, 2004; Jeffrey 1976). En estos casos, al menos una de las especies parentales debería haber sido iden-

tificada. Una manera simple de nombrar estas especies es conectando los nombres de las especies parentales por un signo de multiplicación (\times) o una x . Por ejemplo:

Digitalis purpurea \times *Digitalis lutea*
Cupressus macrocarpa x *Chamaecyparis nootkatensis*

Los nombres de las especies híbridas cuyas especies parentales pertenecen al mismo género (híbridos intragenéricos) pueden recibir un epíteto específico, separado del nombre genérico por “ \times ” o x . Por ejemplo: *Verbascum \times schiedeanum* (= *Verbascum lychnitis* \times *V. nigrum*)

Las especies híbridas cuyas especies parentales pertenecen a dos o más géneros diferentes (híbridos intergenéricos) pueden ser nombradas con el símbolo “ \times ” o una letra x separando los nombres genéricos o uniendo los nombres y colocando la letra x delante del nombre compuesto. Por ejemplo:

Asplenium \times *Phyllitis* = \times *Aspleniophyllitis*
Diacrium x *Laelia* x *Cattleya* = x *Dialaeliocattleya*

Los híbridos intergenéricos que involucran tres géneros pueden nombrarse con el sufijo $-ara$. Por ejemplo: \times *Sanderara* = *Brassia* x *Cochlioda* x *Odontoglossum*

Los híbridos intergenéricos que involucran más de tres géneros deben nombrarse utilizando el sufijo $-ara$. Por ejemplo: \times *Potinara* = *Brassavola* x *Cattleya* x *Laelia* x *Saphronitis*

Enmiendas de nombres

Enmiendas son los cambios evidentemente intencionales de la grafía original de un nombre disponible (ICZN) o publicado válidamente (ICBN). Hay dos tipos de enmiendas:

- *Enmienda justificada*: corrección de una grafía original incorrecta. Retiene el autor y fecha del nombre original. Por ejemplo:
Synbranchus doeringii Weyenbergh, 1877 es una enmienda justificada de *Synbranchus döringii* Weyenbergh, 1877.
Phyllostomus hastatus cauae Allen, 1904 (localidad tipo: Cali, valle del Cauca) es una enmienda justificada de *Phyllostomus hastatus caurae* Allen, 1904.
- *Enmienda injustificada*: corrección hecha por cualquier otra razón. Poseen su propio estatus en la nomenclatura, con autor y fecha de publicación. Por ejemplo:

Vespertilio bonaërensis Burmeister, 1879 es una enmienda injustificada de *Vespertilio bonaërensis* Lesson, 1827.

Clypeorrhynchus Kirby, 1885 es una enmienda injustificada de *Clypeorrhynchus* Sharp, 1883.

Grafías originales múltiples

Las grafías alternativas que no fueron seleccionadas por el primer revisor se consideran grafías originales incorrectas y no tienen disponibilidad aparte (ICZN).

Indicación de la edad geológica

Las categorías nomenclaturales no son equivalentes en diferentes taxones, por ejemplo un género de plantas puede equivaler a una familia de insectos. Hennig (1966) sugirió que las categorías dadas a los taxones deberían correlacionarse con su edad, pero esta idea fue abandonada. Avise & Mitchell (2007) propusieron adjuntar códigos de tiempo (*timeclips*) a los nombres de los taxones cuya edad geológica ha sido establecida. Para estos *timeclips*, sugirieron utilizar tres letras: la primera, escrita con mayúscula, designa el origen del clado (A para Reciente, B para Pleistoceno, C para Plioceno, etc.); la segunda y tercera, separadas de la primera por dos puntos y escritas con minúsculas, son una abreviatura del periodo o era geológica (re para Reciente, pl para Pleistoceno, pc para Plioceno, etc.). Las letras se escriben en negrita y entre corchetes:

- [A:re]** Reciente (0-0.01 Ma.)
- [B:pl]** Pleistoceno (0.01-2 Ma.)
- [C:pc]** Plioceno (2-5 Ma.)
- [D:mi]** Mioceno (5-24 Ma.)
- [E:ol]** Oligoceno (24-33 Ma.)
- [F:eo]** Eoceno (33-56 Ma.)
- [G:pa]** Paleoceno (56-65 Ma.)
- [H:cr]** Cretácico (65-145 Ma.)
- [I:ju]** Jurásico (145-205 Ma.)
- [J:tr]** Triásico (205-250 Ma.)
- [K:pe]** Pérmico (250-290 Ma.)
- [L:cb]** Carbonífero (290-350 Ma.)
- [M:dv]** Devónico (350-410 Ma.)
- [N:si]** Silúrico (410-440 Ma.)
- [O:od]** Ordovícico (440-500 Ma.)

[P:ca] Cámbrico (500-550 Ma.)

[Q:pr] Proterozoico (550-2500 Ma.)

[R:ar] Arcaico (2500-3600 Ma.)

Los *timeclips* se anteponen a los nombres de los taxones. Por ejemplo:

[D:mi] Hominoidea

[F:eo] *Equisetum*

Indicación de la distribución biogeográfica

Amorim (1992) propuso agregar letras o acrónimos para indicar la distribución geográfica de los taxones. Algunos de los acrónimos propuestos son: P (Pangea), L (Laurasia), G (Gondwana), EA (Euramérica), AA (Asiamérica), PaW (Paleártico Occidental), NoAuS (Neotropical-sudeste de Australia), AuN (norte de Australia), AuS (sur de Australia) y CAn (circumantártico). Estos se podrían colocar delante de los nombres. Por ejemplo:

L Mycetobiinae

CAn *Australosymmerus* (*Australosymmerus*)

AuS *Diamphidicus australis*

TIPIFICACIÓN

Los tipos permiten asegurarse que se asocien correctamente los nombres científicos y los taxones. Por ejemplo, podría haber dudas en cuanto a la identidad de una especie cuya descripción original es muy breve o ambigua. También, cuando se divide un género o una familia sería importante decidir cuál de los componentes debe retener el nombre original. Los tipos, dado que se asocian permanentemente con los nombres, permiten resolver estos problemas. Se denominan tipos portanombre y su función es fijar el uso correcto de los nombres, no de establecer la validez de los taxones (Mayr, 1942).

Para comprender cómo funciona el método del tipo, primero debemos distinguir cómo se toma una decisión taxonómica y luego una decisión nomenclatural. Cuando se combinan dos o más taxones, debemos asignarles el nombre disponible (ICZN) o publicado válidamente (ICBN) más antiguo; y cuando se divide un taxón, su nombre será retenido por el taxón que incluya la especie tipo (Morrone & Contreras Medina, 2004). Por ejemplo, examinemos qué ocurre al dividir un género en varios géneros diferentes (Fig. 90). Linneo (1753) estableció el género *Pinus* para 10 especies: *P. abies*, *P. balsamea*, *P. cedrus*, *P. cembra*, *P. larix*, *P. picea*, *P. pinea*, *P. strobus*, *P. sylvestris* y *P. taeda*. Autores posteriores designaron a *P. sylvestris* como la especie tipo

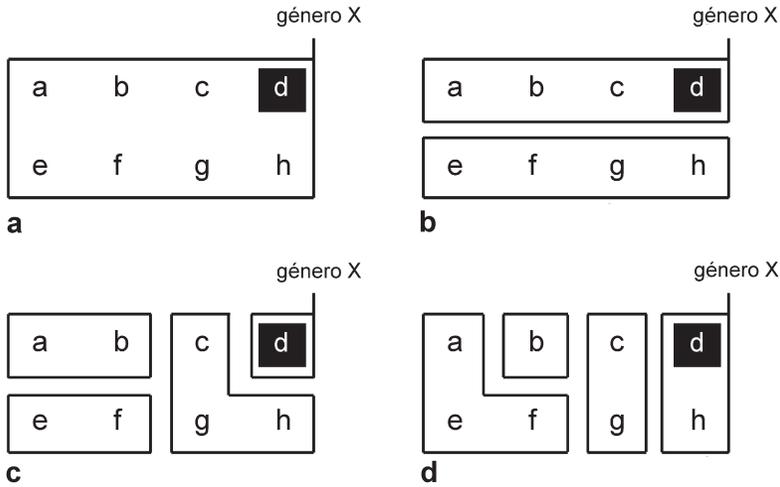


Fig. 90. Tipificación. Diferentes arreglos sistemáticos de ocho especies hipotéticas, mostrando cómo el nombre genérico X siempre permanece con el género que contenga la especie tipo d.

del género y hallaron que el concepto de Linneo era demasiado amplio, por lo que prefirieron reconocer cinco géneros: uno para *P. cedrus*; otro para *P. larix*; otro para *P. picea* y *P. balsamea*; otro para *P. abies*; y otro para las restantes especies. ¿Cuál de estos cinco géneros conservará el nombre *Pinus*? El último, que incluye la especie tipo *P. sylvestris*. Para los otros géneros, se han propuesto los nombres *Cedrus*, *Laris*, *Abies* y *Picea*, respectivamente (Jeffrey, 1976).

Ahora revisaremos las variedades de tipos que existen y su correspondencia con los nombres de distintas categorías taxonómicas.

Géneros tipo

El tipo del nombre de un taxón del grupo de la familia (ICZN) o del nombre de una familia, subfamilia, tribu o subtribu (ICBN) es un género tipo. Los nombres de estos taxones se construyen agregando a la raíz del nombre del género tipo (en el caso genitivo) el sufijo correspondiente. Por ejemplo:

Para *Canis*: raíz Can- más sufijo -idae: Canidae

Para *Apium*: raíz Api- más sufijo -aceae: Apiaceae

Esto no es siempre sencillo, porque la determinación de la raíz del caso genitivo puede ser compleja, especialmente cuando se trata de nombres que no son latinos. Aquí proporciono algunos nombres genéricos de animales, indicando para cada uno el caso genitivo, la raíz y el nombre de familia correspondiente:

- *Acridium* (latín): acridii, acridi-, Acridiidae.
- *Anas* (latín): anatis, anat-, Anatidae.
- *Anax* (griego latinizado): anaktos, anakt-, Anactidae.
- *Basileus* (griego): basileos, basil-, Basilidae.
- *Carabus* (latín): carabi, carab-, Carabidae.
- *Chlamys* (latín): chlamydis, chlamyd-, Chlamydidae.
- *Cimex* (latín): cimicis, cimic-, Cimicidae.
- *Corax* (griego latinizado): korakos, korak-, Coraciidae.
- *Eugaster* (griego): eugastros, eugastr-, Eugastridae.
- *Dinornis* (griego): dinornithos, dinornith-, Dinornithidae.
- *Gigas* (griego): gigantos, gigant-, Gigantidae.
- *Homo* (latín): hominis, homin-, Hominidae.
- *Lampas* (griego): lampados, lampad-, Lampadidae.
- *Musca* (latín): muscae, musc-, Muscidae.
- *Ostrea* (latín): ostreae, ostre-, Ostreidae.
- *Salpinx* (griego): salpinges, salping-, Salpingidae.
- *Semele* (latín): semeles, semel-, Semelidae.
- *Solen* (latín): solenis, solen-, Solenidae.
- *Sus* (latín): suis, su-, Suidae.
- *Tamias* (griego): tamiou, tami-, Tamiidae.
- *Teredo* (latín): teredinis, teredin-, Teredinidae.
- *Termes* (latín): termitis, termit-, Termitidae.
- *Trypanosoma* (griego): trypanosomatos, trypanosomat-, Trypanosomatidae.

Especies tipo

El tipo del nombre de un taxón del grupo del género (ICZN) o del nombre de un género, subgénero, sección, subsección, serie y subserie (ICBN) es una especie tipo. Las especies tipo se fijan en la publicación original del nuevo nombre. Para nombres zoológicos, existen varias formas de designar una especie tipo (ICZN):

- *Designación original*: cuando el autor designa explícitamente una especie como la especie tipo de un nuevo género o subgénero.
- *Monotípica*: cuando el autor describe un género o subgénero para una sola especie.
- *Tautonimia absoluta*: si una especie originalmente asignada a un género o subgénero es idéntica al nombre de dicho taxón, es la especie tipo.
- *Designación subsiguiente*: si un género o subgénero establecido antes de 1931 carece de especie tipo, el primer revisor puede designar una de las especies incluidas en dicho taxón como la especie tipo.
- *Eliminación*: consiste en la transferencia de todas las especies incluidas originalmente en un género o subgénero excepto una, la cual queda como la especie tipo. Actualmente no es aceptable.

Especímenes tipo

Los tipos del nombre de un taxón del grupo de la especie (ICZN) o del nombre de una especie, subespecie, variedad, subvariedad, forma y subforma (ICBN) son los especímenes tipo (Fernández *et al.*, 2004; Jeffrey, 1976; Quicke, 1993). Existen varias clases de especímenes tipo (Fig. 91):

- *Serie tipo*: todos los especímenes sobre la base de los cuales el autor estableció el nombre del taxón.
- *Tipos portanombre*: los especímenes que tienen la función de portar un nombre, ya sea fijada originalmente (holotipo, hapantotipo y sintipo) o subsiguientemente (lectotipo y neotipo).

Holotipo: es el espécimen único (en botánica puede ser una ilustración) sobre el cual se basa el nombre en la publicación original. Un espécimen duplicado del holotipo es un *isotipo* (ICBN).

Hapantotipo: consiste en una o más preparaciones o cultivos de protistas, que equivalen al holotipo (ICZN).

Sintipos: son los especímenes de la serie tipo que colectivamente constituyen el tipo portanombre en la publicación original. Un espécimen duplicado de un sintipo es un *isosintipo* (ICBN).

Lectotipo: es el espécimen tipo (en botánica puede ser una ilustración) seleccionado subsiguientemente a partir de los sintipos para ser el único tipo portanombre.

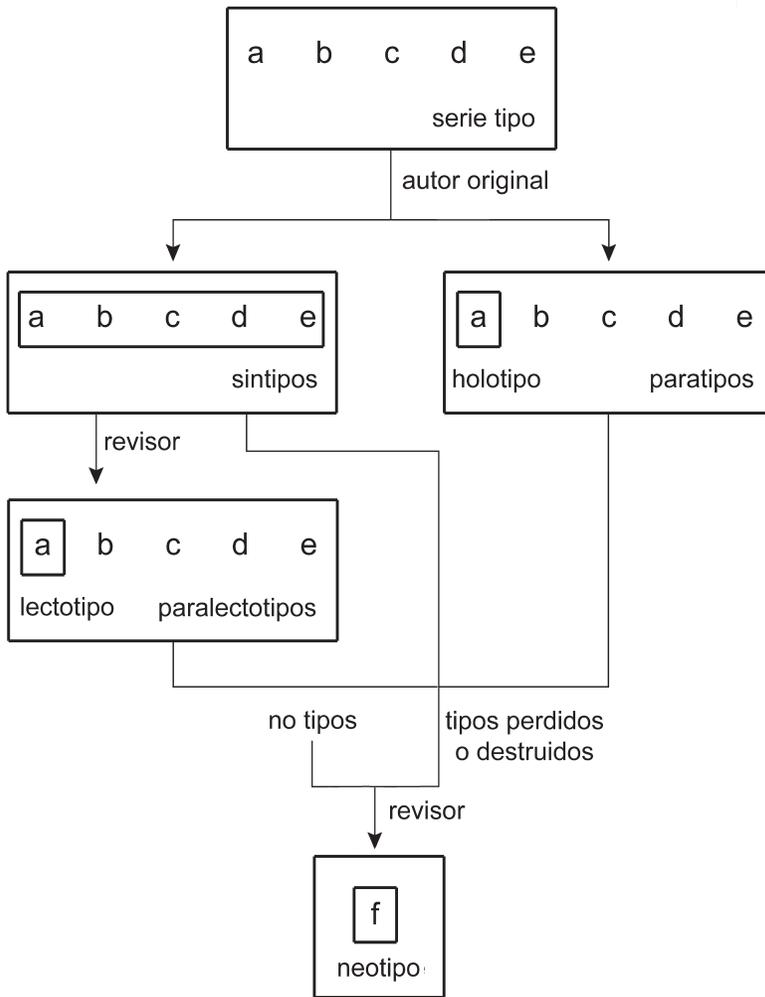


Fig. 91. Diferentes clases de especímenes tipo.

Neotipo: es el espécimen tipo (en botánica puede ser una ilustración) designado subsiguientemente cuando no existen holotipo, sintipo, lectotipo o neotipos previos y un autor considera que es necesario fijar el nombre objetivamente.

- *Tipos sin función portanombre*: son los especímenes que no poseen la función portanombre (paratipos, paralectotipos y epítipos).

Paratipos: cuando un autor selecciona un holotipo para ser el tipo portanombre, los restantes miembros de la serie tipo son los paratipos (o, en botánica, los isotipos).

Paralectotipos: cuando un autor subsiguientemente selecciona un lectotipo para ser el tipo portanombre, los restantes sintipos son los paralectotipos.

Epitipos: son los especímenes o ilustraciones seleccionados por los botánicos para servir como tipos interpretativos cuando el holotipo, lectotipo, neotipos designados previamente o todos los materiales asociados originalmente con un nombre no pueden identificarse para permitir una aplicación precisa del nombre del taxón.

- *Tipos no oficiales*: especímenes no reconocidos por los códigos, pero que son (o fueron) ocasionalmente utilizados (alotipos, cotipos, cleptotipos, metatipos y topotipos).

Alotipo: nombre utilizado por los zoólogos para referirse a un paratipo del sexo opuesto del holotipo.

Cotipos: nombre utilizado por zoólogos y botánicos en el pasado para referirse a sintipos y paratipos.

Cleptotipos: nombre utilizado por los botánicos para referirse a una parte de un espécimen tipo removida sin consentimiento del curador de la colección. Cuando fueron tomados del holotipo, técnicamente son isotipos.

Metatipos: nombre dado a un espécimen comparado por un sistemático competente con el holotipo, quien cree que pertenece a la misma especie. En botánica, comúnmente se refiere a una comparación llevada a cabo por el autor del nombre del taxón.

Topotipo: nombre dado a un espécimen colectado en la localidad tipo de una especie y que se cree que pertenece a ella.

EJERCICIO 37

La especie vegetal *Lichnis dioica* Linneo (1753) fue dividida por Müller (1768) en dos especies. ¿Cómo debería llamarse la especie que no contiene al espécimen tipo del nombre?

Localidad tipo

Es el lugar geográfico (y, cuando es relevante, estratigráfico) donde se han colectado los especímenes tipo. Si son sintipos, la localidad tipo comprende las localidades de todos ellos. Si posteriormente se selecciona un lectotipo o neotipo, el lugar donde fue colectado se convierte en la localidad tipo.

En los siglos XVIII y XIX era frecuente describir especies de “América”, “África” o “México”. Cuando estudios posteriores indicaron que esas especies poseían variación geográfica o surgió la necesidad de dividir las especies diferentes, entonces se hizo necesario determinar la localidad tipo exacta. El primer revisor puede restringir la localidad tipo, siempre que la evidencia del estudio de los especímenes tipo no contradiga esa designación (Mayr, 1969). Un ejemplo de restricción de la localidad tipo es el siguiente. Fabricius (1805) describió algunas especies de dípteros provenientes de “Brasilia” (Brasil), citando la colección “Dom. Banks”. Esta es una referencia a Joseph Banks, quien viajó con el capitán Cook a los mares del sur en el *Endeavour*. Los diarios de Banks muestran que el *Endeavour* llegó a Río de Janeiro el 13 de noviembre de 1768 y fue autorizado a coleccionar solo en Ilha Rasa, en la bahía de Guanabara. Entonces, “Brasilia” puede restringirse a “Ilha Rasa, Rio de Janeiro, Brasil” (Papavero & Llorente Bousquets, 1999).

En ocasiones un error en la localidad tipo, tal cual fue establecida por el autor, puede ser corregido (Mayr, 1969). Si el mismo autor u otro autor subsiguiente puede probar sin duda que el espécimen tipo no proviene de la localidad tipo, esta puede ser reemplazada por la localidad verdadera de donde provino o al menos donde se sabe que la especie se distribuye. Si en la descripción original no se establece una localidad tipo, el primer revisor puede designarla. Esta decisión puede ser dejada de lado más adelante, si se encuentra evidencia que demuestre que está equivocada.

NOMENCLATURA ABIERTA

Cuando no se puede establecer la identidad de una especie con certeza, podemos utilizar un signo de interrogación o el término *cf.* (del latín *confer*: comparada con). En ocasiones estas especies son llamadas *species inquirendae* (singular *species inquirenda*). Por ejemplo:

cf. Agenus (un espécimen asignado provisionalmente al género *Agenus*)

Agenus cf. albus (un espécimen asignado provisionalmente a la especie *Agenus albus*)

Si se ignora si los especímenes estudiados constituyen una especie nueva o no, podemos utilizar *sp. inc.* (del latín *species incerta*: especie incierta) o *sp. indet.* (del latín *species indeterminata*: especie indeterminada). Por ejemplo:

Listroderes mus sp. inc.

Pisum sp. indet.

Si tenemos que referirnos a una especie aún no descrita, la cual es cercana a una ya conocida, podemos provisionalmente usar el término *aff.* (del latín *affinis*: afín). Por ejemplo: *Agenus aff. albus*

Si un nombre genérico es inadecuado para referirse a una especie, pero el nuevo género al cual pertenece no ha sido descrito aún (es decir, se trata de un género nuevo), podemos utilizarlo colocándolo entre comillas. Por ejemplo: "*Agenus*" *albirostris*

Si no estamos seguros de la identificación de una especie, podemos usar un signo de interrogación. Por ejemplo: *Listroderes costirostris*?

Para referirse a una especie no identificada, podemos usar *sp.* Por ejemplo: *Senecio sp.*

NOMENCLATURA FILOGENÉTICA

La nomenclatura filogenética es un sistema sin categorías diseñado para nombrar clados y especies (Cantino *et al.*, 1997, 1999; de Queiroz, 2007b; de Queiroz & Gauthier, 1990). Estos autores consideran que los binomios linneanos son inestables porque cada cambio en la asignación genérica implica cambiar el nombre de la especie (Wolsan, 2007). Esta nomenclatura se implementa en el *PhyloCode* (Cantino & de Queiroz, 2006).

Nombres supraespecíficos

Para los taxones supraespecíficos, solo se pueden nombrar clados definidos en términos de ancestría común. Por ejemplo, los Lepidosauria se definen como "*Sphenodon* y todos los saurios que comparten un ancestro común diferente al de cocodrilos y aves". Los autores que proponen este sistema consideran que los taxones reconocidos no son conceptos sino entidades reales, sistemas cuya existencia se deriva de la ancestría común de sus componentes. De Queiroz (2007b) reconoce tres tipos de clados (Fig. 92):

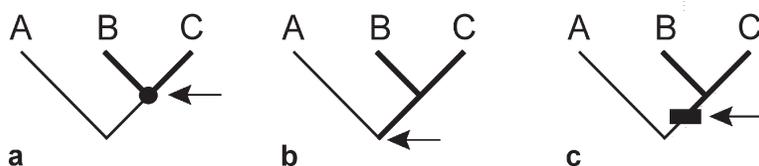


Fig. 92. Diferentes tipos de clados reconocidos en la nomenclatura filogenética. a, basado en un nodo; b, basado en una rama; c, basado en una apomorfia.

- *Clado basado en un nodo*: Se origina en un nodo particular del cladograma. El nodo representa el momento en que un linaje se divide en dos y el clado incluye el nodo pero no la rama de la cual proviene (Fig. 92a).
- *Clado basado en una rama*: Se origina en una rama particular del cladograma. Esta rama representa un linaje entre dos eventos de especiación y el clado incluye la rama completa pero no el nodo ni otra rama conectada con el mismo (Fig. 92b).
- *Clado basado en una apomorfía*: Se origina en una apomorfía particular. El clado incluye la parte superior de la rama y el punto donde se originó la apomorfía pero no la parte inferior (Fig. 92c).

El sistema sin rangos de la nomenclatura filogenética causa una pérdida importante de la información que está implícita en las categorías linneanas. Al revisarse hipótesis filogenéticas, el nivel de generalidad de un taxón en particular puede cambiar radicalmente, desde ser parte de un grupo hasta incluir al mismo grupo (Domínguez & Wheeler, 1997).

Nombres de especies

Existen al menos 20 métodos diferentes para nombrar especies (Cantino *et al.*, 1999; Wolsan, 2007). De acuerdo con algunos de ellos, el lobo, *Canis lupus* Linneo, 1758, se debería renombrar: *Canis-lupus*, *Canis.lupus*, *canislupus*, *lupus*, *lupus2*, *lupus.2*, *lupus[2]*, *Canis Lupus Linneo, 1758*, *Canis lupus Linneo*, *Canis lupus*, *Canidae Canis lupus* o *Carnivora Canidae Canis lupus*. Wolsan (2007) evaluó estos métodos y concluyó que dos de ellos (llamados S y T) eran superiores al resto. Ambos retienen los nombres binominales linneanos, los cuales podrían seguir siendo formados y regulados por los códigos respectivos, y tratan la parte genérica del nombre de la especie como la parte inicial del mismo.

Críticas a la nomenclatura filogenética

La nomenclatura filogenética ha sido criticada por varios autores (Domínguez & Wheeler, 1997; Keller *et al.*, 2003; Nixon & Carpenter, 2000; Nixon *et al.*, 2003; Platnick, 2012; Wheeler, 2004). A pesar de que se ha sostenido que incrementaría la estabilidad, Forey (2002) y Knapp *et al.* (2004) mostraron que los cambios que implicaría la adopción de este sistema provocarían el efecto contrario. Domínguez & Wheeler (1997) argumentaron que los cambios nomenclaturales son una consecuencia deseable de los avances en el sistema filogenético y que la estabilidad nomenclatural simplemente implica ignorancia. Keller *et al.* (2003) criticaron que las definiciones filogenéticas del *PhyloCode* son lógicamente incompatibles con el indi-

vidualismo filosófico implícito en el mismo. El sistema linneano, en cambio, es un ejemplo de lenguaje natural que ha podido incorporar el conocimiento acerca de los organismos por dos siglos y es consistente con el sistema filogenético. Nixon *et al.* (2003) consideraron que el *PhyloCode* está pobremente argumentado y es lógicamente inconsistente. Acompañaron sus críticas con las siguientes propuestas:

- Mantener el sistema linneano.
- Mantener las categorías para facilitar la comunicación.
- Si hay acuerdo en la comunidad sistemática sobre la necesidad de estandarizar la aplicación de los nombres científicos, utilizar un método adecuado, por ejemplo, conectar tipos y diagnosis. De esta manera, la combinación de un tipo y las sinapomorfías designaría claramente el clado al que se refiere el nombre. Por ejemplo, Angiospermae sería el clado que incluye el tipo de las angiospermas (por ejemplo, *Magnolia virginiana* Linneo) y cuya sinapomorfía es la fertilización doble.
- Permitir nombres informales sin rango en casos específicos, aquellos que se conecten con un tipo y sinapomorfías igual que los nombres formales.
- Permitir la enmienda de las sinapomorfías de las diagnosis para permitir la mayor estabilidad posible en relación con las clasificaciones previas.
- Si la comunidad sistemática lo aprueba, permitir nombres sin categorías.
- En todos los casos, evaluar las repercusiones antes de cambiar el código y propagar nombres nuevos y clasificaciones paralelas, pues cualquier sistema nuevo debe ser aprobado por la comunidad sistemática a través de los canales legales para modificar los códigos de nomenclatura. Los esfuerzos destinados a crear un sistema paralelo independiente solo llevarán al caos.

Nomenclatura filogenética alternativa

Papavero *et al.* (2001a) desarrollaron un sistema similar donde la clasificación es completamente isomórfica con las relaciones filogenéticas del cladograma y se emplea una serie de convenciones simples para nombrar las especies y sus ancestros. Las únicas categorías linneanas que conserva son el género y la especie, en tanto que las restantes son reemplazadas por subíndices para indicar su posición en el cladograma (Fig. 93). Al igual que el *PhyloCode*, no ha tenido impacto alguno en la práctica sistemática.

DESAFÍOS

La nomenclatura del siglo XXI enfrenta varios desafíos, discutidos detalladamente por Knapp *et al.* (2004).

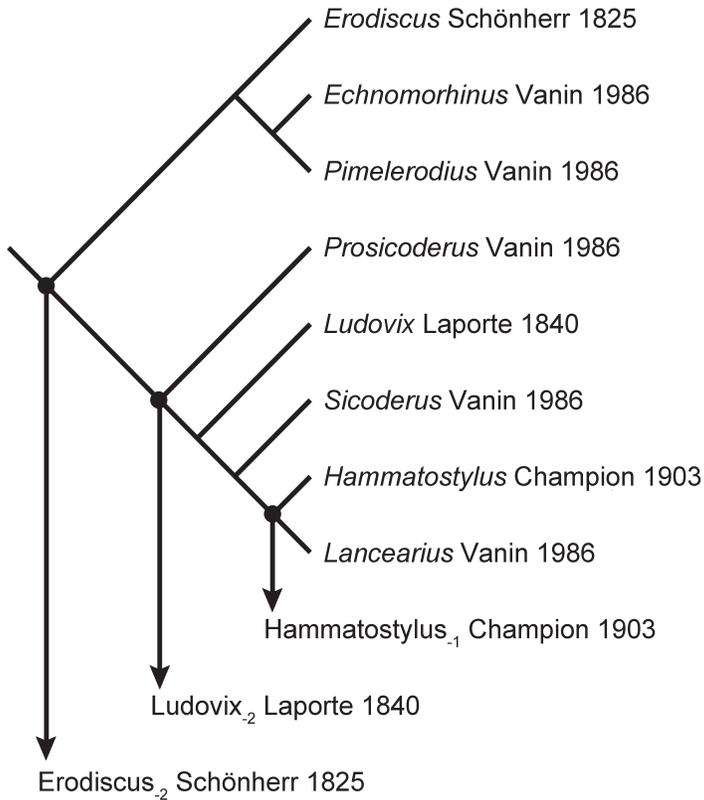


Fig. 93. Relaciones filogenéticas de los géneros de gorgojos de la tribu Erodiscini (según Vanin, 1986), con los nombres asignados a tres ancestros según el sistema de Papavero *et al.* (2001a).

Publicación y registro

Una vez que se ha establecido la necesidad de un nombre para un taxón nuevo el siguiente paso es la publicación. Se ha sugerido que en el futuro todas las contribuciones sistemáticas se publiquen en la *World Wide Web* (Godfray, 2002; Knapp, 2008), la cual debería cumplir con los requerimientos del código de nomenclatura respectivo (Knapp *et al.*, 2004). Sin embargo, ni el ICBN ni el *Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias* permiten la publicación en un medio que no sea impreso. Este último requiere que todos los nombres sean publicados en el *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, una revista impresa que también está disponible en línea; los nombres publicados en otros medios deben ser incluidos

en las listas de validación de esta revista para poder utilizarse (<http://www.bacterio.cict.fr/>). Estas listas no constituyen una central de registros ni poseen otra función más que compilar los nombres publicados en dicha publicación. En el campo zoológico, están comenzando a ser utilizadas ampliamente en sistemática; un ejemplo es *Zootaxa* (<http://www.mapress.com/zootaxa>), publicada en línea y con copias en bibliotecas tal como establece el ICZN. La cantidad de nombres de taxones animales que se describen en *Zootaxa* es asombrosa (Zhang, 2006).

Se ha considerado que la corta vida de muchas páginas web (con una vida media de cerca de dos años) es un problema para la publicación en Internet (Knapp *et al.*, 2004). Y, en un intento por contrarrestar esta desventaja, algunas grandes bibliotecas y bases públicas de datos se han dado a la tarea de almacenar contribuciones sistemáticas de manera indefinida y en copias múltiples. La base de datos de publicaciones JSTOR, que almacena copias electrónicas de un número creciente de publicaciones científicas, posee tres servidores paralelos en los Estados Unidos y Gran Bretaña para asegurar el acceso constante (Schonfeld, 2003). Pero un sistema similar para los nombres de los taxones sería complejo y el acceso para aquellos que no lo puedan pagar (como ocurre con JSTOR) requeriría una regulación cuidadosa.

Por otro lado, se ha sugerido que el registro de los nombres es una manera de acceder a todos los nombres nuevos publicados y a la vez de incrementar la visibilidad de la literatura sistemática (Minelli, 2002). Sin embargo, la noción de registro varía con los distintos autores: desde la existencia de un registro centralizado y obligatorio sugerido por Minelli (2002) a iniciativas de la comunidad sistemática, como el *International Plant Names Index* (Knapp *et al.*, 2004). El registro, además, se relaciona con la prioridad nomenclatural. A fines de la década de 1980 comenzaron amplias discusiones para modificar los códigos de nomenclatura con el objeto de aumentar la estabilidad. Básicamente se han propuesto dos innovaciones: los sistemas de registro para los nombres nuevos publicados y la adopción de lista de nombres en uso (*Names in Current Use*). Tanto los botánicos como los zoólogos han rechazado el registro obligatorio (Nic Lughadha, 2004), los primeros por considerar que este sistema incrementaría la burocracia (Eggle, 1998; Turland & Davidse, 1998) y los segundos por los problemas de acceso (Thorne, 2003). Algunos de estos problemas han sido tratados por el *Index to Organism Names* (<http://www.organismnames.com>), un recurso de acceso libre a los nombres del *Zoological Record*. Entonces, tenemos que la situación actual del registro de nombres es la siguiente: rechazo total de los botánicos (el artículo sobre registro de nombres incluido en el Tokyo Botanical Code de 1993 fue rechazado en el Congreso de Saint Louis de 1999); rechazo provisional de los zoólogos (fue incluido como recomendación en la cuarta edición del ICZN, pero aún sigue en discusión); y aceptación entre los protistólogos, con la publicación de listas de validación

en el *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* (LaPage *et al.*, 1992). Para que el registro sea aceptado en el futuro deberá asegurarse que no involucre trabajo extra para los autores, editores o instituciones, que el registro sea libre y abierto y que se base en la comunidad sistemática (Knapp *et al.*, 2004).

La necesidad de registrar los nombres se ha discutido por décadas (Brown, 1961; Eichler, 1967; Pyle & Michel, 2008). Las innovaciones tecnológicas cambian nuestra manera de generar conocimiento, por lo que sería importante emplearlas para fortalecer la nomenclatura. Para los animales se ha propuesto ZooBank como registro coordinado de nombres nuevos, otros actos nomenclaturales, publicaciones y especímenes tipo (Polaszek *et al.*, 2005, 2008; Pyle & Michel, 2008). Incluiría el registro retrospectivo (validar los nombres publicados a lo largo de dos siglos y medio) y el registro prospectivo (los nombres publicados en el futuro bajo nuevos modelos de publicación).

Prioridad

Hallar un balance adecuado entre el pragmatismo y la aplicación correcta del principio de prioridad ha sido un desafío constante para los sistemáticos (Knapp *et al.*, 2004). En teoría, la aplicación estricta del principio de prioridad debería servir a los intereses de la estabilidad; sin embargo, en el corto plazo a menudo resulta en cambios que los usuarios de la nomenclatura consideran irritantes y sin sentido. Por ello, los códigos han introducido opciones diferentes para limitar en ciertos casos la aplicación del principio de prioridad. Estas incluyen opciones para rechazar un nombre poco utilizado que de adoptarse implicaría desechar un nombre posterior bien establecido o para conservar un nombre bien establecido en un sentido particular. Cada caso de conservación o rechazo de un nombre se juzga independientemente para determinar su efecto en la estabilidad. Para nombres botánicos existen listas de nombres conservados y rechazados como apéndices del ICBN, mientras que en zoología estas listas son publicadas en el *Bulletin of Zoological Nomenclature*, que es el órgano oficial de publicación de la International Commission on Zoological Nomenclature.

Las listas de nombres, como *Names in Current Use* o *Lists of Available Names*, fueron promovidas en la década de 1980 para conservar nombres aceptados a gran escala y establecer un nuevo punto de partida para la nomenclatura de un taxón. Las listas y el registro de nombres fueron considerados de gran importancia por la International Union of Biological Sciences (Greuter, 1991), pero no fueron bien recibidos por la comunidad sistemática, especialmente por los botánicos. Actualmente la International Commission on Zoological Nomenclature publica cuatro índices y cuatro listas:

- *Official Index of Rejected and Invalid Works in Zoological Nomenclature*
- *Official Index of Rejected and Invalid Family-Group Names in Zoology*
- *Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology*
- *Official Index of Rejected and Invalid Specific Names in Zoology*
- *Official List of Works Approved as Available for Zoological Nomenclature*
- *Official List of Family-Group Names in Zoology*
- *Official List of Generic Names in Zoology*
- *Official List of Specific Names in Zoology*

Tipos

Dada su importancia, es lógico suponer que los especímenes tipo deberían ser depositados en instituciones públicas que aseguren su conservación para las generaciones futuras. Sin embargo, ninguno de los códigos lo especifica. El ICBN recomienda que los holotipos se depositen en colecciones públicas y para los nombres publicados después de 1990 requiere que se especifique “el herbario o colección donde se conserva el tipo” (Greuter *et al.*, 2000). El ICZN solo exige que los neotipos sean depositados en instituciones públicas. El Código Bacteriológico requiere que los nombres nuevos sean tipificados con cultivos vivos mantenidos en dos colecciones registradas (De Vos & Trüper, 2000).

Iniciativas recientes para crear y diseminar imágenes digitales de especímenes tipo han permitido el acceso amplio a materiales de ciertos taxones y áreas (por ejemplo, el Catálogo de Tipos de Plantas Vasculares del New York Botanical Garden: <http://sciweb.nybg.org/science2/hcol/vasc/index.asp.html>). Si bien las imágenes digitales pueden no ser un sustituto adecuado del examen del espécimen, en muchos casos es suficiente. En un futuro cercano, la diseminación de imágenes digitales al describir taxones nuevos será un procedimiento de rutina, como es la publicación de secuencias de ADN en el GenBank (Knapp *et al.*, 2004).

Biocódigo

El mayor desafío es la unificación de todos los códigos en un solo *Biocódigo* (*BioCode* en inglés) del cual existen antecedentes que datan de 1842-43 (Minelli, 2008). En años recientes la International Union of Biological Sciences patrocinó simposios para discutir la necesidad de unificar la nomenclatura de todos los seres vivos y examinar las dificultades para desarrollar un *Biocódigo* (Greuter *et al.*, 1996; Hawksworth, 1995, 1997; ICZN, 1999; Spaner & Bogan, 1997). Los diferentes códigos han divergido tanto desde sus orígenes que muchos creen que la introducción de reglas comunes resultaría en mayor inestabilidad nomenclatural. La falta de

equivalencia en el significado de conceptos como disponibilidad (ICZN) y validez de publicación (ICBN) han hecho que esto sea considerado como imposible en la actualidad. A pesar de ello, existen ciertos avances en el desarrollo de un código aplicable a todos los nombres. El *Biocódigo* no pretende ser retroactivo, pero legislaría todos los nombres propuestos a partir de la fecha de su adopción.

LECTURAS RECOMENDADAS

- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature. 4th edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.
- Jeffrey, C. 1976. *Nomenclatura biológica*. Blume Ediciones, Madrid. Introducción a la nomenclatura biológica.
- McNeill, J., F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog, J. H. Wiersema & N. J. Turland. 2006. *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. *Regnum Vegetabile* 146, A. R. G. Gantner Verlag KG, Ruggell, Liechtenstein. Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

Capítulo 8

Capítulo 8

Más allá de la sistemática

Las hipótesis filogenéticas proporcionan un marco general para estudiar problemas evolutivos. De hecho, podríamos considerar que los cladogramas constituyen el punto de partida para comprender la evolución de caracteres y taxones, y además llevar a cabo análisis en diferentes disciplinas biológicas. En este último capítulo reviso algunas aplicaciones de los análisis filogenéticos y muestro cómo ellos pueden ayudarnos a comprender diferentes problemas.

MORFOLOGÍA FILOGENÉTICA

Los cladogramas pueden utilizarse para analizar la evolución de caracteres morfológicos. Simplemente optimizando atributos morfológicos en el cladograma más parsimonioso, es posible postular hipótesis sobre cómo estos evolucionaron. Wirkner & Richter (2010) propusieron los siguientes pasos para un análisis de morfología filogenética:

- *Selección de los taxones:* depende de las preguntas a ser respondidas. Idealmente los análisis de morfología filogenética deberían basarse en un número importante de especies, pero los estudios anatómicos comparativos o de desarrollo usando técnicas sofisticadas pueden realizarse solo con un número limitado de especies. Por ello, la elección de las unidades del estudio es más crucial en estudios de morfología interna que en estudios de morfología externa o moleculares. Todos los taxones del grupo de interés deberían estar representados y se debería disponer de datos de los diferentes órganos para las mismas especies con el objeto de permitir el análisis de ejemplares usando especies como terminales.
- *Análisis estructural:* los progresos en la microscopía, tomografía microcomputarizada y métodos de visualización permiten analizar estructuras tridimensionales de manera más eficiente. Por otra parte, existen métodos de realidad virtual que permiten la reconstrucción tridimensional y, más aún, la microscopía tetradimensional permite incluir una escala de tiempo para analizar organismos en desarrollo. Las bases de datos morfológicos (por

ejemplo, MorphDBase, <http://www.morphdbase.de>) son otro medio efectivo para facilitar estos análisis.

- *Conceptualización de los caracteres*: el análisis estructural no conduce de manera automática a los análisis filogenéticos. La delimitación de los caracteres es fundamental y requiere tomar ciertas decisiones y formular hipótesis de trabajo. Hay que considerar que los caracteres pueden ser vistos como unidades de transformación evolutiva, en que cada estado de carácter deriva de otro estado de carácter. Además, dado que tanto los individuos como los sistemas de órganos son entidades integradas complejas, cualquier división en estados de carácter resulta de un modelo. Una comparación entre diferentes taxones también implica el establecimiento de hipótesis de homología, por lo que es importante discutir la lógica de la definición de caracteres y estados de carácter.
- *Análisis filogenético*: un análisis filogenético es la base de cualquier consideración de cambio evolutivo en un órgano o sistema. Permite contrastar las hipótesis de homología de los estados de carácter según su congruencia con otros caracteres y el principio de parsimonia. Wirkner & Richter (2010) consideraron que tiene poco sentido analizar un solo carácter, por lo que los análisis de evidencia total son el enfoque más apropiado.
- *Interpretación evolutiva*: el objetivo final de la morfología filogenética es reconstruir la evolución de un sistema de órganos e incluso organismos completos, lo cual implica la reconstrucción de las secuencias de los distintos estados de carácter para revelar las series de transformación. Desde el punto de vista técnico estas transformaciones se visualizan fácilmente con programas como MacClade (Maddison & Maddison, 1992) o Mesquite (Maddison & Maddison, 2008).

Wirkner & Richter (2010) usaron este protocolo para analizar la evolución del sistema circulatorio de los Peracarida (Crustacea: Malacostraca). Revisaron la matriz de datos de un análisis anterior (Richter & Scholtz, 2001), a la cual agregaron 22 caracteres nuevos del sistema circulatorio. El análisis resultó en un cladograma más parsimonioso, sobre el cual optimizaron los caracteres analizados y postularon patrones de transformación evolutiva del corazón, ostia, arterias cardíacas, mioarterias y aorta posterior (Fig. 94). Los autores terminaron estableciendo el sistema circulatorio ancestral de los Peracarida y los cambios ocurridos en las líneas que conducen a Amphipoda + Mancoidea, Spelaeogriphacea, Mictacea, Thermosbaenacea, Mancoidea, Tanaidacea + Amphipoda, Cumacea + Isopoda e Isopoda.

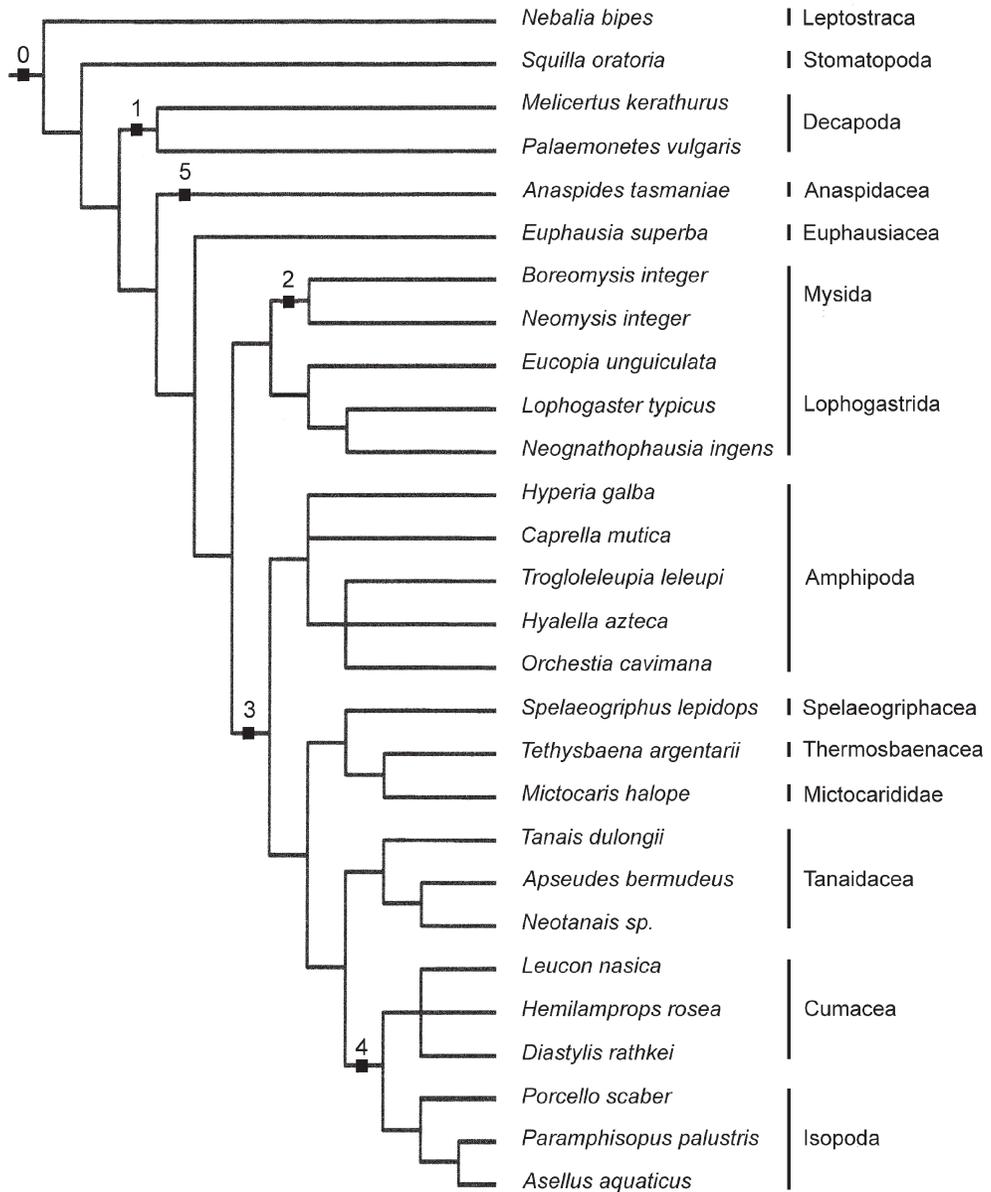


Fig. 94. Cladograma de los Peracarida (Crustacea: Malacostraca) obtenido por Wirkner & Richter (2010), con el patrón de las arterias cardíacas optimizado.

ADAPTACIÓN

La búsqueda de un ajuste adaptativo entre los organismos y su medio es uno de los temas básicos de la biología evolutiva (Harvey & Pagel, 1991; Lewontin, 1978). La adaptación posee tres componentes (Brooks & McLennan, 1991): el origen, la diversificación y el mantenimiento de los caracteres. Los estudios microevolutivos se enfocan en el mantenimiento de los atributos en las condiciones ambientales actuales, observando las interacciones entre organismos y ambiente (Maynard-Smith, 1978; Oster & Wilson, 1978). El estudio de los otros dos componentes, el origen y la diversificación de los caracteres, puede llevarse a cabo dentro de un marco filogenético, que permite contrastar las hipótesis adaptativas (Baum & Larson, 1991; Brooks & McLennan, 1991; Carpenter, 1989; Coddington, 1988, 1990; Grandcolas *et al.*, 1994, 1997; Lauder, 1990).

La contrastación de hipótesis evolutivas en referencia a una hipótesis filogenética es un enfoque pertinente en estudios comparativos (Andersen, 1995; Armbuster, 1992; Ornelas, 1994, 1998). La obtención de cladogramas independientes de las teorías sobre procesos evolutivos hace posible la contrastación de dichas hipótesis. Los procesos pueden ser contrastados con los patrones generales de los cladogramas, que resumen la evidencia filogenética (Cigliano & Morrone, 2000).

Los caracteres adaptativos son aquellos que poseen una utilidad actual al proporcionar una ventaja adaptativa y que fueron generados históricamente mediante la selección natural (Gould & Vrba, 1982). El protocolo básico para reconocer caracteres adaptativos posee tres pasos (Baum & Larson, 1991):

- Identificar aquellos linajes en los cuales la transformación es evidente.
- Optimizar la capacidad funcional de la hipótesis filogenética para determinar la secuencia de su transformación.
- Determinar el cambio ambiental vinculado con las relaciones filogenéticas de los taxones en el cladograma.

El objetivo de este protocolo es identificar la existencia de un cambio en el régimen selectivo, dónde ocurrió este cambio en la filogenia y si la transformación y el cambio de función concuerdan o no (Fig. 95). Si la transformación y la función corresponden, hubo adaptación (Fig. 95a); si la transformación es anterior a la función, hubo exaptación (Fig. 95b); y si la función precede a la transformación, es irrelevante (Fig. 95c). Las adaptaciones pueden resultar autapomórficas (en una sola especie) o sinapomórficas (en un clado), pero siempre debe haber un cambio ambiental concordante.

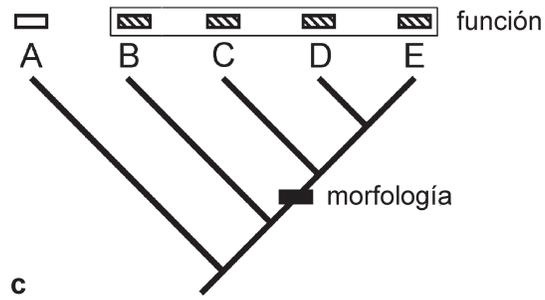
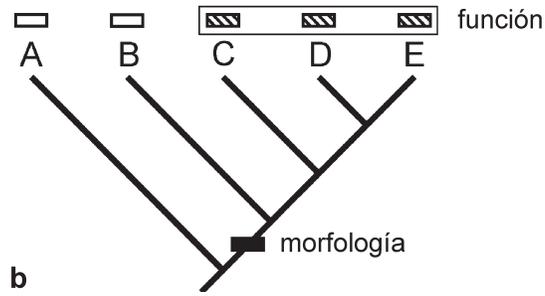
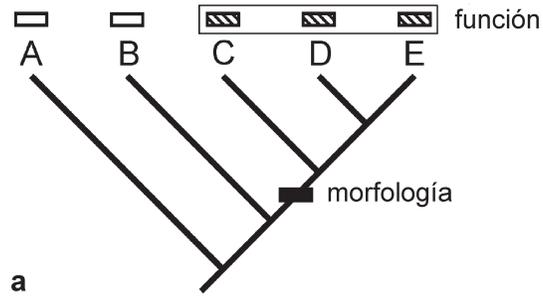


Fig. 95. Correlación entre morfología y función. a, adaptación; b, exaptación; c, irrelevante.

Prueba de hipótesis adaptativas

Con el objeto de contrastar el origen de un carácter supuestamente adaptativo en un marco filogenético se comienza por optimizar sus estados de carácter en el cladograma (Brooks & McLennan, 1991; Carpenter, 1989; Mickevich & Weller, 1990), minimizando el número de pasos involucrados (Donoghue, 1989; Hills & Green, 1990; Wenzel & Carpenter, 1994). A continuación proporciono algunos ejemplos de este procedimiento (Cigliano & Morrone, 2000).

El cladograma de la figura 96a-b muestra la distribución de un carácter binario con los estados *a* y *b*. Para optimizarlo se requieren dos pasos:

- *Generalizar hacia abajo*: rotular los nodos, comenzando desde el nodo correspondiente al grupo menos inclusivo considerando la intersección de los estados de carácter de los nodos o ramas a los cuales conduce: (a) si los nodos o ramas son ambos *a*, o *a* y *a, b*, rotularlo *a*; (b) si los nodos o ramas son ambos *b*, o *b* y *a, b*, rotularlo *b*; (c) si los dos nodos o ramas tiene rótulos diferentes (uno *a* y otro *b*), rotularlo *a, b*; y (d) continuar el procedimiento hasta la raíz del cladograma (Fig. 96a).
- *Predecir hacia arriba*: moverse desde la raíz hacia arriba, resolviendo la ambigüedad al comparar los nodos ambiguos (*a, b*) con los situados por debajo de ellos (Fig. 96b). En el ejemplo, solo hay un nodo ambiguo y dado que el nodo situado por encima es *a*, lo rotulamos *a*. Ahora que todos los nodos están resueltos, el carácter queda optimizado con la condición ancestral *a*, que cambió a *b* en el ancestro de las dos especies que poseen el estado de carácter *b*.

El cladograma de la figura 96c-d muestra una situación más compleja. Se siguen los mismos dos pasos:

- *Generalizar hacia abajo*: rotular los nodos, comenzando con el nodo correspondiente al grupo menos inclusivo siguiendo la lógica del ejemplo anterior (Fig. 96c). De acuerdo con este cladograma, tres nodos se rotulan *a*, dos se rotulan *b* y tres son ambiguos (*a, b*).
- *Predecir hacia arriba*: cuando se procede con este paso, la solución indica que *a* es plesiomórfico, cambió a *b* en dos nodos independientes y luego revirtió a *a* (Fig. 96d). Este resultado implica que no todas las especies con el estado *a* lo heredaron del mismo ancestro.

El cladograma de la figura 96e-f muestra la distribución de un carácter multiestado con los estados *c*, *d* y *e*. Su optimización requiere los mismos pasos:

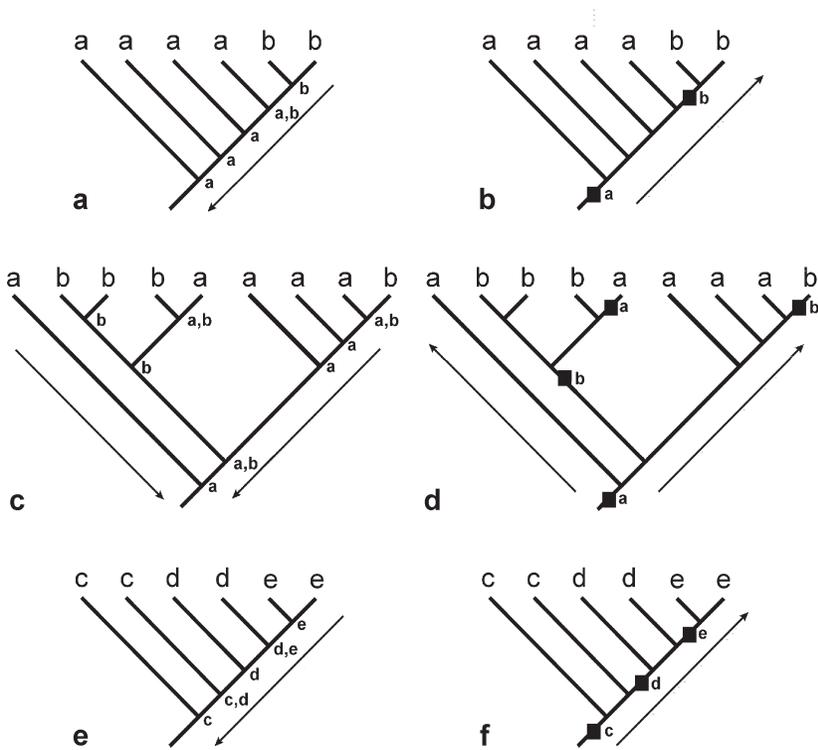


Fig. 96. Optimización de caracteres. a-b, carácter binario; c-d, ejemplo más complejo de un carácter binario; e-f, carácter multiestado.

- *Generalizar hacia abajo:* rotular los nodos igual que en los ejemplos anteriores (Fig. 96e). El nodo basal se rotula *c*, y los siguientes son ambiguo (*c, d*), *d*, ambiguo (*d, e*) y *e*.
- *Predecir hacia arriba:* moverse de la raíz hacia arriba resolviendo las ambigüedades (Fig. 96f). Ahora que se resolvieron los estados de los nodos, se concluye que el carácter posee la condición ancestral *c*, que luego cambia a *d* y finalmente cambia a *e*.

Ahora examinemos un ejemplo de aplicación. Lewontin (1978) hipotetizó que dentro de los rinocerontes (Perissodactyla: Rhinocerotidae), el cuerno único de *Rhinoceros* y los dos cuernos de *Ceratotherium*, *Dicerorhinus* y *Diceros* representaban dos adaptaciones diferentes, que evolucionaron independientemente para permitir la defensa en contra de los depredadores. Si se

optimiza este carácter en un cladograma de la familia Rhinocerotidae (Fig. 97), que incluye los taxones actuales y fósiles (Cerdeño, 1995), se ve que la presencia de dos cuernos es de hecho la sinapomorfía más antigua y que el cuerno único evolucionó a partir de ella independientemente, por pérdida de un cuerno, en dos clados diferentes. Por ello, la hipótesis de Lewontin (1978) del origen independiente resulta incorrecta.

EJERCICIO 38

A partir de la siguiente matriz de datos de un grupo hipotético de plantas, construye el cladograma correspondiente:

| | |
|------|---------------------|
| Raíz | 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| A | 0 1 0 1 1 0 0 1 0 0 |
| B | 0 0 0 1 1 0 0 1 0 0 |
| C | 0 0 1 1 0 1 1 0 1 0 |
| D | 0 0 1 1 0 1 1 0 1 1 |
| E | 1 1 1 1 0 1 1 0 1 1 |
| F | 1 1 1 1 0 0 1 0 1 1 |

Si las especies A, B y C son terrestres y las especies D, E y F son acuáticas, optimiza los siguientes caracteres de sus frutos para determinar si alguno de ellos podría deberse a la adaptación de las plantas a su ambiente.

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

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

Forma: alargada (A, B, F) y redondeadas (C, D, E).

EJERCICIO 39

A partir del cladograma obtenido en el ejercicio anterior, determina la secuencia temporal de los siguientes estados de caracteres:

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

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

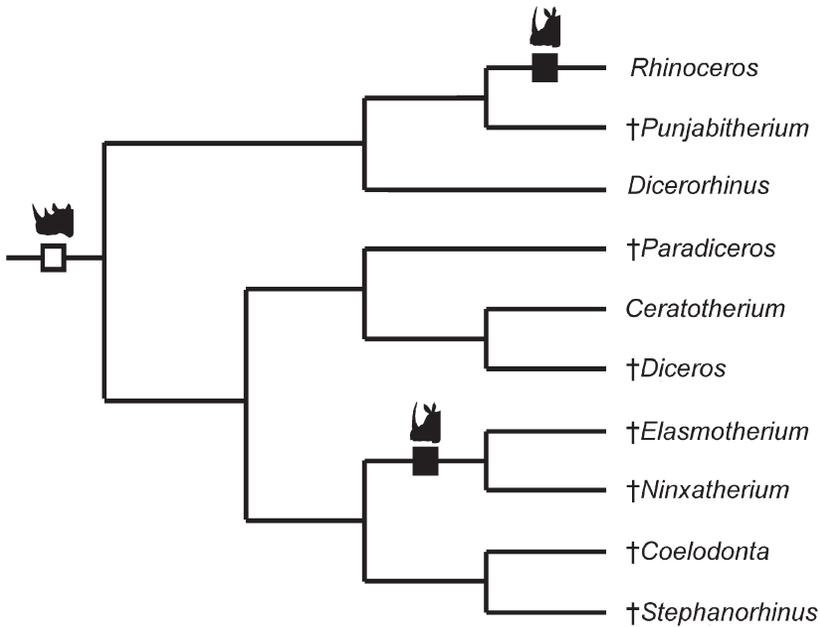


Fig. 97. Cladograma de Rhinocerotidae, con el número de cuernos optimizado sobre el mismo (modificado de Cerdeño, 1995).

Diversificación adaptativa

Consiste en la diversificación de las especies de un clado para explotar diferentes nichos ecológicos (Futuyma, 1986). Ejemplos clásicos son las aves de la familia Drepanididae de Hawai o los pinzones de Darwin de las Islas Galápagos. Algunos cambios adaptativos que ocurrieron tempranamente en el ancestro del grupo podrían constituir la *innovación clave* que permitió la diversificación (Brooks & McLennan, 1991). Se han utilizado comparaciones entre grupos hermanos para investigar la hipótesis según la cual se asocia una innovación clave con la diversificación de un clado (de Queiroz, 1998; Farrell *et al.*, 1992; Mitter *et al.*, 1988). El procedimiento para postular diversificación adaptativa consta de tres pasos (Miles & Dunham, 1993):

- Especificar los grupos monofiléticos donde el carácter haya evolucionado independientemente.

- Determinar los grupos hermanos que carecen de dicho carácter.
- Comparar la riqueza específica o alguna otra medida de diversificación de los grupos hermanos para determinar si la diversidad del clado, junto con la adaptación, contrasta con la de su grupo hermano, que por definición tuvo el mismo tiempo para especiar.

Un ejemplo es la familia Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea), donde el desarrollo de un rostro sexualmente dimórfico empleado por la hembra para excavar en angiospermas un sitio donde oviponer ha sido considerado como la innovación clave que se asoció con su diversificación (Anderson, 1993, 1995). Después de optimizar el carácter “oviposición endofítica en angiospermas” en el cladograma de los Curculionoidea (Kuschel, 1995) y examinar el número de especies de cada clado, se deduce que el clado que comprende las cinco subfamilias de Curculionidae con rostro sexualmente dimórfico (hembras con rostro más largo que los machos) comprende el 59% de las especies de Curculionoidea. Los Curculionoidea más basales no usan el rostro con este fin u oviponen en helechos o gimnospermas (Anderson, 1995; Howden, 1995). Así pues, el utilizar el rostro para oviponer en angiospermas provee una mejor protección a los huevos y permite a las larvas alimentarse de los tejidos de las plantas, habiendo permitido su enorme diversificación (Andersson, 1995). Esto ha sido corroborado con estudios filogenéticos más recientes (Marvaldi *et al.*, 2002).

EJERCICIO 40

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

| | |
|-------------------------|-----------------|
| Raíz | 0 0 0 0 0 0 0 |
| <i>Molothrus aeneus</i> | 1 0 0 1 0 1 1 1 |
| <i>M. ater</i> | 1 1 1 1 0 1 1 1 |
| <i>M. bonariensis</i> | 1 1 0 1 1 1 1 1 |
| <i>M. oryzivora</i> | 1 0 1 0 0 1 0 1 |
| <i>M. rufoaxillaris</i> | 1 0 0 0 1 0 0 0 |

Si las especies de *Molothrus* poseen el siguiente número de especies de huéspedes:

Molothrus aeneus: 71, *M. ater*: 216, *M. bonariensis*: 176, *M. oryzivora*: 7 y *M.*

rufoaxillaris: 1, ¿existe una secuencia de especialización o generalización en la diversidad de huéspedes?

Convergencia adaptativa

La evolución convergente de caracteres similares en clados diferentes es una de las evidencias más claras de la adaptación, a pesar de que no es usualmente formulada en un contexto filogenético (Brooks & McLennan, 1991). Una hipótesis filogenética puede emplearse para contrastar estas hipótesis, optimizando caracteres adaptativos en un cladograma y luego analizando la similitud entre los hábitats donde se encuentran los taxones (Morrone, 2000).

Un ejemplo interesante es el género de plantas *Montanoa* (Asteraceae), analizado por Funk (1982). Este taxón posee 30 especies, 25 de las cuales son arbustos o lianas y cinco árboles de unos 30 m de altura. Los árboles crecen en bosques nublados de montaña y son poliploides. Asimismo pertenecen a cuatro clados diferentes (Fig. 98) y sus especies hermanas son arbustos que se encuentran a altitudes menores. Podría hipotetizarse una adaptación convergente de estas especies a hábitats de bosques; sin embargo, la comprensión de los constreñimientos de desa-

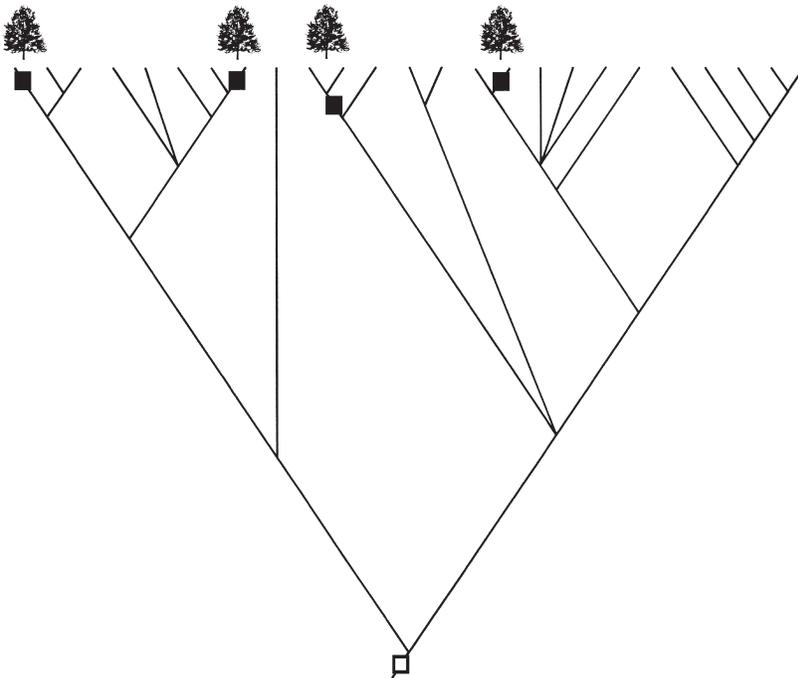


Fig. 98. Cladograma de las especies de *Montanoa* (Asteraceae) con las especies de árboles representadas sobre el mismo (modificado de Funk & Brooks, 1990).

rrollo podría permitirnos postular una hipótesis más interesante (Funk & Brooks, 1990). En las Asteraceae, los poliploides son usualmente de mayor tamaño que los diploides, por lo que ser árboles sería más una consecuencia de la mayor ploidía. Por otro lado, las Asteraceae leñosas conducen agua de manera menos eficiente que otras plantas, por lo que los árboles solo sobreviven en ambientes húmedos como los bosques nublados. Por ello, las especies poliploides de *Montanoa* tienen menor posibilidad de sobrevivir fuera de bosques nublados (Funk, 1982).

Método comparativo

Otro enfoque para estudiar hipótesis adaptativas es el *método comparativo* (Diniz-Filho, 2000; Harvey & Pagel, 1991), el cual emplea hipótesis filogenéticas para distinguir los atributos debidos a ancestría común de los debidos a adaptación. Algunos de los métodos propuestos por Harvey & Pagel (1991) requieren de hipótesis filogenéticas con longitudes de ramas y probabilidades de cambio, mientras que otros necesitan modelos estadísticos específicos.

Un problema comparativo sencillo consiste en examinar las distribuciones de dos o más caracteres fenotípicos a lo largo de varios taxones para identificar correlaciones que implicarían relaciones causales (Avice, 2006). El método de los contrastes independientes (Felsenstein, 1985b) se emplea para determinar si existe dependencia filogenética o no entre los atributos analizados. Solo luego de haber demostrado la falta de independencia entre linajes es que podremos considerar razones para una correlación evolutiva genuina entre caracteres. Como ejemplo hipotético, consideremos el cladograma de cuatro especies para las cuales se han medido los caracteres x y y (Fig. 99a). Se pueden analizar tres contrastes diferentes:

- d1: diferencia entre A y B; para $x = 24 - 20 = 4$, para $y = 9 - 7 = 2$
- d2: diferencia entre C y D; para $x = 40 - 30 = 10$, para $y = 20 - 14 = 6$
- d3: diferencia entre AB (media de A y B) y CD (media de C y D); para $x = 35 - 22 = 13$, para $y = 17 - 8 = 9$

El resultado es una tabla de contrastes independientes para x y y (Fig. 99b). Al ser representados en un diagrama de coordenadas, revelan que existe una asociación evolutiva entre ambos caracteres analizados (Fig. 99c).

Giannini & Goloboff (2010) propusieron un procedimiento comparativo alternativo, que optimiza dos caracteres continuos en un cladograma para generar pares de datos para un análisis de regresión o correlación.

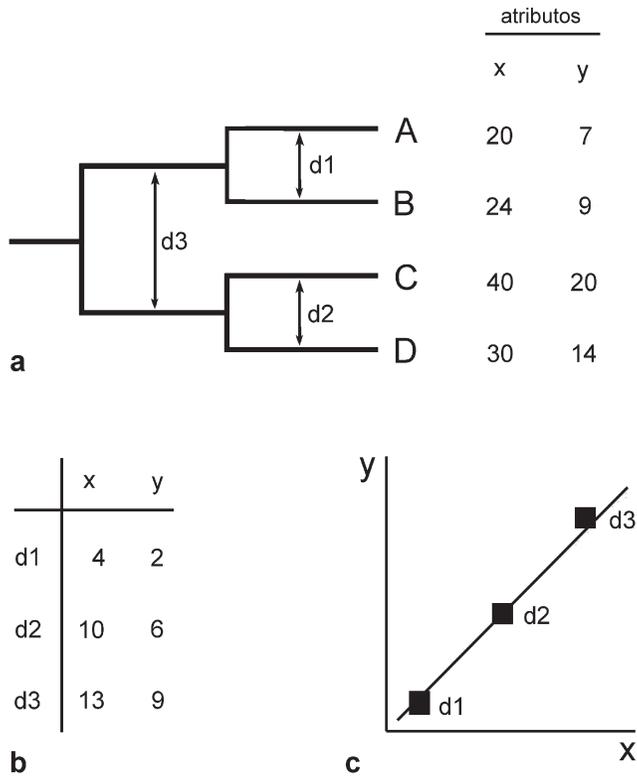


Fig. 99. Comparación de atributos por contrastes independientes. a, hipótesis filogenética y medidas de dos atributos; b, tabla de contrastes independientes; c, gráfico bivariado de los contrastes independientes (modificado de Avise, 2006).

COEVOLUCIÓN

El término *coevolución* fue acuñado por Ehrlich & Raven (1964) para referirse a las respuestas adaptativas recíprocas en dos linajes que interactúan ecológicamente (Futuyma & Slatkin, 1983; Nitecki, 1983). La coevolución implica dos grandes interrogantes: ¿porqué dos o más especies diferentes coexisten? y ¿por qué interactúan de la manera que lo hacen? (Funk & Brooks, 1990). Un marco filogenético permite integrar datos sistemáticos y ecológicos para determinar cómo se asocian las especies entre sí (coespeciación) y cómo interactúan (coadaptación) (Brooks & McLennan, 1991; Morrone, 2000; Wiley, 1987b).

Coespeciación

Existen dos procesos principales que conducen a la coespeciación entre dos linajes: (1) descendencia, cuando se asoció el ancestro y las especies heredaron dicha asociación; y (2) colonización, cuando las especies de un linaje se transfirieron o dispersaron a las especies del otro linaje. De igual manera, la comparación de las hipótesis filogenéticas de huéspedes y asociados muestra diferentes posibilidades (Page, 1994a) (Fig. 100):

- *Coespeciación estricta*: cada evento de especiación en el huésped corresponde a un evento de especiación en el asociado (Fig. 100a).
- *Especiación independiente del asociado*: un evento de especiación en el asociado no corresponde con un evento de especiación en el huésped (Fig. 100b).
- *Especiación independiente del huésped*: un evento de especiación en el huésped no corresponde con un evento de especiación en el asociado (Fig. 100c).
- *Coespeciación subsiguiente a la especiación independiente del huésped*: un evento de especiación del asociado ocurrió con posterioridad a la especiación del huésped (Fig. 100d).
- *Especiación independiente seguida de pérdida del asociado*: la especiación del huésped es seguida de la extinción de algunos asociados (Fig. 100e).
- *Colonización*: uno o más especies de asociados colonizan al huésped (Fig. 100f).

Existen diferentes métodos para analizar la coespeciación. Dos de los más frecuentes son el análisis de parsimonia de Brooks y el análisis de árboles reconciliados (Morrone, 2000).

Análisis de parsimonia de Brooks

Fue propuesto por Wiley (1987b, 1988a, b), basándose en las ideas desarrolladas inicialmente por Brooks (1981, 1985) para la ecología histórica, y más tarde modificado por Brooks (1990).

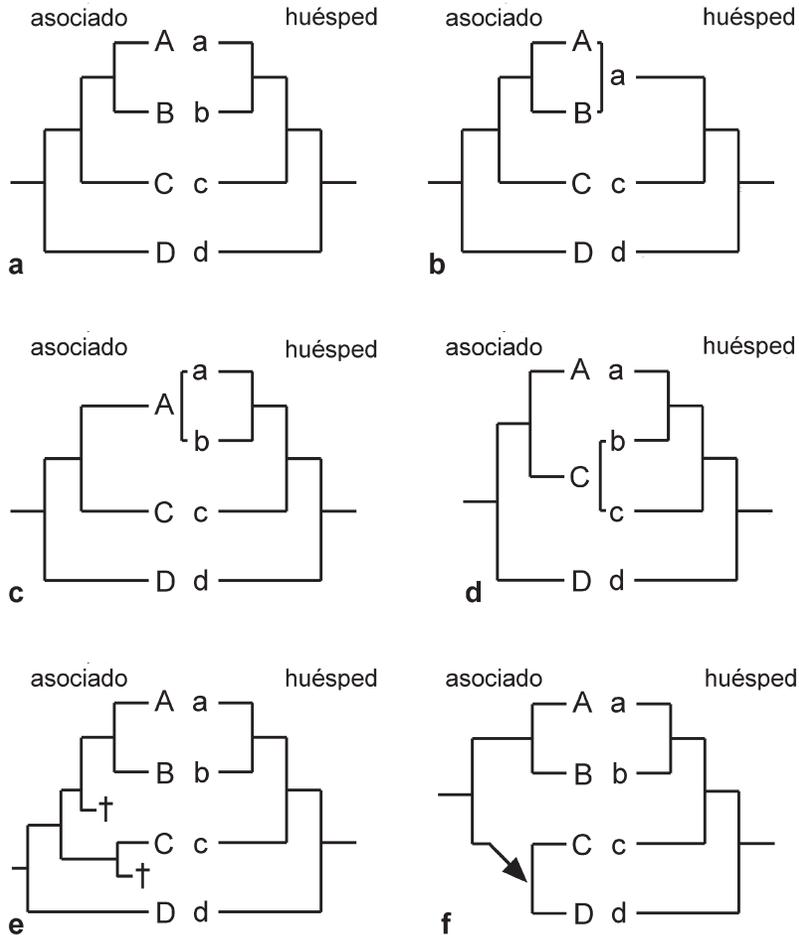


Fig. 100. Comparación entre filogenias de asociados y huéspedes. a, coespeciación estricta; b, especiación independiente del asociado; c, especiación independiente del huésped; d, coespeciación subsiguiente a la especiación independiente del huésped; e, especiación independiente seguida de pérdida del asociado; f, colonización.

El análisis de parsimonia de Brooks (BPA por sus siglas en inglés) consiste en un análisis de parsimonia de los cladogramas de huéspedes y asociados que se codifican como variables binarias y se analizan como caracteres. Los pasos de este método (Morrone, 2000) son los siguientes (Fig. 101):

- Marcar los componentes en los cladogramas de los asociados; en este ejemplo, tres géneros parasitan el mismo huésped (Fig. 101a-c). Marcar las especies terminales de parásitos que parasitan dos o más especies de huésped (especie b en el cladograma de la figura 101b y especie d en el cladograma de la figura 101c) como componentes adicionales (esto se llama supuesto 0).
- Construir una matriz de datos, donde las filas representen los componentes de las especies de huéspedes y la columnas los componentes de las especies de asociado (Fig. 101d). Se coloca un 1 si la especie de asociado se encuentra en el componente, un 0 si está ausente y un “?” si la especie no se encuentra en ese cladograma de asociados en particular.
- Obtener el cladograma más parsimonioso (Fig. 101e).
- Comparar las relaciones filogenéticas en el cladograma obtenido con aquellas del taxón de huéspedes. Si ambas hipótesis filogenéticas coinciden, entonces asumimos coespeciación; si no, asumimos que hubo colonización. Los paralelismos se interpretan como eventos de colonización (2 en la figura 101e) y las reversiones como eventos de extinción.

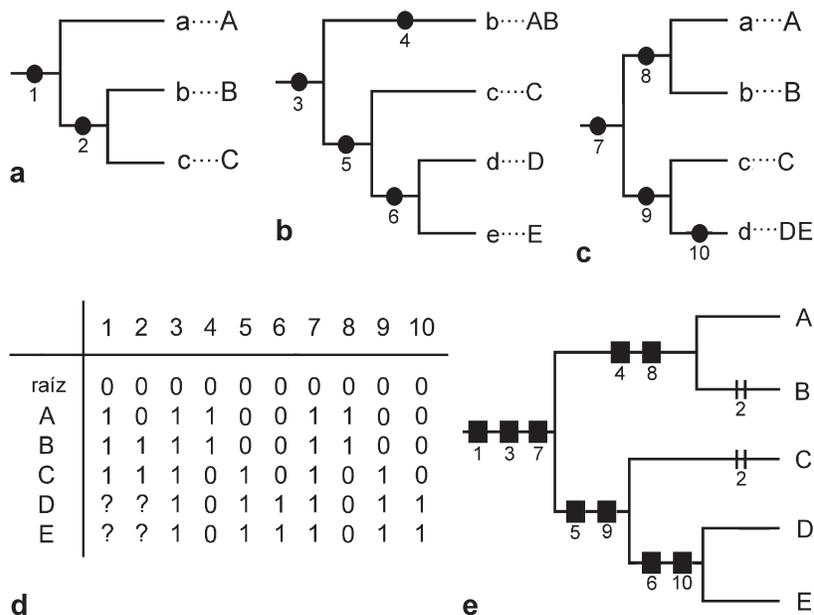


Fig. 101. Análisis de parsimonia de Brooks para analizar coespeciación. a-c, cladogramas de tres taxones de parásitos; d, matriz de datos; e, cladograma obtenido.

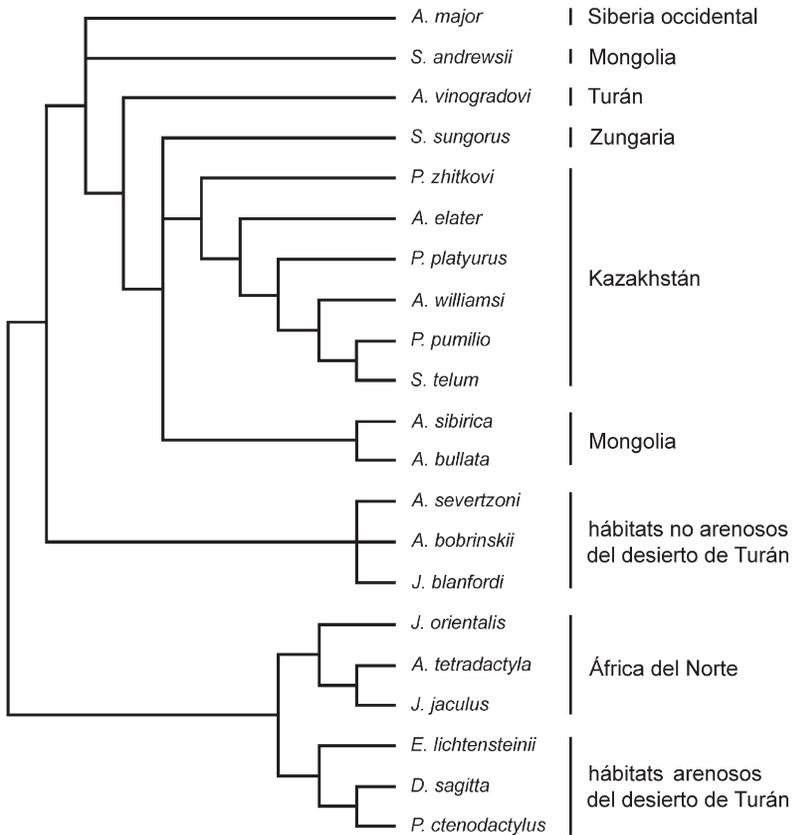


Fig. 102. Coespeciación entre jerbos y pulgas. Cladograma de consenso obtenido del análisis de parsimonia de Brooks para las especies de jerbos usando información de las pulgas (modificado de Krasnov & Shenbrot, 2002).

Este método se puede aplicar con cualquier programa filogenético. Un ejemplo de la aplicación del BPA es el análisis de Krasnov & Shenbrot (2002) de la asociación entre jerbos (Rodentia) paleárticos y las pulgas (Siphonaptera) que los parasitan. Los autores utilizaron un cladograma previo de los jerbos y obtuvieron un cladograma para las pulgas. El BPA resultó en tres cladogramas más parsimoniosos (Fig. 102), que resultaron altamente incongruentes con la filogenia del huésped. Krasnov & Shenbrot (2002) concluyeron que la historia evolutiva de esta asociación se caracteriza por la colonización más que por la coespeciación. Además, encontraron que las especies de hábitats similares y la misma distribución geográfica tendían a agruparse.

EJERCICIO 41

Existen varias especies de ácaros parásitos de primates en América, pertenecientes a las familias Psoroptidae, Atopomelidae y Audycoptidae. OConnor (1988) revisó varias de estas especies y analizó las relaciones con sus huéspedes. A partir de la siguiente matriz de datos de seis géneros de la subfamilia Cebalginae (Psoroptidae), obtén el cladograma correspondiente:

| | |
|-----------------------|-----------------|
| raíz | 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| <i>Alouattalges</i> | 1 0 1 1 0 0 1 0 |
| <i>Cebalges</i> | 1 1 0 1 1 1 1 1 |
| <i>Cebalgoides</i> | 1 0 0 1 1 0 1 1 |
| <i>Fonsecalges</i> | 1 1 0 1 1 1 1 1 |
| <i>Procebalges</i> | 0 1 0 1 0 0 0 0 |
| <i>Schizopodalges</i> | 1 0 1 1 0 0 1 0 |

Considerando que las especies de dichos géneros parasitan los siguientes taxones de monos, construye una matriz en que los géneros de monos sean las filas y los componentes que expresen las relaciones entre las especies de parásitos las columnas y obtén el cladograma correspondiente:

Familia Callithricidae

Callithrix: *Fonsecalges*

Sanguinus: *Cebalgoides*

Familia Cebidae

Alouatta: *Alouattalges*

Cebus: *Cebalgoides* y *Cebalges*

Pithecia: *Procebalges*

Lagothrix: *Schizopodalges*

Saimiri: *Fonsecalges*

A partir de la comparación de ambos cladogramas, determina si ha habido coespeciación o colonización.

Análisis de árboles reconciliados

Este método fue propuesto por Page (1993a, b, 1994b), basándose en la idea de “reconciliar” los cladogramas de diferentes taxones al maximizar la codivergencia (historia compartida) y minimizar las pérdidas (extinciones o taxones no colectados) y duplicaciones (eventos de especiación de los asociados independientemente de los huéspedes). Fue desarrollado independientemente en la sistemática molecular, parasitología y biogeografía evolutiva como una manera de describir asociaciones históricas entre genes y organismos (Goodman *et al.*, 1979), parásitos y huéspedes (Mitter & Brooks, 1983) y taxones y áreas (Page, 1990; Page & Charleston, 1998), respectivamente. Fue formalizado por Page (1994a, b) como un método general que maximiza la codivergencia entre los cladogramas de distintos taxones y minimiza las pérdidas y duplicaciones.

Cuando hay correspondencia entre los cladogramas de los huéspedes y asociados, estos se reconcilian fácilmente (Fig. 103a). Sin embargo, con frecuencia no existe una correspondencia completa entre los cladogramas y para reconciliarlos es preciso duplicar algunos componentes (Fig. 103b). La codivergencia equivale a la coespeciación, las duplicaciones equivalen a la especiación de los parásitos sin especiación de los huéspedes, la transferencia horizontal equivale a la colonización y las pérdidas equivalen a extinciones.

Los pasos del análisis de árboles reconciliados son los siguientes:

- Obtener los cladogramas de los taxones de huéspedes y asociados.
- Superponer cada componente de un cladograma en los componentes de los otros.
- Asumir codivergencia máxima y no dispersión, atribuyendo las diferencias entre los cladogramas a eventos de duplicación y/o extinción.
- Elegir la reconstrucción que implique la codivergencia máxima y el mínimo de pérdidas y duplicaciones.

Es posible utilizar este método con el programa Component 2.0 (Page, 1993a). Los datos son ingresados con el formato Nexus (Maddison *et al.*, 1997), con el siguiente formato:

```
#NEXUS
[Datos de Hafner & Nadler]
BEGIN TAXA;
[Ocho especies de tuzas de los géneros Thomomys, Geomys y Orthogeomys]
DIMENSIONS NTAX=8;
TAXLABELS
```

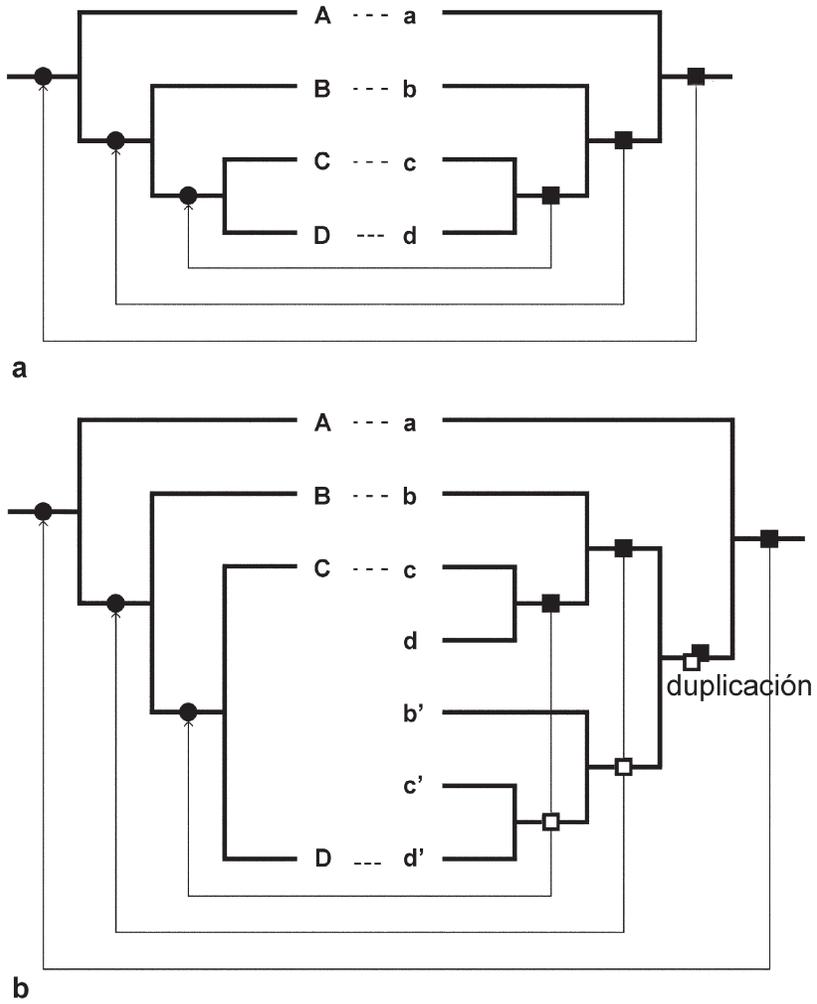


Fig. 103. Análisis de árboles reconciliados. a, ejemplo con codivergencia total; b, ejemplo donde no hay codivergencia total y es necesario duplicar un componente para reconciliar ambos cladogramas.

T._talpoides
T._bottae
G._bursarius
O._hispidus
O._cavator
O._underwoodi
O._cherriei
O._heterodus;
ENDBLOCK;
BEGIN DISTRIBUTION;
[10 especies de piojos de los géneros *Thomomydoecus* y *Geomydoecus* y las tuzas que parasitan]
TITLE = '*Geomydoecus*';
NTAX=10;
RANGE
[piojos] [tuzas]
Th._wardi : *T._talpoides*,
Th._minor : *T._bottae*,
G._thomomyus : *T._talpoides*,
G._actuosi : *T._bottae*,
G._ewingi : *G._bursarius*,
G._chapini : *O._hispidus*,
G._panamensis : *O._cavator*,
G._setzeri : *O._underwoodi* *O._cherriei*,
G._cherriei : *O._cherriei*,
G._costaricensis: *O._heterodus*
;
[cladograma de los piojos]
TREE lice = ((1,2),((3,(4,5)),(6,((7,8),(9,10)))));
ENDBLOCK;
BEGIN TREES;
[cladograma de las tuzas]
TREE gophers = ((1,2),(3,(4,(5,(6,(7,8))))));
ENDBLOCK;

Un ejemplo de la aplicación del análisis de árboles reconciliados es la coevolución de las especies del género *Ficus* (Moraceae) y algunos clados de avispas (Hymenoptera), que involucran interacciones planta-polinizador, planta-parásito y polinizador-parasitoide. Luego de reconciliar los cladogramas, Jackson (2004) concluyó que las avispas polinizadoras mostraban codivergencia significativa (Fig. 104), lo cual indicaría una relación antigua. Las avispas parásitas y parasitoides, por el contrario, no exhibieron codivergencia importante, con numerosas pérdidas y colonizaciones.

Coadaptación

La adaptación mutua entre linajes se manifiesta en el grado en que las especies que coespecian se afectan adaptativamente entre sí (Brooks, 1979; Brooks & McLennan, 1991; Wanntorp *et al.*, 1990). Hay tres modelos básicos para explicar la coadaptación:

- *Coespeciación alopátrida*: asume que huéspedes y asociados comparten recursos, prediciendo así la congruencia entre sus hipótesis filogenéticas (Brooks & McLennan, 1991). Esta asociación puede ser constreñida adaptativamente, cuando los caracteres son filogenéticamente conservadores y la asociación es plesiomórfica (Fig. 105a); o conducida adaptativamente, cuando los caracteres evolucionan paralelamente en huéspedes y asociados (Fig. 105b). La última representa una señal más clara de que los patrones observados no son casuales.
- *Colonización o rastreo de recursos*: considera que los huéspedes son recursos que los asociados han rastreado a lo largo de su evolución (Kethley & Johnston, 1975). Puede ocurrir por colonización secuencial, donde la diversificación de los asociados tiene lugar luego de la radiación de los huéspedes, como en la coevolución planta-insecto.
- *Carrera de armamentos o exclusión*: la asociación se mantiene por respuestas adaptativas mutuas de defensa y contradefensa (Berenbaum, 1983; Ehrlich & Raven, 1964). Un ejemplo lo constituyen los insectos fitófagos y las plantas sobre las que se alimentan. Los insectos reducen la adecuación de sus plantas huéspedes, las cuales al azar adquieren mecanismos de defensa que las hace poco palatables para esos insectos. Eventualmente algunos insectos mutan y se sobreponen a la defensa, pudiendo alimentarse sobre la planta previamente protegida. Las nuevas especies de insecto pueden especializarse sobre la planta y comenzar un nuevo ciclo.

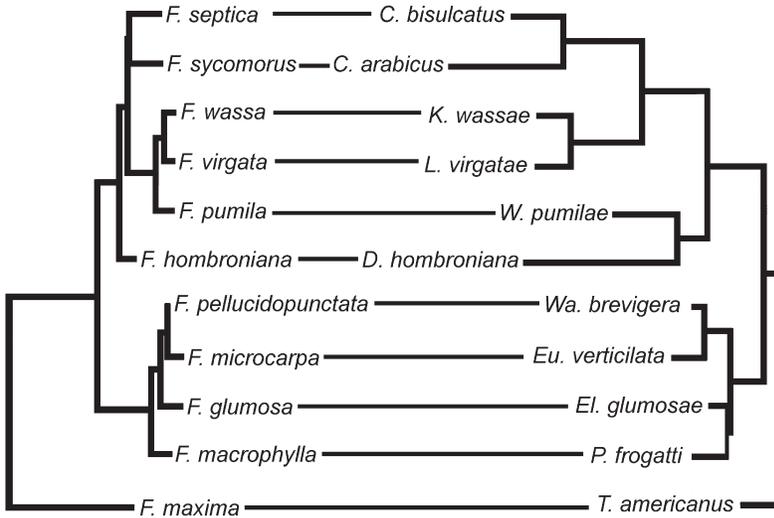


Fig. 104. Reconciliación entre *Ficus* (izquierda) y Agaonidae (derecha) (modificado de Jackson, 2004).

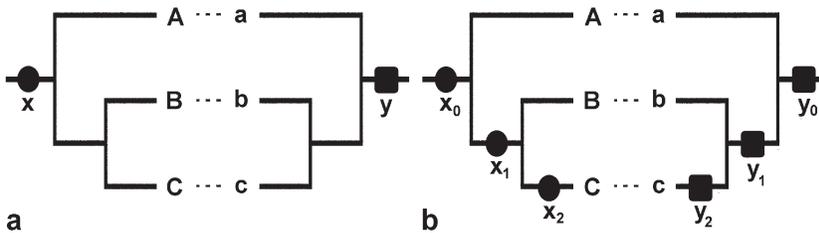


Fig. 105. Potencial para la coadaptación en el marco de la coespeciación. a, caracteres coadaptados conservados plesiomórficamente; b, caracteres coadaptados divergentes en ambos linajes.

BIOGEOGRAFÍA EVOLUTIVA

La biogeografía es el estudio de la distribución geográfica de los taxones y sus atributos en espacio y tiempo (Hausdorf & Hennig, 2007). Además de reconocer los patrones de distribución de plantas, animales y otros organismos, los biogeógrafos identifican unidades bióticas para proporcionar regionalizaciones, postulan hipótesis sobre los procesos que causaron dichos patrones, ayudan a predecir las consecuencias de cambios planetarios globales y seleccionan áreas para conservación. La biogeografía es practicada por sistemáticos, ecólogos, paleontólogos, antropólogos, naturalistas y geógrafos, entre otros, por lo que es tan heterogénea en sus principios y métodos y carece de la unidad conceptual de otras disciplinas (Morrone, 2009).

Durante los siglos XIX y XX, los biogeógrafos debatieron acerca de los mecanismos de la evolución biótica, pero en años recientes se ha concluido que tanto la dispersión como la vicarianza son procesos relevantes (Brooks & McLennan, 2001). Bajo condiciones climáticas y geográficas favorables, los organismos expanden activamente su distribución geográfica de acuerdo con su capacidad de dispersión hasta adquirir lo que constituye su distribución ancestral (dispersión). Cuando los organismos han ocupado todo el espacio disponible, su distribución puede estabilizarse y permitir el aislamiento de poblaciones en distintos sectores del área, además de la consiguiente diferenciación de nuevas especies a partir de la aparición de barreras geográficas (vicarianza). Para analizar los patrones bióticos es preciso formular preguntas específicas, determinar cuál es el método más adecuado para responderlas y luego integrarlas en un modelo coherente.

La biogeografía evolutiva integra datos distribucionales, filogenéticos, moleculares y paleontológicos para descubrir patrones bióticos y señalar los cambios históricos que los habrían causado (Morrone, 2009). Este enfoque sigue cinco pasos; cada uno corresponde a preguntas, métodos y técnicas particulares: (1) la panbiogeografía y los métodos para identificar áreas de endemismo permiten identificar componentes bióticos, que son las unidades básicas de la biogeografía evolutiva; (2) la biogeografía cladística utiliza datos filogenéticos para contrastar las relaciones históricas entre los componentes bióticos; (3) de acuerdo con los resultados de estos análisis, se formula una regionalización biogeográfica; (4) la filogeografía intraespecífica, los relojes moleculares y los fósiles pueden incorporarse para ayudar a identificar los diferentes cenocrones que se integraron en los componentes biótico; y (5) finalmente, el conocimiento geológico y biológico disponible puede integrarse para construir un escenario geobiótico que explique cómo evolucionaron los componentes bióticos analizados. Este enfoque no implica que cada biogeógrafo debe seguir todos los pasos, sino que cada uno puede formular una

pregunta específica, elegir el método para responderla y al acumularse los diferentes análisis después de cierto tiempo, integrarlos en teorías coherentes.

Los tres primeros pasos de la biogeografía evolutiva (identificación de componentes bióticos, contrastación de sus relaciones e identificación de cenocrones) se formalizan en un marco filogenético.

Identificación de componentes bióticos

Los componentes bióticos son conjuntos de taxones integrados espaciotemporalmente que coexisten en ciertas áreas (Morrone, 2009). Los componentes bióticos se pueden representar en el mapa de dos maneras diferentes: trazos generalizados y áreas de endemismo. Los primeros son estudiados por la panbiogeografía, mientras que las segundas son las unidades básicas de la biogeografía cladística.

La panbiogeografía enfatiza la dimensión espacial o geográfica de la biodiversidad para permitir una mejor comprensión de patrones y procesos evolutivos (Morrone & Crisci, 1990; Craw *et al.*, 1999; Croizat, 1958, 1964). Un análisis panbiogeográfico comprende tres pasos (Fig. 106):

- Construcción de trazos individuales para dos o más taxones (Fig. 106a-f).
- Obtención de trazos generalizados con base en la comparación de los trazos individuales (Fig. 106g).
- Identificación de nodos en las áreas donde distintos trazos generalizados se superponen (Fig. 106h).

Los trazos individuales son las coordenadas espaciales primarias de especies o taxones supra-específicos (Craw *et al.*, 1999), los cuales son representados en un mapa como cladogramas no enraizados que unen las diferentes localidades donde el taxón fue colectado de acuerdo con un criterio de distancia mínima. Para dibujar un trazo individual, se elige cualquier localidad y se conecta por una línea con la localidad más cercana; luego se sigue este procedimiento hasta que todas las localidades estén unidas y la suma de todos los segmentos sea mínima. Estos trazos individuales pueden orientarse formulando una hipótesis sobre la secuencia de disyunciones implicadas en el taxón. Una manera de orientar un trazo es designando una línea de base, aquella que representa una correlación espacial entre este y un atributo geológico o tectónico. A escala global las cuencas marinas u oceánicas pueden ser consideradas como líneas de base, mientras que a escalas menores podemos considerar algunos atributos geológicos evidentes

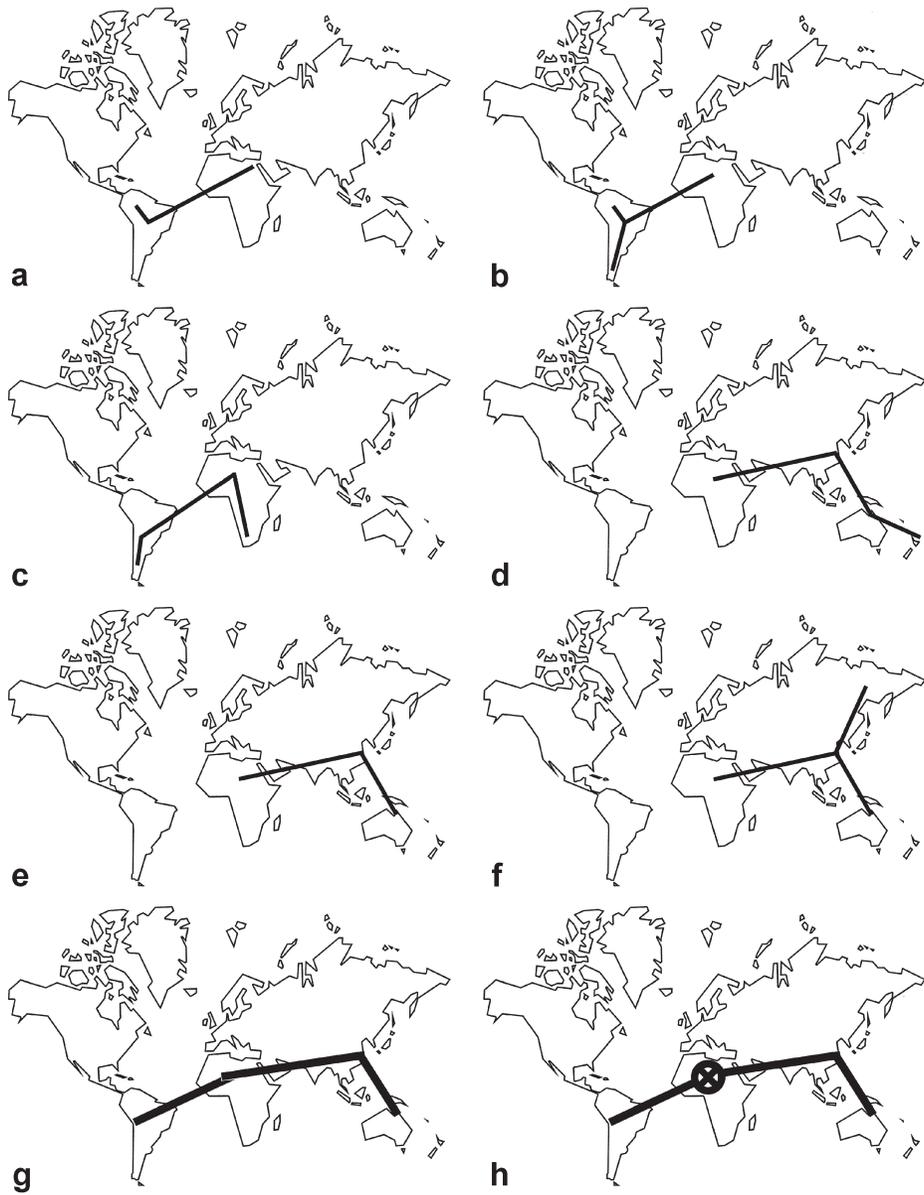


Fig. 106. Pasos de un análisis panbiogeográfico. a-f, obtención de trazos individuales; g, identificación de trazos generalizados; h, identificación de nodos.

como ríos y cadenas montañosas. Si se orienta un trazo estrictamente terrestre, la situación es más compleja porque deberemos decidir, por ejemplo, si una montaña es más relevante que un río. Los trazos generalizados resultan de la superposición significativa de diferentes trazos individuales e indican la preexistencia de componentes bióticos ancestrales que fueron fragmentados por eventos geológicos o tectónicos. Los nodos son áreas complejas donde se superponen dos o más trazos generalizados diferentes. Usualmente se interpretan como zonas compuestas, de convergencia tectónica y biótica (Heads, 2004).

Las áreas de endemismo son áreas de congruencia distribucional no azarosa entre taxones diferentes (Morrone, 1994b). Se reconocen al señalar las áreas de distribución de diferentes taxones en un mapa y determinar la congruencia entre varios taxones. Este enfoque asume que las distribuciones son pequeñas en relación con el área total, que sus límites se conocen con certeza y que la validez de los taxones no está en disputa. Las áreas de endemismo son equivalentes a los trazos generalizados, ambos conceptos constituyen representaciones gráficas alternativas de los componentes bióticos.

Existen varios métodos para identificar trazos generalizados y áreas de endemismo (Morrone, 2009). En análisis panbiogeográficos, los clados obtenidos se consideran trazos generalizados (Echeverry & Morrone, 2010). Un método propuesto recientemente es el análisis de endemidad u optimalidad (Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004), pero el más utilizado es el análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés), formulado por Rosen (1988), que construye cladogramas a partir del análisis de parsimonia de matrices de presencia-ausencia de especies y taxones supraespecíficos (Morrone, 1994b; Nihei, 2006). Para enraizar los cladogramas de un PAE, se agrega un área hipotética con todos 0 a la matriz.

Un ejemplo de aplicación del PAE es el análisis de la distribución de taxones dulceacuícolas mexicanos de Huidobro *et al.* (2006). Los autores analizaron datos de 22 especies de peces, 34 especies de cangrejos Pseudothelphusini y 22 de angiospermas de 17 cuencas hidrológicas situadas a lo largo de las costas del Pacífico, desde México hasta Panamá, y del Golfo de México, desde la cuenca del río Papaloapan hasta la del Grijalva-Usumacinta. El análisis permitió identificar tres trazos generalizados y un nodo situado en la Faja Volcánica Transmexicana en el centro de México (Fig. 107). Al comparar estos resultados con los de taxones terrestres, Huidobro *et al.* (2006) concluyeron que los trazos generalizados de taxones dulceacuícolas situados por debajo de los 1000 m, incluyendo principalmente peces y angiospermas, son cercanos al trazo Mesoamericano Tropical; mientras que los situados por encima de los 1000 m, basados principalmente en cangrejos, poseen afinidad mayor con el trazo Mesoamericano de Montaña.

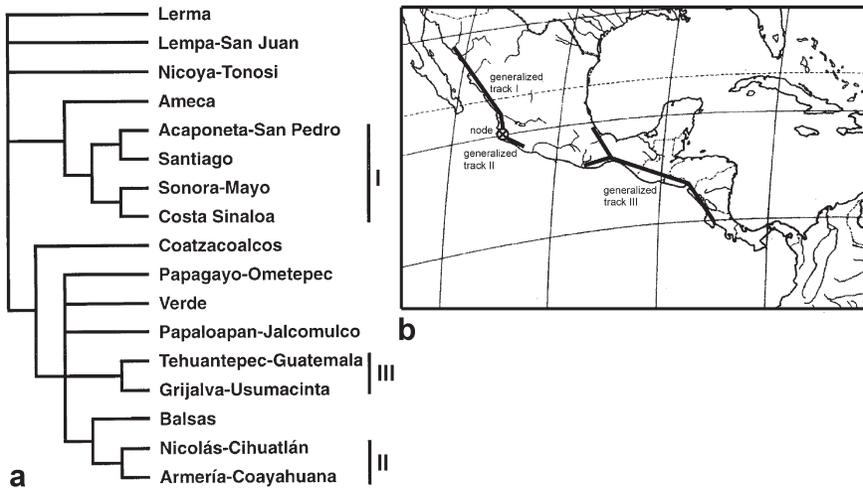


Fig. 107. Patrones de distribución de taxones dulceacuícolas de la Zona de Transición Mexicana. a, cladograma resultante del PAE; b, trazos generalizados (modificado de Huidobro *et al.*, 2006).

Relaciones entre componentes bióticos

Dado que los trazos generalizados no están enraizados, conectan áreas geográficas sin especificar la secuencia en que ha ocurrido la fragmentación. Para determinar esta secuencia, es preciso incorporar información filogenética (Morrone, 2009). La biogeografía cladística asume una correspondencia entre las relaciones filogenéticas de los taxones y las relaciones entre las áreas que habitan (Kluge, 1988a; Nelson & Platnick, 1981). La información filogenética se utiliza entonces para postular hipótesis de relaciones entre las áreas. Si varios taxones muestran un patrón, esta congruencia se considera evidencia de historia común. Un análisis biogeográfico cladístico comprende tres pasos básicos (Fig. 108):

- Construcción de cladogramas taxonómicos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de dos o más grupos, reemplazando sus taxones terminales por las áreas que habitan (Fig. 108a-i).
- Obtención de cladogramas resueltos de áreas (cuando sea requerido, según el método aplicado) (Fig. 108j-l).
- Obtención de un cladograma general de áreas (Fig. 108m).

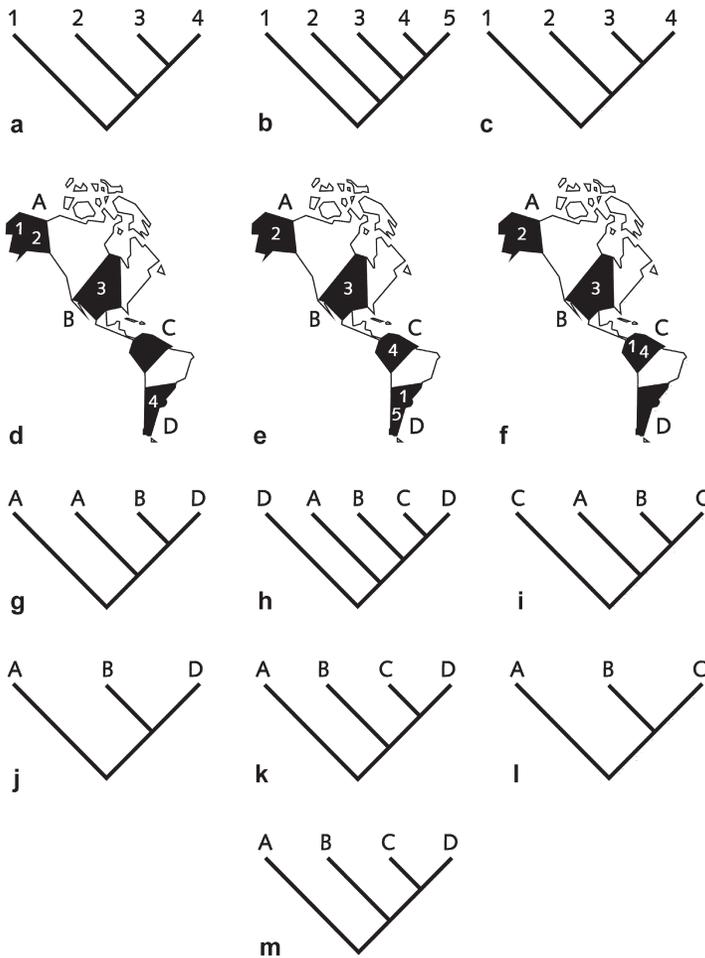


Fig. 108. Pasos de un análisis biogeográfico cladístico. a-c, tres cladogramas taxonómicos; d-f, mapas con la distribución de las especies de los tres taxones analizados; g-i, cladogramas taxonómicos de áreas; j-l, cladogramas resueltos de áreas; m, cladograma general de áreas.

Los cladogramas taxonómicos de áreas se obtienen reemplazando cada taxón terminal de los cladogramas analizados por el área donde se distribuye. Por ejemplo, si para un taxón (1 (2 (3, 4))) la especie 1 se distribuye en América del Norte, la especie 2 en África, la especie 3 en América del Sur y la especie 4 en Australia, obtendremos el cladograma taxonómico de áreas (América del Norte (África (América del Sur, Australia))). La construcción de un cladograma

taxonómico de áreas es sencilla cuando cada taxón es endémico de una sola área y en cada área habita un solo taxón, pero es más compleja cuando los cladogramas taxonómicos de áreas poseen taxones distribuidos ampliamente, distribuciones redundantes (dos o más taxones terminales distribuidos en las mismas áreas) o áreas ausentes. En estos casos, algunos métodos requieren que los cladogramas taxonómicos de áreas se conviertan en cladogramas resueltos de áreas. Con base en la información de los diferentes cladogramas resueltos de áreas, se deriva un cladograma general de áreas, que representa una hipótesis de la historia biogeográfica de los taxones analizados y de las áreas donde se distribuyen. El cladograma general de áreas puede ser puesto a prueba con un cladograma geológico de áreas, basado en datos geológicos o tectónicos (Morrone & Carpenter, 1994).

Existen varios métodos para llevar a cabo análisis biogeográficos cladísticos (Morrone, 2009). Dos de los usados con mayor frecuencia, el análisis de parsimonia de Brooks y los árboles reconciliados, se han discutido previamente (ver Coevolución). Otro es el análisis de subárboles libres de paralogía.

Análisis de subárboles libres de paralogía

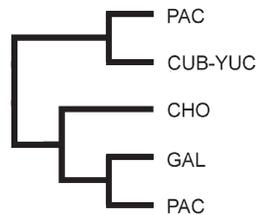
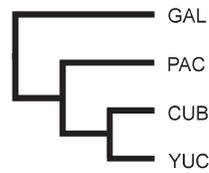
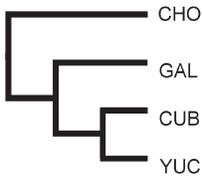
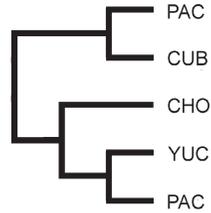
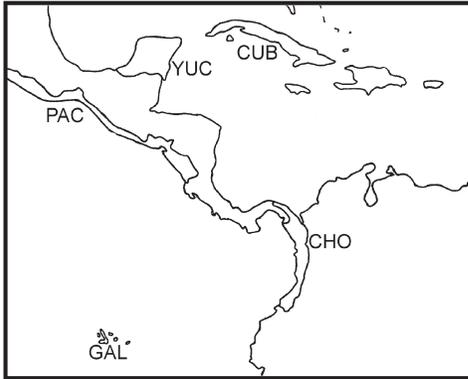
Las áreas parálogas —aquellas que están en conflicto con duplicaciones de sí mismas— hacen que los componentes que podrían proveer información biogeográfica no sean directamente informativos (Nelson & Ladiges, 1996). Esto significa que podremos tener relaciones contradictorias, debido a especiación simpátrida, falta de respuesta a eventos vicariantes, definición incorrecta de las áreas u otras explicaciones, que pueden llevar a resultados erróneos. Los subárboles libres de paralogía simplifican el análisis al evitar que los datos geográficos se asocien con nodos parálogos, y así, previenen resultados erróneos (Nelson & Ladiges, 2003; Parenti, 2007).

Nelson & Ladiges (1996) desarrollaron un algoritmo que identifica estos subárboles, partiendo desde los grupos menos inclusivos del cladograma hacia la raíz eliminando los datos duplicados o redundantes. Los subárboles obtenidos pueden ser luego codificados, incluidos en una matriz y analizados con un algoritmo de parsimonia. El algoritmo comprende los siguientes pasos (Nelson & Ladiges, 1996):

- Obtener los cladogramas taxonómicos de áreas.
- Reemplazar los taxones terminales por las áreas donde habitan para obtener los cladogramas taxonómicos de áreas.
- Identificar los subárboles libres de paralogía, comenzando en cada nodo terminal y dirigiéndose a la raíz del cladograma. Cuando un nodo conduce a dos o más taxones termina-

EJERCICIO 42

Con base en el mapa con algunas provincias biogeográficas de la subregión Caribeña y cuatro cladogramas taxonómicos de áreas, obtén el cladograma general de áreas aplicando el análisis de parsimonia de Brooks.



les distribuidos ampliamente y parte de esa distribución se superpone con la de otro taxón, reducir la distribución amplia a la no superpuesta.

- Representar los nodos de todos los subárboles libres de paralogía en una matriz de datos.
- Analizar la matriz con un algoritmo de parsimonia para obtener el cladograma general de áreas.

Un ejemplo de aplicación de biogeografía cladística es el análisis de las angiospermas mexicanas de Contreras-Medina *et al.* (2007). El análisis se basó en los géneros *Ceratozamia*, *Dioon* y

Pinus y se aplicó el análisis de parsimonia de Brooks (BPA) y los subárboles libres de paralogía, obteniéndose diferentes agrupamientos de áreas (Fig. 109). De la comparación de ambos análisis, surgen tres agrupamientos en común: provincias de los Apalaches, Atlántica y Costa del Golfo de México; provincias del Great Basin, Mojave y Baja California; y provincias del Altiplano Mexicano, Sierra Madre Oriental y Sierra Madre Occidental. Las diferencias entre los análisis podrían explicarse porque la dispersión tiene mayor influencia en el BPA y el análisis de los subárboles libres de paralogía muestra una señal vicariante más clara.

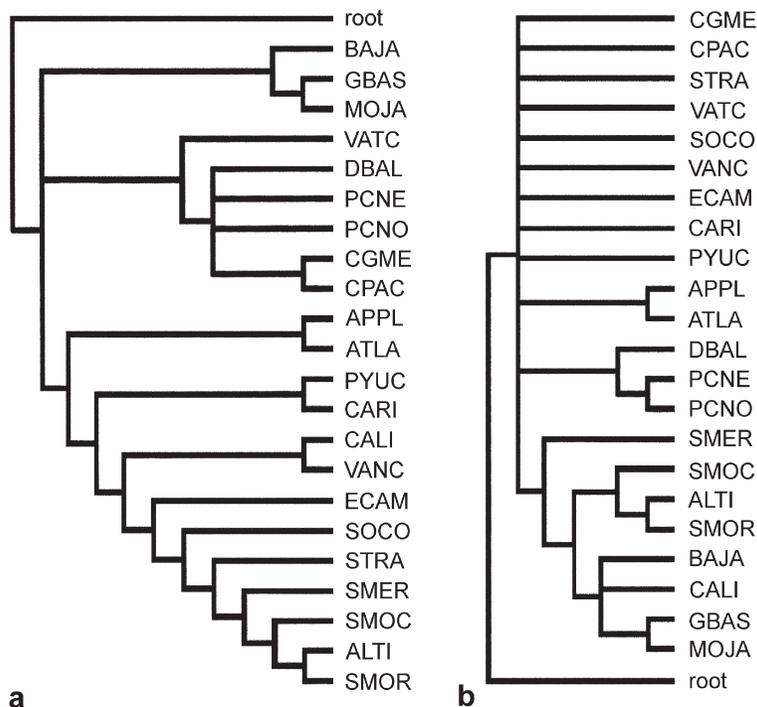
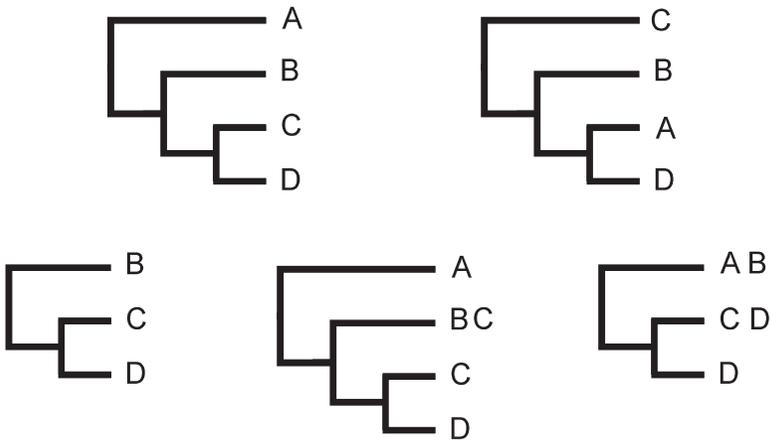


Fig. 109. Biogeografía cladística de las gimnospermas de la Zona de Transición Mexicana. a, análisis de parsimonia de Brooks; b, análisis de subárboles libres de paralogía (modificado de Contreras-Medina *et al.*, 2007). ALTI, Altiplano Mexicano; APPL, Apalaches; ATLA, Atlántico y Costa del Golfo; BAJA, Baja California; CALI, California; CARI, Caribe; CGME, Costa del Golfo de México; CPAC, Costa del Pacífico; DBAL, Cuenca del Balsas; ECAM, América Central del Este; GBAS, Great Basin; MOJA, Mojave; PCNE, Planicie Costera del Noreste; PCNO, Planicie Costera del Noroeste; PYUC, Península de Yucatán; SMER, Serranías Meridionales; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental; SOCO, Soconusco; STRA, Serranías Transistmicas; VANC, Vancouveriana; VATC, Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

EJERCICIO 43

Los dos cladogramas generales de áreas de la parte superior fueron obtenidos a partir de los tres cladogramas taxonómicos de áreas de la parte inferior. ¿Cuál es el mejor cladograma general de áreas, considerando que requiera un menor número de extinciones y duplicaciones?

**Identificación de cenocrones**

Los cenocrones son conjuntos de taxones que comparten la misma historia biogeográfica, constituyendo subconjuntos de un componente biótico identificables por su origen común e historia evolutiva (Morrone, 2009; para un concepto similar, ver Amorim *et al.*, 2009). Los dispersalistas tradicionalmente han recurrido a explicaciones narrativas sin una teoría general que explique los patrones de distribución, por lo que han sido criticados por los panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas. Luego de establecer una hipótesis biogeográfica cladística, sin embargo, es posible recurrir a explicaciones dispersalistas para establecer cuándo diferentes cenocrones se integraron en un componente biótico (Morrone, 2009). Las maneras más usuales para llevar a cabo la identificación de cenocrones son el rebanado temporal, la filogeografía intraespecífica y los relojes moleculares.

Varios autores han destacado la relevancia del tiempo en la biogeografía cladística (Donoghue & Moore, 2003; Hunn & Upchurch, 2001; Morrone, 2009; Riddle & Hafner, 2006; Upchurch & Hunn, 2002), sobre todo en los casos de convergencia biogeográfica (Hallam, 1974), donde tenemos problemas de ajuste temporal por la coalescencia de áreas, debida a la eliminación de barreras. El rebanado temporal (en inglés *time-slicing*) pretende reconciliar el tiempo al aplicar un enfoque sincrónico en distintas *rebanadas temporales* (Cecca *et al.*, 2011). Uno de los métodos propuestos para llevar a cabo el rebanado temporal es el análisis de componentes particionado temporalmente (TPCA por sus siglas en inglés). Su algoritmo comprende los siguientes pasos (Upchurch & Hunn, 2002):

- Podar temporalmente los cladogramas taxonómicos, eliminando todos los taxones que no existían en una rebanada temporal específica.
- Hallar los cladogramas taxonómicos de áreas óptimos para cada rebanada temporal, determinando qué relaciones entre áreas proveen la mejor estimación, de acuerdo con el criterio de optimalidad elegido.
- Utilizar alguna prueba de aleatorización para determinar si el grado de ajuste entre cladogramas de áreas es mayor que el esperado al azar.

Un ejemplo de aplicación de este método es el análisis biogeográfico de los dinosaurios de Upchurch *et al.* (2002). Los autores analizaron los cladogramas taxonómicos de áreas de los Ornithischia y Saurischia en nueve rebanadas temporales: Mesozoico, Triásico Tardío, Jurásico, Jurásico Temprano, Jurásico Medio, Jurásico Tardío, Cretácico, Cretácico Temprano y Cretácico Tardío. Solo tres rebanadas pasaron la prueba de aleatorización, indicando que los patrones del Jurásico Medio, Jurásico Tardío y Cretácico Temprano no se dieron al azar (Fig. 110). Los cladogramas generales de áreas para el Jurásico Medio y Tardío (Fig. 110a-b) contuvieron solo cuatro áreas. El del Cretácico Temprano (Fig. 110c) contuvo seis áreas y difiere del cladograma del Jurásico Tardío en las relaciones de Europa. La incongruencia entre los tres cladogramas generales de áreas se debe a las relaciones conflictivas de Europa y América del Sur en relación con los otros continentes. De acuerdo con los autores, estos patrones indicarían que la vicarianza no fue oscurecida por la dispersión o extinción, al menos entre el Jurásico Medio y el Cretácico Medio, y por ello tiene una relevancia destacada para determinar los patrones de distribución de los dinosaurios.

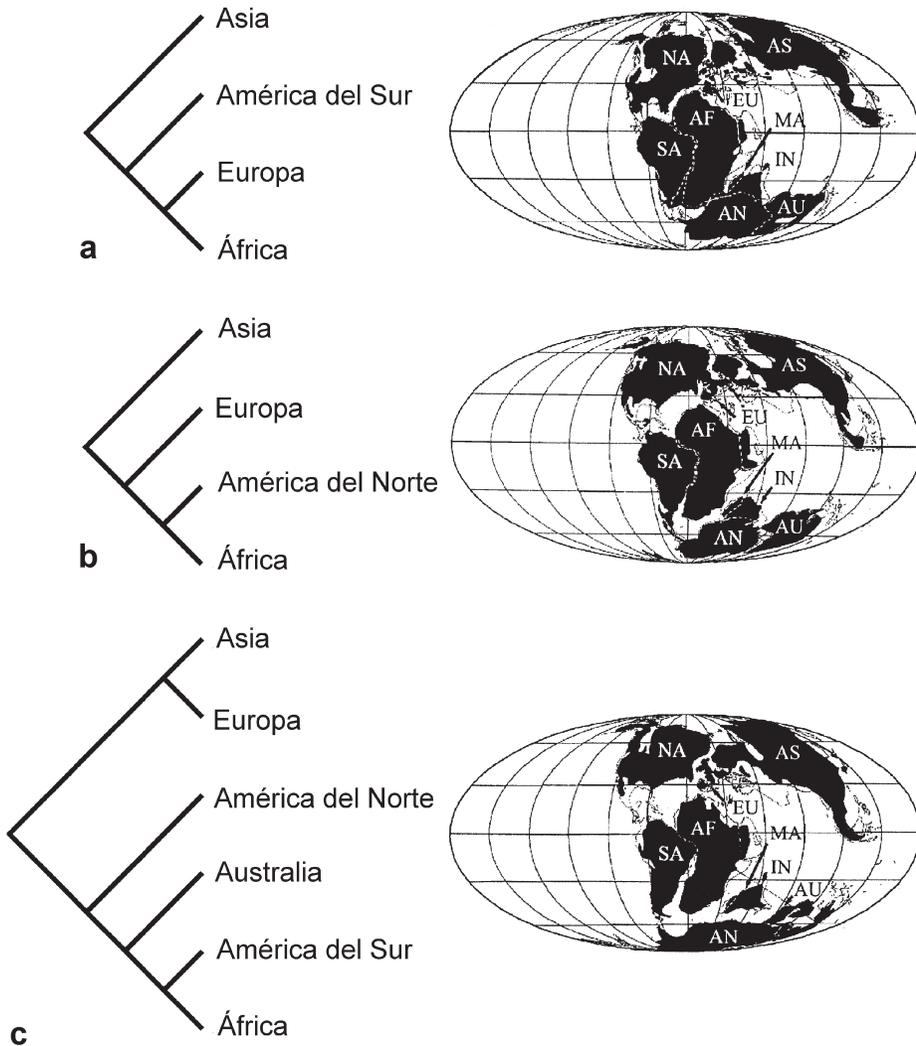


Fig. 110. Análisis biogeográfico de los dinosaurios. a, rebanada temporal y reconstrucción del Jurásico Medio; b, rebanada temporal y reconstrucción del Jurásico Tardío; c, rebanada temporal y reconstrucción del Cretácico Temprano (modificado de Upchurch *et al.*, 2002).

FILOGEOGRAFÍA

La filogeografía estudia los procesos que determinan la distribución geográfica de linajes genealógicos intraespecíficos o entre especies relacionadas, utilizando datos moleculares (Avice, 2000, 2009; Avice *et al.*, 1987; Lanteri & Confalonieri, 2003; Vázquez Domínguez, 2007; Zink & Barrowclough, 2008). El modo de herencia maternal y no-recombinante del ADN mitocondrial (ADNmt) y la evolución rápida de sus secuencias hace posible obtener haplotipos (combinaciones de alelos en genes ligados múltiples), los cuales se emplean para postular hipótesis filogenéticas. Una vez que se conoce la estructura genética poblacional con base en el ADNmt, es posible obtener una red o un cladograma de los haplotipos, el cual permite analizar patrones y procesos históricos como dispersión, vicarianza, expansión del rango y colonización (Templeton, 2004). Para especies animales, se analiza ADNmt, mientras que para especies de plantas se analiza ADN de cloroplastos (ADNcp).

La filogeografía se sitúa entre la macroevolución y la microevolución (Lomolino *et al.*, 2006; Riddle & Hafner, 2004). En términos de genealogía materna, existen tres situaciones posibles, que con frecuencia caracterizan sucesivamente el mismo par de poblaciones hermanas a diferentes tiempos:

- *Polifilia*: algunas pero no todas las líneas maternas de una población se unen con algunas pero no todas las de la otra.
- *Parafilia*: todas las líneas maternas de una población forman un clado anidado dentro de la otra población.
- *Monofilia recíproca*: todas las líneas maternas de cada población hermana son más cercanas genealógicamente entre sí que con la otra.

Hipótesis filogeográficas

Existen tres hipótesis filogeográficas principales (Avice *et al.*, 1987):

- Muchas especies están compuestas de poblaciones geográficas cuyos miembros ocupan ramas matrilineales reconocibles, con estructura filogeográfica sustentada por datos de ADNmt.
- Las especies con estructura filogeográfica limitada (no subdivididas) se han caracterizado por dispersión amplia y la falta de barreras.
- Grupos monofiléticos intraespecíficos caracterizados por intervalos genealógicos grandes usualmente resultan de la existencia de barreras extrínsecas que han impedido o limitado

el flujo génico. Esta hipótesis posee cuatro corolarios que reflejan la concordancia entre secuencias de un gen, entre particiones significativas de diferentes genes dentro de una especie, entre las distribuciones de particiones de genes de diferentes especies codistribuidas y entre particiones de genes en distintas áreas.

Filogeografía comparada

La filogeografía comparada, también conocida como filogeografía regional (Avice, 1996) o del paisaje (Templeton & Georgiadis, 1996), es un enfoque que compara las estructuras filogeográficas de diferentes especies que se encuentran en simpatría para determinar si exhiben patrones congruentes, estructurados geográficamente, debidos a eventos de vicarianza (Abogast & Kenagy, 2001; Riddle & Hafner, 2006; Zink, 2002). Los patrones incongruentes pueden indicar que alguna de las especies se dispersó al área más recientemente (Zink, 1996). Este enfoque es similar a la biogeografía cladística (Lanteri & Confalonieri, 2003; Lieberman, 2004; Morrone, 2009).

Estudio de caso

Un ejemplo de análisis filogeográfico se refiere a las especies de ranas del género *Hyla* (Amphibia: Hylidae) de Medio Oriente (Gvozdík *et al.*, 2010). Con base en el análisis de genes mitocondriales y nucleares (Fig. 111), los autores hallaron una divergencia profunda dentro de *H. savignyi*, datada en unos 8.4 millones de años. Las poblaciones australes del Yemen, Jordán, sur de Siria y nordeste de Israel fueron descritas como una especie nueva, *H. felixarabica*. Gvozdík *et al.* (2010) señalaron una conexión entre la Península Arábiga y el sur del Levante y destacaron la relevancia de la falla del Mar Muerto como la barrera que aisló a *H. felixarabica* de *H. savignyi*. La especie *H. orientalis* del sur del Mar Negro parece genéticamente muy uniforme, a pesar de que se detectan dos unidades filogeográficas en el oeste de Turquía y el Cáucaso. Las poblaciones de *H. savignyi* e *H. orientalis* habrían tenido expansiones entre el Pleistoceno Medio y Tardío, mientras que las de *H. felixarabica* parecen haber sido bastante constantes en extensión, lo que indicaría condiciones climáticas más estables durante el Cuaternario.

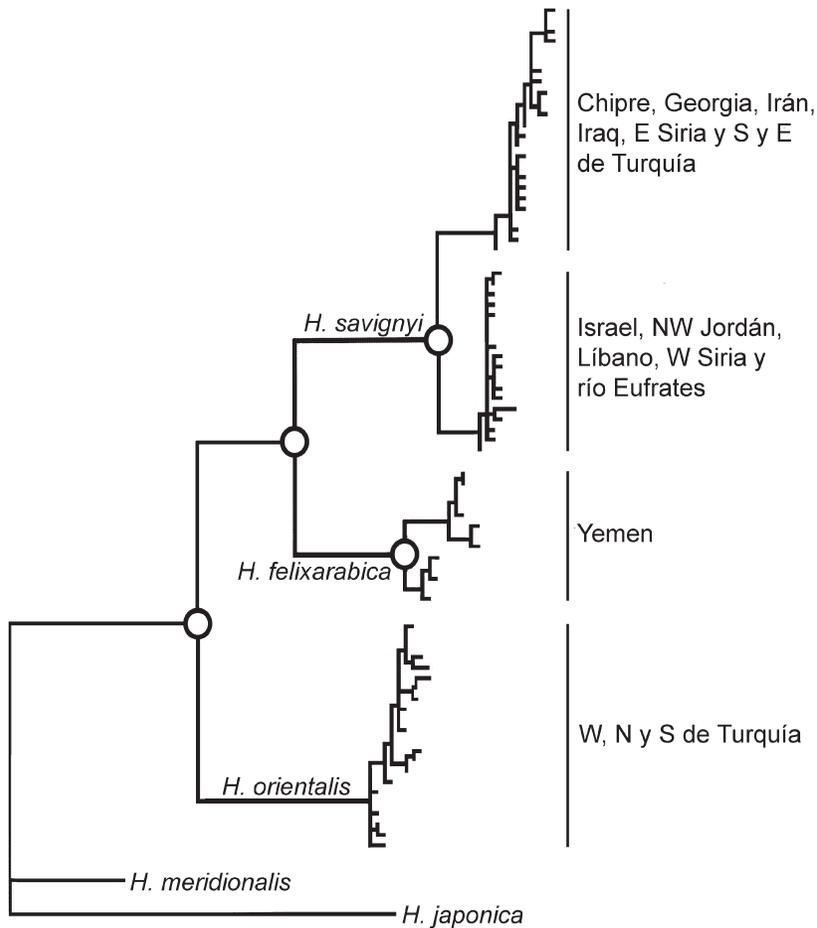


Fig. 111. Hipótesis filogenética de las especies de *Hyla* del Oriente Medio con indicación de la distribución geográfica (modificado de Gvozdík *et al.*, 2010).

DATACIÓN DE LINAJES

La hipótesis sobre la constancia de la tasa de evolución molecular ha permitido inferir un *reloj molecular* (Gillespie, 1991; Zuckerkandl & Pauling, 1965). Este reloj puede calibrarse en millones de años por referencia al registro fósil o datos geológicos o tectónicos (Heads, 2011; Magallón, 2004; Sanderson, 1998) y utilizarse para calibrar temporalmente hipótesis filogenéticas y proveer estimaciones de la edad mínima de los taxones.

El supuesto básico de un reloj molecular es que todas las ramas de un árbol filogenético evolucionan a la misma tasa de sustitución global (Kimura, 1968, 1983). Un reloj molecular es ultramétrico —la distancia total entre la raíz y cada unidad terminal es constante—, por lo que es posible datar los nodos si se conoce al menos la edad de uno (punto de calibración) y calcular los tiempos de divergencia por una regresión lineal de las distancias moleculares (Li & Graur, 1991; Nei, 1987). Los relojes moleculares pueden sufrir de varias limitaciones que conducen a sobrestimaciones (Rodríguez-Trelles *et al.*, 2002), incluso existe evidencia de que con frecuencia las tasas no son constantes y que las secuencias de ADN y aminoácidos, aun de especies relacionadas, puede evolucionar a distintas tasas (Bromham & Penny, 2003; San Mauro & Agorreta, 2010). Si en la práctica no se cumple la constancia de tasas, deberían utilizarse métodos que modelen los cambios sobre un reloj molecular relajado (Welch & Bromham, 2005). Los relojes moleculares relajados que se utilizan con más frecuencia son la verosimilitud penalizada (Sanderson, 1997, 2002), la autocorrelación bayesiana de tasas (Kishino *et al.*, 2001; Lepage *et al.*, 2007; Thorne *et al.*, 1998; Thorne & Kishino, 2002) y el reloj bayesiano no correlacionado (Drummond *et al.*, 2006; Drummond & Rambaut, 2007).

Un ejemplo de aplicación de un reloj molecular es el análisis de las Pinaceae de Germandt *et al.* (2008). El análisis simultáneo de ADNcp y caracteres morfológicos, incluyendo taxones actuales y fósiles, permitió calibrar un árbol molecular (Fig. 112). La posición de los fósiles *Pityostrobus bernissartensis* como grupo hermano de *Pinus* y *Pseudolarix erensis* como grupo hermano de *Pseudolarix* permitió calibrar los tiempos de divergencia y, a su vez, estas calibraciones permitieron inferir un origen en el Cretácico Temprano-Jurásico Temprano para las Pinaceae.

HIBRIDACIÓN

Los híbridos son organismos que descienden de especies parentales diferentes. Los híbridos interespecíficos son de dos tipos (Funk & Brooks, 1990):

- Algunos se producen continuamente a partir de cruzamientos de dos especies parentales.
- Otros son capaces de reproducirse y persistir por sí mismos. Su persistencia, sin embargo, no garantiza que puedan continuar como especies independientes y a veces son asimilados por una de las especies parentales.

Algunos híbridos interespecíficos son muy parecidos a una de las especies parentales, en otros casos poseen una mezcla de los caracteres de ambas y en otros poseen caracteres únicos. Cada una de estas posibilidades involucra un escenario evolutivo diferente que puede ser contrastado

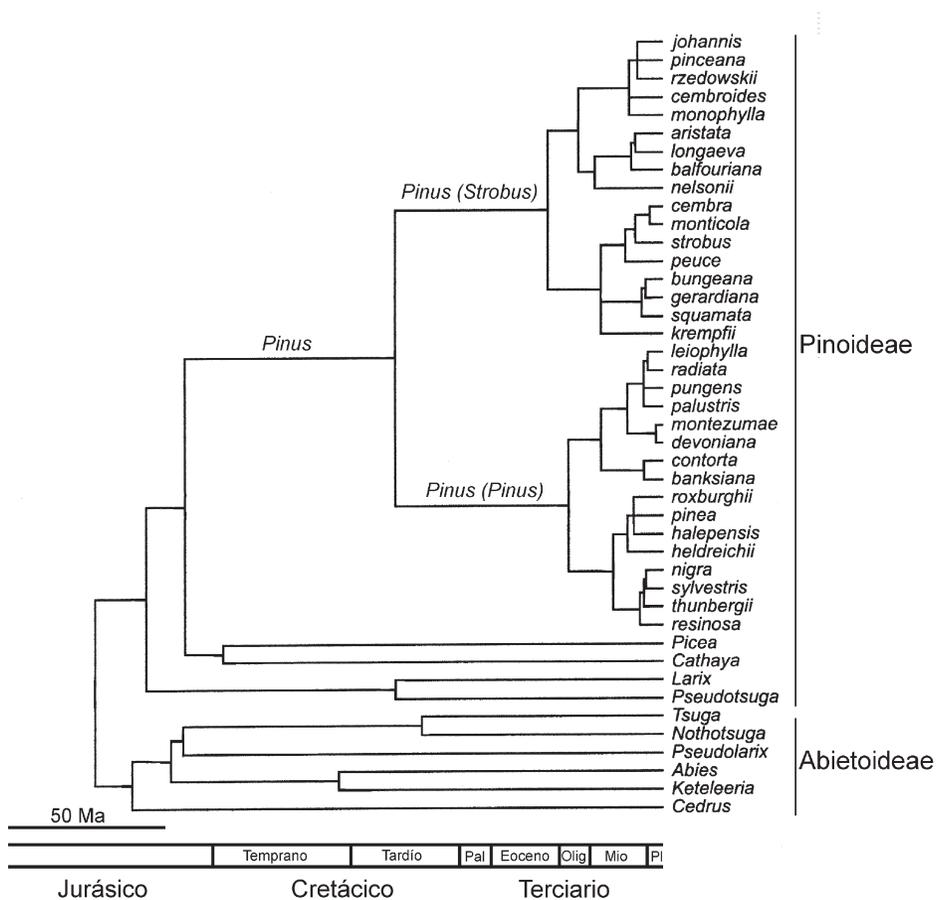


Fig. 112. Cronograma de las Pinaceae basado en calibración con fósiles (modificado de Gernandt *et al.*, 2008).

luego de identificar las especies parentales (Funk & Brooks, 1990; McDade, 1990, 1992; Wagner, 1983). La sistemática filogenética puede ayudar a contrastar hipótesis de hibridación, las cuales luego pueden ser contrastadas con evidencia independiente, como fertilidad del polen, cariotipos, estudios de alozimas, distribución geográfica y cruzamientos.

Funk (1985) presentó varios ejemplos del empleo de hipótesis filogenéticas para identificar plantas de posible origen híbrido. El análisis de 10 especies de *Encelia* (Asteraceae) produjo 15 cladogramas. Su consenso muestra posiciones variadas para *E. asperifolia*, *E. canescens* y *E. laciniata*, que fueron postuladas como de origen híbrido (Fig. 113). McDade (1990, 1992) estudió 17 híbridos y sus nueve especies parentales del género de plantas *Aphelandra*

(Acanthaceae) y halló que los híbridos poseían mayormente caracteres intermedios, esto es, expresaban caracteres maternos y paternos en proporciones semejantes. Normark & Lanteri (1998) analizaron varias especies y linajes partenogenéticos de gorgojos del género *Aramigus* (Coleoptera: Curculionidae) y encontraron que los datos morfológicos y de ADNmt fueron congruentes para los linajes sexuales, pero muy incongruentes para los partenogenéticos, por lo que postularon que estos últimos tienen un origen híbrido.

EJERCICIO 44

Supongamos la existencia de un género de plantas con 10 especies que pertenece a una familia donde la hibridación es un fenómeno común. Con base en la siguiente matriz de datos:

- Reconstruye las relaciones filogenéticas de estas especies.
- En caso de obtener más de un cladograma más parsimonioso, construye el cladograma de consenso estricto.
- Identifica las especies que podrían haberse originado por hibridación.

| | |
|-------|---|
| raíz | 0 |
| sp. A | 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 0 |
| sp. B | 0 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 |
| sp. C | 0 0 1 1 0 0 1 1 1 1 1 1 1 0 1 0 1 1 1 1 |
| sp. D | 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 |
| sp. E | 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 1 0 0 0 |
| sp. F | 0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 2 0 0 0 |
| sp. G | 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 0 |
| sp. H | 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 |
| sp. I | 0 1 1 1 0 1 1 0 1 0 0 1 1 1 0 2 0 0 0 |
| sp. J | 0 0 0 1 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 |

CONSTREÑIMIENTOS DEL DESARROLLO

Existen caracteres que no son directamente atribuibles a la selección natural. Por ejemplo, los constreñimientos del desarrollo son limitaciones debidas al desarrollo de los tipos de fenotipos que pueden evolucionar. La heterocronía agrupa varios tipos de constreñimientos del desarrollo que se relacionan con cambios en el tiempo en que ocurren los eventos durante

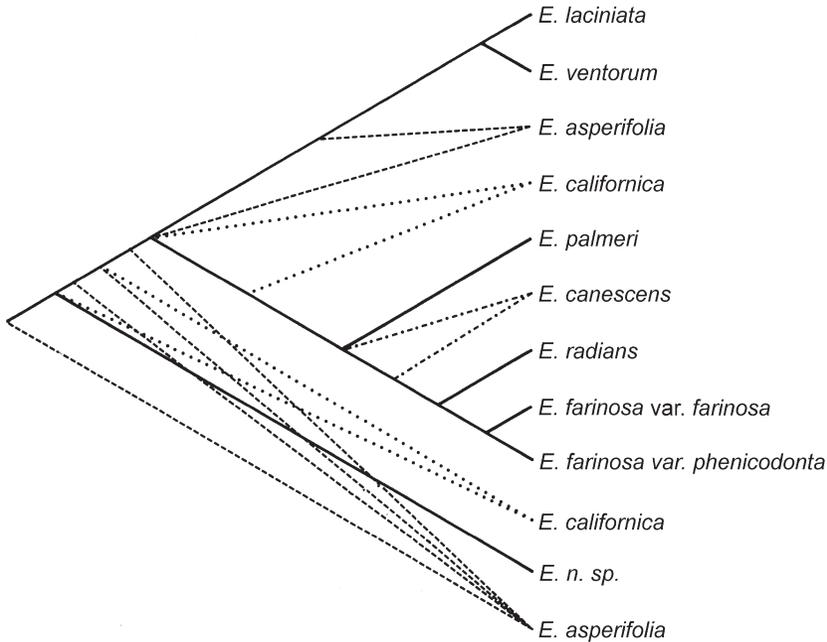


Fig. 113. Cladograma ilustrando diferentes posiciones de las especies de *Encelia* (modificado de Funk, 1985).

la ontogenia. Para caracterizar los distintos tipos de cambios heterocrónicos, Alberch *et al.* (1979) propusieron un modelo que reconstruye una secuencia ancestral como una trayectoria caracterizada por una tasa positiva (k) y una dirección en el tiempo determinada por un punto de partida (α), otro de llegada (β) y el grado de complejidad (γ). La trayectoria se representa en un plano cuyo eje de las x es el tiempo y el eje de las y es la complejidad.

Una hipótesis filogenética puede contribuir a estimar cuál de los tipos ocurrió al comparar las trayectorias ontogenéticas de las especies analizadas con las de sus especies cercanamente relacionadas (Fink, 1982; Kluge, 1988b). Bajo este esquema se distinguen dos procesos básicos (Fig. 114): peramorfosis y pedomorfosis.

La peramorfosis ocurre cuando k se incrementa o cuando el tiempo de desarrollo se acorta. Incluye tres variantes:

- *Aceleración*: cuando k se incrementa porque una parte del desarrollo ocurre más rápidamente que en la condición ancestral (Fig. 114a).

- *Predesplazamiento*: cuando α se desplaza hacia la izquierda porque el tiempo de desarrollo se incrementa al comenzar antes (Fig. 114b).
- *Hiper morfosis*: cuando β se desplaza hacia la derecha porque el tiempo de desarrollo se incrementa por durar más tiempo (Fig. 114c).

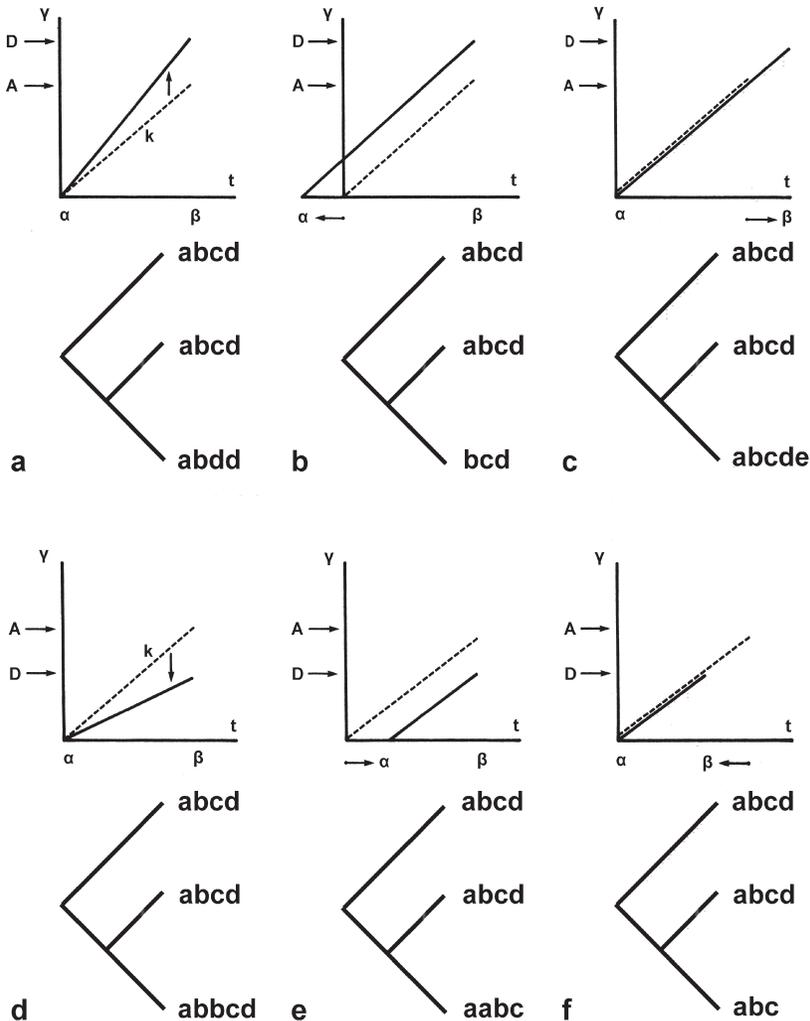


Fig. 114. Tipos de heterocronía, cada uno mostrando en un cladograma las secuencias ontogenéticas de tres especies y una que evolucionó por heterocronía. a-c, peramorfosis; a, aceleración; b, predesplazamiento; c, hiper morfosis; d-f, pedomorfosis; d, neotenia; e, posdesplazamiento; f, progénesis.

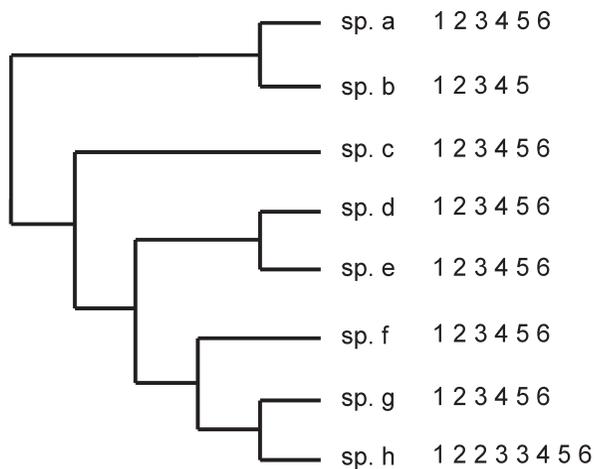
La pedomorfosis ocurre cuando k disminuye o el tiempo de desarrollo se acorta. Incluye tres variantes:

- *Neotenia*: cuando k disminuye porque una parte del desarrollo ha procedido más lentamente que en la condición ancestral (Fig. 114d).
- *Posdesplazamiento*: cuando α se desplaza hacia la derecha porque una parte del desarrollo ha ocurrido más tarde que en la condición ancestral (Fig. 114e).
- *Progénesis*: cuando β se desplaza hacia la izquierda porque el desarrollo termina antes que en la condición ancestral (Fig. 114f).

O'Grady (1987) analizó los parásitos intestinales del género *Glypthelmins* (Digenea), donde *G. intestinalis* difiere marcadamente de su especie hermana *G. shastai* y las demás especies por tener un cuerpo delgado. O'Grady (1987) crió *G. intestinalis* y *G. quieta* en condiciones de laboratorio y comparó sus trayectorias de desarrollo. Estableció que *G. intestinalis* evolucionó por aceleración, lo cual confirmó criando *G. intestinalis* en otro huésped, retardando así su desarrollo y produciendo especímenes con la condición plesiomórfica del cuerpo.

EJERCICIO 45

De acuerdo con el cladograma de un taxón hipotético y las secuencias de desarrollo de sus especies, identifica cuáles especies o clados experimentaron neotenia y cuáles progénesis.



ECOLOGÍA DE COMUNIDADES

A partir de la existencia de hipótesis filogenéticas, los ecólogos tienen la posibilidad de analizar desde una perspectiva evolutiva la estructura y organización de las comunidades. Webb *et al.* (2002) revisaron los enfoques para estudiar la estructura filogenética de las comunidades y propusieron un marco para inferir los mecanismos de la coexistencia de especies diferentes (Fig. 115). Básicamente, existen tres interacciones posibles:

- *Atracción filogenética*: una distribución filogenética agregada indica que el uso del hábitat es un atributo conservado dentro del taxón analizado y que la atracción fenotípica domina sobre la repulsión.
- *Repulsión o sobredispersión*: cuando taxones cercanamente relacionados con un nicho similar se excluyen localmente (repulsión fenotípica) o cuando taxones no relacionados han convergido en nichos semejantes (atracción fenotípica).
- *Repulsión fenotípica*: las comunidades no se estructuran filogenéticamente sino al azar.

Cuando se posee información filogenética y ecológica para las distintas especies de un linaje, tanto dentro como fuera de una comunidad, se puede reconstruir los caracteres ancestrales de los atributos ecológicos y analizar el uso del nicho. Cuando los miembros de un clado se encuentran codistribuidos y no hay miembros de otros clados presentes, se considera que la región está cerrada (sin inmigración) y se pueden reconstruir la evolución de su estructura. Más aun, si existe evidencia de que las interacciones en la comunidad ocurrieron entre todos los taxones de la región y no hubo aporte de clados no relacionados, es posible reconstruir las comunidades ancestrales e interpretar los cambios en sus caracteres.

Un ejemplo de análisis de ecología de comunidades en un marco filogenético es el de Cardoso & Price (2010). Para las aves del orden Passeriformes, se ha documentado la similitud fenotípica en hábitats idénticos y el desplazamiento de caracteres, la primera debida a la adaptación a la acústica del hábitat y el segundo a la competencia interespecífica por el espacio acústico. Cardoso & Price (2010) consideraron que si estos fenómenos son comunes deberían conducir a la convergencia de los cantos, por lo que compararon los cantos de Passeriformes de climas mediterráneos de Europa y América del Norte. Hallaron que la frecuencia de cantos varía entre hábitats diferentes pero no entre continentes, independientemente de la filogenia (Fig. 116) y el tamaño del cuerpo, lo que indica convergencia motivada por la adaptación acústica. Concluyeron que los cantos son señales complejas que varían en muchas dimensiones, lo que explicaría por qué la competencia por el espacio acústico parece poco importante en la estructuración de los cantos en estas comunidades.

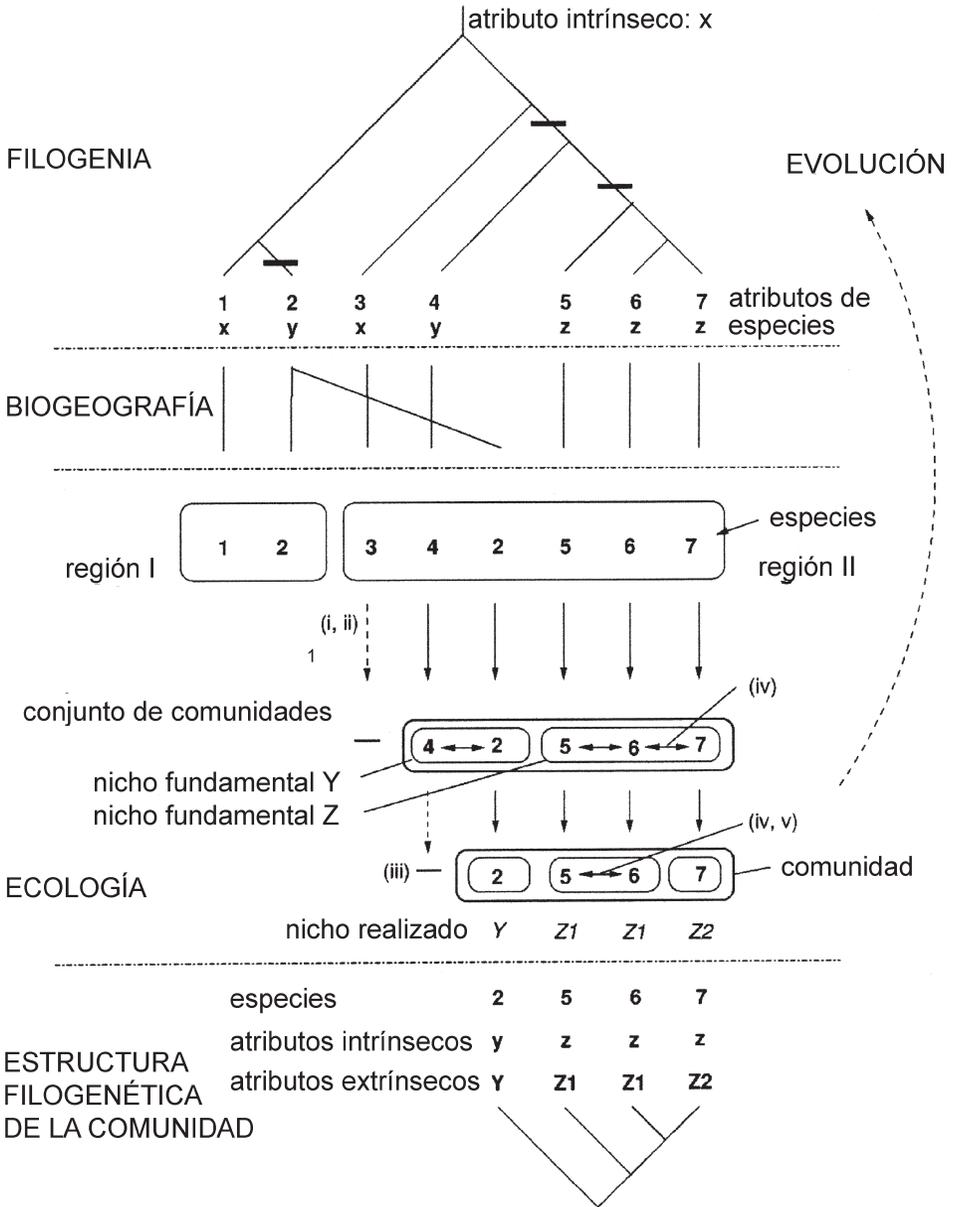


Fig. 115. Representación esquemática del marco filogenético para analizar ecología de comunidades (modificado de Webb *et al.*, 2002).

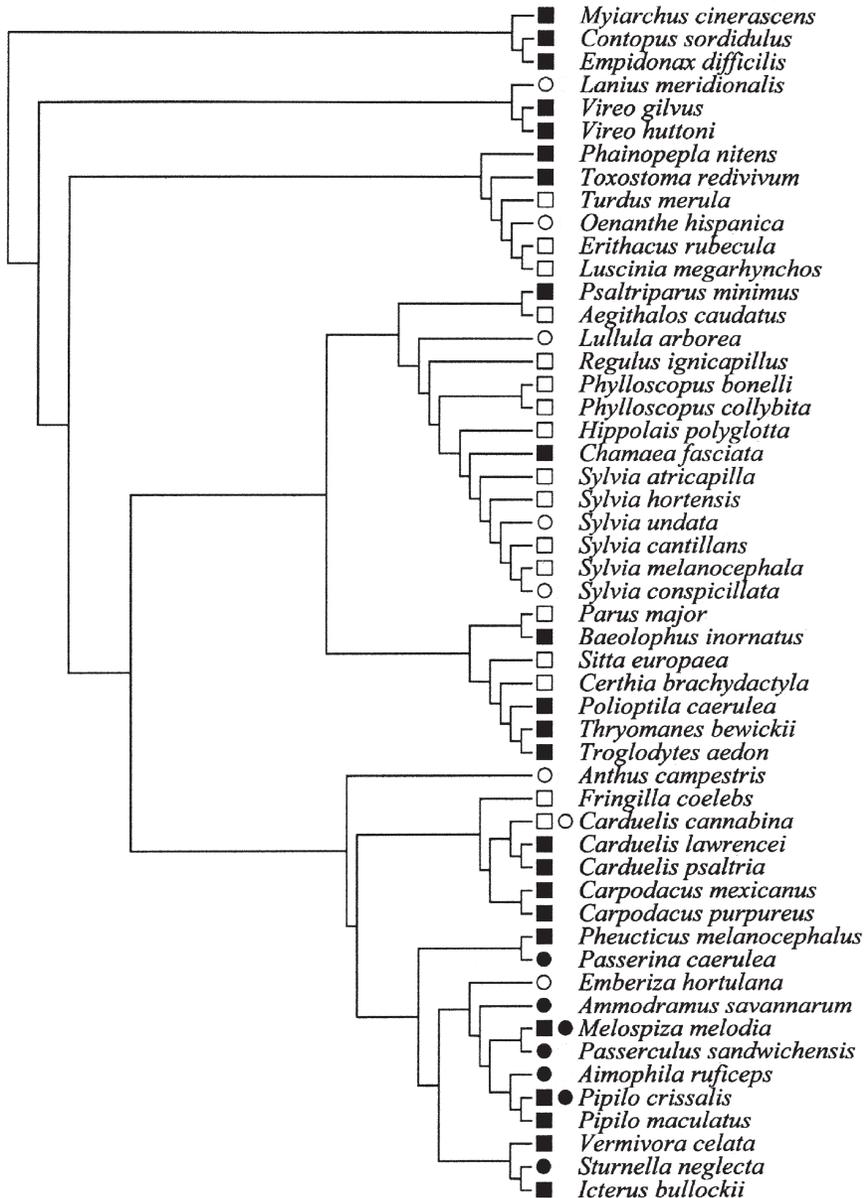


Fig. 116. Filogenia de algunas especies de Passeriformes. Círculos, hábitats abiertos; cuadrados, hábitats cerrados; blanco, Europa; negro, California (modificado de Cardoso & Price, 2010).

Otros métodos que se pueden utilizar en ecología de comunidades son el análisis de parsimonia de conjuntos de especies (Ribichich, 2005) y el análisis de parsimonia de sucesión ecológica (Wenzel & Luque, 2008). Estos son similares al análisis de parsimonia de endemismos (PAE).

PALEONTOLOGÍA

Los fósiles han sido tradicionalmente considerados como un elemento fundamental de la sistemática, más aún, existen autores que los han considerado como la única evidencia empírica de la evolución (Simpson, 1945, 1961). La sistemática filogenética ha cuestionado esta perspectiva, enfatizando la distinción entre cladogramas (basados en relaciones de ancestría común) y filogramas (basados en relaciones ancestro-descendientes) (Cracraft, 1979; Forey, 1992b; Gee, 1999, 2000; Platnick, 1979) y negando que sea posible reconocer ancestros (fósiles o vivientes) como tales. En la sistemática filogenética, los taxones fósiles son analizados junto con los recientes. El estudio de los fósiles es relevante por varias razones (Benton, 1995; Brochu, 1997; Forey, 2001; Grande, 1985; Magallón, 2010; Padian *et al.*, 1994):

- Proveen taxones adicionales que pueden proporcionar nuevos datos morfológicos.
- Proveen taxones adicionales que incrementan la distribución geográfica conocida de un taxón.
- Contribuyen a establecer la edad mínima de un taxón.
- Ayudan a comprender la secuencia en que evolucionó una serie de sinapomorfías en ocasiones mostrando convergencias en sinapomorfías aparentes de taxones recientes.
- Permiten quebrar ramas largas construidas con base en numerosas sinapomorfías en la rama que conduce a un taxón reciente, mejorando así las calibraciones de los relojes moleculares.

Grupos tronco y corona

En la filogenia de un grupo es posible distinguir dos edades:

- *Edad de origen*: se puede reconocer por el evento de especiación que separó al ancestro del grupo de su grupo hermano.
- *Edad de diferenciación*: se puede reconocer por el último ancestro común del grupo.

Los fósiles permiten establecer las edades mínimas de origen y diferenciación. Hennig (1966) denominó *grupos tronco* a los taxones fósiles situados entre el origen y la diferenciación de un

taxón reciente, al cual denominó *grupo corona* (Fig. 117). Los grupos corona son parafiléticos (Forey, 1992b), por lo que Ax (1987) sugirió abandonarlos y simplemente referirse a linajes.

Ajuste estratigráfico

Cuando se cuenta con representantes fósiles del taxón analizado, es posible determinar su ajuste estratigráfico a la hipótesis filogenética. Se han propuesto varios índices para medir este ajuste (Cigliano *et al.*, 2004b; Siddall, 1998b). Dos de ellos son los siguientes:

- *Índice de consistencia estratigráfica*: mide la relación entre el número de nodos en el cladograma que son consistentes con los rangos estratigráficos y el número total de nodos en el cladograma (Huelsenbeck, 1994). Su fórmula es la siguiente:

$$SCI = C / N$$

donde C es el número de nodos consistentes con los rangos estratigráficos y N es el número total de nodos. Los valores de este índice varían desde 1 (todos los nodos son consistentes) a 0 (todos los nodos son inconsistentes).

- *Índice de integridad relativa*: mide el número de *gaps* en relación con la porción de registro con fósiles (Benton & Storrs, 1994). Su fórmula es la siguiente:

$$RCI = [1 - (\sum \text{MIG} / \sum \text{SRL})] \times 100$$

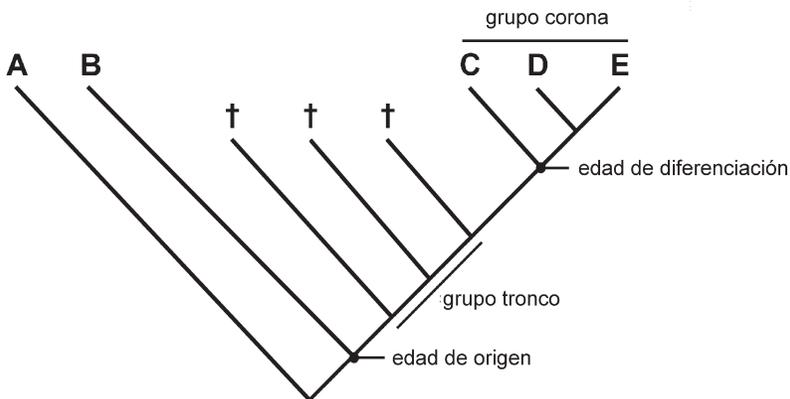


Fig. 117. Edades de origen y diferenciación: grupos tronco y corona.

donde MIG es el *gap* mínimo implicado para cada taxón (se extiende a la edad de su grupo hermano) y SRL es el rango observado para cada taxón. Los valores de este índice van de 100% (ausencia de linajes fantasmas) a valores negativos (linajes fantasmas presentes). Este índice combina el cladograma con los rangos estratigráficos conocidos de los taxones terminales para determinar su *gap* mínimo. Asumiendo que los taxones hermanos poseen la misma edad, podemos extrapolar la edad mínima de un taxón a la de su grupo hermano. Entonces, sumando todas las discontinuidades, podemos obtener el valor de discontinuidad estratigráfica total. En el ejemplo (Fig. 118), sumando la discontinuidad de C (1 millón de años), CD (2 millones de años) y BCD (1 millón de años), obtenemos una discontinuidad total de 4 millones de años.

Paralogía temporal

Algunos intentos de cuantificar el ajuste entre los cladogramas y el registro fósil han fallado porque los autores no han considerado el tiempo jerárquicamente. Zaragüeta Bagils *et al.* (2004) sugirieron tratar el tiempo como una estructura ordenada que consiste de particiones (eras, periodos, etc.), las cuales se interpretan jerárquicamente en un cladograma. La comparación entre un cladograma taxonómico y un cladograma temporal puede llevar a descubrir paralogía temporal –un fenómeno análogo a la paralogía molecular y biogeográfica–, es decir, cuando un nodo temporal aparece en el cladograma taxonómico dos o más veces. Los nodos

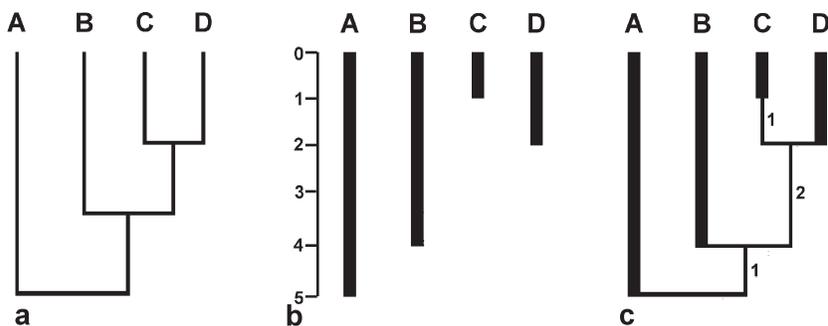


Fig. 118. Cálculo del índice de integridad relativa. a, cladograma; b, estratigrafía; c, cladograma con discontinuidades.

temporales parálogos dan información ambigua, por lo que es importante considerarlos al datar las edades de origen con relojes moleculares donde se usaron fósiles como punto de calibración (Zaragüeta Bagils *et al.*, 2004).

Estudio de caso

Un estudio reciente donde se combinan taxones fósiles y actuales es el análisis de la posición filogenética de los Cetacea (ballenas, delfines, etc.) dentro de los Cetartiodactyla (O’Leary & Gatesy, 2010). Los autores analizaron 28 taxones vivientes y 43 fósiles para contrastar la hipótesis de que los Cetacea son parte de Cetartiodactyla. Combinaron 635 caracteres de la osteología, dentición, tejidos blandos y comportamiento con >40,000 caracteres moleculares de varios genes y obtuvieron un cladograma más parsimonioso (Fig. 119), el cual es consistente con varios análisis moleculares y morfológicos recientes (por ejemplo, Criscuolo *et al.*, 2006; Gatesy *et al.*, 1999; O’Leary, 1999; O’Leary & Geisler, 1999). Los Cetacea son el grupo hermano de las Hippopotamidae, seguidos sucesivamente por los Ruminantia, Suina y Camelidae. Varios de los taxones fósiles fueron inestables en sus posiciones, pero la posición de varios taxones clave fue adecuadamente resuelta. Los †Mesonychia están más relacionados con los Cetacea que con cualquier otro “artiodáctilo”. Los †Anthracotheriida son un grupo parafilético y, con excepción de una especie, se encuentran más relacionados con las Hippopotamidae que con cualquier otro taxón viviente.

CONSERVACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD

Se han propuesto varios criterios para establecer prioridades al seleccionar áreas para la conservación (Morrone & Crisci, 1992; Quicke, 1993; Vane-Wright *et al.*, 1991; Williams *et al.*, 1991, 1993; Williams & Humphries, 1994). La sistemática filogenética permite desarrollar índices de peso y divergencia taxonómica que pueden emplearse junto con la dispersión filogenética y la complementariedad para cumplir con este objetivo.

Establecimiento de prioridades para la conservación

Existen dos enfoques básicos para utilizar la información filogenética disponible para establecer prioridades de conservación (Nixon & Wheeler, 1992; Schuh, 2000):

- *Proteger clados en radiación*: se debería dar prioridad a los clados que estén aparentemente radiando o especiando activamente porque son los que “crearían la biodiversidad del futuro” (Erwin, 1991).

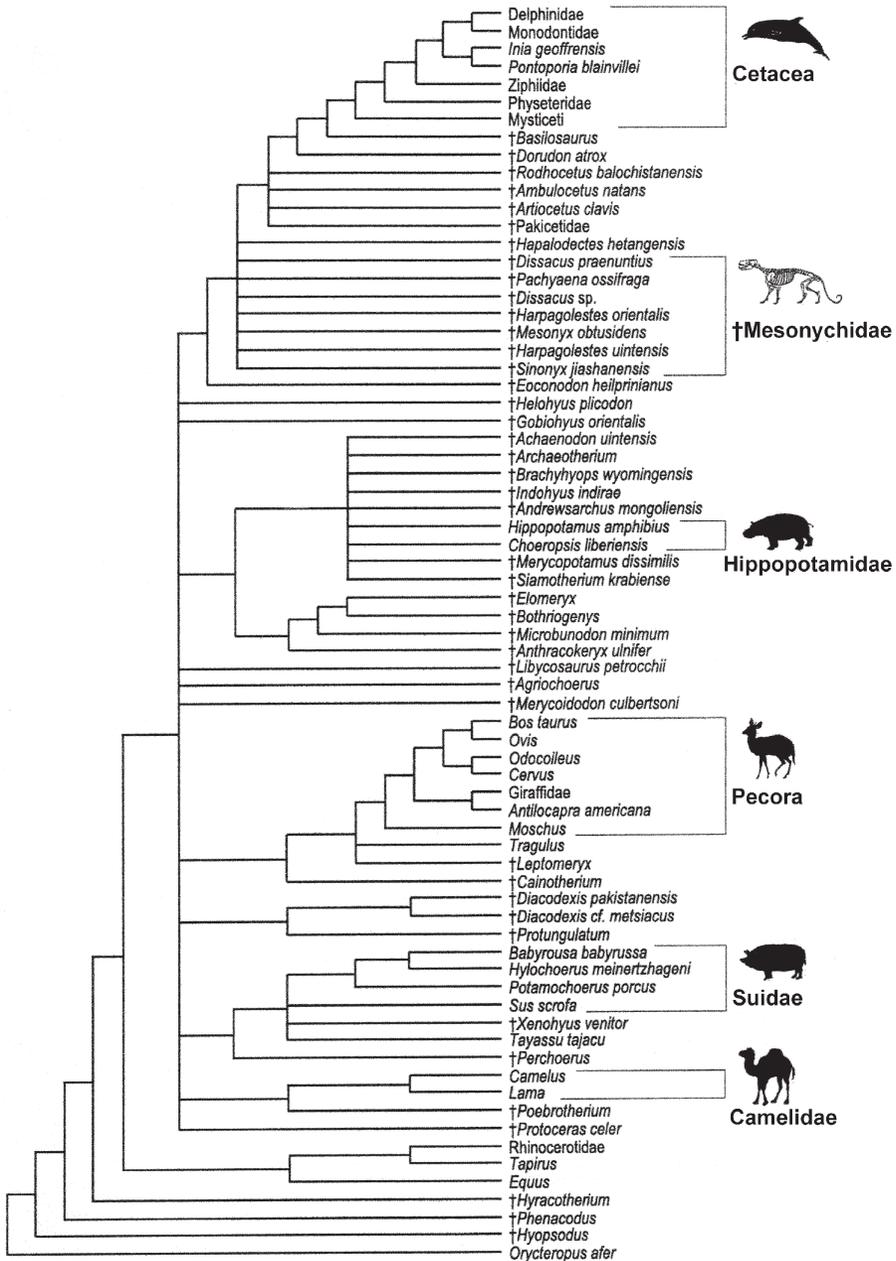


Fig. 119. Cladograma de los Cetartiodactyla, combinando taxones actuales y fósiles (modificado de O’Leary & Gates, 2010).

- *Proteger la mayor cantidad de clados*: se debería dar prioridad a la preservación de la mayor cantidad de clados posibles (Vane-Wright *et al.*, 1991), con lo que además de los clados en radiación también se conservarían las ramas basales y pobres en especies.

Índices de peso filogenético

Tradicionalmente se ha medido la diversidad de un área en términos de la riqueza absoluta de especies, asumiendo implícitamente que todas las especies poseen el mismo valor. En las últimas décadas se ha empezado a considerar también la endemidad y la vulnerabilidad. Más recientemente, se intenta dar prioridad a las formas filogenéticamente distintas. Así, por ejemplo, si comparamos dos especies amenazadas, una no relacionada estrechamente con ninguna otra especie viviente y la otra perteneciente a un grupo con gran número de especies, sería razonable dar prioridad a la primera (Atkinson, 1989; Morrone *et al.*, 1996).

Vane-Wright *et al.* (1991) propusieron índices de peso filogenético. Examinemos un ejemplo sencillo. En el cladograma de la figura 120a, se puede dar el mismo peso a los grupos con el mismo rango. Para ello se comienza dando el peso de 1 a las especies del grupo menos inclusivo (D y E), luego se continúa dando a cada especie el peso que resulte de sumar el peso de sus especies hermanas: el peso de C será 2 (1 + 1), el peso de B será 4 (2 + 1 + 1) y el peso de A será 8 (4 + 2 + 1 + 1). También propusieron otro índice que tiene en cuenta el número de especies, solo que se contabilizan los grupos monofiléticos a los que las especies pertenecen. En

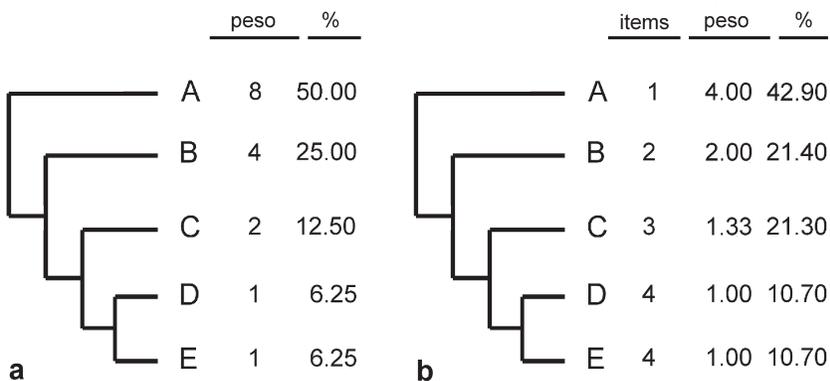


Fig. 120. Cálculo de los índices de peso taxonómico. a, taxones hermanos con pesos iguales; b, taxones hermanos con pesos diferenciales.

el cladograma de la figura 120b, se cuentan cuatro ítems para las especies D y E (pertenecen a los clados DE, CDE, BCDE y ABCDE), tres para la especie C (pertenecen a los clados CDE, BCDE y ABCDE), dos a la especie B (pertenecen a los clados BCDE y ABCDE) y uno para la especie A (pertenecen al clado ABCDE). Podemos dividir cada uno de estos valores por el valor máximo (4) para obtener el peso de cada especie y luego determinar la proporción en que cada especie contribuye al grupo, expresada en porcentaje.

Índices de divergencia filogenética

Se han propuesto otros índices para expresar la divergencia de las especies en un cladograma (Morrone & Crisci, 1992; Williams *et al.*, 1991). Al comparar dos especies A y B, estos índices consideran el número de nodos compartidos entre ellas (C_{AB}) y el número de nodos únicos para A (U_A) y únicos para B (U_B):

- *Índice C*: es la inversa del número de nodos compartidos por ambas especies:

$$C = 1 / C_{AB}$$
- *Índice D*: considera el número de nodos únicos para ambas especies:

$$D = U_A + U_B + 1$$
- *Índice E*: se basa en el número de nodos compartidos por ambas especies y el número de nodos únicos:

$$E = (U_A + U_B + 1) / (2 C_{AB} + U_A + U_B)$$
- *Índice F*: relaciona el número de nodos más allá del punto de divergencia entre ambas especies con el número de nodos compartidos por ellas:

$$F = (U_A + U_B + 1) / C_{AB} + 1$$

Dispersión filogenética

En un cladograma es posible medir la dispersión filogenética de la especie, es decir, el grado en que una muestra de especies representa el mayor rango posible de relaciones en el cladograma. Si solo se pueden proteger algunas especies, deberíamos elegir aquellas que permitan la dispersión filogenética máxima (Williams *et al.*, 1991). Por ejemplo, si se analizan las especies del cladograma de la figura 121a, hay cuatro tipos básicos de dispersión filogenética:

- Cualquier combinación de las especies A o B con las especies C, D o E (distribuciones 1-4).
- La combinación de las especies A y/o B con la especie D y/o E (distribuciones 5-8).
- La combinación de las especies A, B y C (distribución 9).
- La combinación de las especies C, D y E (distribución 10).

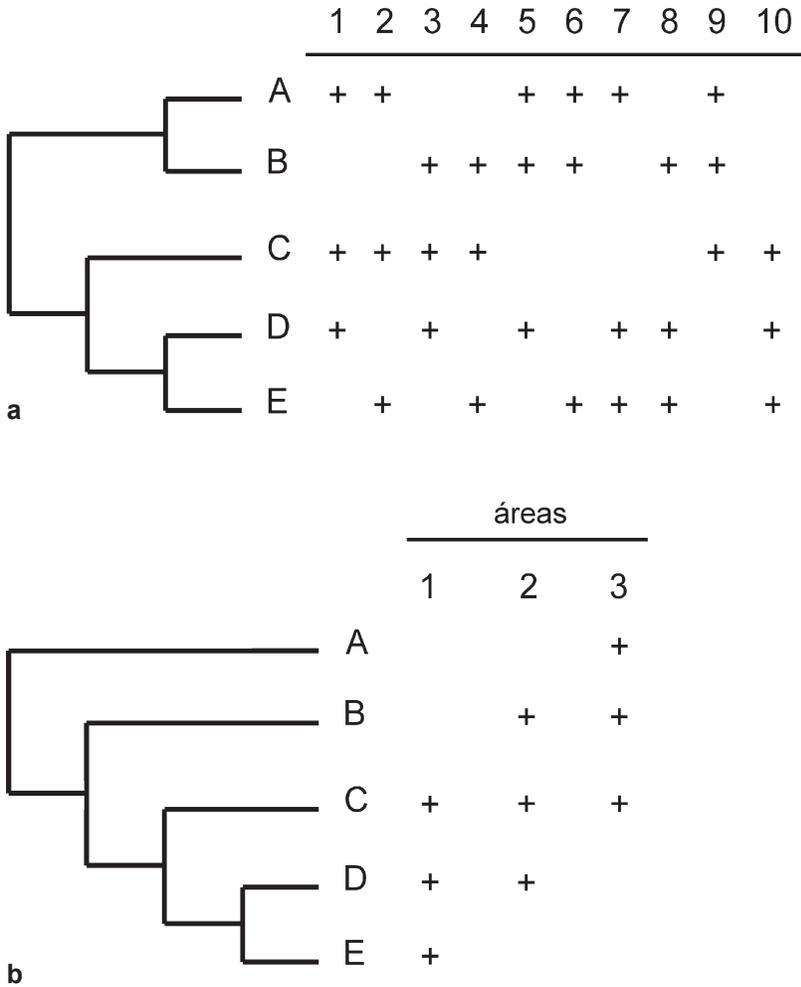


Fig. 121. Criterios filogenéticos para la conservación. a, dispersión filogenética; b, complementariedad.

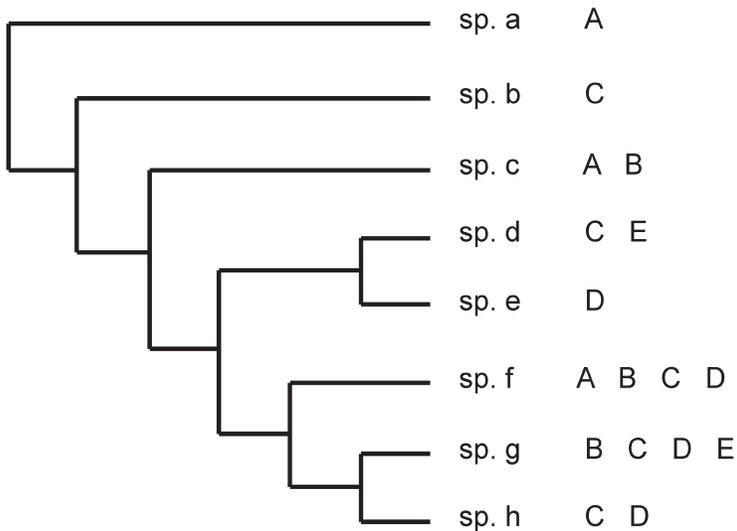
Las distribuciones 1-4 son las más dispersas en el cladograma, las 5-8 son intermedias, la 9 es apenas más dispersa que la 10 y esta última es la menos dispersa. En este caso, deberíamos preferir alguna de las distribuciones 1-4.

Complementariedad

El objetivo básico de la conservación es preservar la mayor biodiversidad posible en un mínimo de áreas (Ackery & Vane-Wright, 1984). Por ello, al establecer una lista de áreas para priorizar su conservación, una vez que se ha elegido la primera área, la siguiente sería aquella que contenga el máximo número de especies no contenidas en ella, es decir, su complemento (Humphries *et al.*, 1991; Williams *et al.*, 1991). Por ejemplo, en el cladograma de la figura 121b, con cinco especies distribuidas en tres áreas: para el área 1 el complemento serán las especies A y B; para el área 2, las especies A y E; y para el área 3, las especies D y E. Si se combinan las áreas 1 y 2, el complemento residual será la especie A y, si se combinan las áreas 2 y 3, el complemento residual será la especie E. Solo si se combinan las áreas 1 y 3, se obtiene el complemento total de todas las especies.

EJERCICIO 46

A la derecha del cladograma de ocho especies hipotéticas se representan sus áreas de distribución. Teniendo en cuenta el criterio de dispersión filogenética, ¿qué área elegirías como prioritaria para la conservación? Una vez que elegiste esa area, ¿cuál sería la siguiente empleando el criterio de complementariedad?



Estudio de caso

Morrone (1999) llevó a cabo un estudio combinando un análisis panbiogeográfico y un procedimiento filogenético para seleccionar áreas para la conservación en los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú. Analizó cinco géneros endémicos de gorgojos (Coleoptera: Curculionidae): *Acroriellus*, *Acrorius*, *Andesianellus*, *Macrostypplus* y *Nacodius*. Identificó dos trazos generalizados, uno que se extiende desde el noroeste de Venezuela al norte de Ecuador y el otro, del sudeste de Perú al norte de Ecuador. En el norte de Ecuador ambos se intersectan, identificando un nodo panbiogeográfico. Luego evaluó ocho áreas de endemismo dentro de esos trazos utilizando el índice filogenético de Vane-Wright *et al.* (1991): (A) norte de Venezuela, (B) centro oeste de Colombia, (C) sudoeste de Colombia, (D) norte de Ecuador, (E) sur de Ecuador, (F) norte de Perú, (G) sur de Perú y (H) sudeste de Perú (Fig. 122). De acuerdo con los resultados de ambos análisis, la secuencia de prioridades debería ser: (1) área D (el nodo), (2) áreas B y E, (3) áreas C y G, (4) áreas A y F, y (5) área H.

LINGÜÍSTICA HISTÓRICA

El paralelismo entre evolución biológica y lingüística fue sugerido inicialmente por Darwin (1871). Durante el siglo XIX, varios lingüistas publicaron árboles de lenguajes (por ejemplo, Schleicher, 1853). Cavalli-Sforza *et al.* (1998) compararon un cladograma de la especie humana con un árbol lingüístico. En años recientes, se ha incrementado el interés por el análisis filogenético de la evolución lingüística (Atkinson & Gray, 2005; McMahon & McMahon, 2003).

Rexová *et al.* (2003) analizaron las relaciones filogenéticas de las lenguas indoeuropeas. Analizaron datos referidos a 200 significados y 84 variedades, codificados de tres maneras diferentes y utilizando el lenguaje hitita como grupo externo. En las hipótesis filogenéticas obtenidas (Fig. 123), detectaron cuatro clados lingüísticos:

- *Balto-eslavo*: por ejemplo, lituano, letón, ruso, checo, polaco, búlgaro y serbo-croata.
- *Romano-germánico-céltico*: por ejemplo, español, italiano, portugués, francés, inglés, alemán, holandés, noruego, sueco, irlandés, galés y bretón.
- *Armenio-griego*: por ejemplo, armenio y griego.
- *Indo-iranio*: por ejemplo, bengalí, persa, pastún y kurdo.

Sus resultados muestran un patrón predominante de ramificación, con escaso préstamo o dispersión de palabras individuales.

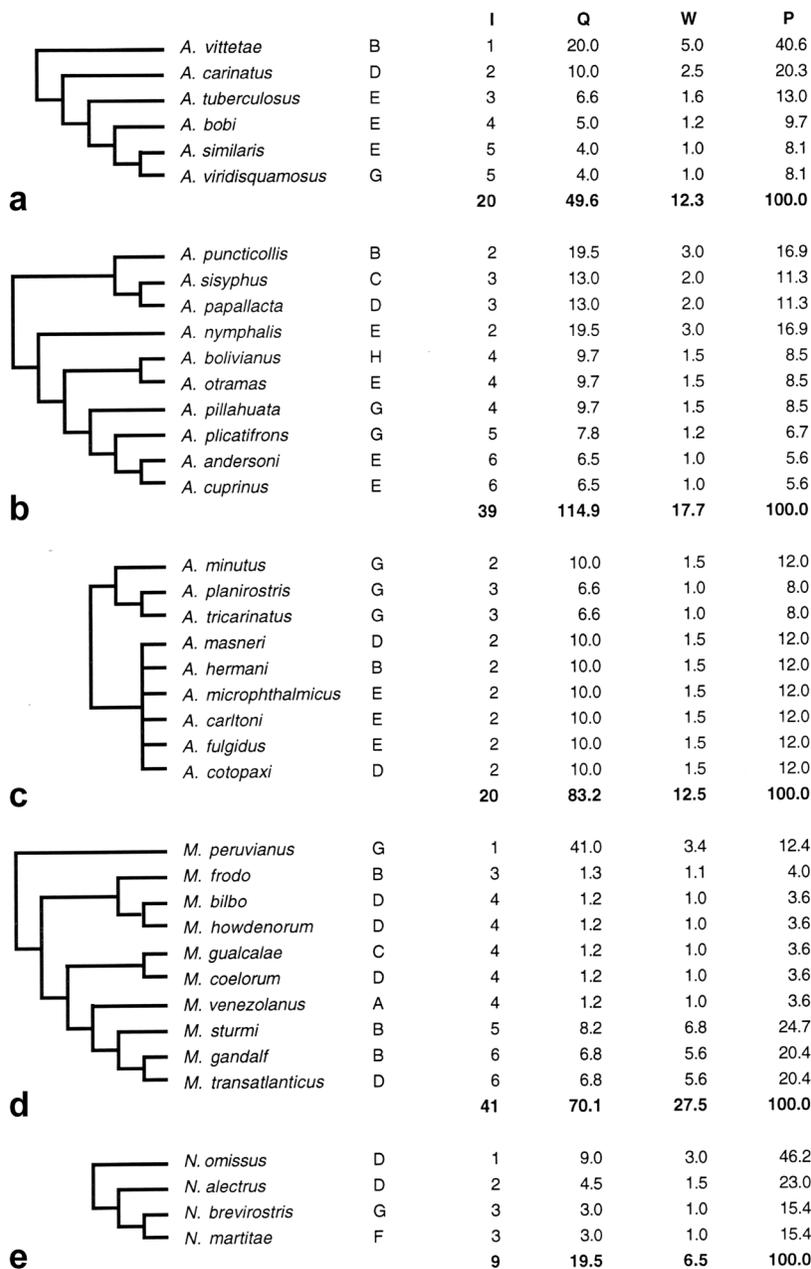


Fig. 122. Índices filogenéticos para priorizar áreas de gorgojos andinos (Coleoptera: Curculionidae). a, *Acroriellus*; b, *Acrorius*; c, *Andesianellus*; d, *Macrostyphlus*; e, *Nacodius*.

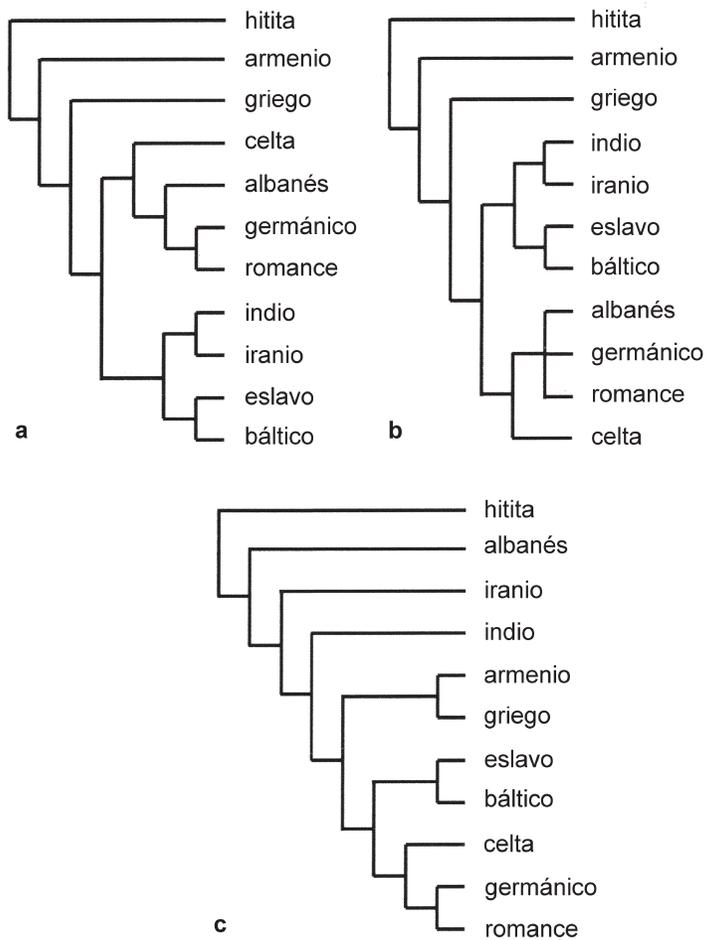


Fig. 123. Hipótesis filogenéticas alternativas de las lenguas indoeuropeas obtenidas por Rexová *et al.* (2003). a, matriz de multiestados estándar; b, matriz de multiestados alterada; c, matriz binaria.

EPIDEMIOLOGÍA MOLECULAR

Desde hace varias décadas se ha comenzado a analizar el desarrollo de enfermedades infecciosas emergentes en un marco filogenético. Este enfoque se conoce como epidemiología molecular. Algunos de los virus analizados incluyen el VIH, hantavirus, SARS-CoV, influenza, hepatitis C e influenza aviar (Gao *et al.*, 1999; Hovmöller *et al.*, 2010; Janies *et al.*, 2008, 2011; Mindell *et al.*, 1995; Page & Holmes, 1998).

Uno de los virus mejor estudiados es el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH, HIV por sus siglas en inglés), causante del síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA). En el año 2000, existían más de 40 millones de personas en el mundo infectadas con este virus (Freeman & Herron, 2001). Existen dos tipos de VIH: una forma global muy virulenta (VIH-1) y otra menos virulenta hallada con mayor frecuencia en África occidental (VIH-2). Virus relacionados con los VIH se encuentran con frecuencia en primates africanos, siendo conocidos como virus de inmunodeficiencias simia (VIS, SIV por sus siglas en inglés). Al reconstruirse las relaciones filogenéticas de los VIH y VIS (Holmes, 1998), surgió un patrón complejo (Fig. 124). VIH-1 y VIH-2 se relacionan más cercanamente con diferentes VIS: VIH-1 se relaciona con SIV_{CPZ} (del chimpancé), mientras que el VIH-2 se relaciona con VIS_{SM} (del mangabeye gris). Dado que el VIH-2 se distribuye principalmente en África Occidental, como el mangabeye gris, estos primates representarían la fuente del VIH-2. Si el chimpancé es la fuente del VIH-1 está menos claro, porque esta especie raramente se infecta en estado silvestre. Por otra parte, dado que existen otras especies de primates que poseen SIV pero que aún no han sido secuenciados, es posible que el VIH-1 y el VIS_{CPZ} hayan evolucionado a partir de algún otro virus, aún desconocido (Page & Holmes, 1998).

En relación con la expansión del SIDA, los análisis filogenéticos se han aplicado a la resolución de diferentes problemas, como la estimación de las fechas de colonización (Awise, 2006). Teniendo en cuenta las tasas de divergencia de las secuencias virales, Korber *et al.* (2000) postularon que el VIH-1 habría surgido a comienzos de la década de 1930. Por otra parte, Li *et al.* (1988) concluyeron que el VIH-1 arribó probablemente desde África a Haití entre 1969-1975, luego colonizó la Florida y de ahí el resto de los Estados Unidos en 1975-1979.

También se han investigado las relaciones coevolutivas entre los virus y sus huéspedes primates (Morrone *et al.*, 1997; Siddall, 1997). Morrone *et al.* (1997) hallaron una coespeciación significativa, sosteniendo que el VIH es un virus antiguo, mientras que Siddall (1997) consideró que la coespeciación no es significativa y sostuvo que el virus evolucionó más recientemente (Mindell *et al.*, 1995).

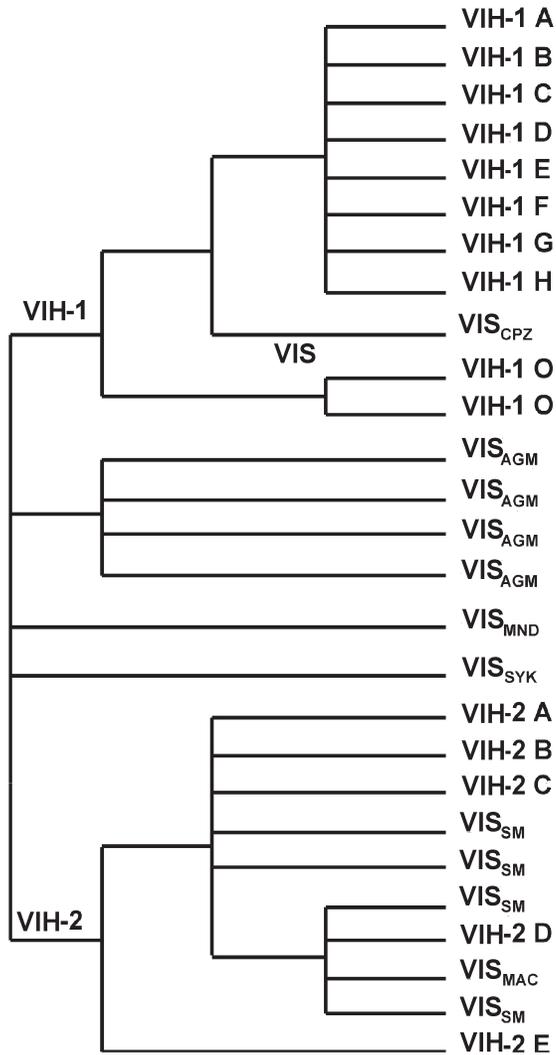


Fig. 124. Representación esquemática de las relaciones filogenética de VIH-1, VIH-2 y VIS (modificado de Page & Holmes, 1998). SIV_{CPZ} , VIS de chimpancé; SIV_{AGM} , VIS de mono verde africano; SIV_{MAC} , VIS de macaco; SIV_{MND} , VIS de mandril; SIV_{SM} , VIS de mangabeye gris; SIV_{SYK} , VIS de mono de Sykes.

PROGRAMAS DE CÓMPUTO

Además de los programas filogenéticos disponibles (ver capítulo 4), existen otros que pueden ser usados específicamente para analizar diferentes problemas en un marco filogenético:

- *CAIC*: para implementar análisis de contrastes independientes. Referencia: Purvis & Rambaut (1995).
- *COMPONENT 2.0*: para comparar cladogramas en diversos tipos de estudios. Referencias: Page (1993a) y Slowinski (1993). Página web: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/cplite/guide.html>
- *GEODIS*: implementa el análisis filogeográfico de clados anidados. Referencia: Posada *et al.* (2000). Página web: <http://darwin.uvigo.es/software/geodis.html>
- *Gtp*: para reconciliar árboles de genes y especies. Referencia: Zmasek & Eddy (2001). Página web: <http://loco.biosci.arizona.edu/gtp/gtp.html>
- *R8s*: para ajustar longitudes de ramas e inferir tiempos de divergencia. Referencia: Sanderson (1997, 2002). Página web: <http://loco.biosci.arizona.edu/r8s/index.html>
- *TCS*: para estimar genealogías de genes dentro de una población. Referencia: Templeton *et al.* (1992) y Clement *et al.* (2000). Página web: <http://darwin.uvigo.es/software/tcs.html>
- *TreeFitter*: para comparar árboles de huéspedes y asociados. Referencia: Ronquist (2000, 2001). Página web: <http://sourceforge.net/projects/treefitter>
- *TREEMAP*: para comparar árboles de huéspedes y asociados. Referencia: Page (1994). Página web: <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/treemap.html>

LECTURAS RECOMENDADAS

Avice, J. C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. Introducción a la filogeografía.

_____. 2006. *Evolutionary pathways in nature: A phylogenetic approach*. Cambridge University Press, Cambridge. Presentación de varios ejemplos de aplicación de información filogenética.

Brooks, D. R. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago. Introducción al enfoque filogenético para analizar ecología y adaptación.

Morrone, J. J. 2000. *El lenguaje de la cladística*. Programa Libro de Texto Universitario, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM, México, D.F. Introducción a los métodos filogenéticos en biología evolutiva.

_____. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Columbia University Press, Nueva York. Introducción a la biogeografía evolutiva.

Referencias

- Abogast, B. S. & G. J. Kenagy. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 819-825.
- Ackery, P. R. & R. I. Vane-Wright. 1984. *Milkweed butterflies*. Cornell University Press, Nueva York.
- Áczel, M. L. 1949. Catálogo de la familia de las "Tylidae" (Calobatidae + Micropezidae + Neriidae, Diptera) en la región Neotropical. *Acta Zoológica Lilloana* 8: 309-389.
- _____. 1951. Morfología externa y división sistemática de las "Tanypezidiformes" con sinopsis de las especies argentinas de "Tylidae" ("Micropezidae") y "Neriidae" (Dipt.). *Acta Zoológica Lilloana* 11: 483-589.
- Adams, E. N., III. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Systematic Zoology* 21: 390-397.
- Adanson, M. 1763-64. *Familles des plantes*. Vincent, París.
- Agassiz, L. 1833-1844. *Recherches sur les poisons fossiles*. Imprimerie de Petitpierre, Neuchâtel.
- Agosti, D. & W. Egloff. 2009. Taxonomic information exchange and copyright: The Plazi approach. *BioMed Central Evolutionary Biology* 2: 53.
- Agranat, I. 2009. *Automatically identifying animal species from their vocalizations*. Wildlife Acoustic Inc., Concord, Massachusetts.
- Aguilar, J. F., J. A. Roselló & J. Nieto Felliner. 1999. Molecular evidence for the compilospecies model of reticulate evolution in *Armeria* (Plumbaginaceae). *Systematic Biology* 48: 735-754.
- Albarrán-Lara, A. L., L. Mendoza Cuenca, S. Valencia-Ávalos, A. González-Rodríguez & K. Oyama. 2010. Leaf fluctuating asymmetry increases with hybridization and introgression between *Quercus magnifolia* and *Quercus resinosa* (Fagaceae) through an altitudinal gradient in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 171: 310-322.

- Alberch, P., S. J. Gould, G. F. Oster & D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Alonso-Zarazaga, M. A. 2005. Nomenclature of higher taxa: A new approach. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 62: 189-199.
- Altekar, G., S. Dwarkadas, J. P. Huelsenbeck & F. Ronquist. 2004. Parallel Metropolis coupled Markov chain Monte Carlo for phylogenetic inference. *Bioinformatics* 20: 407-415.
- Amadon, D. 1966. The superspecies concept. *Systematic Zoology* 15: 246-249.
- Ameghino, F. 1882. *Filogenia: Principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporcionas matemáticas*. La Cultura Argentina, Buenos Aires.
- Amorim, D. de S. 1982. Classificação por sequenciação: Uma proposta para a denominação dos ramos retardados. *Revista Brasileira de Zoologia* 1: 1-9.
- _____. 1992. An empirical system of ranking biological classifications using biogeographical components. *Revista Brasileira de Entomologia* 36: 281-292.
- _____. 1993. Group*: An additional artifact for sequenced phylogenetic classifications. *Revista Nordestina de Biologia* 8: 35-38.
- _____. 1994. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedade Brasileira de Entomologia, San Pablo.
- _____. 2009. Never never land. *Biogeografia* 4: 9-13.
- _____ & E. Rindal. 2007. Phylogeny of the Mycetophiliformia, with proposal of the subfamilies Heterotrichinae, Ohakuneinae, and Chiletrichinae for the Rangomaramidae (Diptera, Bibionomorpha). *Zootaxa* 1535: 1-92.
- _____, C. M. D. Santos & S. S. de Oliveira. 2009. Allochronic taxa as an alternative model to explain circumantarctic disjunctions. *Systematic Entomology* 34: 2-9.
- Amundson, R. 1998. Typology reconsidered: Two doctrines on the history of evolutionary biology. *Biology and Philosophy* 13: 153-177.
- _____. 2002. Phylogenetic reconstruction then and now. *Biology and Philosophy* 17: 679-694.

- An, L. Z., S. Y. Chen & Y. S. Lian. 2009. A new species of *Meconopsis* (Papaveraceae) from Gansu, China. *Novon* 19: 286-288.
- Andersen, N. M. 1995. Cladistic inference and evolutionary scenarios: Locomotory structure, function, and performance in water striders. *Cladistics* 11: 279-295.
- _____. 2001. The impact of W. Hennig's "phylogenetic systematics" on contemporary entomology. *European Journal of Entomology* 98: 133-150.
- Anderson, R. S. 1993. Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165: 197-232.
- _____. 1995. An evolutionary perspective of diversity in Curculionoidea. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 14: 103-114.
- Andersson, L. 1990. The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon* 39: 275-382.
- Andreasen, R. O. 2000. A new perspective of the race debate. *British Journal for the Philosophy of Science* 49: 199-225.
- _____. 2004. The cladistic race concept: A defense. *Biology and Philosophy* 19: 425-442.
- Apra, G., G. Odierna, F. Andreone, F. Glaw & M. Vences. 2007. Karyological evolution and systematics of Malagasy microhylid frogs. *Zoologische Anzeiger* 246: 23-41.
- Archer, J. & D. L. Robertson. 2007. CTree: Comparison of clusters between phylogenetic trees made easy. *Bioinformatics* 23: 2952-2953.
- Archibald, J. D. 1994. Metataxon concepts and assessing possible ancestry using phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 43: 27-40.
- Archie, J. W. 1989. A randomization test for phylogenetic information in systematics. *Systematic Zoology* 38: 219-252.
- Aristóteles. 350 B.C. (1907). *Historia animalium: The history of animals*. John Bell, Londres.
- Armubster, W. S. 1992. Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. *Bioscience* 42: 12-20.

- Arthur, J. C., J. H. Barnhart, N. L. Britton, F. Clements, O. F. Cood, F. V. Coville, F. S. Earle, A. W. Evans, T. E. Hazen, A. Hoolick, M. A. Howe, F. H. Knowlton, G. T. Moore, H. H. Rusby, C. L. Shear, L. M. Underwood, D. White & W. E. Wight. 1907. American Code of Botanical Nomenclature. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 34: 167-178.
- Arvestad, L. & W. J. Bruno. 1997. Estimation of reversible substitution matrices from multiple pairs of sequences. *Journal of Molecular Evolution* 45: 696-703.
- Ashlock, P. D. 1971. Monophyly and associated terms. *Systematic Zoology* 20: 63-69.
- _____. 1972. Monophyly again. *Systematic Zoology* 21: 430-438.
- _____. 1974. The uses of cladistics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 81-99.
- _____. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. *Systematic Zoology* 28: 441-450.
- _____. 1984. Monophyly: Its meaning and importance. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan, T. & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 39-46.
- _____. 1985. A revision of the Bergidea group: A problem in classification and biogeography. *Journal of the Kansas Entomological Society* 57: 675-688.
- Atkinson, I. 1989. Introduced animals and extinctions. En: *Conservation for the twenty-first century*, D. Western & M. Pearl (eds.), Oxford University Press, Nueva York, pp. 54-69.
- Atkinson, Q. D. & R. D. Gray. 2005. Curious parallels and curious connections: Phylogenetic thinking in biology and historical linguistics. *Systematic Biology* 54: 513-526.
- Avise, J. C. 1994. *Molecular markers: Natural history and evolution*. Chapman & Hall, Nueva York.
- _____. 1996. Toward a regional conservation genetics perspective: Phylogeography of faunas in the southeastern United States. En: *Conservation genetics: Case histories from nature*, J. C. Avise & J. L. Hamrick (eds.), Chapman & Hall, Nueva York, pp. 431-470.
- _____. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- _____. 2006. *Evolutionary pathways in nature: A phylogenetic approach*. Cambridge University Press, Cambridge.
- _____. 2009. Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- _____, J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb & N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- _____ & R. M. Ball Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. En: *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, D. Futuyma & J. Antonovics (eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 45-67.
- _____ & D. Mitchell. 2007. Time to standardize taxonomies. *Systematic Biology* 56: 130-133.
- _____ & T. J. Robinson. 2008. Hemiplasy: A new term on the lexicon of phylogenetics. *Systematic Biology* 57: 503-507.
- Ax, P. 1987. *The phylogenetic system*. John Wiley, Chichester.
- Báez, A. M., A. L. Cione & A. Torno. 1985. Diagramas ramificados de relaciones en biología comparada. *Ameghiniana* 21: 319-331.
- Bailly, N. 1996. Systèmes de gestion de base de données en systématique. *Biosystema* 14: 19-35.
- Ball, I. R. 1983. On groups, existence and the ordering of nature. *Systematic Zoology* 32: 446-451.
- Bandelt, H. J., P. Forster & A. Röhl. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37-48.
- _____, P. Forster, B. C. Sykes & M. B. Richards. 1995. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. *Genetics* 141: 743-53.
- Barker, F. K. & F. M. Lutzoni. 2002. The utility of the incongruence length difference test. *Systematic Biology* 51: 625-637.
- Barrera, A. 1994. La taxonomía botánica maya. En: *Taxonomía biológica*, J. Llorente Bousquets & I. Luna Vega (eds.), Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 27-37.

- Barrett, M., M. J. Donoghue & E. Sober. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology* 40: 486-493.
- Baum, B. R. 1992. Combining trees as a way of combining data sets for phylogenetic inference, and the desirability of combining gene trees. *Taxon* 41: 3-10.
- _____. 2009. Species as ranked taxa. *Systematic Biology* 58: 74-86.
- _____ & A. Larson. 1991. Adaptation reviewed: A phylogenetic methodology for studying character macroevolution. *Systematic Zoology* 40: 1-18.
- _____ & K. L. Shaw. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. En: *Experimental and molecular approaches to plant biosystematics*, P. C. Hoch & A. C. Stephenson (eds.), Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, pp. 289-303.
- Baylac, M. & T. Daufresne. 1996. Wing venation variability in *Monarthropalpus buxi* (Diptera, Cecidomyiidae) and the quaternary coevolution of box (*Buxus sempervivens* L.) and its midge: A geometrical morphometric analysis. En: *Advances in morphometrics*, M. L. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Taylor & D. Slice (eds.), Plenum Press, NATO ASI Series, Series A: Life Sciences 284, Nueva York, pp. 285-301.
- Beatty, J. 1982. Classes and cladists. *Systematic Zoology* 31: 25-34.
- Bebber, D. P., F. H. C. Marriott, K. J. Gaston, S. A. Harris & R. W. Scotland. 2007. Predicting unknown species numbers using discovery curves. *Proceedings of the Royal Society B- Biological Sciences* 274: 1651-1658.
- Beckner, M. 1959. *The biological way of thought*. Columbia University Press, Nueva York.
- Bellon, P. 1555. *Histoire de la nature des oiseaux avec leurs portraits*. Benoit Prevost, París.
- Benson, D. A., I. Karsch-Mizrachi, D. J. Lipman, J. Ostell & D. L. Wheeler. 2008. GenBank. *Nucleic Acids Research* 36: 25-30.
- Benton, M. J. 1995. Testing the time axis of phylogenies. *Philosophical Transactions of the Linnean Society of London B* 349: 5-10.
- _____ & R. Hitchin. 1996. Testing the quality of the fossil record by groups and by major habitats. *History of Biology* 12: 111-157.

- _____ & G. W. Storrs. 1994. Testing the quality of the fossil record: Paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111-114.
- Berenbaum, M. R. 1983. Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. *Evolution* 37: 163-179.
- Bernardi, N. 1999. Nomenclatura zoológica. En: *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*, N. Papavero & J. Llorente Bousquets (eds.), Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 283-304.
- Beveridge, I. 1986. Coevolutionary relationships of the helminth parasites of Australian marsupials. En: *Coevolution and systematics*, A. R. Stone & D. L. Hawksworth (eds.), Clarendon Press, Oxford, pp. 93-117.
- Bininda-Emonds, O. R. P. 2004. The evolution of supertrees. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 315-322.
- _____ & H. N. Bryant. 1998. Properties of matrix representation with parsimony analysis. *Systematic Biology* 47: 497-508.
- _____, H. N. Bryant & A. P. Russell. 1998. Supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis: Implicit assumptions of monophyly and a comparison of methods. *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 101-133.
- _____ & M. Sanderson. 2001. Assessment of the accuracy of matrix representation with parsimony analysis supertree construction. *Systematic Biology* 50: 565-579.
- Biondi, S. 2005. A new genus and species of Hoplapoderini from Madagascar (Coleoptera: Atteblabidae: Apoderinae). *Zootaxa* 1089: 37-47.
- Blackedge, T. A., N. Scharff, J. A. Coddington, T. Szuts, J. W. Wenzel, C. Y. Hayashi & I. Agnarsson. 2009. Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 206: 5229-5234.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the Coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 1. *Bulletin of the United States National Museum* 185: 1-188.

- _____. 1959. The functions and limitations of classification. *Systematic Zoology* 8: 202-211.
- _____. 1964. Phyletic and phenetic versus omnispective classification. En: *Phenetic and phylogenetic classification*, V. H. Heywood & J. McNeill (eds.), The Systematics Association Publication 6, Londres, pp. 17-28.
- _____. 1967a. *Taxonomy: A text and reference book*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- _____. 1967b. A critique of numerical taxonomy. *Systematic Zoology* 16: 64-72.
- _____ & A. Boyden. 1952. The nature of systematics. *Systematic Zoology* 1: 26-29.
- Blagoderov, V., I. Brake, T. Georgiev, L. Penev, D. Roberts, S. Rycroft, B. Scott, D. Agosti, T. Catapano & V. S. Smith. 2010. Streamlining taxonomic publication: A working example with Scratchpads and ZooKeys. *ZooKeys* 50: 17-28.
- Bock, W. J. 1973. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Systematic Zoology* 22: 375-392.
- _____. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification. En: *Major patterns in vertebrate evolution*, M. K. Hecht, P. C. Goody & B. M. Hecht (eds.), Plenum, Nueva York, pp. 851-895.
- Bollback, J. P. 2002. Bayesian model adequacy and choice in phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1171-1180.
- Bolton, B. 2007. How to conduct large-scale taxonomic revisions in Formicidae. En: *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage to E. O. Wilson—50 years of contributions*, R. R. Snelling, B. L. L. Fisher & P. S. Ward (eds.), Memoirs of the American Entomological Institute 80, Gainesville, pp. 52-71.
- Borgmeier, T. 1957. Basic questions of systematics. *Systematic Zoology* 6: 53-69.
- Bottu, G. 2009. Sequence databases and database searching. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 33-54.
- Bourne, P. E. 2005. Ten simple rules for getting published. *PLOS Computational Biology* 1: 341-342.

- Boury-Esnault, N. & K. Rützler. 1997. Thesaurus of sponge morphology. *Smithsonian Contributions to Zoology* 596: 1-55.
- Bowler, P. S. 1996. *Life's splendid drama: Evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860-1940*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Boyden, A. 1973. *Perspectives in zoology*. Pergamon Press, Oxford.
- Brady, R. H. 1982. Theoretical issues and "pattern cladistics". *Systematic Zoology* 31: 286-291.
- _____. 1983. Parsimony, hierarchy and biological implications. En: *Advances in Cladistics*, 2, N. I. Platnick & V. Funk (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 49-60.
- _____. 1985. On the independence of systematics. *Cladistics* 1: 113-126.
- _____. 1987. Form and cause in Goethe's morphology. En: *Goethe and the sciences: A reappraisal*, F. Amrine, F. J. Zucker & H. Wheeler (eds.), Boston Studies in the Philosophy of Sciences, Dordrecht, pp. 257-300.
- Braun, A. 1919. Wing structure of Lepidoptera and the phylogenetic and taxonomic value of certain persistent trichopterous characters. *Annals of the Entomological Society of America* 12: 349-366.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- _____. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics* 6: 369-372.
- _____. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Brickell, C. D., C. Alexander, J. C. David, W. L. A. Hettterscheid, A. C. Leslie, J. McNeill, V. Malecot, X. Jin & J. J. Cubey (eds.). 2009. *The international Code of Nomenclature for Cultivated Plants*. Adopted by the International Union of Biological Sciences International Commission for the Nomenclature of Cultivated Plants. *Scripta Horticulturae* 10: 1-204.
- Briggs, J. C. & P. Snelgrove. 1999. Marine species diversity. *Bioscience* 49: 351-352.
- Brochu, C. A. 1997. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Zoology* 46: 479-522.

- Brogaard, B. 2004. Species as individuals. *Biology and Philosophy* 19: 223-242.
- Bromham, L. & D. Penny. 2003. The modern molecular clock. *National Review of Genetics* 4: 216-224.
- Brooks, D. R. 1977. Evolutionary history of some plagiogorchioid trematodes of anurans. *Systematic Zoology* 26: 277-289.
- _____. 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Systematic Zoology* 28: 299-307.
- _____. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 1430.
- _____, J. N. Caira, T. R. Platt & M. H. Pritchard. 1984. Principles and methods of cladistic analysis: A workbook. *University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication* 12: 1-92.
- _____ & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- _____ & D. A. McLennan. 1994. Historical ecology as a research programme: Scope, limitations and the future. En: *Phylogenetics and ecology, Linnean Society Symposium Series 17*, P. Eggleton & R. I. Vane-Wright (eds.), Academic Press, Londres, pp. 1-27.
- _____ & D. A. McLennan. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 757-767.
- _____, R. T. O'Grady & M. A. Mayes. 1981. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: Testing hypotheses of evolution and coevolution. En: *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, V. A. Funk & D. R. Brooks (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 147-175.
- Brower, A. V. Z. 1999. Delimitation of phylogenetic species with DNA sequences: A critique of Davis and Nixon's population aggregation analysis. *Systematic Biology* 48: 199-213.
- _____. 2009. Science as a pattern. *Systematics and Biodiversity* 7: 345-346.
- _____. 2012. The meaning of "phenetic". *Cladistics* 28: 113-114.

- _____, R. DeSalle & A. Vogler. 1996. Gene trees, species trees, and systematics: A cladistic perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 423-450.
- Brown, W. L. 1961. An international taxonomic register: Preliminary proposals. *Systematic Zoology* 10: 80-85.
- _____ & E. O. Wilson. 1954. The case against the trinomen. *Systematic Zoology* 3: 174-176.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademien Handlingar* 11: 1-472.
- _____. 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic biogeography. En: *Vicariance biogeography: A critique*, G. Nelson & D. E. Rosen (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 94-158.
- Brusca, R. C. & G. J. Brusca. 1990. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Bryant, H. N. 1991. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: Role of axiomatic and auxiliary principles. *Systematic Zoology* 40: 433-445.
- Bucknam, J., Y. Boucher & E. Baptiste. 2006. Refuting phylogenetic relationships. *Biology Direct* 1: 26.
- Buffon, J. L. L. 1749-1789. *Histoire naturelle, générale et particulière*. Imprimerie Royale, Paris.
- Bull, J. J., J. P. Huelsenbeck, C. W. Cunningham, D. L. Swofford & R. J. Waddell. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 42: 384-397.
- Bunge, M. 2006. *Chasing reality: Strife over realism*. University of Toronto Press Inc., Toronto.
- Burrini, A. G., L. Magnano, A. R. Magnano, C. Scala & B. Baccetti. 1988. Spermatozoa and phylogeny of Curculionoidea (Coleoptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 17: 1-50.
- Busck, A. 1909. Notes on Microlepidoptera, with descriptions of new North American species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 11: 87-103.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-364.

- Cain, A. J. 1954. *Animal species and their evolution*. Hutchinson University Library, Londres.
- _____. 1958. Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London* 169: 144-163.
- _____. 1995. Linnaeus's natural and artificial arrangements of plants. *Botanical Journal of the Linnean Society of London* 170: 73-133.
- _____ & G. A. Harrison. 1960. Phyletic weighting. *Proceedings of the Royal Society of London* 135: 1-31.
- _____. 1993. Common problems and cooperative solutions: Organizational activity in evolutionary studies, 1936-1947. *Isis* 84: 1-25.
- _____. 2004. Launching the Society of Systematic Zoology in 1947. En: *Milestones in systematics*, D. M. Williams & P. L. Forey (eds.), CRC Press, Boca Raton, pp. 19-48.
- _____. 2009. Rethinking the Synthesis Period in evolutionary studies. *Journal of the History of Biology* 42: 621-648.
- Calendini, F. & J. F. Martin. 2005. *PaupUP v1.0.3.1: A free graphical frontend for Paup* Dos software*. <http://www.agro-montpellier.fr/sppe/Recherche/JFM/PaupUp/>.
- Camardi, G. 2001. Richard Owen, morphology and evolution. *Journal of the History of Biology* 34: 481-515.
- Campbell, J. A. & D. R. Frost. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: Revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis, and key. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 216: 1-121.
- Camin, J. H. & R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.
- Camp, C. L. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 289-481.
- Cantino, P. D., H. N. Bryant, K. de Queiroz, M. J. Donoghue, T. Eriksson, D. M. Hillis & M. S. Y. Lee. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. *Systematic Biology* 48: 790-807.

- ____ & K. de Queiroz. 2006. *International code of phylogenetic nomenclature, Version 3a, Part 1: Clade names*. <http://www.ohiou.edu/phylocode/>.
- ____, R. G. Olmstead & S. J. Wagstaff. 1997. A comparison of phylogenetic nomenclature with the current system: A botanical case study. *Systematic Biology* 46: 313-331.
- Cardoso, G. C. & T. D. Price. 2010. Community convergence in bird song. *Evolutionary Ecology* 24: 447-461.
- Carneiro, M. A. A., S. D. Cangussú & G. W. Fernández. 2007. Ethical abuses in the authorship of scientific papers. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 1-5.
- Carolin, R. 1984. Mitchell's theorem and its impact on biology. En: *Cladistics, Systematics and Phylogeny Symposium, Abstracts*, Australian Systematics Botany Society, Canberra, pp. 1-9.
- Carpenter, J. M. 1987. Cladistics of cladists. *Cladistics* 3: 363-375.
- ____. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics* 4: 291-296.
- ____. 1989. Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics* 5:131144.
- ____. 1990. Of genetic distances and social wasps. *Systematic Zoology* 39:391397.
- ____. 1992a. Incidit in Scyllam qui vult vitare Charybdim. *Cladistics* 8: 100-102.
- ____. 1992b. Random cladistics. *Cladistics* 8: 147-153.
- ____. 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics* 10: 215-220.
- ____. 1996. Uninformative bootstrapping. *Cladistics* 12: 177-181.
- ____, P. Goloboff & J. S. Farris. 1998. PTP is meaningless, T-PTP is contradictory: A reply to Trueman. *Cladistics* 14: 105-116.
- Carraway, L. N. 2007. Content and organization of a scientific paper. *American Midland Naturalist* 157: 412-422.
- Carvalho, M. R. de, F. A. Bockmann, D. S. Amorim & C. R. Brandão. 2008. Systematics must embrace comparative biology and evolution, not speed and automation. *Evolutionary Biology* 35: 150-157.

- _____. & M. C. Ebach. 2009. Death of the specialist, rise of the machinist. *History and Philosophy of Life Sciences* 31: 467-470.
- Catalano, S. A., P. A. Goloboff & N. P. Giannini. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): The use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics* 26: 539-549.
- Cavalli-Sforza, L. L. & A. W. F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: Models and estimation procedures. *Evolution* 21: 550-570.
- _____, A. Piazza, P. Menozzi & J. Mountain. 1998. Reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 85: 6002-6006.
- Cecca, F., J. J. Morrone & M. C. Ebach. 2011. Biogeographical convergence and time-slicing: Concepts and methods in cladistic biogeography. En: Upchurch, P., A. McGowan & C. Slater (eds.), *Palaeogeography and palaeobiogeography: Biodiversity in space and time*, Systematics Association Special Volume, Taylor & Francis, CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 1-12.
- Cerdeño, E. 1995. Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates* 3143: 1-25.
- Cesalpino, A. 1583. *De plantis libri XVI*. Giorgio Marescotti, Florencia.
- Chambers, R. 1844. *Vestiges of the natural history of creation*. John Churchill, Londres.
- Crabonneau-Lassay, L. 1991. *The bestiary of Christ*. Parabola Books, Nueva York.
- Christoffersen, M. L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary naming. *Systematic Zoology* 44: 440-454.
- Cigliano, M. M. & D. Eades. 2010. New technologies challenge the future of taxonomy in Orthoptera. *Journal of Orthoptera Research* 19: 15-18.
- _____, M. S. Fernández & A. A. Lanteri. 2004a. Análisis multivariado: Métodos de ordenación. Morfometría geométrica. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercicios*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), pp. 107-122. Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata.

- _____, M. S. Fernández & A. A. Lanteri. 2004b. Cladística y sus aplicaciones en biología evolutiva y paleontología. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercicios*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 189-202.
- _____ & J. J. Morrone. 2000. Cladistic methods to analyze adaptation. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 113-124.
- _____, R. A. Ronderos & W. P. Kemp. 1989. Revision of the genus *Elasmoderus* Saussure (Orthoptera: Tristiridae). *Canadian Entomologist* 121: 225-243.
- Clark, C. 1986. Homoplastic—An appropriate choice. *Systematic Zoology* 35: 142-143.
- Clark, W. B. & M. T. McMunn. 1989. Introduction. En: *Beasts and birds of the Middle Ages: The nestiary and its legacy*, W. B. Clark & M. T. McMunn (eds.), University of Pennsylvania Press, Philadelphia, pp. 1-11.
- Clement M., D. Posada & K. Crandall. 2000. TCS: A computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-1660.
- Clerk, C. A. 1757 (1758). *Aranei suecici, descriptionibus et figuris oeneis illustrti, ad genera subalterna redacti speciebus ultra 60 determinati*. L. Salviae, Estocolmo.
- Coddington, J. A. 1988. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3-22.
- _____. 1990. Bridges between evolutionary pattern and process. *Cladistics* 6: 379-386.
- _____. 1994. The roles of homology and convergence in studies of adaptation. En: *Phylogenetics and ecology, Linnean Society Symposium Series 17*, P. Eggleton & R. I. Vane-Wright (eds.), Academic Press, Londres, pp. 53-78.
- _____ & N. Scharff. 1995. Problems with “soft” polytomies. *Cladistics* 12: 139-145.
- Coleman, K. A. & E. O. Wiley. 2001. On species individualism: A new defense of the species-as-individuals hypothesis. *Philosophy of Science Association* 68: 498-517.
- Cole, C. J. 1985. Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin. *Systematic Zoology* 34: 359-363.
- Colwell, R. K. 1996. *Biota: The Biodiversity Database Manager: Software and manual*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.

- 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.
- Contreras Medina, R. & R. García Sandoval. 2004. Comparación de los índices de consistencia y retención. En: *Manual de prácticas de sistemática*, J. J. Morrone, A. N. Castañeda Sortibrán, B. E. Hernández Baños & A. L. Martínez (eds.), Las prensas de Ciencias, México, D.F., pp. 67-68.
- _____, I. Luna-Vega & J. J. Morrone. 2007. Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Taxon* 56: 905-915.
- Costa Lima, A. da. 1961. Taxinomía o taxionomía. *Neotropica* 7: 53-54.
- Cotterill, F. P. D. 2003. Species concepts and the real diversity of antelopes. En: *Ecology and conservation of mini-antelope: Proceedings of an International Symposium on Duiker and Dwarf Antelope in Africa*, A. Plowman (ed.), Filander Verlag, FÜRTH, pp. 59-118.
- Coyne, J. A. & H. A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- CPITT (Centre for Pest Information Technology and Transfer). 1999. *LucID Professional for Windows: Contemporary identification tools*. CSIRO Publishing, Victoria.
- Cracraft, J. 1974. Phylogeny and evolution of the ratite birds. *Ibis* 116: 494-521.
- _____. 1979. Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology. En: *Phylogenetic analysis and paleontology*, J. Cracraft & N. Eldredge (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 7-39.
- _____. 1981. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. *American Zoologist* 21: 21-36.
- _____. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology* 1: 159-187.
- _____. 2000. Species concepts in theoretical and applied biology: A systematic debate with consequences. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 1-14.
- _____ & R. O. Prum. 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.

- Crane, J. K. 2004. On the metaphysics of species. *Philosophy of Science Association* 71: 156-173.
- Craw, R. 1992. Margins of cladistics: Identity, difference and place in the emergence of phylogenetic systematics, 1864-1975. En: *Trees of life*, P. Griffiths (ed.), Kluwer Academic Publishers, Holanda, pp. 65-107.
- _____, J. R. Grehan & M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, Nueva York y Oxford.
- _____ & M. Heads. 1988. Reading Croizat: On the edge of biology. *Rivista di Biologia- Biology Forum* 81: 499-532.
- Crisci, J. V. 1978. Clasificación biológica: Naturaleza, objetivos, fundamentos. *Obra del Centenario del Museo de La Plata, Botánica* 3: 40-51.
- _____. 1981. La especie: Realidad y conceptos. En: *Symposia, VI Jornadas Argentinas de Zoología*, La Plata, 21-32.
- _____. 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? *Journal of Theoretical Biology* 97: 35-41.
- _____. 2006. One-dimensional systematist: Perils in a time of steady progress. *Systematist Botany* 31: 217-221.
- _____ & M. F. López Armengol. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografías de la OEA 26, Washington, D.C.
- _____, J. D. McInerney & P. J. McWethy. 1993. *Order & diversity in the living world: Teaching taxonomy & systematics in school*. The Commission for Biological Education of the International Union of Biological Sciences y UNESCO, Hanover, Pennsylvania.
- _____ & J. J. Morrone. 1995. Morfología, moléculas y la historia de la vida: De ortodoxias y herejías. *Innovación y Ciencia* (Bogotá) 4: 5863.
- _____, P. Posadas & J. J. Morrone. 1996. La biodiversidad en los umbrales del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 6: 34-40.
- _____ & T. F. Stuessy. 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematist Botany* 5: 112-135.

- Criscuolo, A., V. Berry, E. J. P. Douzery & O. Gascuel. 2006. SDM: A fast distance-based approach for (super)tree building in phylogenomics. *Systematic Biology* 55: 740-755.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- _____. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Cronquist, A. 1978. Once again, what is a species? En: *Biosystematics in agriculture*, J. A. Romberger (ed.), Allenheld, Osman and Company, Nueva York, pp. 3-20.
- _____. 1987. A botanical critique of cladism. *The Botanical Review* 53: 1-52.
- Crowson, R. A. 1970. *Classification and biology*. Atherton Press, Inc., Nueva York
- Cuvier, G. 1812. Sur un nouveau rapprochement à établir entre les classes qui composent le règne animal. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 19: 73-84.
- Dallwitz, M. J. 1980. A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* 29: 41-46.
- _____. 1992. A comparison of matrix-based taxonomic identification systems with rule-based systems. En: *Proceedings of IFAC Workshop on Expert Systems in Agriculture*, F. L. Xiong (ed.), International Academic Publishers, Beijing, pp. 215-218.
- _____. 2009. *Delta programs and documentation*. <http://delta-intkey.com/www/programs.htm>.
- Darlington, P. J. Jr. 1971. Modern taxonomy, reality, and usefulness. *Systematic Zoology* 20: 341-365.
- _____, T. A. Paine & E. J. Zucher. 2000. Principles of interactive keys. <http://delta-intkey.com>.
- Darwin, C. R. 1842 (1996). Sketch on selection under domestication, natural selection, and organic beings in the wild state. En: *Darwin: On evolution*, T. Glick & D. Kohn (eds.), Hackett, Indianápolis, pp. 89-99.
- _____. 1851. *A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species: The Lepadidae; or, pedunculated cirripedes*. Ray Society, Londres.
- _____. 1854. *A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species: The Balanidae (or sessile cirripedes); the Verrucidae, etc., etc., etc.* Ray Society, Londres.
- _____. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. Murray, Londres.

- _____. 1871. *The descent of man*. Murray, Londres.
- Davis, J. I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics* 9: 201-210.
- _____. & K. C. Nixon. 1992. Populations, genetic variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Zoology* 41: 421-435.
- Dayrat, B. 2003. The roots of phylogeny: How did Haeckel build his trees? *Systematic Biology* 52: 515-527.
- De Candolle, A. P. 1813. *Théorie élémentaire de la botanique ou exposition élémentaire naturelle et de l'art de decrirer et d'étudier les végétaux*. Déterville, Paris.
- _____. 1828. *Mémoire sur la famille des Crassulacées*. Treuter et Würtz, Paris.
- De Laet, J. & E. Smets. 1998. On the three-taxon approach to parsimony analysis. *Cladistics* 14: 363-381.
- Delsuc, F., H. Brinkmann & H. Philippe. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Review Genetics* 6: 361-75.
- De Luna, E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* 33: 63-79.
- _____. & B. D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.
- De Pinna, M. 1996. Comparative biology and systematics: Some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology* 1: 3-16.
- De Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology* 34: 280-299.
- _____. 1985. Interpreting sister-group tests of key innovation hypotheses. *Systematic Biology* 47: 710-718.
- _____. 1999. The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. En: *Species: New interdisciplinary essays*, R. A. Wilson (ed.), The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 49-89.

- _____. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 196-215.
- _____. 2007a. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879-886.
- _____. 2007b. Toward an integrated system of clade names. *Systematic Biology* 56: 956-974.
- _____ & M. J. Donoghue. 1990a. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? *Cladistics* 6: 61-75.
- _____ & M. J. Donoghue. 1990b. Phylogenetic systematics and species revisited. *Cladistics* 6: 83-90.
- _____, M. J. Donoghue & J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 657-681.
- _____ & J. Gauthier. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: Phylogenetic definitions of taxon names. *Systematic Zoology* 39: 307-322.
- _____ & 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.
- _____ & S. Poe. 2003. Failed refutations: Further comments on parsimony and likelihood methods and their relationship to Popper's degree of corroboration. *Systematic Biology* 52: 352-367.
- DeSalle, R., M. G. Egan & M. Siddall. 2005. The unholy trinity: Taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 1905-1916.
- De Santis, L. 1981. El descrédito de la sistemática. En: *Symposia*, VI Jornadas Argentinas de Zoología, La Plata, pp. 33-41.
- Desper, R. & O. Gascuel. 2002. Fast and accurate phylogeny reconstruction algorithms based on the minimum-evolution principle. *Journal of Computational Biology* 19: 687-705.
- De Vos, P. & H. G. Trüper. 2000. Judicial Commission of the International Commission on Systematic Bacteriology. IXth International (IUMS) Congress of Bacteriology and Applied Microbiology. Minutes of the meetings. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 50: 2239-2244.

- Diamond, J. M. 1966. Zoological cladification system of a primitive people. *Science* 151: 1102-1104.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Dioscórides. 64 A.D. (2000). *De materia medica: Being an herbal with many other medicinal materials, translated by Tess Anne Osbaldeston*. Publisher Ibis Press, Johannesburgo.
- Dobigny, G., J. F. Ducroz, T. J. Robinson & V. Volobouev. 2004. Cytogenetics and cladistics. *Systematic Biology* 53: 470-484.
- Dobzhansky, T. 1937a. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. 1937b. The genetic nature of species differences. *American Naturalist* 71: 404-420.
- _____. 1950. Mendelian populations and their evolution. *American Naturalist* 74: 312-321.
- _____. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, Nueva York.
- Dollo, L. 1893. Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 7: 164-166.
- Domínguez, E. & Q. D. Wheeler. 1997. Taxonomic stability is ignorance. *Cladistics* 13: 367-372.
- Donoghue, M. J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- _____. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43:1137-1156.
- _____. & J. W. Kadereit. 1992. Walter Zimmermann and the growth of phylogenetic theory. *Systematic Biology* 41: 74-85.
- _____. & B. R. Moore. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43: 261-270.
- Doyen, J. T. & C. N. Slobodchikoff. 1974. An operational approach to species classification. *Systematic Zoology* 23: 239-247.

- Drummond, A. J., S. Y. W. Ho, M. J. Phillips & A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: 699-710.
- _____, G. K. Nicholls, A. G. Rodrigo, and W. Solomon. 2002. Estimating mutation parameters, population history and genealogy simultaneously from temporally spaced sequence data. *Genetics* 161: 1307-1320.
- _____ & A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214.
- _____ & K. Strimmer. 2001. PAL: An object-oriented programming library for molecular evolution and phylogenetics. *Bioinformatics* 17: 662-663.
- Dubois, A. & R. Günther. 1985. Klepton and synklepton: Two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zoologische Jahrbuche fur Systematik* 109: 290-305.
- 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: 264-293.
- Dupré, J. 1999. On the impossibility of a monistic account of species. En: *Species: New interdisciplinary essays*, R. A. Wilson (ed.), The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 3-22.
- Dupuis, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 1-24.
- Durrant, S. D. 1955. In defense of subspecies. *Systematic Zoology* 4: 186-190.
- Dutheil, J. & B. Boussau. 2008. Non-homogeneous models of sequence evolution in the Bio++ suite of libraries and programs. *BMC Evolutionary Biology* 22: 255.
- _____, S. Gaillard, E. Bazin, S. Glémin, V. Ranwez, N. Galtier & K. Belkhir. 2006. Bio++: A set of C++ libraries for sequence analysis, phylogenetics, molecular evolution and population genetics. *BMC Bioinformatics* 4:188.
- Dressler, R. L. 1993. *Field guide to the orchids of Costa Rica and Panama*. Comstock Publishing Associates, Ithaca y Londres.
- Ebach, M. & C. Holdrege. 2005. More taxonomy, not DNA barcoding. *BioScience* 55: 822-823.

- _____ & D. M. Williams. 2010. Aphyly: A systematic designation for a taxonomic problem. *Evolutionary Biology* 37: 123-127.
- Echeverry, A. & J. J. Morrone. 2010. Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: An analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 961-976.
- Eddy, J. H. Jr. 1994. Buffon's Histoire naturelle: History? A critique of recent interpretations. *Isis* 85: 644-661.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, *Nucleic Acids Research* 32: 1792-1797.
- Edwards, A. W. F. 1996. The origin and early development of the method of minimum evolution for the reconstruction of phylogenetic trees. *Systematic Zoology* 45: 79-91.
- _____ & L. L. Cavalli-Sforza. 1964. Reconstruction of evolutionary trees. En: *Phenetic and phylogenetic classification*, V. H. Heywood & J. McNeill (eds.), The Systematics Association Publication 6, Londres, pp. 67-76.
- Edwards, J. 1954. A new approach to infraspecific categories. *Systematic Zoology* 3: 1-20.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. *Annals of Statistics* 7: 1-26.
- _____ & R. Tibshirani. 1993. *An introduction to the bootstrap*. Chapman & Hall, Londres.
- Eggle, U. 1998. Why we don't need registration. *Taxon* 47: 963-965.
- Ehrlich, P. R. & P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Eichler, W. 1967. Concerning an international taxonomic register. *Systematic Zoology* 16: 176.
- Eldredge, N. 1989. *Macroevolutionary dynamics: Species, niches, and adaptive peaks*. McGraw-Hill, Nueva York.
- _____ & J. Cracraft. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: Method and theory in comparative biology*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____ & S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. En: *Models in paleobiology*, T. J. M. Schopf (ed.), Freeman Cooper, San Francisco, pp. 82-115.

- Elgueta, M. & J.J. Morrone. 1993. Los ejemplares tipo de "Listroderitos" (Coleoptera: Curculionidae) de Germain (18951896), de la colección del Museo Nacional de Historia Natural (Santiago, Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 43: 131142.
- Elsevier. 2008. *Scopus*. Elsevier, Amsterdam. www.scopus.com/scopus/home.url.
- Emig, C. C. 1985. A new method for representing trees. *Systematic Zoology* 34: 234-238.
- Enderlein, G. 1907. Die Rüsselkäfer der Falkland-Inseln. 13. Beitrag zur Kenntnis der antarktischen Fauna. *Stettiner Entomologische Zeitung* 68: 36-69.
- _____. 1912. Die Insekten des Antarkto-Archiplatea-Gebietes (Feuerland, Falklands-Inseln, Süd-Georgien). 20. Beitrag zur Kenntnis der antarktischen Fauna. *Kungliga Svenska Vetenskaps Akademien Handlingar* 48: 1-170.
- Endersby, J. 2009. Lumpers and splitters: Darwin, Hooker, and the search for order. *Science* 326: 1496-1499.
- Endler, J. A. 1977. *Geographic variations, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.
- _____. 1983. Testing causal hypotheses in the study of geographical variation. En: *Numerical taxonomy*, J. Felsenstein (ed.), Springer Verlag, NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 1, Heidelberg, pp. 424-443.
- Engelmann, G. F. & E. O. Wiley. 1977. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Systematic Zoology* 26: 1-11.
- Ereshefsky, M. 2011. Mystery of mysteries: Darwin and the species problem. *Cladistics* 27: 67-79.
- _____. 2012. Homology thinking. *Biology and Philosophy* 27: 381-400.
- Erwin, D. H. 2006. Dates and rates: Temporal resolution in the deep time stratigraphic record. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 34: 569-590.
- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* 36: 74-75.
- _____. 1991. An evolutionary basis for conservation strategies. *Science* 253: 750-752.

- Espinosa Asuar, L. 2007. Guía práctica para la técnica de PCR. En: *Ecología molecular*, L. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre (eds.), Semarnat, INE, Conabio y UNAM, México, D.F., pp. 517-540.
- Esser, H. J. 2010. A new combination in *Stillingia* (Euphorbiaceae) for Bolivia and Argentina. *Novon* 20: 148-148.
- Estabrook, G. F. 1984. Phylogenetic trees and character-state trees. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 135-151.
- _____. 1986. Evolutionary classification using convex phenetics. *Systematic Zoology* 35: 560-570.
- _____, C. S. Johnson & F. R. McMorris. 1976. A mathematical foundation for the analysis of cladistic character compatibility. *Discrete Mathematics* 16: 141-146.
- Fabricius, J. C. 1805. *Systema antliatorum secundum ordines, genera, species*. C. Reichard, Brunswick.
- Faith, D. P. & J. W. O. Ballard. 1994. Length differences and topology-dependent tests: A response to Källersjö *et al.* *Cladistics* 10: 57-64.
- _____ & P. S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by chance alone?: On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- _____ & J. W. H. Trueman. 2001. Towards an inclusive philosophy for phylogenetic inference. *Systematic Biology* 50: 331-350.
- Farrell, B. D., D. Dussourd & C. Mitter. 1991. Escalation of plant defense: Do latex/ resin canals spur plant diversification? *American Naturalist* 138: 881-900.
- _____, C. Mitter & D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface: Insights from phylogenetics. *Bioscience* 42: 34-42.
- Farris, J. S. 1967. The meaning of relationship and taxonomic procedure. *Systematic Zoology* 16: 44-51.
- _____. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.

- _____. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- _____. 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Systematic Zoology* 23: 548-554.
- _____. 1976. Phylogenetic classification of fossils with Recent species. *Systematic Zoology* 25: 271-282.
- _____. 1977a. On the phenetic approach to vertebrate classification. En: *Major patterns in vertebrate evolution*, M. K. Hecht, P. C. Goody & B. M. Hecht (eds.), Plenum, Nueva York, pp. 823-850.
- _____. 1977b. Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Systematic Zoology* 26: 77-88.
- _____. 1978. Inferring phylogenetic trees from chromosome inversion data. *Systematic Zoology* 27: 275-284.
- _____. 1979a. On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology* 28: 200-213.
- _____. 1979b. The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 28: 483-519.
- _____. 1980. The efficient diagnoses of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 29: 386-401.
- _____. 1981. Distance data in phylogenetic analysis. En: *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, V. A. Funk & D. R. Brooks (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 3-23.
- _____. 1982a. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- _____. 1982b. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology* 31: 413-444.
- _____. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: *Advances in Cladistics*, 2, N. I. Platnick & V. Funk (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 7-36.
- _____. 1985. Distance data revisited. *Cladistics* 1: 67-85.
- _____. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* 35: 298-315.

- _____. 1988. *Hennig86 reference. Version 1.5*. Publicado por el autor, Port Jefferson, Nueva York.
- _____. 1989a. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- _____. 1989b. *Hennig86 version 1.5 manual*. Publicado por el autor, Port Jefferson, Nueva York.
- _____. 1991. Hennig defined paraphyly. *Cladistics* 7: 297-304.
- _____. 1995. Conjectures and refutations. *Cladistics* 11: 105-118.
- _____. 1999. Likelihood and inconsistency. *Cladistics* 15: 199-204.
- _____. 2000. Diagnostic efficiency of three-taxon analysis. *Cladistics* 16: 403-410.
- _____. 2011. Systemic foundering. *Cladistics* 27: 207-221.
- _____. 2012a. Counterfeit cladistics. *Cladistics* 28: 227-228.
- _____. 2012b. Fudged "phenetics". *Cladistics* 28: 231-233.
- _____, M. Källersjö, A. G. Kluge & C. Bult. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- _____ & A. G. Kluge. 1998. A/ the brief history of three-taxon analysis. *Cladistics* 14: 349-362.
- _____, A. G. Kluge & J. E. De Laet. 2001. Taxic revisions. *Cladistics* 17: 79-103.
- _____, A. G. Kluge & M. F. Mickevich. 1982. Phylogenetic analysis, the monothetic group method, and myobatrachid frogs. *Systematic Zoology* 31: 317-327.
- _____ & A. G. Kluge. 1979. A botanical clique. *Systematic Zoology* 28: 400-411.
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401-410.
- _____. 1979. Alternatives methods of phylogenetic inference and their interrelationship. *Systematic Zoology* 28: 49-62.
- _____. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnean Society* 16: 183-196.

- _____. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Quarterly Review of Biology* 57: 379-404.
- _____. 1985a. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- _____. 1985b. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- _____. 1993. *Phylogenetic inference package (PHYLIP): Version 3.5*. University of Washington, Seattle.
- _____. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Fernández, L. A., S. P. Durante & F. E. Gallardo. 2004. Nomenclatura biológica. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 21-33.
- Ferrarezzi, H. & E. do A. Gimenez. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology* 1: 75-94.
- Finarelli, J. A. & W. C. Clyde. 2004. Reassessing hominoid phylogeny: Evaluating congruence in the morphological and temporal data. *Paleobiology* 30: 614-651.
- Fink, W. L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 8: 254-264.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- _____. 1977. On the problem of discovering the most parsimonious tree. *American Naturalist* 111: 223-257.
- _____. 1984. Cladistics and other methods: Problems, pitfalls, and potentials. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 221-252.
- _____ & E. Margoliash. 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279-284.
- Forey, P. L. 1992a. Formal classification. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 160-169.

- _____. 1992b. Fossils and cladistic analysis. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 124-136.
- _____. 2001. Les fossiles et la systématique. *Biosystema* 19: 3-28.
- _____. 2002. PhyloCode—pain, no gain. *Taxon* 51: 43-54.
- _____, R. A. Fortney, P. Kenrick & A. B. Smith. 2004. Taxonomy and fossils: A critical appraisal. *Philosophical Transactions of the Linnean Society of London B* 359: 639-653.
- _____, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.). 1992. *Cladistics: A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford.
- _____ & I. J. Kitching. 2000. Experiments in coding multistate characters. En: *Homology and systematics: Coding characters for phylogenetic analysis*, R. Scotland & R. T. Pennington (eds.), The Systematics Association Special Volume Series 58, Taylor and Francis, Londres, pp. 54-80.
- Franz, N. M. 2005. Outline of an explanatory account of cladistic practice. *Biology and Philosophy* 20: 489-515.
- Freeman, S. & J. C. Herron. 2001. *Evolutionary analysis: Second edition*. Prentice Hall, New Jersey.
- Frey, J. K. 1993. Modes of peripheral isolate formation and speciation. *Systematic Biology* 42: 373-381.
- Friedman, N., M. Ninio, I. Pe'er & T. Pupko. 2002. A structural EM algorithm for phylogenetic inference. *Journal of Computational Biology* 9: 331-353.
- Fries, E. M. 1821. *Systema mycologicum: Sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitatas, quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque*. Officina Berlingiana, Lund.
- Frost, D. R. 2000. Species, descriptive efficiency, and progress in systematics. En: *The biology of Plethodontid salamanders*, R. C. Bruce, R. C. Jaeger & L. D. Houck (eds.), Plenum Publishers, Nueva York, pp. 7-29.

- _____. & A. G. Kluge. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* 10: 259-294.
- Funk, V. A. 1982. Systematics of *Montanoa* (Asteraceae: Heliantheae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 36: 1-135.
- _____. 1985. Phylogenetic patterns and hybridization. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 681-715.
- _____. & D. R. Brooks. 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contributions in Botany* 73: 1-45.
- Futuyma, D. J. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En: *Coevolution*, D. J. Futuyma & M. Slatkin (eds.), Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 207-231.
- _____. 1986. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- _____. & M. Slatkin (eds.). *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Gaffney, E. S. 1979a. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. En: *Phylogenetic analysis and paleontology*, J. Cracraft & N. Eldredge (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 79-111.
- _____. 1979b. Tetrapod monophyly: A phylogenetic analysis. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* 13: 92-105.
- Gao, F., E. Bailes, D. L. Robertson, Y. Chen, C. M. Rodenburg, S. F. Michael, L. B. Cummins, L. O. Arthur, M. Peeters, G. M. Sahw, P. M. Sharp & B. H. Hahn. 1999. Origin of HIV-1 in the chimpanzee *Pan troglodytes*. *Nature* 397: 436-441.
- Gascuel, O. 1997. BIONJ: An improved version of the NJ algorithm based on a simple model of sequence data. *Molecular Biology and Evolution* 14: 685-695.
- Gaston, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5: 183-196.
- Gatesy, J., M. Milinkovitch, V. Waddell & M. Stanhope. 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level Artiodactyl taxa. *Systematic Biology* 48: 6-20.

- Gauthier, J., A. G. Kluge & T. Rowe. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Gayon, J. 1996. The individuality of the species: A darwinian theory? *Biology and Philosophy* 11: 215-244.
- Gee, H. 1999. *In search of deep time: Beyond the fossil record to a new history of life*. The Free Press, Nueva York.
- _____. (ed.). 2000. *Shaking the tree: Readings from Nature in the history of life*. The University of Chicago Press, Chicago.
- George, T. N. 1956. Biospecies, chronospecies and morphospecies. En: *The species concept in paleontology*, P. C. Sylvester-Bradley (ed.), Systematics Association, Londres, pp. 123-137.
- Gernandt, D. S., S. Magallón, G. Geada López, O. Zerón Flores, A. Wylliard & A. Liston. 2008. Use of simultaneous analyses to guide fossil-based calibrations of Pinaceae phylogeny. *International Journal of Plant Sciences* 169: 1086-1099.
- Gesner, K. 1551-58. *Historiae animalium libri I-IV*. C. Froschauer, Zurich.
- Ghiselin, M. T. 1966. On psychologism in the logic of taxonomic controversies. *Systematic Zoology* 15: 207-215.
- _____. 1974. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- _____. 1980. Natural kinds and literary accomplishments. *The Michigan Quarterly Review* 19: 73-88.
- _____. 1985. Mayr versus Darwin on paraphyletic taxa. *Systematic Zoology* 34: 460-462.
- _____. & L. Jaffé. 1973. Phylogenetic classification in Darwin's *Monograph on the sub-class Cirripedia*. *Systematic Zoology* 22: 132-140.
- Giannini, N. P. & P. A. Goloboff. 2010. Delayed-response phylogenetic correlation: An optimization-based method to test covariation of continuous characters. *Evolution* 64: 1885-1898.
- Gilks, W. R., S. Richardson & D. J. Spiegelhalter (eds.). 1996. *Markov Chain Monte Carlo in practice*. Chapman & Hall, Londres.

- Gillespie, J. H. 1991. *The causes of molecular evolution*. Oxford University Press, Nueva York.
- Girault, A. A. 1924 (1979). *Homo perniciosus* and new Hymenoptera. En: *The privately printed papers of A. A. Girault*, G. Gordh, A. S. Menke, E. C. Dahms & J. C. Hall (eds.), *Memoirs of the American Entomological Institute* 28: 1-400.
- Glaw, F., M. Vences & V. Gossmann. 2000. A new species of *Mantidactylus* (subgenus *Guibemantis*) from Madagascar, with a comparative survey of internal femoral gland structure in the genus (Amphibia: Ranidae: Mantellinae). *Journal of Natural History* 34: 1135-1154.
- Glick, T. F. (ed.). 1988. *The comparative reception of Darwinism*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Glynn, P. W. 1983. Crustaceans symbionts and the defense of corals: Coevolution on the reef? En: *Coevolution*, M. H. Nitecki (ed.), The University of Chicago Press, Chicago y Londres, pp. 111-178.
- Godfray, H. C. J. 2002. Challenges for taxonomy. *Nature* 417: 17-19.
- _____, B. R. Clark, I. J. Kitching, S. J. Mayo & M. J. Scoble. 2007. The web and the structure of taxonomy. *Systematic Biology* 56: 943-955.
- Goloboff, P. A. 1991. Homoplasy and the choice among cladograms. *Cladistics* 7: 215-232.
- _____. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- _____. 1995. Parsimony and weighting: A reply to Turner and Zandee. *Cladistics* 11: 91-104.
- _____. 1996. *Pee-Wee, NONA, SPA, and Phast, programs and documentation*. Willi Hennig Society Web Site: <http://www.vims.edu/~mes/hennig/hennig-html>.
- _____. 1998a. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- _____. 1998b. *NONA ver. 2.0*. Programa distribuido por el autor, Tucumán. <http://www.cladistics.com/aboutNona.htm>.
- _____. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics* 19: 91-103.
- _____. 2005. Minority rule supertrees? MRP, compatibility, and minimum flip may display the least frequent groups. *Cladistics* 21: 282-294.

- ____ & S. A. Catalano. 2011. Phylogenetic morphometrics (II): Algorithms for landmark optimization. *Cladistics* 27: 42-51.
- ____, J. S. Farris, M. Källersjö, B. Oxelman, M. J. Ramírez & C. A. Szumik. 2011. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332.
- ____, J. S. Farris & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- ____, C. I. Mattoni & A. S. Quinteros. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22: 589-601.
- ____ & D. Pol. 2002. Semi-strict supertrees. *Cladistics* 18: 514-525.
- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera & G. Matsuda. 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage: A parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Systematic Zoology* 28: 132-168.
- Gosline, W. A. 1954. Further thoughts on subspecies and trinomials. *Systematic Zoology* 3: 92-94.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- ____ & R. C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B* 205: 581-598.
- ____ & E. S. Vrba. 1982. Exaptation -a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Grandcolas, P., P. Deleporte & L. Desutter-Grandcolas. 1994. Why to use phylogeny in evolutionary ecology? *Acta Ecologica* 15: 661-673.
- ____, P. Deleporte & L. Desutter-Grandcolas. 1997. Testing evolutionary processes with phylogenetic patterns: Test power and test limitations. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 173: 53-71.
- Grande, L. 1985. The use of paleontology in systematics and biogeography and a time control refinement for historical biogeography. *Paleobiology* 11: 234-243.

- Grant, V. 1971. *Plant speciation*. Columbia University Press, Nueva York.
- Grassle, J. F. & N. L. Maciolek. 1992. Deep-sea species richness: Regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *American Naturalist* 139: 313-341.
- Greuter, W. 1991. Proposals to amend the Code, and report of Special Committee 6B: Provisions for granting nomenclatural protection to listed names in current use. *Taxon* 40: 669-680.
- _____, F. R. Barrie, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, P. M. Jørgensen, D. H. Nicolson, P. C. Silva, P. Trehane & J. McNeill. 1994. *International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code)*. *Regnum Vegetabile* 131, Koeltz Scientific Books, Königstein.
- _____, R. K. Brummitt, E. Farr, N. Kilian, P. Kirk & P. C. Silva. 1993. *NCU-3: Names in current use for extant plant genera*. *Regnum Vegetabile* 129, Koeltz, Königstein.
- _____, D. L. Hawksworth, J. McNeill, M. A. Mayo, A. Minelli, P. H. A. Sneath, B. J. Tindall, P. Trehane & P. Tubbs (eds.). 1996. Draft BioCode: The prospective international rules for the scientific names of organisms. *Taxon* 45: 349-372 y *Bulletin of Zoological Nomenclature* 53: 148-166.
- _____, J. McNeill, F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, T. S. Filgueiras, D. H. Nicolson, P. C. Silva, J. E. Skog, P. Trehane, N. J. Turland & D. L. Hawksworth. 2000. *International Code of Botanical Nomenclature (St Louis Code)*. *Regnum Vegetabile* 138, Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Griffiths, G. C. D. 1974. Some fundamental problems in biological classification. *Systematic Zoology* 22: 338-343.
- Griswold, C. E., J. A. Coddington, G. Hormiga & N. Scharff. 1998. Phylogeny of the orb-web building spiders (Araneae, Orbiculariae: Deinopoidea, Araneoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 123: 1-99.
- Guy, F., M. Brunet, M. Schmittbuhni & L. Viriot. 2003. New approach in hominoid taxonomy: Morphometrics. *American Journal of Anthropology* 121: 198-218.
- Gvozdík, V., J. Moravec, C. Klütsch & P. Kotlík. 2010. Phylogeography of the Middle Eastern tree frogs (*Hyla*, Hylidae, Amphibia) as inferred from nuclear and mitochondrial DNA

- variation, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 1146-1166.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Form-Wissenschaft, mecanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Decendenz-Theorie*. G. Reimer, Berlin.
- Haffer, J. 2007. *Ornithology, evolution, and philosophy: The life and science of Ernst Mayr 1904–2005*. Springer, Berlin.
- Hallam, A. 1974. Changing patterns of provinciality and diversity of fossil animals in relation to plate tectonics. *Journal of Biogeography* 1: 213-225.
- Hamilton, A. & Q. D. Wheeler. 2008. Taxonomy and why history of science matters for science: A case study. *Isis* 99: 331-340.
- Handlirsch, A. 1908. *Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Harbach, R. E. 2007. The Culicidae (Diptera): A review of taxonomy, classification and phylogeny. *Zootaxa* 1668: 591-638.
- Harborne, J. B. 2000. Arsenal for survival: Secondary plant products. *Taxon* 49: 435-449.
- Harlan, J. R. & J. M. J. de Wett. 1963. The compilospecies concept. *Evolution* 17: 497-501.
- Harper, C. W. Jr. 1976. Phylogenetic inference in paleontology. *Journal of Paleontology* 50: 180-193.
- Harshman, J. 1994. The effect of irrelevant characters on bootstrap values. *Systematic Zoology* 43: 419-424.
- Harter, J. 1979. *Animals: 1419 copyright-free illustrations of mammals, birds, fish, insects, etc.* Dover Publications, Nueva York.
- Harvey, P. H. & M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford.
- Hastings, W. K. 1970. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika* 57: 97-109.

- Hausdorf, B. & C. Hennig. 2007. Biotic element analysis and vicariance biogeography. En: *Biogeography in a changing world*, Ebach, M. C. & R. S. Tangney (eds.), The Systematics Association Special Volume Series 70, CRC Press, Boca Raton, pp. 95-115.
- Hawksworth, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: Magnitude, significance and conservation. *Mycological Research* 95: 641-655.
- _____. 1995. Steps along the road to a harmonized nomenclature. *Taxon* 44: 447-456.
- _____. 1997. The new nomenclature: The BioCode debate. *Biology International special issue* 34: 1-103.
- Heads, M. J. 2004. What is a node? *Journal of Biogeography* 31: 1883-1891.
- _____. 2011. Old taxa on young islands: A critique of the use of island age to date island-endemic clades and calibrate phylogenies. *Systematic Biology* 60: 204-218.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball & J. R. de Waard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 313-321.
- _____, E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Jenzen & W. Hallwachs. 2004a. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the Neotropical skipper butterfly *Astraptus fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 14812: 14817.
- _____, M. Y. Stoeckle, T. S. Zemiak & C. M. Francis. 2004b. Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS Biology* 2: 1647-1663.
- Hedlin, A. F., H. O. Yates III, D. Cibrián Tovar, B. H. Ebel, T. W. Koerber & E. P. Merkel. 1980. *Cone and seed insects of North American conifers*. Environmental Canada, United States Department of Agriculture y Universidad Autónoma Chapingo, Ottawa.
- Hedwig, J. 1801. *Species muscorum frondosorum descriptae et tabulis aeneis LXXVII coloratis illustratae*. J. Barth, Leipzig.
- Hein, J. J. 1990. A unified approach to phylogenies and alignments. *Methods in Enzymology* 183: 625-644.
- Hendy, M. D. & D. Penny. 1984. Cladograms should be called trees. *Systematic Zoology* 33: 245-247.

- Hennig, W. 1936. Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und systematischer Gliederung bei einigen Dipterenfamilien: Ein Beitrag zum Problem der Gliederung systematischer Kategorien höheren Ordnung. *Zoologische Anzeiger* 116: 161-175.
- _____. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlin.
- _____. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- _____. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires.
- _____. 1975. "Cladistic analysis or cladistic classification?": A reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology* 24: 244-256.
- Hernández Baños, B. & T. Escalante. 2004. Construcción de una clasificación natural II. En: *Manual de prácticas de sistemática*, J. J. Morrone, A. N. Castañeda Sortibrán, B. E. Hernández Baños & A. L. Martínez (eds.), Las Prensas de Ciencias, México, D.F., pp. 23-24.
- Hertwig, R. 1914. *Abstammungslehre, Systematik, Paläontologie, Biogeographie*. Die Kulture der Gegenwart, Leipzig.
- Hey, J. 2001. *Genes, categories, and species: The evolutionary and cognitive causes of the species problem*. Oxford University Press, Oxford.
- Heywood, V. H. 2001. Floristics and monography—An uncertain future? *Taxon* 50: 361-380.
- _____. & J. McNeill (eds.). 1964. *Phenetic and phylogenetic classification*. The Systematics Association Publication 6, Londres.
- Higgins, D. G. & P. Lemey. 2009. Multiple sequence alignment. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 68-99.
- _____. & P. M. Sharp. 1988. CLUSTAL: A package for performing multiple sequence alignment on a microcomputer. *Gene* 73: 237-244.
- _____, J. D. Thompson & T. J. Gibson. 1996. Using CLUSTAL for multiple sequence alignments. *Methods in Enzymology* 266: 383-402.

- Hill, C. R. & J. M. Camus. 1986. Pattern cladistics of evolutionary cladistics? *Cladistics* 2: 362-375.
- Hillis, D. M. 1985. Evolutionary genetics of the Andean lizard genus *Pholidobolus* (Sauria: Gymnophthalmidae): Phylogeny, biogeography, and a comparison of tree construction techniques. *Systematic Zoology* 34: 109-126.
- _____. 1991. Discriminating between phylogenetic signal and random noise in DNA sequences. En: *Phylogenetic analysis of DNA sequences*, M. M. Miyamoto & J. Cracraft (eds.), Oxford University Press, Oxford, pp. 278-294.
- _____. 1994. Homology in molecular biology. En: *The hierarchical basis of comparative biology*, B. K. Hall (ed.), Academic Press, San Diego, pp. 339-368.
- _____. 1995. Approaches for assessing phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 44: 3-16.
- _____, M. W. Allard & M. M. Miyamoto. 1993. Analysis of DNA sequence data: Phylogenetic inference. En: *Molecular evolution: Producing the biochemical data*, E. A. Zimmer, T. J. White, R. L. Cann & A. C. Wilson (eds.), Academic Press, San Diego, pp. 456-487.
- _____ & D. M. Green. 1990. Evolutionary change of heterogametic sex in the phylogenetic history of amphibians. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 496-4.
- _____, C. Moritz & B. K. Mable (eds.). 1996. *Molecular systematics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hitchin, R. & M. J. Benton. 1997a. Congruence between parsimony and stratigraphy: Comparison of three indices. *Paleobiology* 23: 20-32.
- _____ & M. J. Benton. 1997b. Stratigraphic indices and tree balance. *Systematic Biology* 46: 563-569.
- Hodkinson, I. D. & D. Casson. 1991. A lesser prediction for bugs: Hemiptera (Insecta) diversity in tropical forests. *Biological Journal of the Linnean Society* 43: 101-119.
- Holder, M. & P. O. Lewis. 2003. Phylogeny estimation: Traditional and Bayesian approaches. *National Review of Genetics* 4: 275-284.
- Holdrege, C. & M. Ebach. 2006. Response from Holdrege and Ebach: What about taxa? *BioScience* 56: 93.

- Holýński, R. B. 2010. Taxonomy and the mediocrity of DNA barcoding – Some remarks on Packer *et al.* 2009: DNA barcoding and the mediocrity of morphology. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 68: 143-150.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Banett. 1990. *Index herbariorum. Ed. 8, pt. 1. The herbaria of the world.* New York Botanical Garden, Nueva York.
- Holmes, E. C. 1998. Molecular phylogenies and the genetic structure of viral populations. En: *Evolution in health and disease*, S. C. Stearns (ed.), Oxford University Press, Oxford, pp. 173-182.
- Hörandl, E. 2006. Paraphyletic versus monophyletic taxa- Evolutionary versus cladistic classifications. *Taxon* 55: 564-570.
- _____. 2007. Neglecting evolution is bad taxonomy. *Taxon* 56: 1-5.
- _____. 2010. Beyond cladistics: Extending evolutionary classifications into deeper time levels. *Taxon* 59: 345-350.
- Hovmöller, R., B. Alexandrov, J. Hardman & D. Janies. 2010. Tracking the spread of avian influenza (H5N1) with multiple phylogenetic trees. *Cladistics* 26: 1-13.
- Howden, A. T. 1995. Structures related to oviposition in Curculionidae. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 14: 53-100.
- Howe, K., A. Bateman & R. Durbin. 2002. QuickTree: Building huge neighbor-joining trees of protein sequences. *Bioinformatics* 18: 1546-1547.
- Hudson, R. R. & J. A. Coyne. 2002. Mathematical consequences of the genealogical species concept. *Systematic Biology* 56: 1557-1565.
- Huelsenbeck, J. P. 1991. Tree-length skewness: An indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology* 40: 257-270.
- _____. 1994. Comparing the stratigraphic records to estimates of phylogeny. *Paleobiology* 40: 470-483.
- _____. & J. J. Bull. 1996. A likelihood ratio for detection of phylogenetic signal. *Systematic Biology* 45: 92-98.

- _____, J. J. Bull & C. W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 152-158.
- _____ & F. R. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- _____, F. R. Ronquist, R. Nielsen & J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310-2314.
- Huidobro, L., J. J. Morrone, J. L. Villalobos & F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 33: 731-41.
- Hull, D. M. 1965a. The effect of essentialism on taxonomy—Two thousand years of stasis (I). *The British Journal for the Philosophy of Science* 15: 314-326.
- _____. 1965b. The effect of essentialism on taxonomy—Two thousand years of stasis (II). *The British Journal for the Philosophy of Science* 16: 1-8.
- _____. 1966. Phylogenetic nomenclature. *Systematic Zoology* 15: 14-17.
- _____. 1970. Contemporary systematic philosophies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 19-54.
- _____. 1976. Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25: 174-191.
- _____. 1984. Cladistic theory: Hypotheses that blur and grow. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 5-23.
- Humphries, C. J. 1979. A revision of the genus *Anacyclus* L. (Compositae: Anthemideae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany)* 7: 83-142.
- _____. 1992. Cladistic biogeography. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 137-159.
- _____ & L. R. Parenti. 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.

- Hunn, C. A. & P. Upchurch. 2001. The importance of time/space in diagnosing the causality of phylogenetic events: Towards a chronobiogeographical paradigm. *Systematic Biology* 50: 391-407.
- Huxley, J. S. 1939. Clines: An auxiliary method in taxonomy. *Bijdragen Dierkunde* 27: 491-520.
- _____. 1940. *The new systematics*. Oxford University Press, Londres.
- _____. 1944. *Evolution: The modern synthesis*. Harper, Nueva York.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature). 1961. *International Code of Zoological Nomenclature*. The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- _____. 1964. *International Code of Zoological Nomenclature. 2nd ed.* The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- _____. 1985. *International Code of Zoological Nomenclature. 3rd ed.* The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- _____. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature. 4th edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- Iltis, H. H., J. F. Doebley, R. Guzmán & B. Pazy. 1979. *Zea diploperennis* (Gramineae): A new teosinte from Mexico. *Science* 203: 186-188.
- Inger, R. F. 1961. Problems in the application of the subspecies concept in vertebrate systematics. En: *Vertebrate speciation*, W. F. Blair (ed.), University of Texas Press, Austin, pp. 262-285.
- Inglis, W. G. 1966. The observational basis of homology. *Systematic Zoology* 15: 219-228.
- Jackson, A. P. 2004. Cophylogeny of the *Ficus* microcosm. *Biological Reviews* 79: 751-768.
- Janies, D., F. Habib, B. Alexandrov, A. Hill & D. Pol. 2008. Evolution of genomes and the geographic spread of SARS-CoV and related coronaviruses. *Cladistics* 24: 111-130.
- _____, T. Treseder, B. Alexandrov, F. Habib, J. J. Chen, R. Ferreira, Ü. Catalyürek, A. Varón & W. C. Wheeler. 2011. The Supramap Project: Linking pathogen genomes with geography to fight emergent infectious diseases. *Cladistics* 27: 61-66.

- Jeffery, J. E., O. R. P. Bininda-Emonds, M. I. Coates & M. K. Richardson. 2005. A new technique for identifying sequence heterochrony. *Systematic Biology* 54: 230-240.
- Jeffrey, C. 1976. *Nomenclatura biológica*. Blume Ediciones, Madrid.
- Jensen, R. J. 2009. Phenetics: Revolution, reform or natural consequences? *Taxon* 58: 50-60.
- Jobb, G., A. von Haeseler & K. Strimmer. 2004. TREEFINDER: A powerful graphical analysis environment for molecular phylogenetics. *BMC Evolutionary Biology* 4: 18.
- Jussieu, A. L. 1789. *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*. Hérisson et Barrois, Paris.
- Kahl, M. P. 1971. Social behavior and taxonomic relationships of the storks. *Living Bird* 10: 151-170.
- _____. 1972. Comparative ethology of the Ciconiidae: The wood-storks (genera *Mycteria* and *Ibis*). *Ibis* 114: 15-29.
- Kalinowski, S. T. 2009. How well do evolutionary trees describe genetic relationships between populations? *Heredity* 102: 506-513.
- Källersjö, M., J. S. Farris, A. G. Kluge & C. Bult. 1992. Skewness and permutation. *Cladistics* 8: 275-287.
- Keane, T. M., C. J. Creevey, M. M. Pentony, T. J. Naughton & J. O. McInerney. 2006. Assessment of methods for amino acid matrix selection and their use on empirical data shows that ad hoc assumptions for choice of matrix are not justified. *BMC Evolutionary Biology* 6: 29.
- Keller, R. A., R. N. Boyd & Q. D. Wheeler. 2003. The illogical basis of phylogenetic nomenclature. *The Botanical Review* 69: 93-110.
- Kethley, J. B. & D. E. Johnston. 1975. Resource tracking patterns in birds and mammal ectoparasites. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America* 9: 231-236.
- Kimball, S. & D. Campbell. 2009. Physiological differences among two *Penstemon* species and their hybrids in field and common garden environments. *New Phytologist* 181: 478-488.
- Kimura, M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.

- _____. 1983. *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kinsey, A. 1929. The gall wasp genus *Cynips*: A study in the origin of species. *Indiana University Studies* 16: 1-77.
- Kiriakoff, S. G. 1959. Phylogenetic systematics versus topology. *Systematic Zoology* 8: 117-118.
- _____. 1962. On the neo-Adansonian school. *Systematic Zoology* 11: 180-185.
- _____. 1963. Comments on James' letter. *Systematic Zoology* 12: 93-94.
- _____. 1966. Cladism and phylogeny. *Systematic Zoology* 5: 91-93.
- Kishino, H., J. L. Thorne & W. J. Bruno. 2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Molecular Biology and Evolution* 18: 352-361.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science* 51: 308-333.
- Kitching, I. J. 1992a. The determination of character polarity. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 22-43.
- _____. 1992b. Tree-building techniques. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 44-71.
- _____, P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams. 1998. *Cladistics: Second edition: The theory and practice of parsimony analysis: Second edition*. Oxford University Press, Oxford.
- Kluge, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 24-38.
- _____. 1988a. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example. *Systematic Zoology* 37: 315-328.
- _____. 1988b. The characterization of ontogeny. En: *Ontogeny and systematics*, C. J. Humphries (ed.), British Museum (Natural History), Londres, pp. 57-81.

- _____. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 725.
- _____. 1993. Three-taxon transformation in phylogenetic inference: Ambiguity and distortion as regards explanatory power. *Cladistics* 9: 246-259.
- _____. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: Cladistics or consensus classification. *Cladistics* 14: 151-158.
- _____. 1999. The science of phylogenetic systematics: Explanation, prediction, and test. *Cladistics* 15: 429-436.
- _____. 2001a. Philosophical conjectures and their refutation. *Systematic Biology* 50: 322-330.
- _____. 2001b. Parsimony with and without scientific justification. *Cladistics* 17: 199-210.
- _____ & J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.
- _____ & J. S. Farris. 1999. Taxic homology equals overall similarity. *Cladistics* 15: 205-212.
- _____ & R. E. Strauss. 1985. Ontogeny and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 247-268.
- _____ & A. J. Wolf. 1993. Cladistics: What's in a word? *Cladistics* 9: 183-199.
- Knapp, S. 2008. Taxonomy as a team sport. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 33-53.
- _____, J. McNeill & N. J. Turland. 2011. Changes to publication requirements made at the XVIII International Botanical Congress in Melbourne—What does e-publication mean for you? *Cladistics* 27: 653-656.
- _____, G. Lamas, E. Nic Lughada & G. Novarino. 2004. Stability or stasis in the names of organisms: The evolving codes of nomenclature. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B* 359: 611-622.
- Koerner, L. 1993. Goethe's botany: Lessons of a feminine science. *Isis* 84: 470-495.
- Kopuchian, C. & M. J. Ramírez. 2010. Behaviour of sampling methods under different weighting schemes, measures and variable resampling strengths. *Cladistics* 26: 86-97.

- Korber, B., M. Muldoon, J. Theiler, F. Gao, R. Gupta, A. Lapedes, B. H. Hahn, S. Wolinsky & T. Bhattacharya. 2000. Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science* 288: 1789-1796.
- Kornet, D. J. 1993. Permanent splits as speciation events: A formal reconstruction of the internodal species concept. *Journal of Theoretical Biology* 164: 407-435.
- _____ & H. Turner. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 48: 365-379.
- Kowalevsky, W. 1873. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere. *Palaeontographica* 22: 131-210.
- Krasnov, B. R. & G. I. Shenbrot. 2002. Coevolutionary events in the history of association between jerboas (Rodentia: Dipodidae) and their flea parasites. *Israel Journal of Zoology* 48: 331-350.
- Krell, F. T. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies— Pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation* 13: 795-812.
- Kristensen, R. M. 1983. Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 21: 163-180.
- Kumar, S., J. Dudley, M. Nei & K. Tamura K. 2008. MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in Bioinformatics* 9: 299-306.
- Kuschel, G. 1949. Los "Curculionidae" del extremo norte de Chile (Coleoptera, Curcul. ap. 6). *Acta Zoológica Lilloana* 8: 5-54.
- _____. 1955. Nuevas sinonimias y anotaciones sobre Curculionoidea (1) (Coleoptera). *Revista Chilena de Entomología* 4: 261-312.
- _____. 1986. In G. J. Wibmer & C. W. O'Brien, Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America Coleoptera: Curculionoidea). *Memoirs of the American Entomological Institute* 39: 1-563.
- _____. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. *Memoirs of the Entomological Society of Washington* 14: 533.

- Kusnezov, N. 1951. El género "*Pogonomyrmex*" Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zoológica Lilloana* 11: 227-333.
- Lamarck, J. B. 1809. *Philosophie zoologique*. Flammarion, París.
- Lambert, D. M., B. Michaux & C. S. White. 1987. Are species self-defining? *Systematic Zoology* 36: 196-205.
- Lanteri, A. A. & M. M. Cigliano (eds.). 2004. *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*. Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata.
- _____, M. M. Cigliano & M. S. Fernández. 2004a. Especie, variación intraespecífica y decisiones taxonómicas. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 69-92.
- _____, M. M. Cigliano & C. Margaría. 2004b. Análisis filogenético de datos moleculares. Congruencia taxonómica. Soporte y confianza estadística de grupos y árboles. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 155-173.
- _____, & V. A. Confalonieri. 2003. Filogeografía: Objetivos, métodos y ejemplos. En: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, J. J. Morrone & J. Llorente Bousquets (eds.), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 185-193.
- _____, C. Margaría & M. M. Cigliano. 2004c. Sistemática biológica: Generalidades y conceptos básicos. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 5-20.
- _____, C. Margaría & M. M. Cigliano. 2004d. Análisis multivariado: Técnicas de agrupamientos. Árboles de distancias. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 93-106.
- _____, N. B. Díaz, M. S. Loiácono & M. del C. Coscarón. 1987. Aplicación de técnicas numéricas al estudio sistemático del grupo de *Asynonychus durius* (Germar). *Entomologische Arbeiten des Museum Frey* 35/36: 171-198.

- Lanyon, S. M. 1985. Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34: 397-403.
- LaPage, S. P., P. H. A. Sneath, E. F. Lessel, V. B. D. Skerman, H. P. R. Seelinger & W. A. Clark (eds.). 1992. *International Code of Nomenclature of Bacteria (1990 revision)*. American Society for Microbiology, Washington, D.C.
- Large, B. & D. L. Simon. 1999. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 16: 750-759.
- Lartillot, N. & H. Phillipe. 2004. A Bayesian mixture model for across-site heterogeneities in the amino-acid replacement process. *Molecular Biology and Evolution* 21: 1095-1109.
- La Salle, J., Q. Wheeler, P. Jackway, S. Winterton, D. Hobern & D. Lovell. 2009. Accelerating taxonomic discovery through automated character extraction. *Zootaxa* 2217: 43-55.
- Lauder, G. V. 1990. Functional morphology and systematics: Studying functional patterns in an historical context. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 317-340.
- _____. 1994. Homology, form, and function. En: *The hierarchical basis of comparative biology*, B. K. Hall (ed.), Academic Press, San Diego, pp. 151-196.
- Leenhouts, P. W. 1968. *A guide to the practice of herbarium taxonomy*. Regnum Vegetabile, Utrecht.
- Lepage, T., D. Bryant, H. Philippe & N. Lartillot. 2007. A general comparison of relaxed molecular clock models. *Molecular Biology and Evolution* 24: 2669-2680.
- Le Quesne, W. J. 1983. The uniquely derived concept as a basis for character compatibility analysis. En: *Numerical taxonomy*, J. Felsenstein (ed.), Springer Verlag, NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 1, Heidelberg, pp. 296-303.
- Levin, R. A., L. A. McDade & R. A. Raguso. 2003. The systematic utility of floral and vegetative fragrance in two genera of Nyctaginaceae. *Systematic Biology* 52: 334-351.
- Lewontin, R. C. 1978. Adaptation. *Scientific American* 239: 212-230.
- Li, W. H. & D. Graur. 1991. *Fundamentals of molecular evolution*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

- _____, M. Tanimura & P. M. Sharp. 1988. Rates and dates of divergence between AIDS virus nucleotide sequences. *Molecular Biology and Evolution* 5: 313-330.
- _____ & A. Zharkikh. 1994. What is the bootstrap technique? *Systematic Zoology* 43: 424-430.
- Lieberman, B. S. 2004. Range expansion, extinction, and biogeographic congruence: A deep time perspective. En: *Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature*, M. V. Lomolino & L. R. Heaney (eds.), Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp. 111-124.
- Lienau, E. K. & R. DeSalle. 2009. Evidence, content and corroboration and the Tree of Life. *Acta Biotheoretica* 57: 187-199.
- _____ & R. DeSalle. 2010. Is the microbial tree of life verificationist? *Cladistics* 26: 195-201.
- Liu, L. & D. K. Pearl. 2007. Species trees from gene trees: Reconstructing Bayesian posterior distributions of a species phylogeny using estimated gene tree distributions. *Systematic Biology* 56: 504-514.
- _____, D. K. Pearl, R. T. Brumfield & S. V. Edwards. 2008. Estimating species trees using multiple-allele DNA sequence data. *Evolution* 62: 2080-2091.
- Linneo, C. 1753. *Species plantarum: Exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Impensis Laurentii Salvia, Estocolmo.
- _____. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae: Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Impensis Laurentii Salvia, Estocolmo.
- Lipscomb, D. L. 1990. Two methods for calculating cladogram characters: Transformation series analysis and the iterative FIG/FOG method. *Systematic Zoology* 39: 277-288.
- _____. 1992. Parsimony, homology, and the analysis of multistate characters. *Cladistics* 9: 183-199.
- _____. 1998. *Basics of cladistic analysis*. George Washington University, Washington, D.C. www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf.
- Llorente Bousquets, J. 1990. *La búsqueda del método natural*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- _____, A. N. García Aldrete & E. González Soriano (eds.). 1996. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- _____, E. González & N. Papavero (eds.). 2000. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. II*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____ & J. J. Morrone (eds.). 2002. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____, J.J. Morrone, O. Yáñez-Ordóñez & I. Vargas Fernández (eds.). 2004. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. IV*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle & J. H. Brown. 2006. *Biogeography: Third edition*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Lorenz, K. 1941. Vergleichende Bewegungstudien an Anatinen. *Journal für Ornithologie* 3: 194-294.
- _____. 1953. Comparative studies on the behavior of the Anatinae. *The Avicultural Magazine* 57: 157-182, 58: 1-17, 61-72, 86-93, 172-183.
- _____. 1974. Analogy as a source of knowledge. *Science* 185: 229-234.
- Love, A. C. 2002. Darwin and Cirripedia prior to 1846: Exploring the origins of the barnacle research. *Journal of the History of Biology* 35: 251-289.
- Lovejoy, A. O. 1936. *The great chain of being: A study of the history of an idea*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Løvtrup, S. 1977. *Phylogeny of Vertebrata*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara, D. Espinosa Organista & J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.

- Macleay, W. S. 1819-1821. *Horae entomologicae: Or essays on the annulose animals, &c. Vol. 1, pts. 1 and 2.* Bagster, Londres.
- _____. 1842. On the natural arrangement of fishes. *Annals and Magazine of Natural History* 9: 197-207.
- MacLeod, N. 2008. Understanding morphology in systematic contexts: Three-dimensional specimen ordination and recognition. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 143-209.
- Maddison, D. R., D. L. Swofford & W. P. Maddison. 1997. NEXUS: An extensible file format for systematics information. *Systematic Biology* 46: 590-621.
- Maddison, W. P. 1996. Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology. En: *Molecular zoology: Advances, strategies, and protocols*, D. Ferraris & S. R. Palumbi (eds.), Wiley Liss Inc., Nueva York, pp. 47-63.
- _____, M. J. Donoghue & D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- _____ & D. R. Maddison. 1992. *MacClade: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Version 3.0.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- _____ & D. R. Maddison. 2008. *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.5.* <http://mesquiteproject.org>.
- Magallón, S. 2004. Dating lineages: Molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. *International Journal of Plant Sciences* 165(4 Suppl.): S7-S21.
- _____. 2010. Using fossils to break long branches in molecular dating: A comparison of relaxed clocks applied to the origin of angiosperms. *Systematic Biology* 59: 384-399.
- Magnol, P. 1689. *Prodromus historiae generalis plantarum, in quo familiae plantarum per tabulas disponuntur.* Typographia Gabrielis & Honorati Pech Fratrum, Montpellier.
- Mallet, J. 2000. Species and their names. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 294-299.
- _____. 2001. Species, concepts of. En: *Encyclopedia of biodiversity*, S. A. Levin (ed.), Academic Press, Nueva York, pp. 427-440.

- Marcus, M. L., M. Corti, A. Loy, G. Taylor & D. Slice (eds.). 1996. *Advances in morphometrics*. Plenum Press, NATO ASI Series, Series A: Life Sciences 284, Nueva York.
- Margaría, C. & A. A. Lanteri. 2004. Caracteres taxonómicos. En: *Sistemática biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*, A. A. Lanteri & M. M. Cigliano (eds.), Editorial de la Universidad Nacional de la Plata, La Plata, pp. 49-67.
- Margush, T. & F. R. McMorris. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology* 43: 239-44.
- Martínez Castillo, L. 2007. Reconstrucción de la historia de cambio de los caracteres. En: *Ecología molecular*, L. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre (eds.), Semarnat, INE, Conabio y UNAM, México, D.F., pp. 87-160.
- Martins, U. R. & J. Llorente Bousquets. 1999. Tipos de publicaciones zoológicas. En: *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*, N. Papavero & J. Llorente Bousquets (eds.), Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 67-77.
- Marvaldi, A. E., A. S. Sequeira, C. W. O'Brien & B. D. Farrell. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification? *Systematic Biology* 51: 761-785.
- Massingham, T. & N. Goldman. 2005. Detecting amino acid sites under positive selection and purifying selection. *Genetics* 169: 1853-1762.
- Matile, L., P. Tassy & D. Goujet. 1987. Introduction a la systématique zoologique (concepts, principes, méthodes). *Biosystema* 1: 1-67.
- Mau, B., M. A. Newton, and B. Larget. 1997. Bayesian phylogenetic inference via Markov chain Monte Carlo methods. *Molecular Biology and Evolution* 14: 717-724.
- May, R. M. 1988. How many species are there on Earth? *Science* 241: 1441-1449.
- Mayden, R. L. 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Systematic Zoology* 37: 329-355.
- _____. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. En: *Species: The units of biodiversity*, M. F. Claridge, H. A. Dawah & M. R. Wilson (eds.), Chapman and Hall, Londres, pp. 381-424.

- _____. 1999. Consilience and a hierarchy of species concepts: Advances toward closure of the species puzzle. *Journal of Nematology* 31: 95-116.
- _____ & R. M. Wood. 1995. Systematics, species concepts, and the evolutionarily significant unit in biodiversity and conservation biology. En: *Evolution and the aquatic ecosystem: Defining unique units in population conservation*, J. L. Nielson (ed.), American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 58-113.
- Maynard-Smith, J. 1978. Optimization theory in evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9: 31-56.
- Mayr, E. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist* 74: 249-278.
- _____. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. 1957. Species concepts and definitions. En: *The species problem: A symposium presented at the Atlanta Meeting of the American Association for the Advancement of Science*, E. Mayr (ed.), American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., pp. 1-22.
- _____. 1961. Cause and effect in biology. *Science* 134: 1501-1506.
- _____. 1963. *Animal species and evolution*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1965. Numerical phenetics and taxonomic theory. *Systematic Zoology* 14: 73-97.
- _____. 1966. The proper spelling of taxonomy. *Systematic Zoology* 15: 88.
- _____. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill Book Company, Nueva York.
- _____. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 12: 94-128.
- _____. 1978. Origin and history of some terms in systematic and evolutionary biology. *Systematic Zoology* 27: 83-88.
- _____. 1981. Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. *Science* 214: 510-516.
- _____. 1982. *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- _____. 1985. Darwin and the definition of phylogeny. *Systematic Zoology* 34: 97-98.
- _____. 1986. La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification. En: *L'ordre et la diversité du vivant: Quel statut scientifique pour les classifications biologiques?*, P. Tassy (ed.), Fondation Diderot, Paris, pp. 143-160.
- _____. 1991. *One long argument: Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- _____. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany* 79: 321-328.
- _____. 1995. Systems of ordering data. *Biology and Philosophy* 10: 419-434.
- _____. 2000a. The biological species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 17-29.
- _____. 2000b. A critique from the biological species concept perspective: What is a species and what is not? En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 93-100.
- _____. 2000c. A defense of the biological species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 161-166.
- _____ & P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology: Second edition*. McGraw-Hill, Nueva York.
- _____ & W. J. Bock. 2002. Classifications and other ordering systems. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 40: 169-194.
- _____, E. G. Lynsley & R. L. Usinger. 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Nueva York.
- McDade, L. A. 1990. Hybrids and phylogenetic systematics I. Patterns of character expression in hybrids and their implications for cladistic analysis. *Evolution* 44: 1685-1700.
- _____. 1992. Hybrids and phylogenetic systematics II. The impact of hybrids on cladistic analysis. *Evolution* 46: 1329-1346.

- McKenna, M. C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. En: *Phylogeny of the primates*, W. P. Luckett & F. S. Szalay (eds.), Plenum Press, Nueva York, pp. 21-46.
- McKittrick, M. C. 1993. Phylogenetic constraint in evolutionary theory: Has it any explanatory power? *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 307-330.
- _____ & R. M. Zink. 1988. Species concepts in ornithology. *Condor* 90: 1-14.
- McLennan, D. A. 1991. Integrating phylogeny and experimental ethology: From pattern to process. *Evolution* 45: 1773-1789.
- _____ & M. Y. Mattern. 2001. The phylogeny of the Gasterosteidae: Combining behavioural and morphological data sets. *Cladistics* 17: 11-27.
- McMahon, A. & R. McMahon. 2003. Finding families: Qualitative methods in language classification. *Transactions of the Philosophical Society* 101: 7-55.
- McMorris, F. R. 1983. A view of some consensus methods for trees. En: *Numerical taxonomy*, J. Felsenstein (ed.), Springer Verlag, NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 1, Heidelberg, pp. 122-126.
- _____ & M. Wilkinson. 2011. Conservative supertrees. *Systematic Biology* 60: 232-238.
- McNeill, J., F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, K. Marhold, D. H. Nicolson, J. Prado, P. C. Silva, J. E. Skog, J. H. Wiersema & N. J. Turland. 2006. *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. *Regnum Vegetabile* 146, Gantner Verlag KG, Königstein.
- Meacham, C. A. 1984. Evaluating characters by character compatibility analysis. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 152-165.
- _____ & G. F. Estabrook. 1985. Compatibility methods in systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 431-446.
- Metcalf, Z. P. 1954. The construction of keys. *Systematic Zoology* 3: 38-45.
- Meier, R. 2008. DNA sequences in taxonomy: Opportunities and challenges. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 95-127.

- _____, K. Shiyang, G. Vaida & P. K. L. Ng. 2006. DNA barcoding and taxonomy in Diptera: A tale of high intraspecific variability and low identification success. *Systematic Biology* 55: 715-728.
- _____ & R. Willmann. 2000a. The Hennigian species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 30-43.
- _____ & R. Willmann. 2000b. A defense of the Hennigian species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 167-178.
- Meyrick, E. 1884. On the classification of the Australian Pyralidina. *Transactions of the Entomological Society of London* 1884: 277-350.
- Michener, C. D. & R. R. Sokal. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130-162.
- Mickevich, M. F. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31: 461-468.
- _____ & J. S. Farris. 1981. The implications of congruence in *Menidia*. *Systematic Zoology* 30: 351-370.
- _____ & D. Lipscomb. 1991. Parsimony and the choice between different transformations of the same character set. *Cladistics* 7: 111-139.
- _____ & S. J. Weller. 1990. Evolutionary character analysis: Tracing character change on a cladogram. *Cladistics* 6:137-170.
- Miles, D. B. & A. E. Dunham. 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: The use of phylogenetic comparative analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:587-619.
- Miller, J. C. 1991. RESTSITE: A phylogenetic program that sorts raw restriction data. *Journal of Heredity* 82: 262-263.
- Mindell, D. P. 1991. Aligning DNA sequences: Homology and phylogenetic weighting. En: *Phylogenetic analysis of DNA sequences*, M. M. Miyamoto & J. Cracraft (eds.), Oxford University Press, Nueva York, pp. 73-89.

- _____, J. W. Schultz & P. W. Ewald. 1995. The AIDS pandemic is new, but is HIV new? *Systematic Biology* 44: 77-92.
- Minelli, A. 2002. The status of taxonomic literature. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 75-76.
- _____. 2008. Zoological vs. botanical nomenclature: A forgotten 'BioCode' experiment from the times of the Strickland Code. *Zootaxa* 1950: 21-38.
- Mishler, B. D. 1985. The morphological, developmental, and phylogenetic basis of species concepts in bryophytes. *The Bryologist* 88: 207-214.
- _____. 1987. Sociology of science and the future of Hennigian phylogenetic systematics. *Cladistics* 3: 55-60.
- _____. 2000. Deep phylogenetic relationships among "plants" and their implications for classification. *Taxon* 49: 661-683.
- _____ & R. N. Brandon. 1987. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy* 2: 397-414.
- _____ & M. J. Donoghue. 1982. Species concepts: A case for pluralism. *Systematic Biology* 31: 491-503.
- _____ & E. C. Theriot. 2000a. The phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 46-54.
- _____ & E. C. Theriot. 2000b. A critique from the Mishler and Theriot phylogenetic species concept perspective: Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 119-132.
- _____ & E. C. Theriot. 2000c. A defense of the phylogenetic species concept (*sensu* Mishler and Theriot): Monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 119-132.
- Mitchell, P. C. 1901. On the intestinal tract of birds, with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Transactions of the Linnean Society of London, Series II, Zoology* 8: 173-275.

- _____. 1905. On the intestinal tract of mammals. *Transactions of the Zoological Society of London* 17: 437-536.
- Mitter, C. & D. R. Brooks. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En: *Coevolution*, D. J. Futuyma & M. Slatkin, eds, Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 65-98.
- _____, B. Farrell & D. J. Futuyma. 1991. Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *TREE* 6: 290-293.
- _____, B. D. Farrell & B. Wiegmann. 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: Has phytophagy promoted insect diversification? *American Naturalist* 132: 1071-128.
- Miyamoto, M. M. 1985. Consensus cladograms and general classifications. *Cladistics* 1: 186-189.
- _____ & W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44: 64-76.
- Modi, W. S. 1987. Phylogenetic analysis of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia). *Systematic Zoology* 36: 109-136.
- Monrós, F. 1959. Los géneros de Chrysomelidae (Coleoptera). *Opera Lilloana* 3: 1-337.
- Montgomery, W. M. 1988. Germany. En: *The comparative reception of Darwinism*, T. F. Glick (ed.), The University of Chicago Press, Chicago y Londres, pp. 81-116.
- Moody, S. M. 1985. Charles L. Camp and his 1923 classification of lizards: An early cladist? *Systematic Zoology* 34: 216-222.
- Mooi, R. D. & A. C. Gill. 2010. Phylogeny without synapomorphies—A crisis in fish systematics: Time to show some character. *Zootaxa* 2450: 26-40.
- Moore, I. M. 1954. Nomenclatural treatment of specific and infraspecific categories. *Systematic Zoology* 3: 90-91.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adi, A. G. B. Simpson & B. Worm. 2011. How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLOS Biology* 9: 1-8.
- _____, D. P. Tittensor & R. A. Myers. 2008. The completeness of taxonomic inventories for describing the global diversity and distribution of marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 149-155.

- Morrone, J. J. 1992. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein y *Lanteriella* gen. nov. (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomológica Chilena* 17: 157174.
- _____. 1993. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics* 9: 397411.
- _____. 1994a. Systematics, cladistics, and biogeography of the Andean weevil genera *Macrosyphlus*, *Adioristidius*, *Puranius*, and *Amathynetoides*, new genus (Coleoptera: Curculionidae). *American Museum Novitates* 3104: 163.
- _____. 1994b. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438441.
- _____. 1995. Asociaciones históricas en biología comparada. *Ciencia* 46: 229235.
- _____. 1997. Biogeografía cladística: Conceptos básicos. *Arbor* 158: 373-388.
- _____. 1999. How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation?: A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica* 75: 89-96.
- _____. 2000. *El lenguaje de la cladística*. Programa Libro de Texto Universitario, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, UNAM, México, D.F.
- _____. 2001. *Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____. 2002. Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- _____. 2009. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. & J. M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and threearea statements. *Cladistics* 10: 99153.
- _____. & R. Contreras Medina. 2004. Nomenclatura biológica III. En: *Manual de prácticas de sistemática*, J. J. Morrone, A. N. Castañeda Sortibrán, B. E. Hernández Baños & A. L. Martínez (eds.), Las Prensas de Ciencias, México, D.F., pp. 109-110.

- ____ & J. V. Crisci. 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evolución Biológica* (Bogotá) 4: 119140.
- ____ & J. V. Crisci. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* (Bogotá) 6: 5366.
- ____ & J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373401.
- ____, J. V. Crisci & R. Dewey. 1997. El pasado del HIV. *Ciencia Hoy* 7: 54-59.
- ____ & P. I. Cuevas. 2009. On the status of the tribes Orthognathini and Rhinostomini (Coleoptera: Curculionidae: Dryophthorinae). *Zootaxa* 2216: 57-63.
- ____ & T. Escalante. 2009. *Diccionario de biogeografía*. Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- ____, L. Katinas & J. V. Crisci. 1996. On temperate areas, basal clades, and biodiversity conservation. *Oryx* 30: 187-194.
- ____ & J. Márquez. 2008. Biodiversity of Mexican terrestrial Arthropods (Arachnida and Hexapoda): A biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 24: 15-41.
- ____ & A. E. Marvaldi. 1998. *Listroderes abditus* or *Antarctobius abditus*?: A simultaneous analysis of larval and adult characters (Coleoptera: Curculionidae). *European Journal of Entomology* 95: 229-236.
- ____ & S. RoigJuñent. 1995. *The diversity of Patagonian weevils: An illustrated checklist of the Patagonian Curculionoidea (Insecta: Coleoptera)*. L.O.L.A., Buenos Aires.
- Morton, E. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist* 109: 17-34.
- Moss, W. W. 1971. Some comments on "Principles of systematic zoology". *Systematic Zoology* 20: 108-109.
- Müller, F. 1864. *Für Darwin*. W. Engelmann, Leipzig.
- Müller, K. F. 2004. PRAP-computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 780-782.

- _____. 2005. SeqState--primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65-69.
- _____. 2006. Incorporating information from length-mutational events into phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 667-676.
- Müller, T., S. Rahmann, T. Dandekar & M. Wolf. 2004. Accurate and robust phylogeny estimation based on profile distances: A study of the Chlorophyceae (Chlorophyta). *BMC Evolutionary Biology* 4: 20.
- Myers, G. S. 1952. The nature of systematic biology and of a species description. *Systematic Zoology* 1: 106-111.
- Naef, A. 1911. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 1. Teil. Über Torsion und Asymmetrie der Gastropoden. *Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie* 3: 73-164.
- _____. 1921-1923. Die Cephalopoden (Systematik). En: *Fauna e flora der Golfo di Napoli; Monograph 35(1-1), Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, R. Friedländer und Sohn, Berlin, pp. 1-863.
- Needleman, S. B. & C. D. Wunsch. 1970. A general method applicable to the search for similarities in the amino acid sequence of two proteins. *Journal of Molecular Biology* 48: 443-453.
- Neff, N. A. 1986. A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology* 35: 110-123.
- _____ & G. R. Smith. 1979. Multivariate analysis of hybrid fishes. *Systematic Zoology* 28: 176-196.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____ & J. C. Miller. 1990. A simple method for estimating average number of nucleotide substitutions within and between populations from restriction data. *Genetics* 125: 873-879.
- Nelson, G. 1970. An outline of a theory of comparative biology. *Systematic Zoology* 19: 373-384.
- _____. 1971a. "Cladism" as a philosophy of classification. *Systematic Zoology* 20: 373-376.

- _____. 1971b. Paraphyly and polyphyly: Redefinitions. *Systematic Zoology* 20: 471-472.
- _____. 1972a. Comments on Hennig's "phylogenetic systematics" and its influence on ichthyology. *Systematic Zoology* 21: 364-374.
- _____. 1972b. Phylogenetic relationships and classification. *Systematic Zoology* 21: 227-231.
- _____. 1973. The higher-level phylogeny of vertebrates. *Systematic Zoology* 22: 87-91.
- _____. 1974a. Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology* 22: 344-359.
- _____. 1974b. Darwin-Hennig classification: A reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology* 22: 452-458.
- _____. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology* 27: 324-345.
- _____. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles des Plantes* (1763-1764). *Systematic Zoology* 28: 1-21.
- _____. 1984. Cladistics and biogeography. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 273-293.
- _____. 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics* 1: 29-45.
- _____. 1989a. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5: 275-289.
- _____. 1989b. Species and taxa: Systematics and evolution. En: *Speciation and its consequences*, D. Otte & J. A. Endler (eds.), Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 60-81.
- _____. 1993. Reply. *Cladistics* 9: 261-265.
- _____. 1994. Homology and systematics. En: *The hierarchical basis of comparative biology*, B. K. Hall (ed.), Academic Press, San Diego, pp. 101-149.
- _____ & P. Y. Ladiges. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates* 3167: 1-58.

- _____. & P. Y. Ladiges. 2003. Geographic paralogy. En: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, J. J. Morrone & J. Llorente Bousquets (eds.), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 173-177.
- _____. & N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. & N. I. Platnick. 1984. Systematics and evolution. En: *Beyond neodarwinism*, M. W. Ho & P. T. Sanders (eds.), Academic Press, Londres, pp. 143-158.
- _____, D. M. Williams & M. C. Ebach. 2003. A question of conflict: Three-item and standard parsimony compared. *Systematics and Biodiversity* 1: 145-149.
- Newell, N. D. 1959. The nature of the fossil record. *Proceedings of the American Philosophical Society* 103: 264-285.
- Nic Lughadha, E. 2004 Towards a working list of all known plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 681-687.
- Nicolalde-Madrejón, F., F. Vergara-Silva, J. González-Astorga, D. W. Stevenson, A. P. Vovides & V. Sosa. 2011. A character-based approach in the Mexican cycads supports diverse multigene combinations for DNA barcoding. *Cladistics* 27: 150-164.
- Nihei, S. S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography* 33: 2099-2106.
- Ninio, M., E. Privman, T. Pupko & N. Friedman. 2007. Phylogeny reconstruction: Increasing the accuracy of pairwise distance estimation using Bayesian inference of evolutionary rates. *Bioinformatics* 23: e136-e141.
- Nitecki, M. H. (ed.). *Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Nixon, K. C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15: 407-414.
- _____. 2002. *WinClada ver. 1.00.08*. Publicado por el autor, Ithaca, Nueva York. http://www.cladistics.com/about_winc.htm.
- _____. & J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- _____. & J. M. Carpenter. 1996a. On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics* 12: 305-321.

- ____ & J. M. Carpenter. 1996b. On simultaneous analysis. *Cladistics* 12: 221-241.
- ____ & J. M. Carpenter. 2000. On the other “phylogenetic systematics”. *Cladistics* 16: 298-318.
- ____ & J. M. Carpenter. 2012. On homology. *Cladistics* 28: 160-169.
- ____, J. M. Carpenter & D. W. Stevenson. 2003. The PhyloCode is fatally flawed, and the “Linnaean” system easily be fixed. *Botanical Review* 69: 111-120.
- ____ & J. I. Davis. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- ____ & Q. D. Wheeler. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- ____ & Q. D. Wheeler. 1992. Measures of phylogenetic diversity. En: *Extinctions and phylogeny*, M. J. Novacek & Q. D. Wheeler (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 216-234.
- Nordenskiöld, E. 1928. *The history of biology: A survey*. Knopf, Nueva York.
- Normark, B. B. & A. A. Lanteri. 1998. Incongruence between morphological and mitochondrial-DNA characters suggests hybrid origins of parthenogenetic weevil lineages (genus *Aramigus*). *Systematic Biology* 47: 475-494.
- Nylander, J. A. A. 2004. MrModeltest v2. Programa distribuido por el autor. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Uppsala.
- Ochoa, C. & A. Barahona. 2009. *Forma versus función: Historia de la homología y la analogía*. Las Prensas de Ciencias, México, D.F.
- OConnor, B. M. 1988. Host associations and coevolutionary relationships of astigmatid mite parasites of New World primates. I. Families Psoroptidae and Audycoptidae. *Fieldiana, Zoology* 39: 345-260.
- O’Grady, R. T. 1987. *Phylogenetic systematics and the evolutionary history of some intestinal flat-worm parasites (Trematoda: Digenea: Plagiorchioidea) of Anurans*. Disertación Doctoral, University of British Columbia, Vancouver.
- O’Hara, R. J. 1988. Homage to Clio, or, toward an historical philosophy for evolutionary biology. *Systematic Zoology* 37: 142-155.

- _____. 1997. Population thinking and tree thinking in systematics. *Zoologica Scripta* 26: 323-329.
- O'Leary, M. A. 1999. Parsimony analysis of total evidence from extinct and extant taxa and the Cetacean-Artiodactyl question (Mammalia, Ungulata). *Cladistics* 15: 315-330.
- _____ & J. Gatesy. 2010. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): Combined analysis including fossils. *Cladistics* 24: 397-442.
- _____ & J. H. Geisler. 1999. The position of Cetacea within Mammalia: Phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa. *Systematic Biology* 48: 455-490.
- Ornelas, J. F. 1994. Serrate tomia: An adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *The Auk* 111: 703-710.
- _____. 1998. Filogenias y método comparativo: Identificación y evaluación de hipótesis evolutivas y establecimiento de criterios para conservar especies en riesgo. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 74: 5-42.
- Oster, G. F & E. O. Wilson. 1978. *Caste and ecology in social insects*. Princeton University Press, Monographs in Population Biology 12, Princeton y New Jersey.
- Owen, R. 1843. *Lecture on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Longman, Brown, Green and Longman, Londres.
- _____. 1848. *On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. John van Voorst, Londres.
- Padian, K. 1999. Charles Darwin's views of classification in theory and practice. *Systematic Biology* 48: 352-364.
- _____, D. R. Lindberg & P. D. Polly. 1994. Cladistics and the fossil record: The uses of history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 22: 63-91.
- Page, R. D. M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology* 37: 254-270.
- _____. 1989a. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 5: 167-182.
- _____. 1989b. *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Publicado por el autor, Auckland.

- _____. 1990. Temporal congruence in biogeography and cospeciation. *Systematic Zoology* 39: 205-226.
- _____. 1993a. *COMPONENT user's manual. Release 2.0*. Publicado por el autor, Londres.
- _____. 1993b. Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Systematic Biology* 42: 77-84.
- _____. 1994a. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10: 155-173.
- _____. 1994b. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology* 43: 58-77.
- _____. 1998. GeneTree: Comparing gene and species phylogenies using reconciled trees. *Bioinformatics* 14: 819-820.
- _____ & M. A. Charleston. 1997. From gene to organismal phylogeny: Reconciled trees and the gene tree/species tree problem. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 7: 231-240.
- _____ & M. A. Charleston. 1998. Trees within trees: Phylogeny and historical associations. *TREE* 13: 356-359.
- _____ & E. C. Holmes. 1998. *Molecular evolution: A phylogenetic approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Pagel, M. & A. Meade. 2004. A phylogenetic mixture model for detecting pattern-heterogeneity in gene sequence or character-state data. *Systematic Biology* 53: 571-581.
- Palacios-Vargas, J. G. & Y. Gao. 2009. Two new species of *Furculanurida* (Collembola: Neanuridae) from Guatemala. *Brenesia* 71-72: 55-60.
- Panchen, A. L. 1994. Richard Owen and the concept of homology. En: *The hierarchical basis of comparative biology*, B. K. Hall (ed.), Academic Press, San Diego, pp. 21-62.
- Pankhurst, R. J. 1974. Automated identification in systematics. *Taxon* 23: 45-51.
- _____. 1978. *Biological identification*. Edward Arnold, Londres.
- _____. 2004. Computer technology for the future of SW Asiatica Flora. *Turkish Journal of Botany* 28: 129-138.

- _____. 2010. *PANKEY: Programs for the identification and description of plants and animals*. <http://www.exetersoftware.com/cat/pankey/Pansheet.pdf>.
- Papavero, N. 1977. *The world Oestridae (Diptera), mammals and continental drift*. Junk, La Haya.
- _____. 1990. *Introdução histórica à biologia comparada, com especial referência à biogeografia. II. A Idade Média*. Universidade Santa Úrsula, Rio de Janeiro. Traducción al español: Papavero, N., G. J. Scrocchi & J. Llorente Bousquets, 1995, *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. II: La Edad Media*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____. 1991. *Introdução histórica à biologia comparada, com especial referência à biogeografia. III. De Nicolau de Cusa a Francis Bacon*. Universidade Santa Úrsula, Rio de Janeiro. Traducción al español: Papavero, N., J. Llorente Bousquets & D. Espinosa, 1995, *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. III: De Nicolás de Cusa a Francis Bacon*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____ & J. Balsa. 1985. *Introdução histórica e epistemológica à biologia comparada, com especial referência à Biogeografia. I: Do Génesis à queda do Império Romano do Ocidente*. Biótica & Sociedade Brasileira de Zoologia, Belo Horizonte. Traducción al español: Papavero, N., J. Llorente-Bousquets & D. Espinosa, 1995, *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. I: Del Génesis a la caída del Imperio Romano de Occidente*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____ & J. Llorente-Bousquets. 1994a. Las principales obras zoológicas de Aristóteles. En: *Principia taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica – Volumen II*, N. Papavero & J. Llorente Bousquets (eds.), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 59-66.
- _____ & J. Llorente Bousquets. 1994b. La 'Isagoge' de Porfirio. En: *Principia taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica – Volumen III*, N. Papavero & J. Llorente Bousquets (eds.), Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 11-16.
- _____ & J. Llorente Bousquets. 1994c. *Principia taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica – Volumen IV*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.

- _____. & J. Llorente Bousquets. 1996a. *Principia taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica – Volumen VI. Analogía y conceptos relacionados en el periodo pre-evolutivo*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____. & J. Llorente Bousquets. 1996b. *Principia taxonomica: Una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica – Volumen VIII. Los sistemas filogenéticos del siglo XX*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____. & J. Llorente Bousquets. 1999. Levantamiento de localidades. En: *Herramientas prácticas para el ejercicio de la taxonomía zoológica*, N. Papavero & J. Llorente Bousquets (eds.), Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 189-198.
- _____, J. Llorente Bousquets & J. Minoro Abe. 2001a. Proposal of a new system of nomenclature for phylogenetic systematics. *Archivos de Zoología* 36: 1-145.
- _____, J. R. Pujol-Luz & J. Llorente Bousquets. 2001b. *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Volumen V: El Siglo de las Luces (Parte I)*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- _____, J. R. Pujol-Luz & J. Llorente Bousquets. 2001c. *Historia de la biología comparada desde el Génesis hasta el Siglo de las Luces. Volumen VI: El Siglo de las Luces (Parte II)*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Parenti, L. R. 2007. Common cause and historical biogeography. En: *Biogeography in a changing world*, M. C. Ebach & R. S. Tangney (eds.), The Systematics Association Special Volume Series 70, CRC Press, Boca Raton, pp. 61-82.
- Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. En: *Species and speciation*, E. Vrba (ed.), Transvaal Museum, Pretoria, pp. 21-29.
- _____. 1993. *Collected writings of H. E. H. Paterson*. Johns Hopkins University, Baltimore, MD.
- Patterson, C. 1980. Cladistics. *The Biologist* 27: 234-240.
- _____. 1982a. Cladistics and classification. *New Scientist*, April 29: 303-306.
- _____. 1982b. Classes and cladists or individuals and evolution. *Systematic Zoology* 31: 284-286.

- _____. 1982c. Morphological characters and homology. En: *Problems of phylogenetic reconstruction*, K. A. Joysey & A. E. Friday (eds.), Academic Press, Londres y Nueva York, pp. 21-74.
- _____. 1986. Comments on Mabee's "empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion". *Cladistics* 12: 147-167.
- _____. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603-625.
- _____ & D. E. Rosen. 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 158: 172.
- Patterson, D. J. 1986. Some problems of ambireginal taxonomy and a possible solution. *Symposia Biologica Hungarica* 33: 87-93.
- Persoon, C. H. 1801. *Synopsis methodica fungorum*. H. Dieterich, Göttingen.
- Penev, L., D. Agosti, T. Georgiev, T. Catapano, J. Miller, V. Blagoderov, D. Roberts, V. S. Smith, I. Brake, S. Ryrcoft, B. Scott, N. F. Johnson, R. A. Morris, G. Sautter, V. Chavan, T. Robertson, D. Remsen, P. Stoev, C. Parr, S. Knapp, W. J. Kress, F. C. Thompson & T. Erwin. 2010a. Semantic tagging of and semantic enhancements to systematics papers: ZooKeys working examples. *ZooKeys* 50: 1-16.
- _____, D. Roberts, V. Smith, D. Agosti & T. Erwin. 2010b. Taxonomy shifts up a gear: New publishing tools to accelerate biodiversity research. *ZooKeys* 50: i-iv.
- Phillips, R. B. 1984. Considerations in formalizing a classification. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 257-272.
- Pisani, D. & M. Wilkinson. 2002. Matrix representation with parsimony, taxonomic congruence, and total evidence. *Systematic Biology* 51: 151-155.
- Platnick, N. I. 1977a. Cladograms, phylogenetic trees and hypothesis testing. *Systematic Zoology* 26: 438-442.
- _____. 1977b. Paraphyletic and polyphyletic groups. *Systematic Zoology* 26: 195-200.
- _____. 1978. Classifications, historical narratives, and hypotheses. *Systematic Zoology* 27: 365-369.

- _____. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-546.
- _____. 1982. Defining characters and evolutionary groups. *Systematic Zoology* 31: 282-284.
- _____. 1985. Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics* 1: 87-94.
- _____. 1986. Evolutionary cladistics or evolutionary systematics? *Cladistics* 2: 288-296.
- _____. 1988. Systematics, evolution and biogeography: A Dutch treat. *Cladistics* 9: 267-272.
- _____. 1993. Character optimization and weighting: Differences between the standard and three-taxon approaches to phylogenetic inference. *Cladistics* 4: 308-313.
- _____. 2012. The poverty of the Phylocode: A reply to de Queiroz and Donoghue. *Systematic Biology* 61: 360-361.
- _____ & H. D. Cameron. 1977. Cladistic methods in textual, linguistic, and phylogenetic analysis. *Systematic Zoology* 26: 38-385.
- _____, J. A. Coddington, R. R. Foster & C. E. Griswold. 1991. Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *American Museum Novitates* 3016: 1-73.
- _____, C. J. Humphries, G. J. Nelson & D. M. Williams. 1996. Is Farris optimization perfect? Three-taxon statements and multiple branching. *Cladistics* 12: 243-252.
- _____ & Q. D. Wheeler. 2000. A defense of the phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 185-197.
- Pleijel, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. *Cladistics* 11: 309-315.
- _____. 1999. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelidae). *Systematic Biology* 48: 755-789.
- Podani, J. 2010. Monophyly and paraphyly: A discourse without end? *Taxon* 59: 1011-1015.
- Polaszek, A., M. A. Alonso-Zarazaga, P. Bouchet, D. J. Brothers, N. Evenhuis, F. T. Krell, C. H. C. Lyal, A. Minelli, R. L. Pyle, N. J. Robinson, F. C. Thompson & J. van Tol. 2005. Zoobank: The open-access register for zoological taxonomy: Technical discussion paper. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 62: 210-220.

- _____, R. Pyle & D. Yanega. 2008. Animal names for all: ICZN, Zoobank and the new taxonomy. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 129-141.
- Popper, K. R. 1945. *The open society and its enemies*. Routledge & Kegan Paul, Londres.
- _____. 1959. *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, Londres.
- _____. 1963. *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. Routledge, Londres.
- Posada, D. & K. A. Crandall. 1998. MODELTEST: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- _____, K. A. Crandall & A. R. Templeton. 2000. GeoDis: A program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology* 9: 487-488.
- Prena, J. 2009. A review of the species of *Geraeus* Pascoe and *Linogeraeus* Casey found in the continental United States (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). *Coleopterists Bulletin* 63: 123-162.
- Prendini, L., 2001. Species or supraspecific taxa as terminals in cladistic analysis? Ground-plans versus exemplars revisited. *Systematic Biology* 50: 290-300.
- _____. 2005. Comments on "Identifying spiders through DNA barcodes". *Canadian Journal of Zoology* 83: 481-491.
- Purvis, A. & A. Rambaut. 1995. Comparative Analysis by Independent Contrasts (CAIC): An Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Applications in Biosciences* 11: 247-251.
- Pyle, R. L. & E. Michel. 2008. Zoobank: Developing a nomenclatural tool for unifying 250 years of biological information. *Zootaxa* 1950: 39-50.
- Quental, T. B. & C. R. Marshall. 2010. Diversity dynamics: Molecular phylogenies need the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 434-441.
- Quicke, D. L. J. 1993. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Blackie Academic and Professional, Londres.
- Rannala, B. & Z. Yang. 1996. Probability distribution of molecular evolutionary trees: A new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution* 43: 304-311.

- Raven, P. H. 1985. Dissapearing species: A global tragedy. *Futurist* 19: 8-14.
- _____. 2004. Taxonomy: Where are we now? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 729-730.
- _____, B. Berlin & D. E. Breedlove. 1971. The origins of taxonomy. *Science* 174: 1210-1213.
- Ray, J. 1682. *Methodus plantarum nova*. Faitborne and Kersey, Londres.
- _____. 1686-1704. *Historia plantarum, species hactenus editas aliasque insuper multas noviter inventas & descriptas complectens*. Henry Faithorne, Londres.
- _____. 1703. *Methodus plantarum emendate et aucta*. Royal Society, Londres.
- Redelings B. D. & M. A. Suchard 2005. Joint Bayesian estimation of alignment and phylogeny. *Systematic Biology* 54: 401-418.
- Regan, C. T. 1926. Organic evolution. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 1925: 75-86.
- Reig, O. A. 1980. Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. *Revista Venezolana de Filosofía* 11: 3-30.
- _____. 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. En: *Informe Final, IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, Arequipa, pp. 1-22.
- Remane, A. 1952. *Die Grundlagen des naturlichen Systems der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Geest und Portig K. G., Leipzig.
- Renner, S. S. & R. E. Ricklefs. 1994. Systematics and biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 78.
- Rexová, K., D. Frynta & J. Zrzavý. 2003. Cladistic analysis of languages: Indo-European classification based on lexicostatistical data. *Cladistics* 19: 120-127.
- Reydon, T. A. C. 2003. Discussion: Species are individuals—or are they? *Philosophy of Science Association* 70: 49-56.
- Ribichich, A. M. 2005. From null community to non-randomly structured actual plant assemblages: Parsimony analysis of species co-occurrences. *Ecography* 28: 88-98.
- Rice, P., I. Longden & A. Bleasby. 2000. EMBOSS: The European Molecular Biology Open Software Suite. *Trends in Genetics* 16: 276-277.

- Richter, S. & R. Meier. 1994. The development of phylogenetic concepts in Hennig's early theoretical publications (1947-1966). *Systematic Biology* 43: 212-221.
- _____. & G. Scholtz. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39: 113-136.
- Riddle, B. R. & D. J. Hafner. 2004. The past and future roles of phylogeography in historical biogeography. En: *Frontiers of biogeography: New directions in the geography of nature*, M. V. Lomolino & L. R. Heaney (eds.), Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 93-110.
- _____. & D. J. Hafner. 2006. A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of Arid Environments* 66: 435-461.
- Ridley, M. 1989. The cladistic solution to the species problem. *Biology and Philosophy* 4: 1-16.
- _____. 1990. Comments on Wilkinson's commentary. *Biology and Philosophy* 5: 447-450.
- _____. 1996. *Evolution: Second edition*. Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts.
- Rieppel, O. 1986. Species are individuals: A review and critique of the argument. *Evolutionary Biology* 20: 283-317.
- _____. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- _____. 2008. Hypothetico-deductivism in systematics: Fact or fiction? *Papéis Avulsos de Zoologia* 48: 263-273.
- _____. 2010. Ernst Haeckel (1834-1919) and the monophyly of life. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 49: 1-5.
- _____. 2011. Species are individuals—The German tradition. *Cladistics* 27: 629-645.
- Rindal, E. & A. V. Z. Brower. 2011. Do model-based phylogenetic analyses perform better than parsimony? A test with empirical data. *Cladistics* 27: 331-334.
- Roch, S. 2010. Toward extracting all phylogenetic information from matrices of evolutionary distances. *Science* 327: 1376-1379.

- Rodman, J. E. 2007. Reflections on PEET, the Partnerships for Enhancing Expertise in Taxonomy. *Zootaxa* 1668: 41-47.
- Rodrigues, P. D. 1986. On the term character. *Systematic Zoology* 35: 140-141.
- Rodríguez-Trelles, F., R. Tarrío & F. J. Ayala. 2002. A methodological bias toward overestimation of molecular evolutionary time scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99: 8112-8115.
- Rohlf, F. J. 2000. *NTSYS pc: Version 2.02j*. Exeter Software, Nueva York.
- _____ & L. E. Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129-132.
- Rojas-Soto, O. R., A. G. Navarro-Sigüenza & A. Espinosa de los Monteros. 2010. Systematics and bird conservation policies: The importance of species limits. *Bird Conservation International* 20: 176-185.
- Ronquist, F. 1995. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalized parsimony. *Cladistics* 11: 73-89.
- _____ & S. Nylin. 1990. Process and pattern in the evolution of species associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Zoology* 39: 323-344.
- _____, P. van der Mark & J. Huelsenbeck. 2009. Bayesian phylogenetic analysis using MrBayes. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 210-236.
- Rosa, D. 1918. *Ologenesi: Nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi*. Bemporad & Figlio Editori, Florencia.
- Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. En: *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, A. A. Myers & P. S. Giller (eds.), Chapman and Hall, Londres y Nueva York, pp. 437-481.
- Rosen, D. E. 1974. Cladism or gradism?: A reply to Ernst Mayr. *Systematic Zoology* 23: 446-451.

- _____. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 159-188.
- _____. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162: 267-376.
- _____. 1984. Hierarchies and history. En: *Evolutionary theory: Paths into the future*, J. W. Pöllard (ed.), John Wiley and sons, Nueva York, pp. 77-97.
- Ross, H. H. 1937. A generic classification of the Nearctic sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Biological Monographs* 34: 1-173.
- Roth, V. L. 1984. On homology. *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 13-29.
- _____. 1988. The biological basis of homology. En: *Ontogeny and systematics*, C. J. Humphries (ed.), British Museum (Natural History), Londres, pp. 1-26.
- Rozas, J. & R. Rozas. 1995. DnaSP, DNA sequence polymorphism: An interactive program for estimating Population Genetics parameters from DNA sequence data. *Computer Applications in the Biosciences* 11: 621-625.
- _____. & R. Rozas. 1997. DnaSP version 2.0: A novel software package for extensive molecular population genetics analysis. *Computer Applications in the Biosciences* 13: 307-311.
- _____. & R. Rozas. 1999. DnaSP version 3: An integrated program for molecular population genetics and molecular evolution analysis. *Bioinformatics* 15: 174-175.
- Ruiz Gutiérrez, R. & J. M. Rodríguez Caso. 2009. Especiación: Teorías, modelos y polémicas. En: *Evolución biológica: Una visión actualizada desde la revista Ciencias*, J. J. Morrone & P. Magaña (eds.), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 297-334.
- Rupke, N. A. 1993. Richard Owen's vertebrate archetype. *Isis* 84: 231-251.
- Ruse, M. 1987. Biological species: Natural kinds, individuals, or what? *British Journal of Philosophy of Science* 38: 225-242.
- Russell, E. S. 1982. *Form and function*. Chicago University Press, Chicago.
- Ryan, M. J. 1986. Neuroanatomy influences speciation rates among anurans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 83: 1379-1382.

- ____ & E. A. Brenowitz. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist* 126: 97-100.
- Rzhetsky, A, S. Kumar & M. Nei. 1995. Four-cluster analysis: A simple method to test phylogenetic hypotheses. *Molecular Biology and Evolution* 12: 163-167.
- ____ & M. Nei. 1994. METREE: A program package for inferring and testing minimum-evolution trees. *Computer Applications in the Biological Sciences* 10: 409-12.
- Saitou, N. & M. Nei. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4: 406-425.
- Salemi, M. 2009. Practice. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161-180.
- Sanderson, M. J. 1989. Confidence limits of phylogenies: The bootstrap revisited. *Cladistics* 5: 113-129.
- ____. 1995. Objections to bootstrapping phylogenies: A critique. *Systematic Biology* 44: 299-320.
- ____. 1997. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology and Evolution* 14: 1218-1231.
- ____. 1998. Estimating rate and time in molecular phylogenies: Beyond the molecular clock? En: *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*, D. E. Soltis, P. S. Soltis, & J. J. Doyle (eds.), Kluwer Academic Publishers, Boston, Dordrecht y Londres, pp. 242-264.
- ____. 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: A penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution* 19: 101-109.
- ____, B. G. Baldwin, G. Bharathan, C. S. Campbell, C. von Dohlen, D. Ferguson, J. M. Porter, M. F. Wojciechowski & M. J. Donoghue. 1993. The growth of phylogenetic information and the need for a phylogenetic data base. *Systematic Zoology* 42: 562-568.
- ____, A. Purvis & C. Henze. 1998. Phylogenetic supertrees: Assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 105-109.
- Sandvik, H. 2008. Tree thinking cannot be taken for granted: Challenges for teaching phylogenetics. *Theory in Biosciences* 127: 45-51.

- Sankoff, D. F. 1975. Minimal mutation trees of sequences. *SIAM Journal of Applied Mathematics* 21: 35-42.
- _____ & R. J. Cedergren. 1983. Simultaneous comparison of three or more sequences related by a tree. En: *Time warps, string edits and macromolecules: The theory and practice of sequence comparison*, D. Sankoff & J. B. Kruskal (eds.), Addison-Wesley, Reading, Massachusetts, pp. 253-263.
- San Mauro, D. & A. A. Agorreta. 2010. Molecular systematics: A synthesis of the common methods and the state of the knowledge. *Cellular & Molecular Biology Letters* 15: 311-341.
- Sará, M. 1996. A landmark-based morphometrics approach to the systematics of Crocidurinae: A case study on endemic shrews *Crocidura sicula* and *C. canarensis* (Soricidae, Mammalia). En: *Advances in morphometrics*, M. L. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Taylor & D. Slice (eds.), Plenum Press, NATO ASI Series, Series A: Life Sciences 284, Nueva York, pp. 335-344.
- Sattler, R. 1963. Phenetic contra phyletic systems. *Systematic Zoology* 12: 94-95.
- Schleicher, A. 1853. Die ersten Spaltungen des indogermanischen Urvolkes. *Allgemeine Monatschrift für Wissenschaft und Literatur* 1853: 876-887.
- _____. 1863. *Die Darwinische Theorie und die Sprachwissenschaft: Offenes Sendschreiben*. Hermann Böhlau, Weimar.
- Schmidt, H. A., K. Strimmer, M. Vingron & A. von Haeseler. 2002. TREE-PUZZLE: Maximum likelihood phylogenetic analysis using quartets and parallel computing. *Bioinformatics* 18: 502-504.
- _____ & A. von Haeseler. 2009. Phylogenetic inference using maximum likelihood. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181-209.
- Schmitter-Soto, J. J. 2007. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa* 1603: 1-78.
- Schoch, R. R. 1990. *Phylogeny reconstruction in paleontology*. Van Nostrand-Reinhold, Nueva York.

- Schonfeld, R. C. 2003. *JSTOR: A history*. Princeton University Press, Princeton.
- Schuh, R. T. 2000. *Biological systematics: Principles and applications*. Cornell University Press, Ithaca.
- _____. & A. V. Z. Brower. 2009. *Biological systematics: Principles and applications. Second edition*. Cornell University Press, Ithaca.
- _____. & L. H. Herman. 1988. Biography and bibliography: Petr Wolfgang Wygodzinsky (1916-1987). *Journal of the New York Entomological Society* 96: 227-244.
- Schwartz, J. H., I. Tattersall & N. Eldredge. 1978. Phylogeny and classification of the primates revisited. *Yearbook of Physical Anthropology* 21: 95-133.
- SCI. 2008. *Science Citation Index*. Philadelphia: Thomson Scientific. <http://scientific.thomson.com/products/>.
- Scoble, M. J. 1985. The species in systematics. En: *Species and speciation*, E. Vrba (ed.), Transvaal Museum, Pretoria, pp. 31-34.
- _____. 2008. Networks and their role in e-taxonomy. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 19-31.
- Scotland, R. W. 1992a. Cladistic theory. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 3-13.
- _____. 1992b. Character coding. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 14-21.
- Scrocchi, G. J. & E. Domínguez. 1992. Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía. *Opera Lilloana* 40: 1-120.
- Sereno, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565-587.

- _____. 2009. Comparative cladistics. *Cladistics* 25: 1-34.
- Siddall, M. E. 1995. Another monophyly index: Revisiting the jackknife. *Cladistics* 11: 33-56.
- _____. 1996. *Random cladistics version 3.1: Program and documentation*. Toronto University, Toronto.
- _____. 1997. The AIDS pandemic is new, but is HIV not new? *Cladistics* 13: 267-273.
- _____. 1998a. Success of parsimony in the four-taxon case: Long-branch repulsion by likelihood in the Farris zone. *Cladistics* 14: 209-220.
- _____. 1998b. Stratigraphic fit to phylogenies: A proposed solution. *Cladistics* 14: 201-208.
- _____. 2001. Philosophy and phylogenetic inference: A comparison of likelihood and parsimony methods in the context of Karl Popper's writings on corroboration. *Cladistics* 17: 395-399.
- _____ & A. G. Kluge. 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 13: 313-336.
- Siebert, D. J. 1992. Tree statistics; tree and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: *Cladistics: A practical course in Systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 72-88.
- _____ & D. M. Williams. 1998. Recycled. *Cladistics* 14: 339-347.
- Simpson, G. G. 1943. Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleontology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 44: 145-178.
- _____. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- _____. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. 1962. Primate taxonomy and recent studies on nonhuman primates. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102: 497-514.
- _____, A. Roe & R. C. Lewontin. 1960. *Quantitative zoology*. Harcourt and Brace, Nueva York.

- Sites, J. W. & J. C. Marshall. 2004. Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35: 199-227.
- Skála, Z. & J. Zrzavý. 1994. Phylogenetic reticulations and cladistics: Discussion of methodological concepts. *Cladistics* 10: 305-313.
- Slater, J. A. & J. T. Polhemus. 1990. Obituary: Peter D. Ashlock (1929-1989). *Journal of the New York Entomological Society* 98: 113-122.
- Slobodchikoff, C. N. 1976. *Concepts of species*. Dowden-Hutchinson-Ross, Stroudsburg, Massachusetts.
- Slowinski, J. B. 1993. Review of Component, Version 2.0, by Roderick D. M. Page. *Cladistics* 9: 351-353.
- _____. & B. I. Crother. 1998. Is the PTP test useful? *Cladistics* 14: 297-302.
- Solano-Gómez, R. & G. A. Salazar. 2007. A new species of *Stelis* (Orchidaceae, Pleurothallidinae) from Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 253-256.
- Sneath, P. H. A. 1961. Recent developments in theoretical and quantitative taxonomy. *Systematic Zoology* 10: 118-139.
- _____. 1962. The construction of taxonomic groups. En: *Microbial classification*, G. C. Ainsworth & P. H. A. Sneath (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 289-332.
- _____. 1976. Phenetic taxonomy at the species level and above. *Taxon* 25: 437-450.
- _____. 1983. Philosophy and method in biological classification. En: *Numerical taxonomy*, J. Felsenstein (ed.), Springer Verlag, NATO ASI Series, Series G: Ecological Sciences 1, Heidelberg, pp. 22-37.
- _____. 1995. Thirty years of numerical taxonomy. *Systematic Zoology* 44: 281-298.
- _____. & R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Sober, E. R. 1978. Evolution, population thinking, essentialism. *Philosophy of Science* 45: 335-360.

- _____. 1983. Parsimony methods in systematics. En: *Advances in Cladistics*, 2, N. I. Platnick & V. A. Funk (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 37-47.
- Soberón, J. & A. T. Peterson 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Sokal, R. R. 1962. Typology and empiricism in taxonomy. *Journal of Theoretical Biology* 3: 230-267.
- _____. 1969. Animal taxonomy: Theory and practice. *Quarterly Review of Biology* 44: 209-211.
- _____. 1973. The species problem reconsidered. *Systematic Zoology* 22: 360-374.
- _____. 1975. Mayr on cladism— and his critics. *Systematic Zoology* 24: 257-262.
- _____. 1986. Phenetic taxonomy: Theory and methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 423-442.
- _____, J. H. Camin, F. J. Rohlf & P. A. A. Sneath. 1965. Numerical taxonomy: Some points of view. *Systematic Zoology* 14: 237-243.
- _____ & T. Crovello. 1970. The biological species concept: A critical evaluation. *American Naturalist* 104: 127-153.
- _____ & F. J. Rohlf. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon* 11: 33-40.
- _____ & F. J. Rohlf. 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology* 30: 309-325.
- _____ & P. H. A. Sneath. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco y Londres.
- _____ & P. A. A. Sneath. 1965. The two taxonomies: Areas of agreement and conflict. *Systematic Zoology* 14: 176-195.
- Song, H. 2009. Species-specificity of male genitalia is characterized by shape, size, and complexity. *Insect Systematics and Evolution* 40: 159-170.
- Sorenson, M. D. & E. A. Franzosa. 2007. TreeRoot, version 3. Boston University, Boston, Massachusetts.

- Spaner, E. E. & A. E. Bogan. 1997. Your code or one code? *Systematic Biology* 46: 748-750.
- Speers, L. & J. L. Edwards. 2008. International infrastructure for enabling the new taxonomy: The role of the Global Biodiversity Information Facility (GBIF). En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series 76, Boca Raton, pp. 87-94.
- Stafleu, F. A. 1963. Adanson and his 'Familles des plantes'. En: *Adanson*, Carnegie Institute of Technology Monograph Series 1, Hunt Botanical Library, Pittsburg, pp. 123-264.
- Stamos, D. N. 1998. Buffon, Darwin, and the non-individuality of species—A reply to Jean Gayon. *Biology and Philosophy* 13: 443-470.
- _____. 2005. Pre-Darwinian taxonomy and essentialism—A reply to Mary Winsor. *Biology and Philosophy* 20: 79-96.
- Stance, C. A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.
- Starobogatov, Y. I. 1991. Problems in the nomenclature of higher taxonomic categories. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 48: 6-18.
- Starrett, A. 1958. What is the subspecies problem? *Systematic Zoology* 7: 111-115.
- Stearn, W. T. 1959. The background of Linnaeus's contributions to the nomenclature and methods of systematic biology. *Systematic Zoology* 8: 4-22.
- Steel, M. A., M. D. Hendy & D. Penny. 1993. Parsimony can be consistent! *Systematic Biology* 42: 581-587.
- Sternberg, K. M. 1820. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Brenck, Regensburg.
- Stevens, P. F. 1994. *The development of biological systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, nature, and the natural system*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. 2000. Botanical systematics 1950-2000: Change, progress, or both? *Taxon* 49: 635-659.
- Stewart, C. B. 1993. The powers and pitfalls of parsimony. *Nature* 361: 603-607.
- Strickland, H. E. 1841. On the true method of discovering the natural system in zoology and botany. *Annals and Magazine of Natural History* 6: 184-194.

- _____. 1842. Rules for zoological nomenclature: Report of the 12th Meeting of the British Association held at Manchester in 1842. *Association for the Advancement of Science Reports* 1842: 105-121.
- Strimmer, K. & A. von Haeseler. 1996. Quartet puzzling: A quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. *Molecular Biology and Evolution* 13: 964-969.
- _____. & A. von Haeseler. 1997. Likelihood-mapping: A simple method to visualize phylogenetic content of a sequence alignment. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 94: 6815-6819.
- Strong, E. E. & D. Lipscomb. 1999. Character coding and inapplicable characters. *Cladistics* 15: 363-371.
- Stuessy, T. F. 1987. Explicit approaches for evolutionary classification. *Systematic Botany* 12: 251-262.
- _____. 1990. *Plant taxonomy: The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. & J. V. Crisci. 1984. Problems in the determination of evolutionary directionality of character-state change for phylogenetic reconstruction. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 71-92.
- Swainson, W. 1834. *A preliminary discourse on the study of natural history*. Longman, Londres.
- Swofford, D. L. 1999. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- _____. 2003. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. <http://paup.csit.fsu.edu/>.
- _____. & S. H. Berlocher. 1987. Inferring evolutionary trees from gene frequency data under the principle of maximum parsimony. *Systematic Zoology* 36: 293-325.
- _____. & W. P. Maddison. 1992. Parsimony, character-state reconstructions, and evolutionary inferences. En: *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*, R. L. Mayden (ed.), Stanford University Press, Stanford, pp. 186-223.

- ____ & G. J. Olsen. 1990. Phylogeny reconstruction. En: *Molecular systematics*, D. M. Hillis & C. Moritz (eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 411-501.
- ____, G. J. Olsen, P. J. Waddell & D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. En: *Molecular systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz & B. K. Mable (eds.), Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, pp. 407-514.
- ____ & J. Sullivan. 2009. Phylogenetic inference based on parsimony and other methods using PAUP*. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 267-288.
- ____, P. J. Waddell, J. P. Huelsenbeck, P. G. Foster, P. O. Lewis & J. S. Rogers. 2001. Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods. *Systematic Biology* 50: 525-539.
- Szalay, F. S. & W. J. Bock. 1991. The myth of objectivity—post-Hennigian deviations: Relationships between processes and patterns. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 29: 1-39.
- Szumik, C. A., F. Cuezco, P. A. Goloboff & A. E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51: 806-816.
- ____ & P. Goloboff. 2004. Areas of endemism: An improved optimality criterion. *Systematic Biology* 53: 968-977.
- Tamura, K., J. Dudley, M. Nei & S. Kumar. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1596-1599.
- Taylor, F. J. R., W. A. S. Sarjeant, R. A. Fensome & G. L. Williams. 1987. Standardization of nomenclature in flagellate groups treated by both the Botanical and Zoological Codes of Nomenclature. *Systematic Zoology* 36: 79-85.
- Templeton, A. R. 1980a. Modes of speciation and inferences based on genetic distances. *Evolution* 34: 719-729.
- ____. 1980b. The theory of speciation *via* the founder principle. *Genetics* 94: 1011-1038.

- _____. 1989. The meaning of species and speciation: A genetic perspective. En: *Speciation and its consequences*, D. Otte & J. A. Endler (eds.), Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 3-27.
- _____. 2004. Statistical phylogeography: Methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology* 13: 789-809.
- _____, K. A. Crandall & C. F. Sing. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III: Cladogram estimation. *Genetics* 132: 619-633.
- _____ & N. J. Georgiadis. 1996. A landscape approach to conservation genetics: Conserving evolutionary processes in the African Bovidae. En: *Conservation genetics: Case histories from nature*, J. C. Avise & J. L. Hamrick (eds.), Chapman and Hall, Nueva York, pp. 398-430.
- Than, C., D. Ruths & L. Nakleh. 2008. Phylonet: A software package for analyzing and reconstructing reticulate evolutionary relationships. *Bioinformatics* 9: 322.
- Theophrastus. 1916. *Enquiry into plants: Books 1-5*. Harvard University Press, Loeb Classical Library, Cambridge, Massachusetts.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275-304.
- Thompson, F. C. & L. Knutson. 1987. Catalogues, checklists and lists: A need for some definitions, new words, and ideas. *Antenna* 11: 131-134.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins & T. J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
- Thorne, J. L. 2003 Proposal for a register of new names in zoology. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 60: 7-11.
- _____ & H. Kishino. 2002. Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology* 51: 689-702.
- _____, H. Kishino & I. S. Painter. 1998. Estimating the rate of molecular evolution. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1647-1657.

- Tilden, J. W. 1961. Certain comments on the subspecies problem. *Systematic Zoology* 10: 17-23.
- Tindall, B. J. 1999. Misunderstanding the Bacteriological Code. *International Journal of Systematic Bacteriology* 49: 1313-1316.
- Turland, N. J. & G. Davidse. 1998. Registration of plant names: Undesirable, unnecessary and unworkable. *Taxon* 47: 957-962.
- Tutt, J. W. 1898. Some considerations of natural genera, and incidental references to the nature of species. *Proceedings of the South London Entomological Natural History Society*, 1898: 20-30.
- Upchurch, P. & C. A. Hunn. 2002. "Time": The neglected dimension in cladistic biogeography? En: International Conference Paleobiogeography and Paleocology 2001, Piacenza and Castell'Arquato 2001, P. Monegatti, F. Cecca & S. Raffi, eds. *Geobios* 35 (*Mémoire Spéciale* 24): 277-286.
- Valencia Ávalos, S. 2009. ¿Es la solución del problema de la especie un ideal platónico en la cima de una Torre de Babel? En: *Evolución biológica: Una visión actualizada desde la revista Ciencias*, J. J. Morrone & P. Magaña (eds.), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 273-296.
- Valery, Z. 2008. Murka. Programa distribuido por el autor. <http://phylomurka.sourceforge.net>.
- VaneWright, R. I., C. J. Humphries & P. H. Williams. 1991. What to protect?: Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Vanin, S. 1986. Systematics, cladistic analysis, and geographical distribution of the tribe Erodiscini (Coleoptera, Curculionidae, Otdocephalinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 30: 427-670.
- Van de Peer, Y. 2009. Phylogenetic inference based on distance methods. En: *The phylogenetic handbook: A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing: Second edition*, P. Lemey, M. Salemi & A. M. Vandamme (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 142-160.
- Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 233-239.

- Vari, R. P. 1992. Systematics of the Neotropical Characiform genus *Cyphocharax* Fowler (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 529: 1-137.
- Varón, A., L. S. Vinh & W. C. Wheeler. 2010. POY version 4: Phylogenetic analysis using dynamic homologies. *Cladistics* 26: 72-85.
- _____ & W. C. Wheeler. 2008. Application note: On extension gap in POY version 3. *Cladistics* 24: 1070.
- Vázquez, D. P. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- Vázquez Domínguez, E. 2007. Filogeografía y vertebrados. En: *Ecología molecular*, L. Eguiarte, V. Souza & X. Aguirre (eds.), Semarnat, INE, Conabio y UNAM, México, D.F., pp. 441-466.
- Vergara-Silva, F. 2009. Pattern cladistics and the 'realism-antirealism debate' in the philosophy of biology. *Acta Biotheoretica* 57: 269-294.
- Verneau, O., S. Bentz, N. D. Sinnappah, L. du Preez, I. Whittington & C. Combes. 2002. A view of early vertebrate evolution inferred from the phylogeny of polystome parasites (Monogenea: Polystomatidae). *Proceedings of the Royal Society B* 269: 535-543.
- Villaseñor, J. L. & P. Dávila. 1992. *Breve introducción a la metodología cladística*. Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Vrana, P. & W. Wheeler. 1992. Individual organisms as terminal entities: Laying the species problem to rest. *Cladistics* 8: 67-72.
- Wagner, W. H. Jr. 1961. Problems in the classification of ferns. *Recent Advances in Botany* 1: 841-844.
- _____. 1983. Reticulistics: The recognition of hybrids and their role in cladistics and classification. En: *Advances in Cladistics*, 2, N. I. Platnick & V. A. Funk (eds.), New York Botanical Garden, Nueva York, pp. 63-79.
- _____. 1984. Applications of the concepts of groundplan-divergence. En: *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, T. Duncan & T. F. Stuessy (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 95-118.

- Wallace, A. R. 1856. Attempts at a natural arrangement of birds. *Annals and Magazine of Natural History, series 2*, 18: 193-216.
- _____. 1876. *The geographical distribution of animals*. Hafner, Nueva York.
- Walters, S. M. 1993. Herbaria in the 21st century: Why should they survive? *Webbia* 48: 673-682.
- Wang, H. C., M. Spencer, E. Susko & A. J. Roger. 2007. Testing for covarion-like evolution in protein sequences. *Molecular Biology and Evolution* 24: 294-305.
- Wanntorp, H. E., D. R. Brooks, T. Nilson, S. Nylin, F. Ronquist, S. C. Stearns & N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57: 119-132.
- Waples, R. S. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp., and the definition of "species" under the Endangered Species Act. *Marine Fisheries Review* 53: 11-22.
- _____. 1995. Evolutionary significant units and the conservation of biological diversity under the Endangered Species Act. En: *Evolution and the aquatic ecosystem: Defining unique units in population conservation*, J. L. Nielson (ed.), American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 8-27.
- Warburton, F. E. 1967. The purposes of classification. *Systematic Zoology* 16: 241-245.
- Ward, R. D., T. S. Zemlak, B. H. Innes, P. R. Last & P. D. N. Hebert. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 1847-1857.
- Watrous, L. E. & Q. D. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology* 30: 1-11.
- Watt, J. C. 1968. Grades, clades, phenetics, and phylogeny. *Systematic Zoology* 17: 350-353.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck & M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475-505.
- Welch, J. J. & L. Bromham. 2005. Molecular dating when rates vary. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 320-327.
- Westfall, R. H., H. F. Glen & M. D. Panagos. 1986. A new identification aid combining features of a polyclave and an analytical key. *Botanical Journal of the Linnean Society* 92: 65-73.

- Wenzel, J. W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 361-381.
- _____. 1997. When is a phylogenetic test good enough? En: *The origin of biodiversity in insects: Phylogenetic tests of evolutionary scenarios*, P. Grandcolas (ed.), *Memoirs du Muséum National d'Histoire Naturelle* volume 173, Paris, pp. 31-54.
- _____. & J. M. Carpenter. 1994. Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. En: *Phylogenetics and Ecology*, P. Eggleton & R. I. VaneWright (eds.), *Linnean Society Symposium Series* 17, London Academic Press, Londres, pp. 79101.
- _____. & G. M. Luque. 2008. Parsimony analysis of ecological succession, a powerful tool for interpreting changes in community structure. *Cladistics* 24: 746-757.
- Weston, P. H. 1988. Indirect and direct methods in systematics. En: *Ontogeny and systematics*, C. J. Humphries (ed.), *British Museum (Natural History)*, Londres, pp. 25-56.
- Wheeler, Q. D. 1981. The ins and outs of character analysis: A response to Crisci and Stuessy. *Systematic Botany* 6: 297-306.
- _____. 1986. Character weighting and cladistic analysis. *Systematic Zoology* 35: 102-109.
- _____. 1996. Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* 12: 1-9.
- _____. 2000. Heuristic reconstruction of hypothetical-ancestral DNA sequences: Sequence alignment vs direct optimization. En: *Homology and systematics: Coding characters for phylogenetic analysis*, R. Scotland & R. T. Pennington (eds.), *The Systematics Association Special Volume Series* 58, Taylor and Francis, Londres, pp. 106-113.
- _____. 2004. Taxonomic triage and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 571-583.
- _____. 2008a. Toward the new taxonomy. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), *CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series* 76, Boca Raton, pp. 1-17.
- _____. 2008b. Taxonomic shock and awe. En: *The new taxonomy*, Q. D. Wheeler (ed.), *CRC Press, The Systematics Association Special Volume Series* 76, Boca Raton, pp. 211-226.

- _____. & D. G. Gladstein. 1992. *MALIGN: A Multiple Sequence Alignment Program. Program and documentation. Vers. 2.0*. The American Museum of Natural History, Nueva York.
- _____. & N. I. Platnick. 2000a. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 55-69.
- _____. & N. I. Platnick. 2000b. A critique from the Wheeler and Platnick phylogenetic species concept perspective: Problems with alternative concepts of species. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 133-145.
- Wheeler, W. C. 1996. Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics? *Cladistics* 12:1-9.
- _____. 1999. Fixed character states and the optimization of molecular sequence data. *Cladistics* 15: 379-385.
- _____. & D. S. Gladstein. 1994. MALIGN: A multiple sequence alignment program. *Journal of Heredity* 85: 417-418.
- Whelan, S. 2007. New approaches to phylogenetic tree search and their application to large numbers of protein alignments. *Systematic Biology* 56: 727-740.
- _____, P. Liò & N. Goldman. 2001. Molecular phylogenetics: State-of-the art methods for looking into the past. *Trends in Genetics* 17: 262-272.
- Whewell, W. 1840. *The philosophy of the inductive sciences, founded upon their history*. John W. Parker, Londres.
- White, M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Whittemore, A. T. 1993. Species concepts: A reply to Ernst Mayr. *Taxon* 42: 573-583.
- Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44: 482-500.
- _____. 1998. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47: 568-581.

- _____. 2003. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 52: 528-538.
- Wiley, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics and classification: A reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology* 24: 233-243.
- _____. 1979a. Cladograms and phylogenetic trees. *Systematic Zoology* 28: 88-92.
- _____. 1979b. An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology* 28: 308-337.
- _____. 1980. Is the evolutionary species fiction?: A consideration of classes, individuals, and historical entities. *Systematic Zoology* 29: 76-80.
- _____. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- _____. 1987a. Approaches to outgroup comparison. En: *Systematics and evolution: A matter of diversity*, P. Hovenkamp, E. Gittenberger, E. Hennipman, R. de Jong, M. C. Roos, R. Sluys & M. Zandee (eds.), Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht, pp. 173-191.
- _____. 1987b. Historical ecology and coevolution. En: *Systematics and evolution: A matter of diversity*, P. Hovenkamp, E. Gittenberger, E. Hennipman, R. de Jong, M. C. Roos, R. Sluys & M. Zandee (eds.), Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht, pp. 331-341.
- _____. 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology* 37: 271-290.
- _____. 1988b. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 513-542.
- _____ & B. S. Lieberman. 2011. *Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics: Second edition*. Wiley, Nueva York.
- _____ & R. L. Mayden. 2000a. The evolutionary species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 70-89.
- _____ & R. L. Mayden. 2000b. A critique from the evolutionary species concept perspective. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 146-158.

- _____. & R. L. Mayden. 2000c. A defense of the evolutionary species concept. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 198-208.
- _____, D. Siegel-Causey, D. R. Brooks & V. A. Funk. 1991. The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures. *University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication* 19: 1-158.
- Wilkins, J. S. 2003. How to be a chaste species pluralist-realist: The origins of species modes and the synapomorphic species concept. *Biology and Philosophy* 18: 621-638.
- _____. 2007. The dimensions, modes and definitions of species and speciation. *Biology and Philosophy* 22: 247-266.
- _____. 2009a. *Species: A history of the idea*. Peter Lang, American University Studies, Series V, Philosophy, Nueva York.
- _____. 2009b. *Defining species: A sourcebook from antiquity to today*. University of California Press, Berkeley y Los Angeles.
- Wilkinson, M. 1994. Common cladistic information and its consensus representation: Reduced Adams and reduced cladistic consensus trees and profiles. *Systematic Zoology* 43: 343-368.
- _____. 1995. A comparison of methods of character construction. *Cladistics* 11: 297-308.
- Will, K. W. & D. Rubinoff. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* 20: 47-55.
- Williams, D. M. 1992a. DNA analysis: Theory. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 89-101.
- _____. 1992b. DNA analysis: Methods. En: *Cladistics: A practical course in systematics*, P. L. Forey, C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams (eds.), Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10, Oxford, pp. 102-123.

- _____. 2002. Precision and parsimony. *Taxon* 51: 143-149.
- _____ & M. C. Ebach. 2005. Drowning by numbers: Rereading Nelson's "Nullius in verba". *The Botanical Review* 71: 415-447.
- _____ & M. C. Ebach. 2008. *Foundations of systematics and biogeography*. Springer, Nueva York.
- _____ & M. C. Ebach. 2009. What, exactly, is cladistics?: Re-writing the history of systematics and biogeography. *Acta Biotheoretica* 57: 5729.
- Williams, P. H. & C. J. Humphries. 1994. Biodiversity, taxonomic relatedness, and endemism in conservation. En: *Systematics and conservation evaluation*, P. L. Forey, C. J. Humphries & R. L. Vane-Wright (eds.), Systematics Association, Special Volume 50, Oxford.
- _____, C. J. Humphries & R. I. VaneWright. 1991. Measuring biodiversity: Taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany* 4: 665-679.
- _____, R. I. VaneWright & C. J. Humphries. 1993. Measuring biodiversity for choosing conservation areas. En: *Hymenoptera and biodiversity*, J. La Salle & I. D. Gauld (eds.), CAB International, Wallingford, pp. 309-328.
- Willink, A. 1999. Biografías zoológicas lilloanas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 58: 3-10.
- Willmann, R. 1985. *Die Art in Raum und Zeit*. Paul Parey, Berlín.
- _____. 2003. From Haeckel to Hennig: The early development of phylogenetics in German-speaking Europe. *Cladistics* 19: 449-479.
- _____ & R. Meier. 2000. A critique from the Hennigian species concept perspective. En: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate*, Q. D. Wheeler & R. Meier (eds.), Columbia University Press, Nueva York, pp. 101-118.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. W. W. Norton, Nueva York.
- _____. 1998. *Consilience: The unity of knowledge*. Alfred A. Knopf, Nueva York.
- _____. 2004. Taxonomy as a fundamental discipline. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 739.
- _____ & W. L. Brown. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2: 97-111.

- Winsor, M. P. 2003. Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology and Philosophy* 18: 387-400.
- _____. 2006a. The creation of the essentialism story: An exercise in metahistory. *History and Philosophy of Life Sciences* 28: 149-174.
- _____. 2006b. Linnaeus's biology was not essentialist. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 2-7.
- _____. 2009. Taxonomy was the foundation of Darwin's evolution. *Taxon* 58: 43-49.
- Winston, J. E. 1999. *Describing species: Practical taxonomic procedures for biologists*. Columbia University Press, Nueva York.
- _____. & K. S. Metzger. 1998. Trends in taxonomy revealed by published literature. *BioScience* 48: 125-128.
- Wirkner, C. S. & S. Richter. 2010. Evolutionary morphology of the circulatory system in Peracarida (Malacostraca; Crustacea). *Cladistics* 26: 143-167.
- Witt, J. D. S., D. L. Threlhoff & P. D. N. Hebert. 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an Amphipod genus: Implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology* 15: 3073-3082.
- Wolsan, M. 2007. Naming species in phylogenetic nomenclature. *Systematic Biology* 56: 1011-1021.
- Wong, E. H. K. & R. H. Hanner. 2008. DNA barcoding detects market substitution in North American seafood. *Food Research International* 41: 828-837.
- Wood, C. G. & J. M. Lynch. 1996. Sexual dimorphism in the craniofacial skeleton of modern humans. En: *Advances in morphometrics*, M. L. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. Taylor & D. Slice (eds.), Plenum Press, NATO ASI Series, Series A: Life Sciences 284, Nueva York, pp. 407-414.
- Wood, S. W. 1994. Monophyly and comparison between trees. *Cladistics* 10: 339-346.
- Wu, C. I. 2001. Genes and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 889-891.
- Wygodzinsky, P. & S. Coscarón. 1962. On the relationships and zoogeographical significance of *Austrosimulium anthracinum* (Bigot), a blackfly from southern South America (Diptera: Simuliidae). *Pacific Insects* 4: 235-244.

- Xia, X. 2000. *Data analysis in molecular biology and evolution*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- _____ & Z. Xie. 2001. DAMBE: Data analysis in molecular biology and evolution. *Journal of Heredity* 92: 371-373.
- Yamaguti, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku, Tokyo.
- Yang, Z. 1994. Statistical properties of the maximum likelihood method of phylogenetic estimation and comparison with distance matrix methods. *Systematic Zoology* 43: 329-342.
- _____. 2008. *PAML: Phylogenetic analysis by Maximum Likelihood*. University College, Londres.
- Yeates, D. K. 1995. Groundplans and exemplars: Paths to the tree of life. *Cladistics* 11: 343-357.
- Young, B. A. 1993. On the necessity of an archetypal concept in morphology: With special reference to the concepts of "structure" and "homology". *Biology and Philosophy* 8: 225-248.
- Young, D. K. 2002. Mycetophagidae Leach 1815. En: *American Beetles, Volume II: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*, R. H. Arnett Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley & J. H. Frank (eds.), CRC Press, Boca Raton, pp. 399-400.
- Zandee, M. & M. C. Roos. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.
- Zaragüeta Bagils, R., H. Lelièvre & P. Tassy. 2004. Temporal paralogy, cladograms, and the quality of the fossil record. *Geodiversitas* 26: 381-389.
- Zauner, H. 2009. Evolving e-taxonomy. *BioMed Central Evolutionary Biology* 9: 141-142.
- Zhang, Z. Q. 2006. The making of a mega-journal in taxonomy. *Zootaxa* 1385: 67-68.
- Zimmermann, W. 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer Gruppierungswissenschaften. En: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. 3, 2, Teil 9*, E. Abderhalden (ed.), Urban & Schwarzenberg, Berlín, pp. 941-1053.
- Zink, R. M. 1996. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution* 50: 308-317.

- _____. 2002. Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology* 42: 953-959.
- _____. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 561-564.
- _____ & G. F. Barrowclough. 2008. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology* 17: 2107-2121.
- Zmasek, C. M. & S. R. Eddy. 2001. A simple algorithm to infer gene duplication and speciation events on a gene tree. *Bioinformatics* 17: 821-828.
- Zuckerland, E. & L. Pauling. 1962. Molecular disease, evolution and genetic heterogeneity. En: *Horizons in biochemistry*, M. Kasha & B. Pullman (eds.), Academic Press, Londres y Nueva York, pp. 189-225.