

15  
2e1



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

## BASES METODOLÓGICAS DEL USO DE GRUPO EXTERNO EN LOS ANÁLISIS CLADÍSTICOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L Ó G O

P R E S E N T A.

ROBERTO ANDRÉS KELLER PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN FRANCISCO EFRAIN DE LUNA GARCÍA



1998



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCIÓN ESCOLAR

274311

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AVENIDA DE  
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:  
Bases metodológicas del uso de grupo externo  
en los análisis cladísticos

realizado por Roberto Andrés Keller Pérez

con número de cuenta 9150696-2 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis	Dr. Juan Francisco Efraín de Luna García
Propietario	Dr. Jorge Llorente Bousquets
Propietario	Dra. Tila María Pérez Ortiz
Suplente	Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Suplente	Dr. Manuel Balcazar Lara

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Alejandro Martínez Mena

DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

# Agradecimientos

En primer lugar agradezco a mi director de tesis Efrain De Luna por confiar en mi lo suficiente como para animarse a dirigir este proyecto en primera instancia. También le agradezco su amistad y todas esas mañanas que le quite discutiendo sobre todo tipo de ideas. Si algo salió bien en este trabajo, él es el responsable.

A los miembros de mi comité, Jorge Llorente Bousquets, Tila María Pérez Ortiz, Gerardo Pérez Ponce de León y Manuel Balcázar Lara, les agradezco inmensamente por sus críticas, comentarios y discusiones sobre el trabajo. Les pido disculpas por las prisas.

Agradezco a Juan José Morrone y a David Espinosa por alentarme y por sus comentarios sobre esta tesis respectivamente.

Mario De Pinna, Brent Mishler y Elliott Sober leyeron una primera versión del capítulo 2, aprecio sus comentarios al respecto.

Dolores González, Victoria Sosa, Francisco Ornelas y Francisco Lorea me hicieron sugerencias sobre un boceto preliminar de esta tesis que presenté en el Instituto de Ecología A.C., en Xalapa, Ver., y agradezco sus comentarios.

No todos los revisores mencionados comparten mis ideas y puntos de vista sobre el tema, por lo que los errores que subsistan en este trabajo son entera responsabilidad mía.

A Francisco (ornis mayor), Leticia, Sol y Jorge (ornis minor) les doy gracias por hacer mi estancia en Xalapa mucho más placentera.

Agradezco al Departamento de Sistemática Vegetal del Instituto de Ecología A.C., por las facilidades brindadas en cuanto a espacio e infraestructura durante mi estancia en la ciudad de Xalapa, Veracruz.

La realización de esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo brindado por la Escuela Nacional de Estudios Profesionales- Iztacala, UNAM.

Por último, el apoyo del programa MaPa para estancias de investigación lejos de casa se agradece enormemente.

*Pero los sordos del tiempo no pueden decir lo que saben. Porque el discurso exige una secuencia de palabras pronunciadas en el tiempo.*  
(Alan Lightman, *Sueños de Einstein*)

A mi abuelo,  
Arturo Keller González  
(1909-1997),  
*in memoriam.*

# Índice

<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO 1. ¿PARA QUÉ NOS SIRVE EL MÉTODO DE GRUPO EXTERNO EN LOS ANÁLISIS CLADÍSTICOS?.....</b>	<b>11</b>
INTRODUCCIÓN.....	11
POLARIZAR CARACTERES INDIVIDUALMENTE .....	13
ENRAIZAR ÁRBOLES.....	16
ORIENTAR ÁRBOLES .....	22
<i>Análisis de ramas basales.....</i>	<i>24</i>
<i>Homoplasia: reversión vs. paralelismo.....</i>	<i>28</i>
<i>Criterios adicionales al MGE.....</i>	<i>30</i>
CONCLUSIONES .....	30
LITERATURA CITADA .....	34
<b>CAPÍTULO 2. GRUPO EXTERNO: PARSIMONIA CLADISTA Y OPTIMIZACIÓN.....</b>	<b>37</b>
INTRODUCCIÓN.....	37
PARSIMONIA Y CAUSA COMÚN EN LA RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA.....	38
PARSIMONIA CLADISTA: PARSIMONIA LOCAL VS. PARSIMONIA GLOBAL .....	40
OPTIMIZACIÓN Y POLARIDAD DE CARACTERES.....	44
CONCLUSIONES .....	45
LITERATURA CITADA .....	46
<b>CAPÍTULO 3. MÉTODOS PARA POLARIZAR CARACTERES.....</b>	<b>49</b>
INTRODUCCIÓN.....	49
EL CONCEPTO DE POLARIDAD DE CARACTERES Y LA NECESIDAD DE UNA VISIÓN RAMIFICADA DE LA EVOLUCIÓN.....	50
ONTOGENIA.....	55
<i>Método de enraizamiento de Weston.....</i>	<i>57</i>
<i>Enraizamiento ontogenético.....</i>	<i>62</i>
GRUPO EXTERNO.....	67
FÓSILES.....	73
CONCLUSIONES .....	74
LITERATURA CITADA .....	75

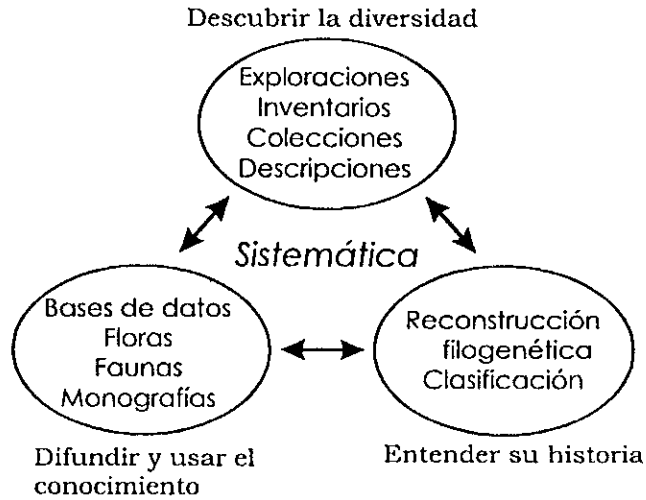
# Introducción

La sistemática se ha convertido en un área de gran importancia para la biología moderna. El producto primario de la sistemática es un marco de trabajo conceptual histórico, el cual no puede ser generado por ningún otro segmento de la comunidad biológica (Chernoff et al., 1989). Tal perspectiva histórica se modela en forma de hipótesis filogenéticas, las cuales tienen aplicaciones siempre que se lleven a cabo comparaciones entre organismos. Los cladogramas se consideran como la base para las inferencias evolutivas sobre la historia de caracteres, grupos, procesos biológicos o interacciones ecológicas. Por esta razón, los métodos cladísticos no sólo son de interés para los taxónomos, sino también para una audiencia científica más amplia que incluye ecólogos, etólogos, biólogos del desarrollo y aun algunas ciencias comparativas fuera de la biología (Platnick y Cameron, 1977; Wiley, 1981).

Aun cuando la sistemática tenga como producto primario hipótesis sobre la filogenia, el estudio de los patrones históricos es sólo una de sus partes. La tarea de los taxónomos es vasta y consta de por lo menos tres fases (fig 0). Los estudios de exploración de la biosfera e inventariado de la biodiversidad constituyen una parte básica e indispensable de la sistemática. Dada la inmensidad de la diversidad orgánica, la tarea de exploración es tan vasta que fácilmente consume el trabajo entero de un taxónomo. Otra área comprende la difusión y el uso del conocimiento que la sistemática genera. Esta información se transmite principalmente a través de floras, faunas, y monografías.

La reconstrucción histórica biológica, como toda ciencia, puede examinarse por su contenido empírico y su contenido teórico. El contenido empírico abarca los datos que se utilizan como punto de partida en la evaluación de hipótesis a muchos niveles: sobre estados y caracteres, de orden de estados y su polaridad, y sobre grupos de organismos. Básicamente la evidencia empírica consiste en los rasgos que exhiben los organismos (Nelson, 1994; De Luna y Mishler, 1996). En cambio, el contenido teórico de la reconstrucción histórica consiste en los conceptos y métodos que se utilizan para generar y evaluar las hipótesis a distintos niveles. Estos métodos constituyen los procedimientos inferenciales que nos permiten relacionar las hipótesis con la evidencia empírica (De Luna y Mishler, 1996).

En las últimas dos décadas el contenido empírico de la sistemática se ha visto favorecido por la adquisición de datos moleculares como nueva fuente



**Fig. 0.** La sistemática consta de tres áreas complementarias y de igual importancia.

de información (Williams, 1992). La utilidad de datos como secuencias de ADN en la inferencia filogenética es obvia en el caso de cierto tipo de organismos, como bacterias y hongos, que presentan niveles estructurales morfológicos muy simples y tienen ontogenias austeras (González, 1997), y no se debe a que los nuevos tipos de datos moleculares contengan la “verdad inequívoca” sobre la historia orgánica. En la actualidad existe una gran variedad de técnicas para la obtención de este tipo de datos, y a este grupo de técnicas se le conoce como Sistemática Molecular (Hillis y Moritz, 1990).

Aun cuando la disponibilidad de nuevas fuentes de datos ha vigorizado a la sistemática por el fortalecimiento de su base empírica, esta ciencia se ha revolucionado y ha avanzado aceleradamente por los cambios en sus métodos de análisis (De Luna, 1995). El desarrollo de los métodos cladísticos ha provisto un contenido teórico robusto a la parte de la sistemática que se encarga de construir el marco histórico para la biología. Lo anterior se ha visto reflejado en el impacto que ahora tiene la taxonomía en otras áreas de investigación, especialmente la ecología (Brooks y McLennan, 1991; Harvey y Pagel, 1991).

El concepto más importante que se ha formalizado dentro del desarrollo teórico de la sistemática es el de homología (De Pinna, 1996; De Luna y Mishler, 1996). Este concepto se ha usado dentro de la biología con significados diferentes para analizar distintos tipos de correspondencia entre las partes o procesos de organismos a distintos niveles. Por ejemplo, De Beer



(1971) analiza homología ontogenética como una relación entre estructuras morfológicas durante el desarrollo embrionario; mientras que Bolker y Raff (1996) discuten homología molecular como similitud genética. Sin embargo, la concepción de homología filogenética como una relación histórica entre partes engloba a todos los demás conceptos de homología y le da un significado relevante al estudio de las similitudes entre las partes de los organismos a cualquier nivel (Patterson, 1982; Roth, 1984; De Pinna, 1991; Rieppel, 1991; Kluge y Wolf, 1993; Frost y Kluge, 1994; Nelson, 1994). Ya que homología es el concepto central dentro de la sistemática, el cladismo se puede resumir como el estudio de la homología (Mishler y De Luna, 1991).

A pesar del desarrollo que la sistemática ha experimentado hacia su interior y frente a otras áreas biológicas, no se puede decir que se ha alcanzado una cima. Por el contrario, la solidez teórica que existe actualmente en esta área ha abierto las puertas a nuevas fronteras de investigación (De Pinna, 1996). Dentro del cuerpo teórico cladista existe mucha controversia alrededor de conceptos y métodos particulares, tanto en la fase de análisis de caracteres como en la fase de análisis de cladogramas. Un ejemplo de controversia en la fase de análisis de caracteres gira alrededor de la asignación de pesos a las transformaciones entre estados de un mismo carácter. Cuando los caracteres son multiestado se puede decidir asignar pesos equivalentes a todas las transformaciones o asignar pesos desiguales entre los cambios de ciertos estados. Esto se ve reflejado en el método de optimización que se utiliza, siendo los métodos más utilizados la optimización no-aditiva o parsimonia de Fitch (Fitch, 1971), y la optimización aditiva o parsimonia de Wagner (Farris, 1970). Un punto de discusión es si existe o no base empírica para asignar pesos desiguales entre las transformaciones. Si se utiliza información empírica el criterio es asignar menor costo a las transformaciones entre estados similares y mayor costo a las transformaciones entre estados radicalmente distintos (Wilkinson, 1992). Por el contrario, se sugiere que la asignación de pesos para las transformaciones se derive de su congruencia con un árbol particular (Mickey, 1982; Mickey y Lipscomb, 1991; Wheeler, 1993; Goloboff, 1997). También la asignación de pesos entre caracteres es controversial. Al igual que en el ejemplo anterior, en este caso se discute entre asignar el mismo peso a todos los caracteres (Platnick, 1979; Patterson, 1982) o pesos desiguales (Siebert, 1992) de acuerdo a criterios empíricos (Wheeler y Honeycutt, 1988; Williams y Fitch, 1990; Williams, 1992) o a su congruencia en un árbol particular (Farris, 1969; Goloboff, 1993, 1995; Carpenter, 1994).

En la fase de análisis de cladogramas se discute si se deben o no combinar los distintos juegos de datos (e.g., morfología y secuencias de ADNmt.) para un mismo grupo de organismos. Las alternativas son combinar

todos los juegos de datos en una sola matriz para un análisis “simultáneo” o de “evidencia total” (Kluge, 1989, 1997; Kluge y Wolf, 1993; Nixon y Carpenter, 1996), o generar un árbol para cada matriz de datos y posteriormente buscar concordancia entre los árboles en lo que se le llama “congruencia taxonómica” (Eernisse y Kluge, 1993; Huelsenbeck et al., 1996).

Un área de controversia reciente muy activa es la estimación de la robustez de las inferencias filogenéticas. El problema es si medir robustez con índices calculados en términos de caracteres o número de pasos (parsimonia) o si es mejor el uso de estimadores estadísticos. El índice más directo que existe para evaluar la robustez de un grupo particular es el número de sinapomorfias que soportan a ese grupo en los árboles resultantes. Esta relación lógica directa entre el número de pasos y la topología de un árbol es usada en índices como “soporte de Bremer” o “índice de decaimiento” (Bremer, 1988; Mishler et al., 1991). Sin embargo, la mayoría de los índices son de índole estadística, basados en rutinas que replican matrices al azar. Sin duda el más comúnmente usado es la frecuencia de grupos en el “bootstrap” (Felsenstein, 1985). Otros índices propuestos son “jackknife” (Lanyon, 1985); “topological permutation tail probability” o “T-PTP” (Faith, 1991); “clade stability index” o “CSI” (Davis, 1993); “jackknife monophyly index” o “JMI” (Siddall, 1995); “HeyJoe”, “MooToo” y “MoJo” (Siddall y Wenzel, 1997). Esta proliferación de índices con un enfoque estadístico a dado lugar a una controversia más profunda. Existe la opinión de que estos métodos estadísticos de manipulación de datos deben ser abandonados porque son epistemológicamente incompatibles con la naturaleza del problema inferencial que plantea la reconstrucción histórica (Carpenter, 1992; Kluge, 1997; Siddall y Kluge, 1997).

Un área dentro de la metodología cladista que no se ha examinado en detalle es la de los métodos para polarizar caracteres. De hecho recientemente De Pinna (1996) la ha calificado como una zona “nebulosa”. Las contribuciones en la literatura sobre este tema son fundamentalmente de naturaleza metodológica. El énfasis de los trabajos disponibles ha sido como proceder a polarizar los caracteres, para lo cual se han desarrollado distintas estrategias (Lundberg, 1972; Crisci y Stuessy, 1980; Stevens, 1980; Nelson y Platnick, 1981; Watrous y Wheeler, 1981; Wheeler, 1981, 1990; Wiley, 1981; Maddison et al., 1984; Meacham, 1984; Brooks y Wiley, 1985; Colless, 1985; Kluge, 1985; Nelson, 1985; Clark y Curran, 1986; Donoghue y Maddison, 1986; Krauss, 1988; Weston, 1988; Mabee, 1989, 1993; Mooi, 1989; Kitching, 1992; Nixon y Carpenter, 1993; Moura y Christoffersen, 1996). Sin embargo, los aspectos conceptuales sobre polaridad, las suposiciones y las condiciones de los métodos disponibles para polarizar no se han discutido.

Una de las consecuencias de la falta de claridad conceptual es la dificultad para percibir si la polaridad de caracteres es parte de la fase del análisis de caracteres (Watrous y Wheeler, 1981; Brooks, 1984; Moura y Christoffersen, 1996) o de la fase de análisis de cladogramas (De Pinna, 1994; Weston, 1994). Este tipo de análisis conceptual es importante porque todo método está relacionado con una expectativa ontológica de lo que el método pretende inferir (en este caso polaridad) y con una posición epistemológica como estrategia para realizar esa inferencia. La tesis que aquí se presenta explora el concepto de polaridad como la idea de tiempo aplicable a las hipótesis de caracteres y de taxones. Epistemológicamente se argumenta que esta relación temporal equivale a darle una dirección a un árbol. Metodológicamente la dirección se obtiene mediante diversos procedimientos de enraizar u orientar. Esta disección de varios niveles conceptuales y metodológicos respecto a la polaridad de caracteres no se han discutido en la literatura.

Este trabajo trata el tema del tiempo en el patrón evolutivo. En cuanto a los caracteres, la base empírica y punto de partida de la sistemática, el tiempo se traduce en la dirección de cambio o secuencia de aparición de los distintos estados de carácter, i.e., polaridad. En cuanto a los taxones, los cuales resultan de los análisis cladísticos, el tiempo se traduce en la jerarquía anidada de grupos monofiléticos. En sistemática el Método de Grupo Externo (MGE) representa una opción para inferir el tiempo en el patrón filogenético. Cuando se analiza como opera este método también se clarifican el concepto mismo de polaridad y los problemas epistemológicos que plantea la inferencia de la dirección de cambio de manera general.

El objetivo de este trabajo es muy concreto: entender las bases metodológicas del MGE bajo los estándares de la teoría cladista actual. Los capítulos primero y segundo tratan principalmente la parte teórica y operacional del método. En el primer capítulo se describe la manera en que opera el MGE y se discute las suposiciones de trabajo, las condiciones que el método requiere y sus resultados. En el segundo capítulo se explora la relación que el MGE tiene con el criterio de parsimonia, como concepto fundamental en la reconstrucción filogenética. Cada capítulo presenta una discusión alrededor de una idea particular y, por lo tanto, existe como una pieza independiente con su introducción, desarrollo, conclusiones y bibliografía. No obstante, todos los capítulos están unidos bajo los temas de la polaridad y el MGE. El orden que guardan estos dos capítulos es irrelevante para su lectura, aunque ambos se apoyan mutuamente uno en el otro. Sin embargo, el tercer capítulo no puede leerse de la misma forma que los dos anteriores. En este capítulo, a diferencia de los otros, no se realiza un análisis profundo de una idea, sino que se hace una revisión general de los métodos para polarizar

caracteres.

La percepción de polaridad como una relación temporal en un árbol dirigido tiene implicaciones metodológicas y empíricas. La aclaración de los conceptos ayuda a entender cómo funciona el método de grupo externo. A su vez, conociendo los requerimientos y límites operativos sabemos también qué bases empíricas son relevantes y que tipo de interpretaciones pueden derivarse de los resultados. Existen varias implementaciones del método de grupo externo y cada una tiene asociadas presuposiciones y resultados. Algunas aplicaciones son inapropiadas pues violan las condiciones teóricas, por ejemplo, sobre la dirección de un árbol. Por lo tanto es importante estar consciente de las propiedades de cada implementación para usarla en los análisis cladísticos para lo que se han diseñado.

### Literatura citada

- De Beer GD.** 1971. Homology, an unsolved problem. Oxford biology readers. Oxford University Press. Oxford.
- Bolker JA y Raff RA.** 1996. Development genetics and traditional homology. *Bio Essays* 18: 489-494.
- Bremer K.** 1988. The limits of amino-acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Brooks DR.** 1984. Quantitative parsimony. Pp 119-132. En: Duncan T y Stuessy TF, eds. *Cladistics: Perspective on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia Univ. Press. New York.
- Brooks DR y McLennan D.** 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brooks DR y Wiley EO.** 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics* 1: 1-11.
- Carpenter J.** 1992. Random cladistics. *Cladistics* 8: 147-153.
- Carpenter J.** 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics* 10: 215-220.
- Chernoff B, Duncan T, Elias T, Mishler B, Novacek E, Theriot E, Wheeler Q y Wood DS.** 1989. Commentary on the place of systematics. *ASC Newsletter* 17(1): 1-2.
- Clark C y Curran D.** 1986. Outgroup analysis, homoplasy and global parsimony: a response to Maddison, Donoghue, and Maddison. *Systematic Zoology* 35: 422-426.

- Crisci JV y Stuessy TF. 1980.** Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematic Botany* 5: 112-135.
- Colless DH. 1985.** On the status of outgroups in phylogenetics. *Systematic Zoology* 34: 364-366.
- Davis JI. 1993.** Character removal as a means of assessing stability of clades. *Cladistics* 9: 201-210.
- Donoghue MJ y Maddison WP. 1986.** Polarity assessment in phylogenetic systematics: a response to Meacham. *Taxon* 35: 534-38.
- Eernisse DJ y Kluge AG .1993.** Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular biology and Evolution* 10: 1170-1195.
- Faith DP. 1991.** Cladistic permutation tests for monophyly and nonmonophyly. *Systematic Zoology* 40: 366-375.
- Farris JS. 1969.** A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.
- Farris JS. 1970.** Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- Felsenstein J. 1985.** Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fitch WM. 1971.** Toward defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406-416.
- Frost DR y Kluge AG. 1994.** A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* 10: 259-294.
- Goloboff PA. 1993.** Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff PA. 1995.** Parsimony and weighting: A reply to Turner and Zandee. *Cladistics* 11: 91-104.
- Goloboff PA. 1997.** Self-Weighted Optimization: tree searches and character state reconstructions under implied transformation cost. *Cladistics* 13: 225-245.
- González D. 1997.** El uso de secuencias génicas en estudios taxonómicos. *Boletín de la sociedad botánica de México* 60: 137-157.
- Harvey PH y Pagel MD. 1991.** *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford University Press. Oxford.
- Hillis DM y Moritz C. 1990.** *Molecular systematics.* Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Huelsenbeck JP, Bull JJ y Cunningham CW. 1996.** Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 152-158.
- Kitching IJ. 1992.** The determination of character polarity. Pp 22-43 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams

- DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Kluge AG. 1985.** Ontogeny and phylogenetic systematics. *Cladistics*. 1: 13-27.
- Kluge AG. 1989.** A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- Kluge AG. 1997.** Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypothesis. *Cladistics* 13: 81-96.
- Kluge AG y Wolf AJ. 1993.** Cladistics: What's in a word. *Cladistics* 9: 183-199.
- Krauss F. 1988.** An empirical evaluation of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. *Systematic Zoology* 37: 106-141.
- Lanyon SM. 1985.** Detecting internal inconsistencies in distance data. *Systematic Zoology* 34: 397-403.
- De Luna. 1995.** Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* 33: 63-79.
- De Luna E y Mishler B. 1996.** El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.
- Lundberg JG. 1972.** Wagner networks and ancestors. *Systematic Zoology*. 21: 398-413.
- Mabee PM. 1989.** An empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion. *Cladistics*. 5: 409-416.
- Mabee PM. 1993.** Phylogenetic interpretation of ontogenetic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 107: 175-291.
- Maddison WP, Donoghue MJ y Maddison DR. 1984.** Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- Meacham CA. 1984.** The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history. *Taxon*. 33: 26-38.
- Mickevich MF. 1982.** Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31: 461-478.
- Mickevich MF y Lipscomb D. 1991.** Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. *Cladistics* 7: 111-139.
- Mishler B, Donoghue MJ y Albert VA. 1991.** The decay index as a measure of relative robustness within a cladogram (abstract). Willi Hennig Society Meeting. Toronto, Ontario.
- Mishler B y De Luna E. 1991.** The use of ontogenetic data in phylogenetic analyses of mosses. *Advances in Bryology* 4: 121-167.

- Mooi R.** 1989. The outgroup criterion revisited via naked zones and alleles. 38: 283-290.
- Moura G y Christoffersen ML.** 1996. The system of the Mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, "Crustacea" non-monophyletic. *Journal of Comparative Biology* 1: 95-113.
- Nixon KC y Carpenter JM.** 1993. On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- Nixon KC y Carpenter JM.** 1996. On simultaneous analysis. *Cladistics* 4: 221-242.
- Nelson G.** 1985. Outgroups and ontogeny. *Cladistics*. 1: 29-45.
- Nelson G.** 1994. Homology and systematics. Pp 101-149 en: Hall B edr. *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. San Diego. Academic Press.
- Nelson G y Platnick N.** 1981. *Systematics and biogeography*. Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- Patterson C.** 1982. Morphological characters and homology. Pp 21-74 en: Joysey KA y Friday AE edrs. *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London.
- De Pinna MCC.** 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7: 367-394.
- De Pinna MCC.** 1994. Ontogeny, rooting, and polarity. Pp 157-172 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- De Pinna MCC.** 1996. Comparative Biology and Systematics: Some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology* 1(1/2): 3-15.
- Platnick NI.** 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-596.
- Platnick NI y Cameron HD.** 1977. Cladistic methods in textual, linguistic, and phylogenetic analysis. *Systematic Zoology* 26: 380-385.
- Rieppel O.** 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* 7: 93-100.
- Roth VL.** 1984. On homology. *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 13-29.
- Siddall ME.** 1995. Another monophyly index: revisiting the jackknife. *Cladistics* 11: 33-56.
- Siddall ME y Kluge AG.** 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 13: 313-336.
- Siddall ME y Wenzel J.** 1996. Random cladistics: new frontiers in molecular phylogenetics or old hat? (abstract). The Willi Hennig Society Meeting. University of Cape Town. South Africa.

- Siebert DJ. 1992.** Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. Pp 72-88 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Stevens PF. 1980.** Evolutionary polarity of character states. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 333-358.
- Watrous LE y Wheeler QD. 1981.** The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*. 30: 1-11.
- Weston PH. 1988.** Indirect and direct methods in systematics. Pp 27-56 en: Humphries CJ, edr. *Ontogeny and systematics*. Columbia Univ. Press. New York.
- Weston PH. 1994.** Methods for rooting cladistic trees. Pp 125-155 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- Wheeler QD. 1981.** The ins and outs of character analysis: a response to Crisci and Stuessy. *Systematic Botany*. 6: 297-306.
- Wheeler QD. 1990.** Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics*. 6: 225-268.
- Wheeler W. 1993.** The triangle inequality and character analysis. *Molecular Biology and Evolution* 10: 707-712.
- Wheeler W y Honeycutt RL. 1988.** Paired sequence differences in ribosomal RNAs: evolutionary and phylogenetic implications. *Molecular biology and Evolution* 5: 90-96.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. New York.
- Wilkinson M. 1992.** Ordered versus unordered characteres. *Cladistics* 8: 375-385.
- Williams DM. 1992.** DNA analysis: theory. Pp 89-101 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Williams PL y Fitch WM. 1990.** Phylogeny determination using dynamically weighted parsimony methods. *Methods in Enzymology* 183: 615-626.



# CAPÍTULO 1.

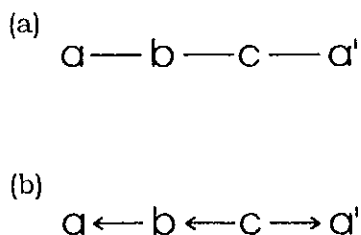
## ¿Para qué nos sirve el Método de Grupo Externo en los análisis cladísticos?

### Introducción

La sistemática es la disciplina que estima la “crónica evolutiva” (O’Hara, 1988). La crónica evolutiva es la descripción de la secuencia de cambios en los caracteres o atributos de los organismos a través del tiempo, i.e., la *filogenia* de los organismos. Al reconstruir una crónica evolutiva no basta con describir y ordenar los eventos (estados de carácter) que observamos en los organismos, en esta reconstrucción tenemos que incorporar un marco de tiempo. Este último componente es lo que convierte un conjunto de eventos aislados y estáticos (varios estados de carácter presentes en los organismos) en una secuencia donde cada evento es la transformación de uno anterior. Así, la crónica evolutiva se vuelve la descripción de los cambios de estado.

En sistemática, las hipótesis de *polaridad* establecen la dirección temporal de las series de transformación de caracteres o eventos que observamos en los organismos. Estas conjeturas son declaraciones específicas sobre la precedencia temporal relativa de los estados que conforman un carácter (Stevens, 1980; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981). Una vez que se establece una serie de transformación ordenada (Mickey, 1982; Wilkinson, 1992), pueden elaborarse hipótesis sobre la dirección de cambio. Tal polarización determina la relación de apomorfia y plesiomorfia entre los estados (Fig. 1.1). Dado un carácter, al estado que antecede a otro en la evolución se denomina *plesiomórfico* y al estado que precede a otro se denomina *apomórfico* (Hennig, 1965, 1966; Mishler y De Luna, 1991; Scotland, 1992; De Luna y Mishler, 1996).

Lógicamente, el concepto de polaridad depende del concepto de homología transformacional pero no del concepto de homología táxica. La homología táxica es la correspondencia del mismo rasgo entre diferentes organismos, mientras que la homología transformacional es una relación entre dos (o más) rasgos *diferentes* por el cambio evolutivo de uno a otro (De Luna



**Fig. 1.1.** Polarizar determina la dirección temporal de apomorfia y plesiomorfia entre los estados de un carácter. En (a) se muestra la relación de orden entre los estados  $a$ ,  $a'$ ,  $b$  y  $c$  de un carácter. Aquí, no existe ninguna dirección de cambio evolutivo.  $a'$  enfatiza la existencia de una homoplasia resultado de la prueba de congruencia. En (b) la serie de transformación se encuentra polarizada y las flechas representan la dirección de cambio a través del tiempo. Como resultado se puede postular, por ejemplo, que  $c$  es plesiomórfico con respecto a  $b$  y  $a'$ .

y Mishler, 1996) La polaridad se aplica sólo a esta relación de transformación entre estados diferentes. Una consecuencia importante de la dependencia lógica entre polaridad y homología transformacional es que un estado por sí solo no puede ser polarizado ni tener polaridad.

Uno de los principales procedimientos que se usan para polarizar caracteres es el Método de Grupo Externo (MGE). A pesar de ser un método de uso común, el trasfondo teórico de la manera en que éste opera permanece como un área nebulosa (De Pinna, 1996). Algunos autores mantienen que el MGE opera polarizando caracteres individualmente (e.g., Crisci y Stuessy, 1980; Stevens, 1980; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Stuessy y Crisci, 1984; Kitching, 1992). De acuerdo con estos autores el procedimiento presupone qué estado es apomórfico y cuál es plesiomórfico en una serie de transformación particular. En contraste, otros opinan que el MGE es un procedimiento para enraizar árboles (Scotland, 1992; Williams, 1992). Bajo esta concepción, el método opera postulando sitios del árbol donde se localiza la raíz y por lo tanto se determinan simultáneamente los estados plesiomórficos de todos los caracteres incluidos en el análisis. Además, una tercera opinión es que el MGE opera mediante un procedimiento de *orientación* (De Pinna, 1994; Struwe y Albert, 1994; Struwe et al., 1994; Weston, 1994). Estos autores argumentan que el método no procede polarizando caracteres ni enraizando árboles. En el proceso de orientación, el MGE no incorpora información sobre caracteres sino que integra información acerca de los grupos monofiléticos.

Evidentemente las tres concepciones difieren en lo que el método

presupone, las condiciones necesarias y la interpretación de los resultados. No obstante, ningún trabajo ha analizado cuál de estas concepciones es más robusta en cuanto a sus bases teóricas y metodológicas. La visión del MGE como un proceso de orientación es poco mencionada en la literatura (solo las 4 referencias anteriores) y solo se ha analizado escasamente. En cambio la idea del MGE como proceso para enraizar subyace en la mayoría de los estudios filogenéticos. Esta posición es implícita ya que no es posible registrar cómo se ha abordado el problema de polarizar caracteres en la práctica. Se revisaron alrededor de 40 artículos sobre análisis cladísticos de diversos organismos para detectar la manera particular en que se ha implementado el MGE. La única conclusión posible es que la manera de inferir polaridad de caracteres es una parte de los métodos cladísticos que los autores no describen con detalle en sus escritos.

El propósito de este capítulo es analizar las tres maneras en que se implementa el MGE y argumentar en favor de que el método opera como un proceso de orientación. Para lograr este propósito, es necesario que se entienda muy bien la diferencia entre las tres formas en que se conceptualiza el MGE, i) formulación de hipótesis individuales sobre caracteres específicos, ii) enraizamiento de árboles y iii) orientación de árboles. Por lo tanto, en las siguientes secciones planteo cada una de las tres maneras de inferir polaridad, a la par que analizo la diferencia entre cada uno de estos tres procesos de inferencia de polaridad. Como resultado, concluyo que la posición epistemológica más robusta es concebir al MGE como un método para orientar árboles. Al final del capítulo exploro los límites metodológicos del MGE que surgen a consecuencia de que este método realmente infiere polaridad de caracteres orientando árboles.

### **Polarizar caracteres individualmente**

Por vez primera, el Método de Grupo Externo (MGE) se formalizó mediante la siguiente regla operacional (Watrous y Wheeler, 1981; Maddison et al., 1984; Mooi, 1989):

Dado un carácter con 2 ó más estados dentro del grupo interno, se presupone que el estado que esté presente en el grupo externo es el estado plesiomórfico.

Con fines de discusión, en este trabajo se llama a esta regla la “**regla operacional #1**”. La figura 1.2 muestra un ejemplo abstracto donde se ilustra

la regla operacional #1. El *grupo interno* está formado por los taxones terminales A, B y C de cualquier nivel de inclusión. El *grupo externo* está representado por el taxón terminal E. Los números 0 ó 1 por encima de los taxones terminales representan los estados alternativos de un carácter hipotético X. En la Fig. 1.2a, las relaciones entre los taxones A, B y C no se encuentran resueltas y esto está representado por una *politomía*. En este ejemplo, la meta es polarizar el carácter X para resolver las relaciones dentro del grupo interno ya que solo las sinapomorfias son evidencia de grupos monofiléticos.

Nótese que el árbol se encuentra enraizado con un nodo que corta la rama que va de E al *nodo de grupo interno* (Maddison et al., 1984). Según la regla operacional #1, el estado 0 es plesiomórfico por estar presente tanto en el grupo interno como en el grupo externo. Por lo tanto el estado 1 es apomórfico y la politomía se resuelve quedando [BC] como un grupo monofilético soportado por la sinapomorfia "1" (Fig. 1.2b). La implementación del MGE que deriva de los procedimientos para aplicar esta regla operacional se le conoce como "Iterative FIG/FOG Method" (Functional Ingroup/Functional Outgroup) o simplemente "FIG/FOG" (Lipscomb, 1990; Forey et al., 1992). Bajo el enfoque de la regla operacional #1, el MGE actúa como un método para polarizar caracteres siguiendo una aproximación individual. Esto se debe a que la regla operacional formula una hipótesis particular de polaridad sobre el carácter que esta en consideración.

Como todo método de inferencia, el MGE requiere de ciertos supuestos para inferir la polaridad de cada carácter mediante la regla operacional #1. El primer supuesto es que los estados de carácter a polarizar son homólogos táxicos (Crisci y Stuessy, 1980). Esto está representado en la figura 1.2b donde tanto el estado 0 como el 1 se explican recurriendo a un origen único, por lo tanto, el 0 y el 1 son homologías táxicas para los taxones terminales que los presentan. El segundo supuesto requerido es que los taxones A, B y C forman un grupo monofilético respecto al taxón E del grupo externo (Crisci y Stuessy, 1980; Watrous y Wheeler, 1981). En la figura 1.3a esto se representa con la existencia de una rama que une a [ABC] y los separa de E. En esta implementación del MGE, la relación entre los taxones del grupo interno y el taxón de grupo externo se encuentra resuelta *a priori* y no está sometida a prueba.

Además de los supuestos sobre homología y monofilesis, existe otro punto que es necesario hacer notar acerca de la regla operacional #1. La polaridad de un carácter se establece para inferir la serie de transformación y una parte de la topología del árbol. Entonces, de acuerdo con la regla operacional #1, la polaridad sería una parte crucial para implementar el

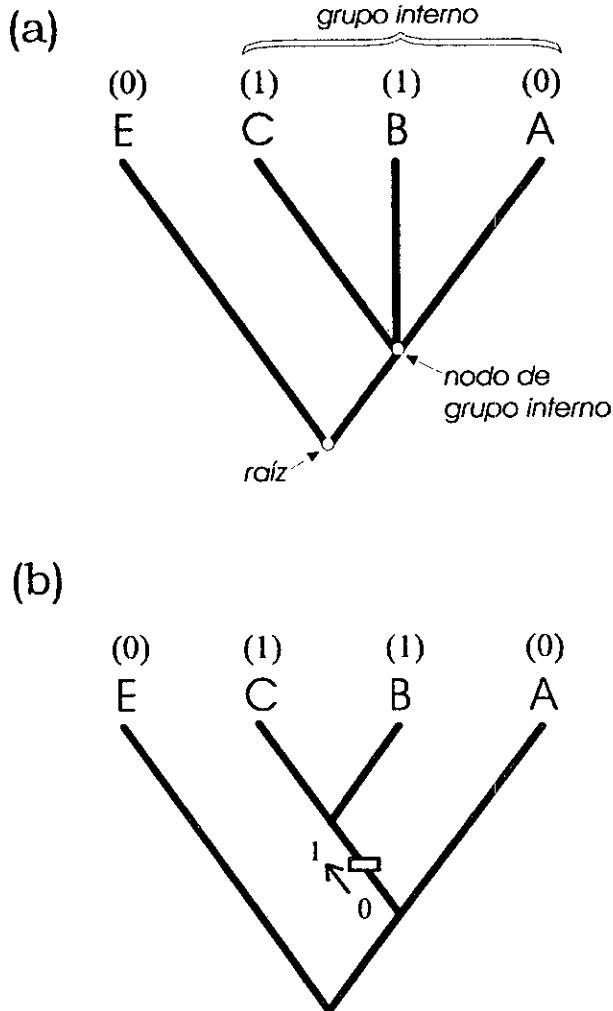


Fig. 1.2. El método de grupo externo polariza caracteres presuponiendo que para un carácter, el estado presente tanto en el grupo interno como en el grupo externo, es el estado plesiomórfico. Con esa información de polaridad es posible resolver la politomía del árbol. Ver explicación en el texto.

algoritmo de búsqueda de árboles, ya que sin polaridad no se podrían establecer las series de transformación ni resolver la topología del árbol más corto. Sin embargo, contrariamente a lo que requiere la regla operacional #1, las hipótesis de polaridad no son necesarias en la búsqueda de árboles.

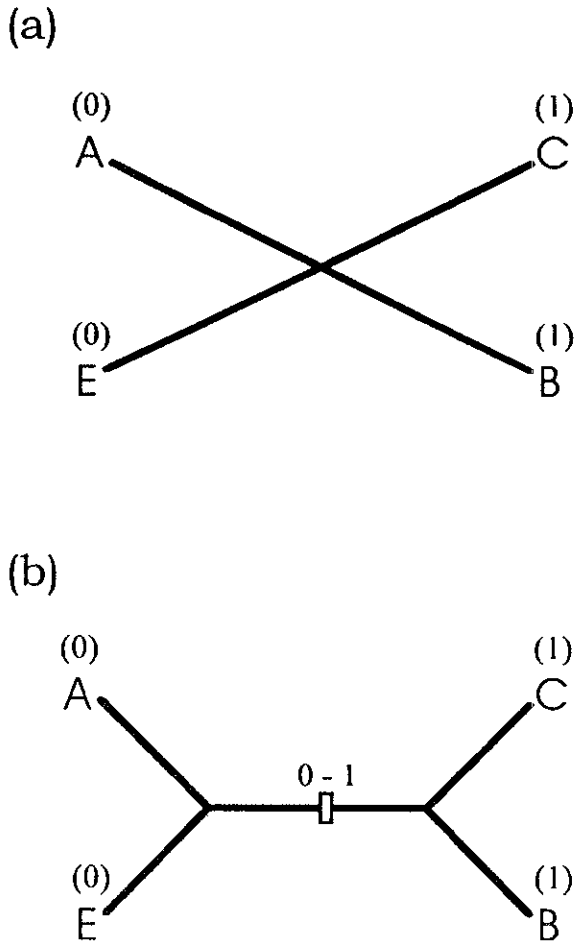
En la búsqueda de árboles solo se evalúa su longitud (número de transiciones entre estados para todos los caracteres). La longitud es independiente de la posición de la raíz y de la polaridad de los caracteres (Farris, 1970; de Pinna, 1994; ver capítulo 2). La raíz, el nodo ancestral de un árbol, es el que presenta los estados plesiomórficos de todos los caracteres implícitos en un árbol particular. Un árbol sin raíz carece de cualquier noción de polaridad o dirección. Al no haber una polaridad implícita en las transformaciones de los caracteres, tampoco existen las nociones de sinapomorfia ni la de grupos monofiléticos (De Pinna, 1994).

La información de la distribución de los estados de carácter en los taxones terminales es suficiente para construir el mismo árbol de la figura 1.2b, pero ahora sin raíz. Esta información es la que se codifica en una matriz de datos y es la que se usó en el ejemplo de la figura 1.2, según la regla operacional #1. Sin embargo, en estas condiciones no es necesario ninguna noción relacionada con polaridad de caracteres. La figura 1.3a muestra un árbol sin raíz para los taxones terminales A, B, C y E. La topología del árbol no se encuentra resuelta y todas las ramas nacen de un solo nodo interno. Este árbol es idéntico al de la figura 1.2a, pero en este caso se removió la raíz que cortaba la rama que unía a E con el resto de los taxones. La politomía se resuelve separando A y E de B y C con una rama interna soportada por la interfase 0-1 para el carácter X (fig. 1.3b). Esta es la solución que requiere el menor número de pasos para explicar la distribución de los estados en los taxones terminales. Cualquier otra topología para resolver el árbol (e.g., A y B separados de C y E) es de mayor longitud. Como resultado se tiene un árbol sin raíz completamente dicotómico, con la misma topología y la misma longitud que el árbol con raíz de la figura 1.2b. La serie de transformación sin dirección para el carácter X también quedó establecida y es idéntica a la que resulta del ejemplo ilustrado en la figura 1.2b.

La polaridad no es necesaria para establecer series de transformación ordenadas. La regla operacional #1, no es una forma robusta de implementar el MGE.

### **Enraizar árboles**

El hecho de que la longitud de un árbol sea independiente de la posición de la raíz resulta en un propiedad importante: de un árbol sin raíz con  $n$  número de ramas, se pueden derivar  $n$  número árboles enraizados (fig. 1.4). En consecuencia, todos los árboles con raíz que se deriven de un árbol sin raíz tienen la misma longitud (Farris, 1970; Meacham, 1984; Colless, 1985; de



**Fig. 1.3.** La información de la distribución de los estados en los nodos terminales, es suficiente para resolver la politomía en un árbol sin raíz. No se requiere de polaridad. Ver explicación en el texto.

Pinna, 1994). Esta propiedad se puede aprovechar para inferir polaridad *a posteriori*, independiente del proceso de búsqueda de árboles. Para lograrlo, uno sólo tiene que diseñar métodos que permitan localizar la posición de la raíz en un árbol (Farris, 1972; Lundberg, 1972; de Pinna, 1994; Weston, 1994). El MGE se concibe como uno de estos métodos para enraizar árboles (Colless, 1985; Scotland, 1992; Williams, 1992; Nixon y Carpenter, 1993).

La implementación del MGE bajo el enfoque de método de

**enraizamiento se resume en la regla operacional #2:**

La raíz del árbol se localiza en el internodo que conecta al grupo interno con el grupo externo.

En un árbol sin raíz, si A es el taxón de grupo externo (Fig. 1.4), se obtiene el árbol con raíz donde A aparece como grupo hermano de [BCD] al aplicar la regla operacional #2. En cambio, si C es el taxón de grupo externo, entonces se obtiene el árbol enraizado donde C es el grupo hermano de [ABD].

Nótese que colocando la raíz en la rama que conecta el grupo externo al grupo interno se presupone que el grupo interno es monofilético. Este ejemplo ilustra que para implementar la regla operacional 2, lo único que se necesita es un árbol sin raíz que contenga al grupo externo. Una observación importante es que el grupo externo debe de incluirse en la matriz desde el principio del análisis de parsimonia para la construcción del árbol. De lo contrario, si esta UTO se incluye después se corre el riesgo de obtener un árbol que no sea globalmente parsimonioso (Maddison et al., 1984; Donoghue y Maddison, 1986; capítulo 2).

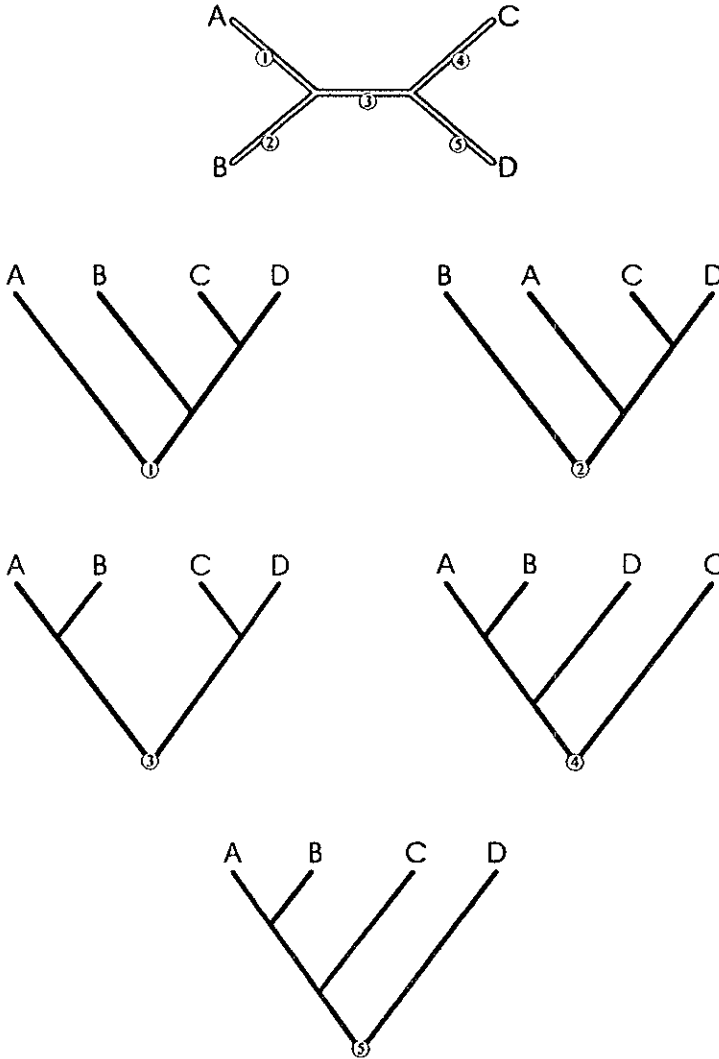
Aparentemente, esta implementación del MGE es completa. Sin embargo, un problema potencial con la regla operacional #2 se revela cuando se hace un análisis de lo que constituye el proceso de enraizamiento y de algunos aspectos conceptuales de la diferencia entre árboles con y sin raíz.

El problema consiste en que no es suficiente localizar la rama del árbol donde posiblemente se inserte la raíz. Necesitamos introducir un nodo interno con un conjunto de estados de carácter (i.e, construir una raíz). El conjunto de estados de carácter codificado para el grupo externo ya fue utilizado en la construcción del árbol. Necesitamos información *extra* a la contenida en la matriz y el grupo externo no nos puede proveer esa información. En un árbol, cada nodo terminal o interno resulta de un conjunto de estados de carácter. En el caso de los nodos terminales cada conjunto de estados de carácter es resultado de codificar la variación de caracteres observada en los organismos (De Luna y Mishler, 1996). En cambio, en el caso de un nodo interno el conjunto de estados de carácter se infiere al optimizar la reconstrucción de los cambios de estados de carácter (Farris, 1970; Swofford y Maddison, 1987). La optimización es un proceso de inferencia a partir de la topología del árbol y la información derivada sobre la distribución de estados en los nodos terminales. Este proceso puede resultar en que dos nodos vecinos tengan asignados hipotéticamente estados semejantes o diferentes para un carácter dado. Si un nodo se reconstruye con el estado "0" y el nodo vecino con el estado "1", se

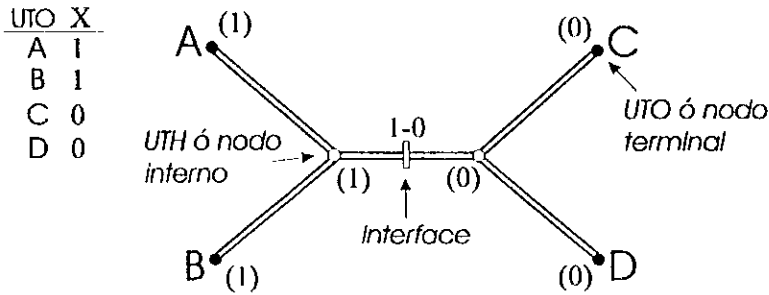


infiere una interfase (*sensu* de Pinna, 1994) en la rama que conecta esos dos nodos (fig. 1.5).

Los algoritmos de optimización de caracteres asignan estados inferidos en los nodos internos minimizando el número de interfaces posibles para explicar la distribución conocida de estados en los nodos terminales. Para lograrlo, los algoritmos realizan una primera optimización desde las “puntas”



**Fig. 1.4.** Uno de los tres posibles árboles resueltos sin raíz, para cuatro taxones [A, B, C y D]. De este árbol sin raíz se pueden derivar cinco árboles enraizados distintos. Estos dependen de la rama donde se localice la raíz. Todos los árboles enraizados tienen la misma topología, ya que son consistentes con el árbol sin raíz



**Fig. 1.5.** Árbol sin raíz que muestra la existencia de una interfase para un carácter optimizado. La interfase se forma en la rama que conecta dos nodos con estados diferentes. Entre paréntesis se muestra el estado que le corresponde a cada nodo. En el caso de los nodos terminales, ese estado corresponde al estado codificado en la matriz original de datos. En el caso de los nodos internos, el estado se infiere parsimoniosamente por medio del proceso de optimización. UTO= Unidad Taxonómica Operacional; UTH= Unidad Taxonómica Hipotética

del árbol hacia la “raíz”, y luego una segunda optimización de la “raíz” a las “puntas” del árbol. Raíz y puntas están puestas entre comillas porque estas no corresponden a la raíz o puntas filogenéticas del árbol, solo son localizaciones operacionales para que la iteración del cálculo sea ordenado. La “raíz” operacional puede ser cualquier nodo terminal del árbol (Swofford y Maddison, 1987). De hecho, un nodo terminal es indispensable como “raíz” para asignar estados a todos los nodos internos del árbol.

Una vez reconocido que la localización de las interfases en el árbol resulta de la optimización, se puede analizar la conexión conceptual entre polaridad y el proceso de enraizamiento. Las interfases de estados de carácter corresponden epistemológicamente a las hipótesis de homología transformacional. En un árbol sin raíz ya están especificadas todas las interfaces de estados para cada carácter. Por lo tanto, se polarizan todos los caracteres simultáneamente al enraizar el árbol (Farris, 1982; de Pinna, 1994)(fig. 1.6).

A su vez esto permite enfatizar que los estados de carácter presentes en un nodo carecen de polaridad, ya que representan hipótesis de homología táxica. En contraste, las interfases presentes en una rama pueden ser polarizadas ya que implican hipótesis de homología transformacional.

Una raíz filogenética equivale a un nodo interno, por el hecho de ser un conjunto de estados de carácter. En un árbol sin raíz tal nodo particular no existe, pero el proceso de enraizamiento adiciona este nodo interno al árbol en la posición más parsimoniosa (Lundberg, 1972). Los estados de carácter de

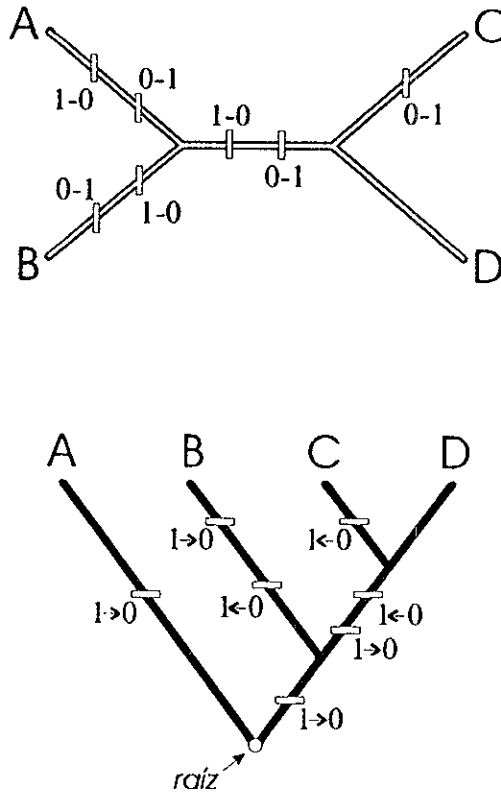


Fig. 1.6. La optimización de todos los caracteres en un árbol sin raíz especifica todas las interfaces posibles. En este caso, se muestran 7 interfaces de 7 caracteres binarios. Como no existen casos de homoplasia, cada interface es independiente de las otras. Al enraizar el árbol se inserta un nodo extra (*raíz*) con los estados ancestrales de los 7 caracteres y todas las interfaces se polarizan.

este nodo o raíz se interpretan como “ancestrales”, y corresponden a los estados plesiomórficos de todos los caracteres usados en la construcción del árbol sin raíz. Sin embargo, para designar a un conjunto de estados de carácter como ancestrales se requiere de información que no está contenida en la matriz de datos usada para construir el árbol.

Aún cuando el grupo externo esté incluido en la matriz de datos, el resultado de la prueba de congruencia es un árbol todavía sin raíz. El conjunto de estados de carácter para el grupo externo está codificado en la matriz de datos como cualquier otro taxón incluido en el análisis. El taxón de grupo externo se usa en la construcción del árbol y no corresponde a un nodo

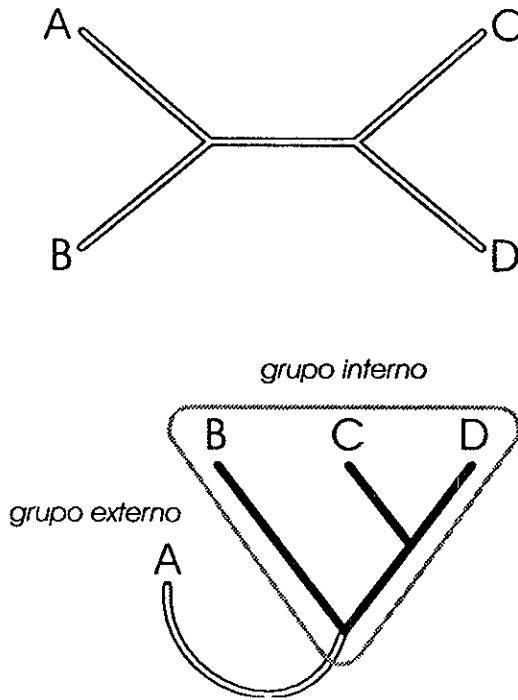
interno, sino a un nodo terminal. Por lo tanto podemos concluir que el MGE no es un método de enraizamiento.

Las citas en la literatura que resaltan el hecho de que el MGE no es un método de enraizamiento son escasas (Struwe et al., 1994; De Pinna, 1994; Weston, 1994; De Pinna y Salles, 1997). Algunos de estos autores opinan que la información necesaria para construir una raíz puede ser extraída de la ontogenia (De Pinna, 1994; Weston, 1994; De Pinna y Salles, 1997). Los artículos que exploran esta posibilidad solo tratan brevemente el MGE en la introducción, y lo descalifican como método de enraizamiento. Este argumento se ofrece como una justificación para explorar otros métodos que si permitan enraizar árboles. Así que, aunque estos autores solo proveen una discusión muy somera del MGE, son los primeros en hacer explícito el hecho de que enraizar es un procedimiento distinto al de orientar.

En resumen, el MGE no es un método de enraizamiento ya que la información que podemos extraer del grupo externo no es suficiente para construir la raíz implícita en la regla operacional #2. En lugar de proveer información sobre caracteres para enraizar, el MGE es útil para orientar árboles y provee información sobre grupos monofiléticos. En la siguiente sección se explora cómo difieren el método de orientación y el método de enraizamiento.

### Orientar árboles

Al igual que el enraizamiento, el proceso de orientación comienza con un árbol sin raíz. En este caso, la orientación se provee designando como grupo monofilético a algunos taxones terminales del árbol aún sin la raíz inferida. Aunque se puede argumentar que cualquier colección de taxones forma un grupo monofilético bajo la razonable premisa que toda la vida tiene un solo origen (Siddall y Kluge, 1997), esta suposición general ya queda implícita en la construcción del árbol sin raíz. Durante el proceso de orientación estamos interesados en una suposición de monofilia menos general, i.e., que un subgrupo de la colección de taxones terminales usados para reconstruir el árbol forma un grupo monofilético. Sober (1988) ha enfatizado que “[j]udgments of monophyly are *contrastive*: two items belong to a monophyletic group only in contrast to a third one that does not”. Este es precisamente el caso del método de orientación, en el cual la colección de UTO's designada forma un grupo monofilético por contraste al grupo externo (fig. 1.7).



**Fig. 1.7.** El método de grupo externo orienta el árbol sin raíz, ya que presupone que el grupo interno forma un grupo monofilético con respecto a un taxon. A diferencia del proceso de enraizamiento, aquí no se agrega un nodo extra al árbol. B, C y D corresponden al grupo interno; A representa al grupo externo.

Para formalizar el proceso de orientación mediante el MGE es necesario introducir una nueva regla operacional- **la regla operacional #3:**

El grupo interno forma un grupo monofilético por contraste con el grupo externo.

Nótese que presuponer que el grupo interno es monofilético (contrastivamente) y presuponer que el grupo externo es justamente eso, un taxón terminal externo, son conjeturas lógicamente equivalentes.

Aunque parece trivial que el resultado del MGE sea un árbol orientado (fig. 1.7), aún queda abierta la pregunta: ¿cómo es que suponer la existencia un grupo monofilético provee una dimensión temporal al árbol? La conexión

entre este supuesto y la dimensión temporal es realmente simple: cualquier grupo monofilético anidado dentro de otro es necesariamente más reciente en relación con este último. Como ejemplo, en la relación [AB{CD}], el grupo monofilético formado por [ABCD], es lógicamente más antiguo que el grupo monofilético [CD]. Por lo que también, mientras más inclusivo sea un grupo monofilético, más antiguo es en relación con otros grupos monofiléticos que contenga. El MGE provee dimensión temporal al árbol presuponiendo el grupo monofilético contrastivo más inclusivo posible.

Aún cuando el juego de caracteres está implícito en el árbol, su orientación no considera en ningún momento alguna declaración explícita sobre la polaridad. Todas las presuposiciones comprenden hipótesis sobre grupos monofiléticos. Para que el MGE realmente infiera polaridad de caracteres necesitamos complementarlo con la optimización como un procedimiento independiente. Por esta razón el MGE *per se* no es un método para polarizar caracteres.

La conexión lógica entre orientar árboles y polarizar caracteres (i.e., entre grupos monofiléticos y series de transformación con polaridad) es: *dimensión temporal relativa*. Anteriormente se argumentó que establecer la polaridad de una serie de transformación es precisamente designar precedencia temporal relativa entre los estados de la serie. También se argumentó que un árbol orientado presenta grupos monofiléticos que temporalmente anteceden o preceden a otros grupos monofiléticos. Dado que un árbol orientado tiene implícita una dimensión temporal, las interfaces asociadas a las ramas del árbol adquieren dimensión temporal, i.e., las interfases de los caracteres se polarizan.

### *Análisis de ramas basales*

A diferencia del proceso de enraizamiento, el proceso de orientación no introduce nodos extra en el árbol. En cuanto el árbol se encuentra orientado, uno de los nodos internos se puede identificar como la raíz del grupo monofilético supuesto, esto es, del grupo interno (fig. 1.8). Este nodo interno corresponde al lugar donde el grupo externo se une al resto del árbol (Farris, 1972, 1982). La colección de estados de carácter que corresponden a esta raíz se infiere por medio de la optimización usando parsimonia, y no con el uso de alguna fuente de evidencia adicional a la presente en la matriz de datos. Por lo tanto, en el método de orientación la raíz es un *corolario* de la inferencia, a diferencia del método de enraizamiento donde la raíz (formada por una colección de estados de carácter) es exactamente lo que se infiere.

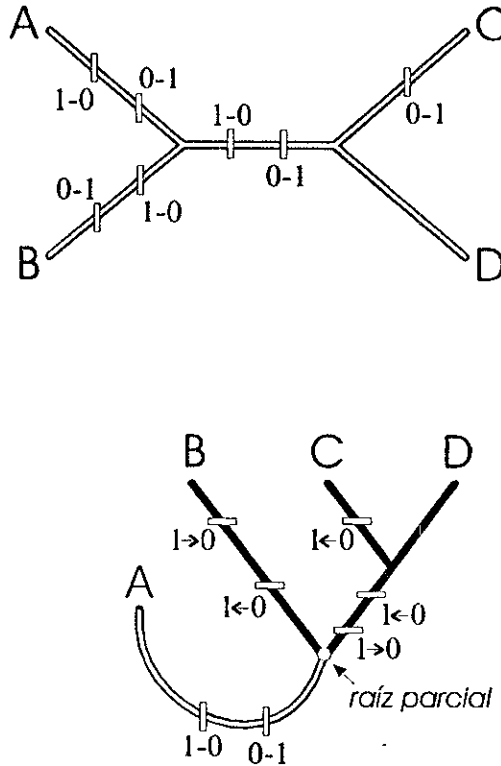


Fig. 1.8. Aun cuando todas las interfaces de los caracteres se especifican, en el árbol orientado, sólo se polarizan las que se localicen “dentro” del grupo monofilético más inclusivo. Las interfaces de la rama basal permanecen atemporales. En este caso, la raíz del árbol es parcial y corresponde a un nodo interno reconstruido en el árbol sin raíz

Sin embargo, como la raíz que resulta de la orientación presenta los estados ancestrales solo del grupo interno y no del grupo externo, esta raíz encontrada es una raíz *parcial*. En su conjunto, el árbol no tiene una raíz *total* que especifique los estados ancestrales de todos los taxones. Sorprendentemente el MGE produce árboles sin raíz, como ha sido señalado por Struwe, et al. (1994) en un estudio empírico, donde especifican que todos los árboles presentados son árboles sin raíz, aún habiendo incluido grupos externos.

Un resultado de que el árbol orientado no tenga una raíz total, es que solo se polarizan las interfaces que existen “dentro” del grupo interno. Las interfaces que se localizan en ramas “fuera” de este grupo monofilético no tienen polaridad. La carencia de polaridad en la rama basal del árbol, esta

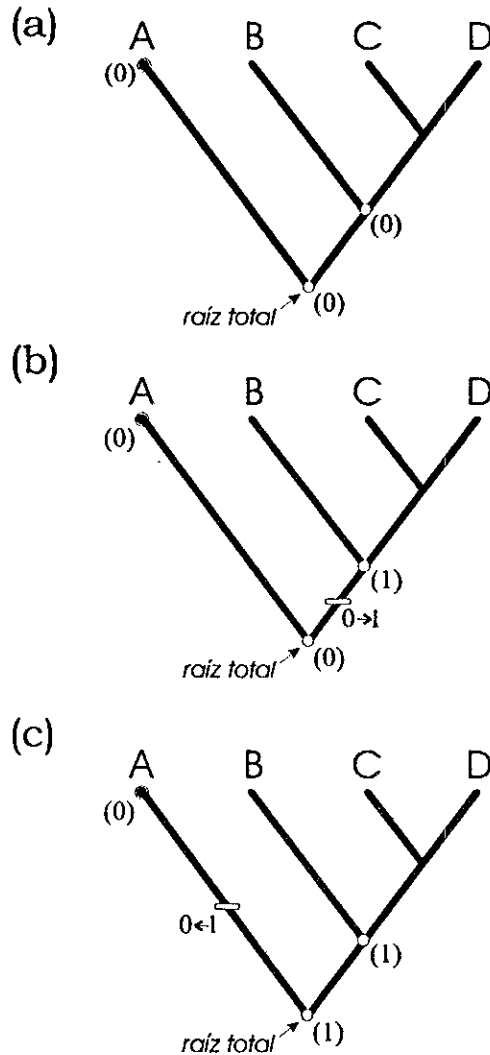
representada en las figuras 1.7 y 1.8 como una rama en arco que “cuelga” del grupo monofilético asumido por el MGE. Esta rama no presenta una raíz que la corte en dos.

Si en la rama basal no existen interfaces (i.e., la rama basal es de longitud cero), podemos colocar una raíz total sin ambigüedad, ya que el nodo vecino es la única posible colección de estados de carácter que se le puede asignar a este nuevo nodo interno (fig. 1.9a). Lo insustentable de este resultado es que las dos nuevas ramas que se forman tienen longitud cero, i.e., no están soportadas por evidencia alguna. Sin embargo cuando existe una interfase en la rama basal, tenemos, por lo menos, dos reconstrucciones alternativas posibles de los estados de la raíz total para esa interfase basal (fig. 1.9b y 1.9c)(Lundberg, 1972; Maddison y Maddison, 1992). En el ejemplo de la figura 1.9, la primera reconstrucción alternativa, la raíz total tiene el estado 0, y su cambio al estado 1 se interpreta como una sinapomorfia para el grupo interno (fig. 1.9b). En la segunda reconstrucción alternativa, la raíz total tiene el estado 1, y la transformación al estado 0 se interpreta como una autapomorfia del grupo externo (fig. 1.9c). Las dos reconstrucciones son equivalentes en cuanto al número de pasos requeridos, por lo que parsimonia no nos ayuda a escoger entre las dos opciones (Felsenstein, 1983).

Aparentemente no existe un procedimiento con criterios explícitos para eliminar una de las opciones de polaridad o, al menos, los criterios para hacer la decisión ya no están bajo lo que podemos considerar MGE. Además, mientras más interfaces existen en la rama basal, mayor es el número de combinaciones posibles para la colección de estados que puede tener la raíz total, y el problema se vuelve complejo. Este problema de decidir cómo resolver la ambigüedad en polaridad es análogo al de decidir entre las opciones ACCTAN y DELTRAN de los algoritmos de optimización (Swofford y Maddison, 1987).

La ambigüedad en la polaridad de las interfases se puede resolver arbitrariamente de dos formas distintas. Estas dos soluciones se relacionan con la representación gráfica de los árboles que resultan de un análisis cladístico. La primera consiste en asignar a la raíz total los mismos estados de carácter que presenta la UTO de grupo externo. Aquí, gráficamente se inserta un nodo extra en el árbol y se crean dos ramas nuevas a partir de la rama basal original (fig. 1.10b). La rama entre la raíz total y el grupo externo se convierte en una rama con longitud cero y las interfaces basales se interpretan como sinapomorfias del grupo interno. Se debe tener en cuenta que la nueva rama entre la raíz total y el grupo interno no se puede interpretar de la misma manera que el resto de las ramas internas del árbol. Si pensamos que la existencia de esta rama es resultado del análisis cladístico, estamos cayendo en





**Fig. 1.9.** Estados que podría tener la raíz total de un árbol orientado por medio del método de grupo externo. B, C y D corresponden al grupo interno y A corresponde al grupo externo. En (a), si un carácter no tiene interfaces en la rama basal, a la raíz total le corresponde el estado de ambos nodos vecinos para ese carácter. Asignarle cualquier otro estado aumentaría la longitud del árbol. Si en la rama basal existe una interface, se tienen dos asignaciones posibles de estados para la raíz total. En (b), la raíz total tiene asignado el estado (0) y la interface se interpreta como una sinapomorfia del grupo interno. En (c), la raíz total tiene el estado (1) y la interface se interpreta como una autapomorfia del grupo externo. Ambas soluciones requieren un solo paso y, por lo tanto, son parsimoniosamente equivalentes.

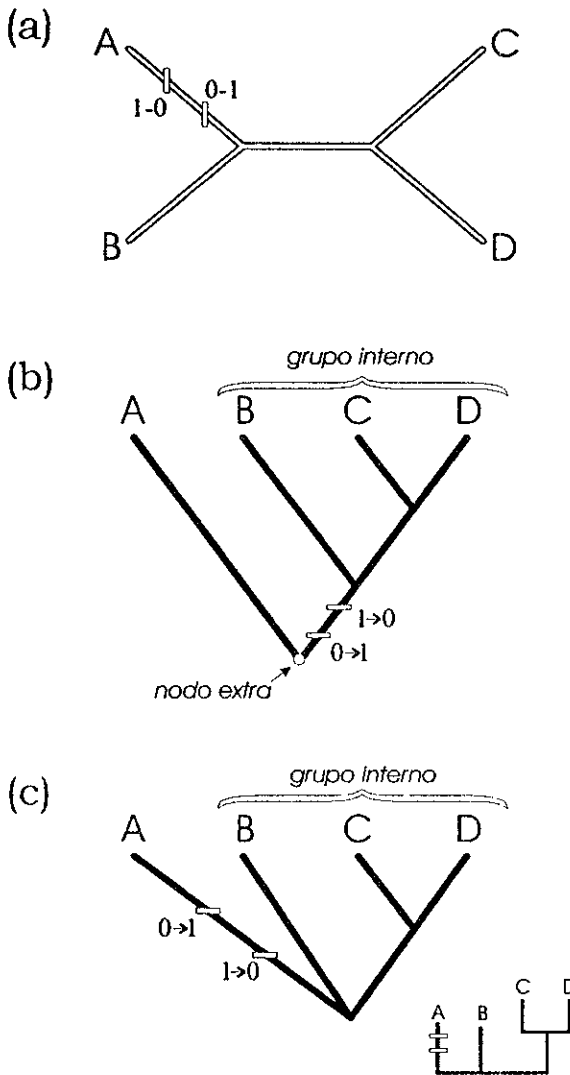
circularidad lógica. Esta rama no es el resultado de la prueba de congruencia (i.e., no existe en el árbol sin raíz). Por el contrario, esta rama representa justo lo que el MGE presupone. La monofilia del grupo interno no es una inferencia derivada del MGE.

La segunda forma en que se resuelve la ambigüedad de la rama basal, está relacionada con una representación gráfica del árbol con una tricotomía basal. Esta involucra al taxón de grupo externo, al taxón terminal más basal del grupo interno y a la rama del grupo monofilético del resto de las taxones terminales del análisis (fig. 1.10c). Esta representación es generada comúnmente por los programas de computadora con algoritmos de búsqueda de árboles. En PAUP (Swofford, 1991), esta opción de representación es el "default", aunque existe la opción de representar al grupo interno como un grupo monofilético. En Hennig86 (Farris, 1988), la politomía basal es la única opción. En PHYLIP (Felsenstein, 1986), representar al grupo interno como monofilético es la única opción disponible. La tricotomía basal resulta de considerar la raíz parcial (i.e., el nodo interno donde el grupo externo se une al resto del árbol) como equivalente a la raíz total del árbol. Los programas de búsqueda de árboles lo resuelven así, en parte, para evitar que el usuario se lleve la falsa impresión de que la monofilia del grupo interno es resultado del análisis (Swofford, 1993), y en parte, porque la raíz parcial sí es la única raíz que se obtiene por medio del MGE.

En los árboles con esta tricotomía basal, todas las interfases de la rama basal se interpretarían arbitrariamente como autapomorfias del grupo externo (fig. 1.10c). Esto sucede porque la rama basal original, que no tiene una polaridad especificada, ahora parece surgir de un nodo interpretado como raíz total. Aquí, la solución a la polaridad de las interfases de la rama basal es inconsistente con los resultados de MGE. Como se mencionó anteriormente, este nodo del grupo interno no es la raíz total del árbol, sino la raíz parcial.

### *Homoplasia: reversión vs. paralelismo*

El problema de carencia de polaridad de los caracteres en la rama basal se expuso circunscribiendo el caso a una sola interfase de un carácter binario. En este caso hipotético, la falta de polaridad no influye más allá de las interfaces basales. Pero, si las interfaces basales tiene una relación homoplástica con otras interfaces en el árbol, las interfaces basales no son las únicas interfaces del árbol afectadas por la falta de polaridad. La interfase basal no polarizada afecta otra interfase del árbol influyendo sobre la interpretación evolutiva que se da a la relación de homoplasia entre ambas interfases. En biología comparada, la correspondencia homoplástica se



**Fig. 1.10.** Dos maneras en que se polarizan arbitrariamente las interfaces de la rama basal. En (a) se muestra un árbol sin raíz ni orientación con dos interfaces en la rama que conecta a la UTO A con el nodo de grupo interno. Dependiendo de cómo se representa gráficamente el árbol final; en (b) se agrega un nodo extra (raíz total) y las dos interfaces basales se interpretan como autapomorfias del grupo interno; en (c) la raíz parcial (nodo de grupo interno) se interpreta erróneamente como raíz total del árbol, y ambas interfaces basales se interpretan como autapomorfias del grupo externo. Abajo a la derecha, el mismo árbol pero con una representación de tipo “cuadrada”.

interpreta evolutivamente como reversión o paralelismos (Hennig, 1965, 1966).

Aunque un árbol sin raíz es suficiente para postular una homoplasia, las dos interpretaciones evolutivas dependen de la polaridad. La relación de homoplasia es una reversión si tenemos una de las transformaciones de estados de tipo 0-1 y la otra transformación es 1-0 (ó 1-0 y luego 0-1). En cambio, si ambas transformaciones son de tipo 0-1 (ó 1-0), a esta homoplasia la llamamos paralelismo. Nótese que la etiqueta reversión o paralelismo depende de la polaridad de *ambas* interfases del carácter. Si alguna de las interfases de la relación homoplástica no está polarizada o la polaridad es ambigua, no podemos postular reversión o paralelismo. La consecuencia de una interfase basal no-polarizada en la interpretación evolutiva de las homoplasias es que, si no es posible refutar una de las hipótesis de polaridad, tampoco es posible postular reversión o paralelismo.

#### *Criterios adicionales al MGE*

A lo largo del capítulo se identificó un límite del MGE. Por la manera en que el método trabaja, éste no permite polarizar las interfaces de la rama basal. El argumento expuesto no implica que la solución sea inalcanzable, sino que permite reconocer la necesidad de buscar criterios más allá del alcance de este método. Una primera solución de la polaridad de las interfases basales sería un método de enraizamiento, como el que incorpora información ontogenética (capítulo 3, sección 3.3). Otra solución incorporaría información sobre la distribución de caracteres en taxones adicionales a los codificados en la matriz. De esta manera, aunque en el análisis solo exista un taxón de grupo externo, los estados de carácter de este taxón pueden representar la generalidad fuera del grupo interno. Este criterio extra MGE no es nuevo, refleja el sentido común del investigador. Este criterio para polarizar caracteres es similar al que Moura y Christoffersen (1996) implementan en su método cladístico manual llamado "character-generalty method". La diferencia es que en tal método el criterio se usa durante la construcción del árbol, y en el caso expuesto en este capítulo, solo es una herramienta *a posteriori* a la construcción y orientación del árbol.

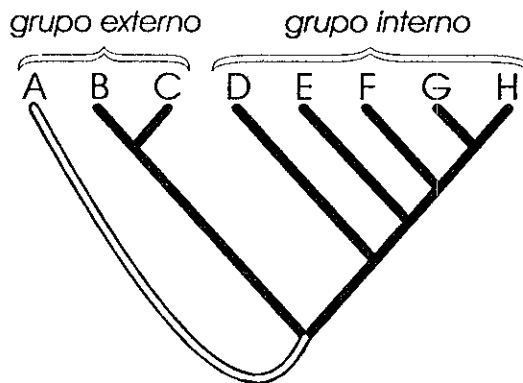
### **Conclusiones**

El presente capítulo explora cómo es que el método de grupo externo infiere polaridad. Se argumentó que, de las tres posibles reglas operacionales,

solo es apropiada la regla operacional #3 que presupone el grupo interno monofilético. Sin embargo, no se argumentó que lo implícito en las reglas operacionales #1 y #2 sea falso. Lo que se concluye es que ninguna de esas dos reglas es realmente una regla operacional.

La regla operacional #1, que prescribe la polaridad de los caracteres, en realidad es un corolario deducido de las suposiciones del MGE y del proceso de optimización. Lo implícito en esta supuesta regla operacional #1 no nos dice nada sobre los estados de carácter únicos en el grupo externo. Como sus implicaciones se deducen de la regla operacional #3, estas no pueden ir más allá de los límites que la regla operacional #3 impone. La regla operacional #2 plantea un caso similar. Suponer que la raíz se localiza en la rama basal, es una declaración epistemológica sobre dónde debe localizarse la raíz total del árbol. Al igual que la regla operacional #1, la declaración es lógicamente correcto, pero el MGE impone un límite.

El método de grupo externo se ilustró en base a modelos abstractos que solo incluyen un taxón de grupo externo. Esto se hizo, en parte para simplificar la discusión. Además no veo cómo el aumentar el número de taxones de grupo externo pueda alterar las conclusiones que surgen del argumento expuesto. No obstante, existe otra razón escondida en el hecho de no considerar más de un taxón. Al restringir la discusión a un solo taxón de grupo externo, estoy forzando a que se aplique el término "grupo externo" de manera más restringida al uso que comúnmente se le da. En general, grupo interno se define como la colección de taxones terminales de interés de un análisis (e.g., Wiley, 1981) y grupo externo incluye todos los demás taxones

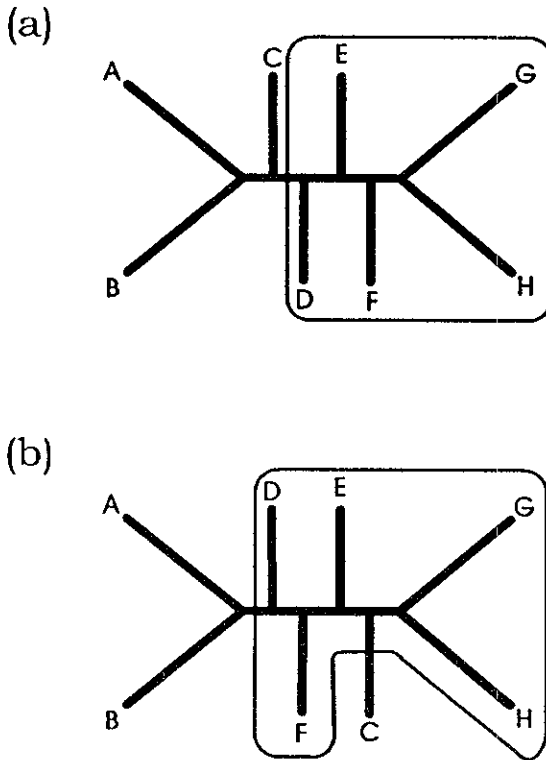


**Fig. 1.11.** Los taxones terminales que se designan como grupo externo no siempre corresponden al taxón terminal (o grupo de taxones terminales) que funciona como orientador del resto del árbol. Esto es inconsistente con el MGE como un método de orientación.

presentes en el análisis que no son parte del grupo interno. El problema con esta definición excluyente es que no distingue entre el taxón terminal que opera como el taxón contrastivo para orientar el árbol y el resto de los taxones terminales fuera del grupo interno que se incluyen para ampliar el alcance taxonómico del análisis.

En los análisis donde se incluyen una gran cantidad de taxones designados grupo externo, a veces muchos más que el número de taxones del grupo interno (e.g., De Luna, 1995), la suposición de monofilia operacionalmente incluye a los taxones de grupo interno y a todos los de grupo externo menos un taxón terminal, el cual se considera el "grupo externo más lejano" (fig. 1.11). Entre los taxones que originalmente se designan como externos, solo uno realmente funciona como el grupo externo contrastivo para designar el grupo monofilético más inclusivo del árbol.

La definición más apropiada para el grupo externo, es la que refleja la manera en que opera el método de orientación. Por lo tanto, un taxón se debe designar como "grupo externo", si y solo si corresponde al taxón que se presupone esta por fuera del resto de los taxones incluidos en un análisis. Esta definición restringida tiene dos consecuencias importantes. La primera es que el término "grupo interno" también adquiere un significado operacional pues se presupone que forman un grupo monofilético. En el contexto de la dimensión temporal el grupo interno corresponde a todos los demás taxones terminales incluidos en el análisis. La segunda consecuencia es que estas definiciones aclaran que el método de grupo externo no es útil para poner a prueba la monofilia del grupo interno. Esto ocurre, por un lado, porque el método en sí presupone ya la monofilia del grupo interno, y por otro lado porque se deslinda al término grupo interno (o externo) de la fase de construcción de árboles, como se explica a continuación. La única condición necesaria para presuponer que una colección de taxones en un árbol sin raíz forma un grupo monofilético, es que esos taxones sean terminales adyacentes en el árbol (Fig. 1.12a). Si ésta condición no se cumple (Fig. 1.12b), significa que el grupo externo se "mezcla" con el grupo interno (Nixon y Carpenter, 1993). En este caso tenemos que revalorar nuestra conjetura inicial de lo que constituye el grupo interno. Para cumplir con esta condición se deben incluir dentro del grupo interno tantas terminales como sea necesario de lo que originalmente se consideraba grupo externo para que se forme un grupo de terminales adyacentes que pueda ser presupuesto como grupo monofilético (Swofford, 1993). En conclusión, para implementar el MGE es necesario un grupo de terminales adyacentes en el árbol sin raíz que corresponda al grupo interno. De lo contrario es imposible presuponer monofilia para orientar el árbol.



**Fig. 1.12.** Para que un árbol pueda ser orientado, los taxones del grupo interno tienen que ser terminales adyacentes a) Si las terminales del grupo interno se mezclan con las del grupo externo b), se tiene que revalorar la asignación de terminales a grupo interno y externo.

El que un conjunto de terminales forme un grupo adyacente o no, depende de la topología del árbol, y la topología se establece desde la prueba de congruencia, antes de hacer cualquier hipótesis de polaridad o de grupos internos o externos. Si el supuesto grupo interno no resulta ser un grupo de terminales adyacentes, i.e., no puede ser monofilético, esto queda asentado desde la construcción del árbol sin raíz antes de que el MGE sea siquiera implementado para orientar el árbol.

**Literatura citada**

- Colless DH. 1985.** On the status of outgroups in phylogenetics. *Systematic Zoology*. 34: 364-366.
- Crisci JV y Stuessy TF. 1980.** Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematic Botany*. 5: 112-135.
- Donoghue MJ y Maddison WP. 1986.** Polarity assessment in phylogenetic systematics: a response to Meacham. *Taxon*. 35: 534-38.
- Farris JS. 1970.** Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*. 19: 83-92.
- Farris JS. 1972.** Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *American Naturalist* 106: 645-668.
- Farris JS. 1982.** Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*. 31: 328-334.
- Farris JS. 1988.** *Hennig86* version 1.5 manual; software and MSDOS program.
- Felsenstein J. 1983.** Parsimony methods in systematics- biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313-333.
- Felsenstein J. 1989.** *PHYLIP 3.2 manual*. University of California Herbarium, Berkeley, California.
- Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM. 1992.** *Cladistics. A Practical course in systematic*. Systematics Association Special Volume No. 10. Clarendon Press. Oxford.
- Hennig W. 1965.** Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Kitching IJ. 1992.** The determination of character polarity. Pp 22-43 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Lipscomb DL. 1990.** Two methods for calculating cladogram characters: transformation series analysis and iterative FIG/FOG method. *Systematic Zoology* 39: 277-288.
- De Luna E. 1995.** The circumscription and phylogenetic relationships of the Hedwigiaceae (Musci). *Systematic Botany* 20(3): 347-373.
- De Luna E y Mishler B. 1996.** El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.



- Lundberg JG. 1972. Wagner networks and ancestors. *Systematic Zoology*. 21: 398-413.
- Maddison WP, Donoghue MJ y Maddison DR. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- Maddison WP y Maddison DR. 1992. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution, version 3.0. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Meacham CA. 1984. The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history. *Taxon*. 33: 26-38.
- Mickevich MF. 1982. Transformation series analysis. *Systematic Zoology* 31: 461-478.
- Mishler B y de Luna E. 1991. The use of ontogenetic data in phylogenetic analyses of mosses. *Advances in Bryology*. 4: 121-167.
- Mooi R. 1989. The outgroup criterion revisited via naked zones and alleles. 38: 283-290.
- Moura G y Christoffersen ML. 1996. The system of the Mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, "Crustacea" non-monophyletic. *Journal of Comparative Biology* 1: 95-113.
- Nelson G y Platnick N. 1981. Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York.
- Nixon KC y Carpenter JM. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- O'Hara RJ. 1988. Homage to Clio, or, Toward an historical philosophy for evolutionary biology. *Systematic Zoology*. 37(2):142-155.
- De Pinna MCC. 1994. Ontogeny, rooting, and polarity. Pp 157-172 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- De Pinna MCC. 1996. Comparative Biology and Systematics: Some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology* 1(1/2): 3-15.
- De Pinna MCC y Salles L. 1997. Roots and rooting. (abstract). The Willi Hennig Society Meeting. University of Cape Town. South Africa. *Cladistics* 13: 168.
- Scotland RW. 1992. Character coding. Pp 14-21 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Siddall ME y Kluge AG. 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 13: 313-336.
- Sober E. 1988. *Reconstructing the past: Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press. Cambridge.
- Stevens PF. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 333-358.

- Struwe L y Albert VA. 1994.** Another apple for the tree of knowledge. *Cladistics*. 10: 88-95.
- Struwe L, Albert VA y Bremer B. 1994.** Cladistics and Family level classification of the Gentianales. *Cladistics*. 10: 175-206.
- Stuessy TF. 1980.** Cladistics and plant systematics: problems and prospects. Introduction. *Systematic Botany* 5:109-111.
- Stuessy TF y Crisci JV. 1984.** Problems in the Determination of Evolutionary Directionality of Character State Change for Phylogenetic Reconstruction. Pp 71-87 en: Duncan T y Stuessy TF, edr. *Cladistics: Perspective on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press. New York.
- Swofford DL. 1993.** PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Champaign: Illinois Natural History Survey.
- Swofford DL y Maddison WP. 1987.** Reconstructing ancestral character states under wagner parsimony. *Mathematical Biosciences*. 87: 199-229.
- Watrous LE y Wheeler QD. 1981.** The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*. 30: 1-11.
- Weston PH. 1988.** Indirect and direct methods in systematics. Pp 27-56 en: Humphries CJ, edr. *Ontogeny and systematics*. Columbia Univ. Press. New York.
- Weston PH. 1994.** Methods for rooting cladistic trees. Pp 125-155 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. New York.
- Wilkinson M. 1992.** Ordered versus unordered characteres. *Cladistics* 8: 375-385.
- Williams DM. 1992.** DNA analysis: theory. Pp 89-101 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.

# CAPÍTULO 2.

## Grupo externo: parsimonia cladista y optimización

*I wish: simplicity.* (Björk, Post)

### Introducción

Desde que se hizo explícita la importancia del criterio de parsimonia en la reconstrucción filogenética (Wiley, 1981; Farris, 1983; Sober, 1988; Farris y Kluge, 1997, ver referencias y discusión en esta última), se ha enfatizado que el método de grupo externo es una extensión de este criterio (Engelmann y Wiley, 1977; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Farris, 1982; Maddison et al., 1984; Donoghue y Maddison, 1986; Sober, 1988; de Pinna, 1994; Weston, 1994). La manera más simple y general de expresar la relación parsimonia-grupo externo es concebir que al incluir grupos externos en el análisis cladístico ampliamos el foco del estudio. La evaluación de las hipótesis de relaciones genealógicas se hace usando parsimonia en el contexto de una filogenia más amplia que la de interés inmediato (Engelmann y Wiley, 1977; Wiley, 1981). Sin embargo esta relación general implica dos formas distintas en que el criterio de parsimonia se implementa en un análisis cladístico. Metodológicamente, ambas implementaciones del criterio de parsimonia corresponden a dos procedimientos ampliamente usados durante la reconstrucción filogenética: búsqueda de árboles y optimización de caracteres.

Un primer propósito de este capítulo es disectar la relación general parsimonia-grupo externo. Se analiza cómo es que el criterio de parsimonia está involucrado con el método de grupo externo, tanto por medio de la búsqueda de árboles, como por medio de la optimización de caracteres, y no de una sola forma como comúnmente se concibe. Como resultado argumento que ambas implementaciones del criterio de parsimonia son herramientas metodológicas indispensables para inferir polaridad de caracteres por medio del método de grupo externo. Por lo que el segundo propósito de este capítulo es explorar la relación entre la implementación metodológica de parsimonia y la formulación de hipótesis de polaridad.

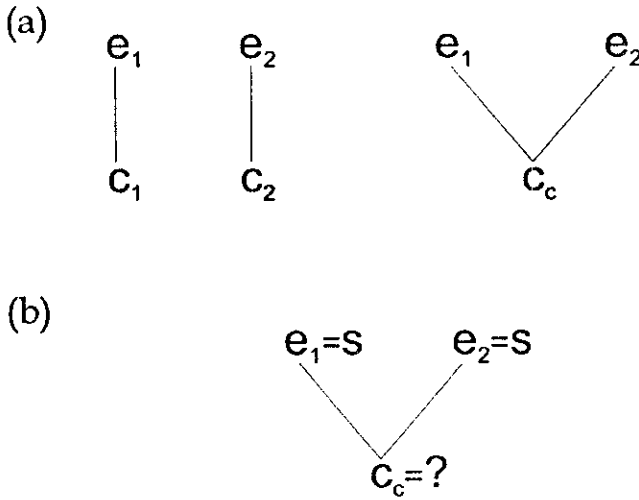
En el plano metodológico, las discusiones del papel de las hipótesis de polaridad de caracteres en los análisis cladísticos han dependido de las prescripciones para implementar el método de grupo externo. Esto es lógico,

ya que éste es uno de los principales métodos para polarizar caracteres. De esta última discusión, se valida la idea de que las hipótesis de polaridad se deben generar hasta después de que el árbol más parsimonioso se encuentra construido y no como un paso de la codificación de caracteres en la matriz de datos, previo a la construcción de árboles.

### **Parsimonia y causa común en la reconstrucción filogenética**

La percepción de una doble relación epistemológica entre parsimonia y grupos externos depende de que se distingan dos implementaciones metodológicas distintas del criterio de parsimonia en la reconstrucción filogenética. Parsimonia, como un criterio epistemológico para escoger entre hipótesis en competencia, se ha interpretado como el *principio de la causa común*. Este principio establece que las correlaciones se deben explicar postulando una causa común. La idea básica detrás de esta concepción es que “[p]arsimony favors explanations that posit a common cause over ones that postulates separate, multiple, causes” (Sober, 1988:71). Entonces, parsimonia parece ser un criterio crucial en el problema de inferir la existencia de una causa común (Fig. 2.1a). En la inferencia filogenética, postular ancestría común es análogo a invocar una causa común. Por lo tanto, parsimonia favorece hipótesis de ancestría común sobre aquellas de ancestros diferentes para un par de taxones. Sober (1988) nombró a esta implementación específica de parsimonia como *parsimonia cladista*.

No obstante, al discutir el principio de la causa común, Sober (1989) también señaló una diferencia epistemológica importante que existe “between inferring the existence of a common cause and inferring the state of that common cause, given the assumption that it exists” (Sober, 1988:222). Si queremos conocer el estado mismo de una causa común a partir de los estados de sus efectos, nos comprometemos en un problema inferencial distinto. En este caso, ya no escogemos entre causas comunes o separadas, *suponemos* que existe una causa común y ahora tratamos de inferir cómo era ésta (Fig. 2.1b). Dentro de la reconstrucción filogenética, Sober (1988) identificó este segundo tipo de problema como aquel planteado por el método de grupo externo al inferir polaridad de caracteres. Epistemológicamente, dados dos estados alternativos posibles dentro del grupo interno, parsimonia favorece al estado del grupo externo como la mejor estimación del estado del ancestro. Sober no dio un nombre particular a esta implementación de parsimonia. Sin embargo, la reconstrucción de estados ancestrales es lo que en sistemática se conoce



**Fig. 2.1.** Dos problemas inferenciales diferentes relacionados con el principio de la causa común. (a) ilustra el problema de decidir entre inferencias de causas separadas vs. causa común. Suponiendo que existe una causa común, (b) ilustra el problema de inferir los estados de *c*. *e*=efecto; *c*=causa de un efecto; *s*=estado del evento en un efecto o causa (Redibujado a partir de Sober, 1988, 1989).

como *optimización* de estados de carácter (Farris, 1970; Fitch, 1971; Swofford y Maddison, 1987).

La relevancia de parsimonia en los métodos de búsqueda de árboles y en los de optimización es incuestionable. Aún más esclarecedora resulta la distinción conceptual de Sober sobre los dos tipos de inferencia bajo el principio de la causa común. Una fuerte correlación empírica entre dos efectos es evidencia para postular una causa común. En esta primera fase inferencial el grado de correlación se estima inspeccionando los estados entre *todos* los eventos de los efectos. No obstante, en una segunda fase inferencial, dado que se favorece la existencia de una causa común, la combinación de estados de uno *solo* de los eventos se toma como evidencia para postular el estado de la causa común para ese solo evento (Sober, 1989). Estas dos fases inferenciales corresponden metodológicamente con la prueba de congruencia de caracteres y con la optimización de caracteres en los análisis filogenéticos. Aún en el árbol más parsimonioso para *todos* los caracteres, los estados de un solo carácter se pueden asignar subóptimamente en los nodos internos sin límite en el número de transiciones. No obstante, el criterio de parsimonia favorece explicaciones óptimas, i.e., aquellas con el mínimo número de hipótesis *ad hoc* sobre transiciones de estados para un *solo* carácter. Esta optimización de

caracteres implica una aplicación del criterio de parsimonia aunque diferente de la parsimonia cladista (*sensu* Sober, 1988). La concepción de parsimonia cladista y optimización, como dos implementaciones metodológicas del criterio epistemológico de parsimonia, permite una resolución más fina en el análisis de la relación parsimonia-grupos externos.

### **Parsimonia cladista: parsimonia local vs. parsimonia global**

El tipo de implementación del criterio de parsimonia más comúnmente percibido es el que se utiliza durante el procedimiento de búsqueda de árboles de longitud mínima. Los grupos externos deben ser incluidos en un análisis sin restricciones topológicas con el resto de los taxones de grupo interno para evitar que se relaje la parsimonia durante la evaluación de árboles. Este procedimiento se conoce en la literatura como análisis simultáneo (Maddison et al., 1984; Nixon y Carpenter, 1993) y se prefiere sobre análisis con restricciones con base en que sólo el procedimiento simultáneo alcanza *parsimonia global* (Donoghue y Maddison, 1986).

Se dice que un árbol es globalmente parsimonioso, cuando el árbol de un grupo particular de organismos es el más parsimonioso en el contexto de otros grupos relacionados no incluidos en el análisis (fig. 2.2) (Engelmann y Wiley, 1977; Farris, 1980, 1982; Wiley, 1981). En cambio, cuando la solución escogida es parsimoniosa sólo en el contexto del grupo de organismos analizado, pero no con respecto a otros grupos relacionados, entonces se dice que el árbol es *localmente parsimonioso* (Maddison et al., 1984). Estos conceptos de parsimonia global y local se refieren a tipos de parsimonia cladista (*sensu* Sober, 1988).

La parte del análisis filogenético donde parsimonia cladista entra en juego es durante la *prueba de congruencia* (Patterson, 1982; De Luna y Mishler, 1996). La matriz de taxones contra caracteres contiene todas las hipótesis primarias de homología que se han generado a partir de varios criterios empíricos (e.g., similitud de rasgos), pero que no se han sometido a alguna prueba inferencial para establecer si son hipótesis de homología legítimas (de Pinna, 1991). Los datos de distribución de similitudes se contrastan con todas las posibles hipótesis de relaciones filogenéticas entre los taxones. Dado que todos los árboles están igualmente apoyados por el universo empírico de los estados, el criterio de parsimonia escoge el o los árboles (hipótesis de relaciones filogenéticas) donde se maximice la congruencia entre caracteres. Los árboles con mayor congruencia de similitudes son los más parsimoniosos, ya que requieren de menor número de

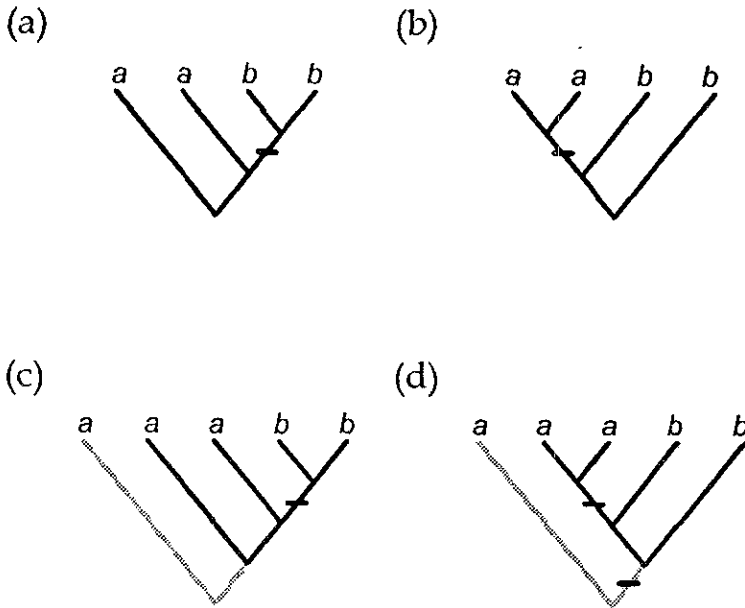


Fig. 2.2. Parsimonia global. El árbol A es más parsimonioso que el árbol B cuando se toman en cuenta grupos relacionados (casos C y D). (Redibujado de Maddison et al., 1984).

hipótesis *ad hoc* (en forma de homoplasias) para explicar las similitudes que no son congruentes con el resto de las hipótesis de homología (Farris, 1983). Las hipótesis primarias de homología que “sobreviven” a la prueba de congruencia se convierten en hipótesis secundarias de homología. Éstas han sido evaluadas contra la filogenia como patrón general de trabajo (de Pinna, 1991).

En términos de parsimonia cladista, cuando en la prueba de congruencia parsimonia se implementa en dos pasos, el árbol generado en el primer paso puede ser localmente parsimonioso. Cuando este árbol localmente parsimonioso es puesto en el contexto de grupos relacionados, durante el segundo paso, la solución puede no ser globalmente parsimoniosa (Maddison et al., 1984). Obviamente la congruencia se evalúa sólo para los datos que se tienen a la mano en el momento de construir un árbol. Cualquier observación que se incluya en la matriz o en el árbol después de la prueba de congruencia, sea un taxón o un nuevo carácter, es información adicional que no fue evaluada por el criterio de parsimonia con el resto de los datos. Cuando se adiciona un taxón al árbol más parsimonioso, aún cuando este taxón extra se

adicione de la manera más parsimoniosamente posible (fig. 2.3), se presenta el problema de la parsimonia relajada. El árbol resultante puede ser menos parsimonioso que un árbol generado a partir de la prueba de congruencia de toda la colección de taxones (Donoghue y Maddison, 1986).

Una implementación del método de grupo externo (enraizamiento Lundberg, Lundberg, 1972), funciona construyendo un árbol para los taxones del grupo interno y luego de la prueba de congruencia se adiciona el grupo externo. Este tipo de implementación se denomina "outgroups-after method" (Donoghue y Maddison, 1986). En este caso la prueba de congruencia se realiza en dos pasos, por lo que se corre el riesgo de obtener una solución que no es globalmente parsimoniosa. Por esta razón, el grupo externo siempre se debe incluir con el grupo interno durante la prueba de congruencia. Esta estrategia se denomina "outgroups-during method" (Donoghue y Maddison, 1986). Solo así, la solución obtenida puede ser la solución óptima en términos de parsimonia cladista.

El concepto de parsimonia global se ha malinterpretado. Algunos autores (e.g. Clark y Curran, 1986; Meacham, 1986; Weston, 1988, 1994), han entendido que si en un análisis se incluye solo el grupo interno (o éste mas un solo taxón de grupo externo), el árbol resultante únicamente puede ser localmente parsimonioso. De acuerdo con este argumento llevado al extremo, un análisis que incluyera todos los organismos tendría un resultado localmente parsimonioso al no haber grupo externo. No obstante el concepto de parsimonia global o local no implica alguna distinción de las UTO's como grupos internos, ni tampoco depende del número de taxones incluidos en el grupo externo. Sucintamente, parsimonia global como concepto metodológico es la implementación de la prueba de congruencia en un solo paso.

Los conceptos de parsimonia global y local se originaron en la literatura del método de grupo externo (Engelmann y Wiley, 1977; Wiley, 1981; Maddison et al., 1984; Clark y Curran, 1986; Donoghue y Maddison, 1986; Nixon y Carpenter, 1993). Esto enfatiza que la relación parsimonia-grupo externo que se ha percibido es la relación entre parsimonia cladista y grupos

Tabla 2.1.

Seis taxones codificados para 22 caracteres.

Caracteres	Taxones					
	A	B	C	D	E	F
1-10	b	b	a	a	a	a
11-20	a	a	b	b	b	a
21	b	b	b	a	a	a
22	a	b	b	b	a	a



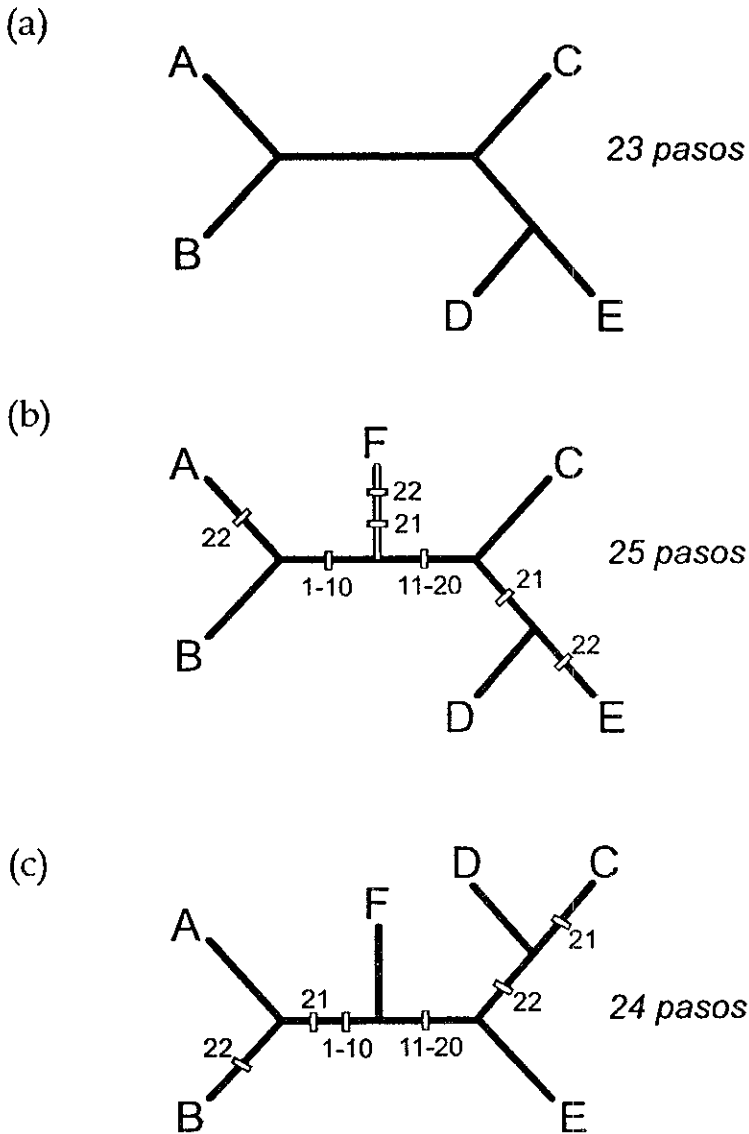


Fig. 2.3. Árboles derivados de la matriz en la tabla 2.1. (a) El árbol más parsimonioso para los taxones A-E; (b) El árbol más parsimonioso que se obtiene agregando el taxon F al árbol (a); (c) El árbol más parsimonioso obtenido a partir de los taxones A-F, evaluados en un solo paso. Aun cuando F se adiciona parsimoniosamente al árbol (a), la solución obtenida (25 pasos) no es la solución óptima.

externos, pero no necesariamente entre optimización y grupos externos.

Aunque la longitud de los árboles se calcula a partir del número de pasos de los caracteres, las topologías se evalúan sin que realmente se resuelvan los estados de carácter optimizados en los nodos internos. Los árboles sin raíz se reconstruyen con todas las UTO's incluidas. Así parsimonia global escoge el árbol más corto para el grupo interno y externo simultáneamente. Aún cuando ya sepamos que UTO's de la matriz corresponden al grupo externo, durante la prueba de congruencia éstos son conectados como cualquier otra UTO incluida en el análisis. Una vez que el árbol sin raíz ha sido reconstruido las UTO's que constituye el grupo externo adquieren un papel especial. El grupo externo necesariamente tiene que ser basal a todo el árbol. Al adicionar este supuesto extra, el método de grupo externo produce un árbol orientado con la información sobre grupos monofiléticos pero sin polaridad de caracteres explícita (capítulo 1). Durante esta fase del análisis, parsimonia cladista ha estado en efecto como el criterio usado para escoger entre topologías de árboles en competencia. Sin embargo, todavía no es necesario evaluar hipótesis sobre optimización. Esto sugiere que la optimización es un tipo de parsimonia que no se relaciona necesariamente con grupos externos como lo hace parsimonia cladista. La relación de optimización con el método de grupo externo involucra a las hipótesis sobre polaridad de caracteres.

### **Optimización y polaridad de caracteres**

La optimización es necesaria para el método de grupo externo solo si el objetivo es inferir la polaridad de los caracteres. El método de grupo externo hace supuestos al nivel de los taxones (UTO's), no al nivel de los caracteres. Aunque las transiciones de los estados y la polaridad de los caracteres se encuentran implícitas en un árbol orientado, el método de grupo externo no hace supuestos sobre la polaridad de caracteres específicos. Si queremos saber la polaridad misma de un carácter dado, primero el carácter en cuestión debe de ser optimizado en un árbol orientado. Aquí, ya no retamos la topología del árbol. Tratamos la topología como una restricción y entonces asignamos estados de carácter a los nodos internos en el arreglo más parsimonioso (i.e., optimizamos). Por lo tanto, la polaridad de las interfaces de todos los caracteres solo puede ser alcanzada dado un árbol orientado de longitud mínima con todos los caracteres optimizados en él (capítulo 1). En esta cadena metodológica, la parsimonia cladista es usada primero durante la búsqueda de árboles, después los grupos externos se usan para orientar, y finalmente la

parsimonia se implementa como optimización de caracteres para inferir polaridad.

El entendimiento de la secuencia metodológica del uso de parsimonia y grupo externo, permite reconocer que las hipótesis de polaridad realmente se generan hasta después de la construcción del árbol. Comúnmente se visualiza que los caracteres ya deben polarizarse a partir de la matriz de datos o que la polaridad se puede o no implementar durante la prueba de congruencia (Meacham, 1984, 1986). La noción de que la polaridad es un requisito previo para la prueba de congruencia está implícita cuando se codifica el "0" representando el estado plesiomórfico de cada carácter, conforme a un grupo externo incluido en la matriz de datos. También explícitamente la idea de polaridad *a priori* a la prueba de congruencia surge en trabajos de carácter teórico. Diversos autores tratan la polaridad como parte del análisis de caracteres previo a la reconstrucción de árboles (e.g., Stuessy, 1980; Wiley, 1981; Brooks, 1984; Weston, 1988; Bryant, 1992).

La prueba de congruencia es "ciega" respecto a la polaridad, y es, por esto, atemporal. La polaridad establece la relación temporal entre las homologías según su nivel jerárquico correspondiente. Esto resalta que las hipótesis de polaridad de un carácter requieran que las transiciones entre los estados estén especificadas como hipótesis de homología secundaria (*sensu* De Pinna, 1991) en el árbol más parsimonioso. Un carácter no puede ser polarizado si se encuentra en la fase de homología primaria en la matriz de datos (Weston, 1994). La prueba de congruencia determina cuáles de estas conjeturas de homología pueden ser interpretadas como homologías legítimas, y cuáles de estas hipótesis primarias debemos reinterpretar como homologías a un nivel distinto del que se les había asignado (de Pinna, 1991). La primera distinción es sobre qué rasgos pueden ser homólogos y que similitudes son en realidad homoplasias. Una segunda distinción más fina se realiza al polarizar. Dado que existen homologías en distintos niveles jerárquicos representados en una serie de transformación, las hipótesis de polaridad distinguen a qué nivel una homología es a una sinapomorfía respecto al resto de las homologías en la serie de transformación.

### Conclusiones

El principio epistemológico de parsimonia es usado en análisis filogenéticos tanto para postular ancestría común, como para inferir los estados de esos ancestros. Sober (1989) señala que en discusiones filosóficas, los problemas de inferir la existencia de una causa común y de inferir el estado de esa causa común han sido tratados indistintamente. De manera similar, en

los análisis metodológicos la doble conexión entre grupos externos y parsimonia no ha sido descrita de manera explícita. La mayoría de los taxónomos tienen en mente la relación de grupos externos con parsimonia cladista en cuanto a la construcción de árboles pero no en cuanto a la optimización. Por ejemplo, en referencia a la construcción de árboles de Pinna (1994) declaró que “the outgroup method for polarity determination does not constitute a true polarity determination procedure, but instead a way to parsimoniously extend a previously-established directionality onto a newly attached network”. Esto no significa que la relación optimización-grupos externos no se haya percibido, sino que ésta no ha sido descrita como algo diferente de parsimonia cladista (e.g., Nelson y Platnick, 1981; Maddison et al., 1984). Entonces, aún cuando la construcción de árboles parsimoniosos y la optimización se han reconocido como dos metodologías separadas y bien definidas, la relación epistemológica de los grupos externos con parsimonia no había sido analizada como una correspondencia dual dado ambos tipos de inferencias filogenéticas: ancestría común y estados del ancestro.

#### Literatura citada

- Brooks DR.** 1984. Quantitative parsimony. Pp 119-132. En: Duncan T y Stuessy TF, eds. *Cladistics: Perspective on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press. New York.
- Bryant HN.** 1992. The polarization of character transformations in phylogenetic systematics: the role of axiomatic and auxiliary assumptions. *Systematic Zoology* 40: 433-445.
- Clark C y Curran D.** 1986. Outgroup analysis, homoplasy and global parsimony: a response to Maddison, Donoghue, and Maddison. *Systematic Zoology* 35: 422-426.
- De Luna E y Mishler B.** 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:1-16.
- De Pinna MCC.** 1994. Ontogeny, rooting, and polarity. Pp 157-172 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, eds. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- Donoghue MJ y Maddison WP.** 1986. Polarity assessment in phylogenetic systematics: a response to Meacham. *Taxon* 35: 534-38.
- Engelmann GF y Wiley EO.** 1977. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Systematic Zoology* 26: 1-11.

- Farris JS. 1970.** Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- Farris JS. 1980.** The information content of the phylogenetic system. *Systematic Zoology* 28:483-519.
- Farris JS. 1982.** Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- Farris JS. 1983.** The logical basis of phylogenetic analysis. Pp 7-36 en: Platnick NI y Funk VA, eds. *Advances in Cladistics*. Columbia University Press. New York.
- Farris JS y Kluge AG. 1997.** Parsimony and history. *Systematic Biology* 46:215-218.
- Fitch WM. 1971.** Toward defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20:406-416.
- Lundberg JG. 1972.** Wagner networks and ancestors. *Systematic Zoology* 21: 398-413.
- Maddison WP, Donoghue MJ y Maddison DR. 1984.** Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.
- Meacham CA. 1984.** The role of hypothesized direction of characters in the estimation of evolutionary history. *Taxon* 33: 26-38.
- Meacham CA. 1986.** More about directed characters: A reply to Donoghue and Maddison. *Taxon* 35: 538-540.
- Nelson G y Platnick N. 1981.** Systematics and biogeography. *Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nixon KC y Carpenter JM. 1993.** On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- Patterson C. 1982.** Morphological characters and homology. Pp 21-74 en: Joysey KA y Friday AE, eds. *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London.
- Sober E. 1988.** *Reconstructing the past: Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press. Cambridge.
- Sober E. 1989.** Independent evidence about a common cause. *Philosophy of Science* 56:275-287.
- Stuessy TF. 1980.** Cladistics and plant systematics: problems and prospects. Introduction. *Systematic Botany* 5:109-111.
- Swofford DL y Maddison WP. 1987.** Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199-229.
- Weston PH. 1988.** Indirect and direct methods in systematics. Pp 27-56 en: Humphries CJ, edr. *Ontogeny and systematics*. Columbia University Press. New York.
- Weston PH. 1994.** Methods for rooting cladistic trees. Pp 125-155 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, eds. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.

**Wiley EO. 1981.** Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley & Sons. New York.

# CAPÍTULO 3.

## Métodos para polarizar caracteres

### Introducción

El cladismo es actualmente la herramienta más poderosa y sofisticada que se ha diseñado para el estudio de la diversidad biológica desde un enfoque comparativo (de Pinna, 1996). El lenguaje que ha surgido con el desarrollo de esta metodología permite detectar y describir los patrones de diversidad de forma común a muchas subdisciplinas en biología, de tal suerte que, aún con la especialización en los distintos campos de la investigación biológica, existe una manera de integrar el conocimiento en un sistema único y general a toda la biología (Amorim, 1996). A tres décadas de la publicación de la versión en inglés del libro de Willi Hennig (1966), el desarrollo teórico y metodológico en sistemática ha alcanzado un estado de solidez y equilibrio conceptual independiente de otras áreas de la biología evolutiva. Ahora es posible resolver preguntas inherentes al campo sin recurrir a modelos evolutivos específicos (Nelson, 1989; De Pinna, 1994, 1996). También es factible analizar y proponer métodos en partes específicas dentro del gran cuerpo teórico cladista de manera independiente al resto de las partes. Esta revisión trata con uno de esos aspectos específicas del método cladista: la polaridad de caracteres.

Aunque el concepto de polaridad es muy simple, los métodos para su inferencia han sido fuente de mucho debate en sistemática, resultando varios puntos de vista encontrados. El debate alrededor de los métodos para polarizar está ligado a dos polos de discusión que surgieron a principios de la década de los ochentas dentro del Cladismo (Beatty, 1982; Brady, 1982, 1985; Platnick, 1979, 1982, 1985, 1986; Nelson, 1985). Estos dos polos diferían en la importancia de los modelos evolutivos para el desarrollo de los métodos en sistemática. Por un lado, los llamados filogeneticistas abogaban a favor del uso de modelos evolutivos, y veían en el método de grupo externo la principal, sino la única, herramienta para inferir la polaridad. Por otro lado los cladistas de patrón se inclinaban a favor de desarrollar métodos independientes de suposiciones evolutivas, y veían en el método ontogenético la clave para polarizar caracteres sin recurrir a modelos evolutivos específicos. La disputa entre los dos polos se desvaneció inconclusa a finales de esa misma década

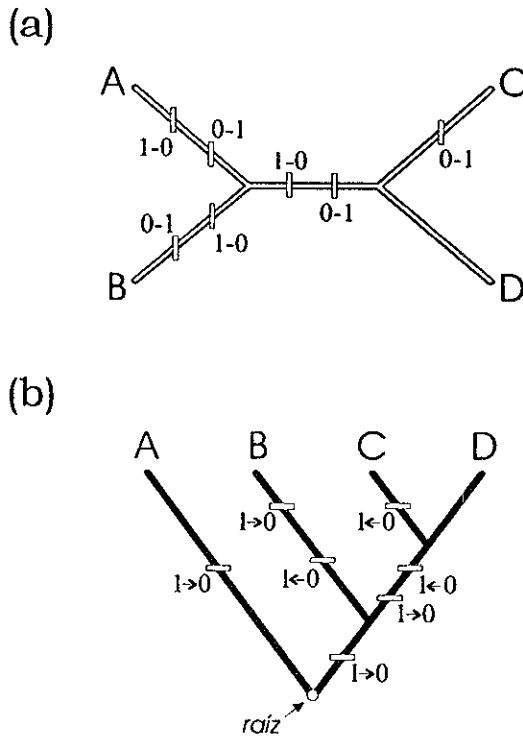
(De Pinna, 1996), y así también, la literatura con discusiones sobre los métodos para polarizar se volvió escasa en comparación con el auge que tuvo a principio de la década. Solo recientemente interés por el tema de polaridad ha resurgido en unos cuantos artículos teóricos (Nixon y Carpenter, 1993; De Pinna, 1994; Struwe et al., 1994; Weston, 1994).

### **El concepto de polaridad de caracteres y la necesidad de una visión ramificada de la evolución**

Entre la impresionante cantidad de organismos compartimos rasgos similares que pueden ser tan generales como el ADN presente en todos los organismos o tan particulares como los que nos permiten identificar a un organismo entre el resto. Bajo la suposición de que toda la vida tiene una historia filogenética común, inaccesible a la observación directa, los rasgos de los organismos y sus niveles de generalidad relativa constituyen la única base empírica para tratar de reconstruir la filogenia o historia evolutiva de la gran diversidad orgánica actual (Farris, 1983; Sober, 1988; De Luna y Mishler, 1996).

Precisamente el método cladista opera determinando la jerarquía correspondiente de las similitudes que comparten los organismos entre si para reconstruir el patrón filogenético: (1) se genera una matriz de datos que resume, en un sistema de *estados* dentro de caracteres, los rasgos similares que son compartidos por los organismos bajo análisis; (2) se busca la explicación más parsimoniosa maximizando la congruencia entre los datos (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996); y (3) se provee a esta explicación de un marco de tiempo relativo. Las primeras dos fases de este simple y preciso procedimiento, delineado a grandes rasgos, dan como resultado una descripción de la distribución de rasgos similares en los organismos. Tal descripción se puede representar como un *árbol* (en el sentido gráfico), en el cual los nodos terminales corresponden a los organismos analizados y las ramas que unen a los distintos organismos contienen las transiciones entre los estados de carácter. Específicamente el árbol representa la distribución de los rasgos similares ahora interpretados como hipótesis de *homología* (Fig. 3.1a). A la forma que tiene este árbol se le llama topología. Hasta este punto del análisis (fase 1 y 2), nuestra descripción del patrón filogenético es incompleta. Este árbol existe como una representación *atemporal* de los eventos evolutivos en la historia de los organismos. Así como los organismos en la actualidad coexisten en el mismo plano en el tiempo, así nuestro diagrama, generado a partir de la información obtenida de los organismos, carece de la dimensión



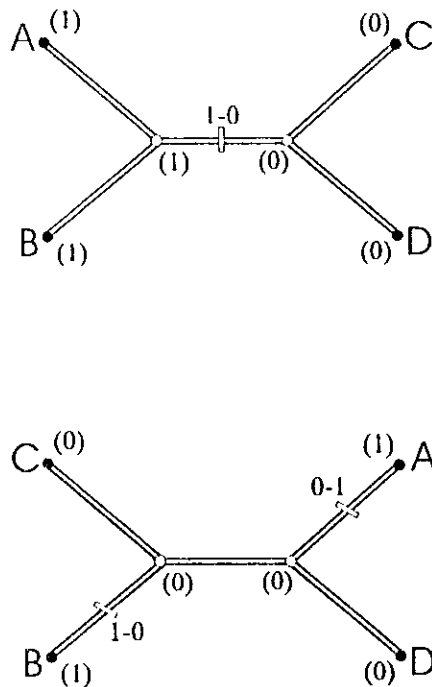


**Fig. 3.1.** a) Árbol sin raíz para los taxones A-B. Las marcas representan transiciones entre estados de carácter sin polaridad. b) El mismo árbol pero con raíz. La raíz se agrega como un nodo adicional en la rama que conecta al taxon A con el resto del árbol. En el árbol con raíz, las marcas representan la aparición de apomorfías y se definen los grupos monofiléticos [CD], [BCD] y [ABCD].

temporal que especifica la secuencia relativa de los eventos evolutivos. En este árbol no podemos hablar de grupos monofiléticos, solo podemos decir que los organismos en los nodos terminales están más o menos cercanos patrísticamente. Tampoco contiene hipótesis de polaridad aunque la transición entre los estados de un carácter se encuentra especificada en las ramas. No podemos decir qué estado antecede o precede a otro, ya que solo tenemos hipótesis de conectividad o vecindad relativa entre los estados, esto es, hipótesis de *orden* de estados (Mickeych, 1982; Wilkinson, 1992; De Luna y Mishler, 1996). Como ningún punto en este árbol se puede considerar como el origen o nodo ancestral, se dice que este árbol atemporal es un *árbol sin raíz* (También se le conoce como “red de Wagner” o simplemente “red”; Lundberg, 1972; Scotland, 1992; Swofford, 1993).

Necesitamos proveer forzosamente a nuestro árbol de una dirección o dimensión temporal relativa para completar nuestro esquema histórico. Esta tercera fase del análisis resulta en que se polarizan los caracteres y se definen los grupos monofiléticos (Fig. 3.1b). Las hipótesis de polaridad de caracteres simplemente especifican la dirección de cambio en la transformación evolutiva entre los estados (Stevens, 1980; Swofford, 1993; Kitching, 1992; De Luna y Mishler, 1996). Así, para un carácter, al estado que antecede o es más general a otro en la evolución se le llama *plesiomórfico* y al estado que precede o es menos general a otro se le llama *apomórfico* (Hennig, 1965, 1966; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Scotland, 1992). Es necesario enfatizar que estas definiciones son siempre relativas; un estado solo puede ser apomórfico respecto a otro plesiomórfico y viceversa.

El hecho de que un árbol sin raíz sea necesario para polarizar caracteres y no al contrario solo ha sido apreciado recientemente. Las primeras



**Fig. 3.2.** Dos árboles sin raíz con topologías distintas para los taxones A-D. El mismo carácter optimizado en ambos árboles resulta en interpretaciones distintas. Mientras que un árbol requiere un paso para explicar la distribución de los estados en los taxones terminales A-D, el otro requiere forzosamente de dos pasos.

discusiones sobre los métodos para polarizar trataban a este punto como una fase en el análisis cladístico anterior a la búsqueda de árboles o prueba de congruencia (e.g., Stuessy, 1980; Wiley, 1981; Brooks, 1984; Weston, 1988; Bryant, 1992; capítulo 2). No obstante se ha argumentado que parsimonia cladista por sí sola no puede proveer direccionalidad a los árboles (Felsenstein, 1983; De Pinna, 1996). Por lo tanto cada vez se acepta más la idea de que el análisis cladístico consta de tres fases con un orden metodológico bien establecido: conjeturas sobre homología (generación de la matriz); evaluación de la congruencia entre caracteres mediante el principio de parsimonia (reconstrucción o búsqueda de árboles); y un método para polarizar (distinguir apomorfia de plesiomorfia o enraizar el árbol o distinguir parafilia de monofilia) (Patterson, 1994). Este orden metodológico ha permitido una nueva forma de plantear el problema de cómo inferir la dirección evolutiva (De Pinna, 1994; Weston, 1994). La razón para implementar la polaridad en una fase posterior a la reconstrucción del árbol es muy simple. Lógicamente, necesitamos establecer hipótesis de homología transformacional antes de dar una dimensión temporal a las mismas (Weston, 1994). Aunque en la matriz tales hipótesis de transformación entre estados ya existen, son sólo hipótesis primarias que no se han sometido a ninguna prueba que las valide (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996). No es hasta después de la prueba de congruencia que podemos hablar de series de transformación establecidas en un árbol particular. Es sobre estas series de transformaciones o caracteres que vamos a imprimir una dirección de cambio en el tiempo.

Trabajar sobre caracteres que resultan de un árbol tiene implicaciones profundas en la concepción del patrón evolutivo. Para fines del método, ya no podemos tratar a un carácter como una partícula independiente de información como lo habíamos hecho al codificar los rasgos similares en los organismos y construir la matriz de datos. Ahora, cada carácter establecido depende de su interacción con los demás caracteres y con un árbol particular (De Luna y Mishler, 1996). Una nueva colección de caracteres o taxones en el análisis, o un árbol con una topología diferente, muy posiblemente resulte en una interpretación muy distinta del mismo carácter (fig. 3.2). Debido a esta interacción entre los caracteres, con base en un árbol particular, el proceso de polarizar ya no es un proceso que se aplique a caracteres individualmente. Al polarizar un carácter que forma parte de un árbol, inevitablemente afectamos al resto de los caracteres que se encuentran implícitos en ese árbol. El problema de polarizar se vuelve un problema de proveer dirección evolutiva o tiempo relativo a un árbol, esto es, a un conjunto de caracteres. En suma, el problema de proveer de un marco temporal a un árbol es el problema de

encontrar la *raíz* o *enraizar* el árbol (De Pinna, 1994). La raíz es el nodo ancestral de un árbol, este nodo presenta los estados plesiomórficos de todos los caracteres implícitos en un árbol particular. La polaridad de caracteres es un corolario del enraizamiento de los árboles, no la causa (De Pinna y Salles, 1997).

Considerar a la polaridad como la última fase en la reconstrucción del árbol provee robustez y ventajas metodológicas, pero también existen ventajas en la conceptualización del patrón filogenético, esto es, en la manera de entender la evolución de caracteres y organismos. O'Hara (1988) describe dos posiciones radicalmente opuestas de conceptualizar el patrón filogenético: la visión "ontogenética" de la evolución contra la visión "ramificada" de la evolución ("Tree Thinking"). La primera posición representa la visión lineal de la evolución de los taxones, como si los grupos fueran las etapas sucesivas en el desarrollo embrionario de un organismo (desarrollo que claramente es lineal). O'Hara advierte que, en mayor o menor grado, esta es la visión que más prevalece entre la gente: "trate de imaginar la historia de la evolución de los vertebrados sin pensar en el pez, el anfibio, el reptil, y las diferentes etapas dentro de los mamíferos"(O'Hara, 1988:152-153). Esta visión lineal y progresiva de la evolución se puede considerar como el remanente más fuerte de la *Scala Naturae* de Lamarck en el pensamiento evolutivo contemporáneo. En cambio, O'Hara nos urge a incorporar la segunda posición en la descripción del patrón evolutivo. En esta descripción ramificada, los taxones se conceptualizan como grupos de distinta inclusividad y anidados unos dentro de otros, de tal manera que no existe una progresión lineal entre ellos y la evolución se describe como la diversificación de ramas que ocurrió a través del tiempo.

El concepto de polaridad en un sentido cladístico implica abandonar el pensamiento lineal en la descripción del patrón filogenético para ser reemplazado por una descripción ramificada de la evolución. Aunque O'Hara se refiere específicamente a los taxones, el caso es idéntico en la descripción de la evolución de caracteres. La manera más común en que se interpreta la evolución de un rasgo es reconstruyendo una descripción lineal y progresiva, tratando de buscar el estado intermedio que "cierre" el hueco entre una forma y otra. La variación de un rasgo que observamos en los organismos se codifica como una columna en la matriz de datos. Para caracteres multiestado, rara vez contamos con información empírica que nos permita establecer hipótesis de orden de estados *a priori* a la prueba de congruencia. Un resultado común de la prueba de congruencia son hipótesis de orden que representan una descripción ramificada del carácter más que una progresión lineal entre los estados. Lo anterior es cierto sobretodo cuando se descubre homoplasia en el

carácter, lo cual también implica que, caracteres que en la matriz se habían codificado como binarios, resulten ser multiestado en el árbol con una estructura de orden más compleja de lo que se hipotetizaba en un principio. Por lo tanto, la única manera de entender la evolución de un carácter es a partir de la descripción ramificada que resulta de un árbol particular.

En las siguientes secciones reviso distintos métodos para inferir polaridad de caracteres. Las revisiones exhaustivas de Crisci y Stuessy (1980), Stevens (1980), Stuessy y Crisci (1984), y más recientemente, Kitching (1992), discuten los métodos y los criterios empíricos para polarizar caracteres *a priori* respecto a la construcción del árbol y por lo tanto desacoplada de un proceso de enraizamiento. En este capítulo manejo la idea de la polaridad como la fase inmediata posterior a la construcción del árbol y dependiente del enraizamiento. Por lo tanto la discusión se centra alrededor de las implementaciones que son consistentes con esta idea y no con la de polarizar series de transformación individualmente. Básicamente existen dos métodos para polarizar caracteres, con sus variantes, que sobreviven entre muchos propuestos y discutidos en la literatura (Crisci y Stuessy, 1980; Stevens, 1980; Stuessy y Crisci, 1984; Kitching, 1992): el método ontogenético y el método de grupo externo. Algunos métodos, como los que utilizan secuencias de genes parálogos, son implementaciones particulares de criterios más generales derivados del uso de rasgos que existen como homólogos intraorganismo (homología serial, paralogía, etcétera) y, por lo tanto, son equivalentes al método ontogenético. Otro método que se revisa aquí, el criterio paleontológico para polarizar caracteres, es inadecuado ya que se ha malentendido el uso de fósiles en los análisis cladísticos.

### Ontogenia

La ontogenia siempre ha jugado un papel importante en el desarrollo de las teorías evolutivas en biología (Nelson, 1978). Aunque los estudios en embriología animal datan de los griegos, especialmente los tratados de Aristóteles (Gould, 1977), el estudio de la ontogenia toma un nuevo significado a partir de la segunda mitad del siglo XIX con la creciente aceptación de la teoría de la evolución después de los trabajos de Darwin. La relevancia de la ontogenia en la teoría evolutiva se ve reflejada en la famosa frase atribuida a Ernst Haeckel (1834-1919) "La ontogenia recapitula la filogenia".

Aunque la teoría Haeckeliana de la recapitulación en su carácter original ya ha sido refutada (Gould, 1977), la importancia de la información

ontogenética en la reconstrucción del patrón filogenético es incuestionable (De Pinna, 1996). La ontogenia se relaciona con los análisis cladísticos en tres niveles distintos (De Pinna, 1996): para hacer conjeturas sobre homología, para determinar hipótesis de orden entre estados, y para enraizar árboles (y, por lo tanto, para inferir polaridad de caracteres). En cuanto a las hipótesis de homología, se reconoce que todas las etapas en la ontogenia de un organismo son fuente valiosa de caracteres, siempre y cuando se realicen las comparaciones correctas. Hennig (1965, 1966) fortaleció esta idea al desarrollar su concepto de *semaforonte*- el individuo en un periodo corto de su ontogenia-, y al enfatizar que, para reconstruir la filogenia, se deben comparar semaforontes equivalentes a lo largo de todo el ciclo de vida de los organismos (Kluge, 1985). Con respecto a las hipótesis de orden, la adyacencia relativa de estados de carácter que se observa a lo largo de la secuencia ontogenética de un organismo o un conjunto de ellos, puede ser útil para determinar hipótesis de orden entre los estados- hipótesis de adyacencia filogenética (Mickevich, 1982; Wheeler, 1990; Mickevich y Lipscomb, 1991; Mishler y De Luna, 1991).

En cuanto al enraizamiento, existe mucha polémica acerca del valor de la ontogenia como base empírica para inferir la dirección filogenética. Algunos autores opinan que la información ontogenética es la única base con significado biológico para proveer dirección a los árboles y caracteres (e.g., Nelson, 1978, 1985; Weston, 1988, 1994; Patterson, 1994; De Pinna, 1994, 1996). Otros opinan que el método ontogenético depende del método de grupo externo o es esencialmente lo mismo (e.g., Lundberg, 1973; Brooks y Wiley, 1985; De Queiroz, 1985; Wheeler, 1990). Una tercera opinión es que el método ontogenético es ambiguo en el mejor de los casos o no tiene justificación empírica alguna para inferir polaridad (e.g., Kluge, 1985; Mabee, 1989, 1993).

Los puntos de vista que descalifican al criterio ontogenético o lo vuelven equivalente con el método de grupo externo, son juicios basados en polaridad *a priori* a la prueba de congruencia. En este método, los caracteres se polarizan uno a uno y en la matriz se agrega una hilera de ceros que representa los estados plesiomórficos del ancestro común hipotético del grupo bajo análisis (Kraus, 1988; Mabee, 1989, 1996; Wheeler, 1990; Patterson, 1996). El razonamiento ilógico implícito aquí sería que la raíz del árbol es un resultado de la polaridad de caracteres. Esta polarización *a priori* no solo es innecesaria, sino que es indeseable. Por esta razón, la mayoría de las críticas al criterio ontogenético en todo caso descalifican esa aplicación muy particular del método. No implican que hay una limitante epistemológica debido a que

no existe información intrínseca en la ontogenia para inferir dirección filogenética.

Existen dos propuestas alternativas de cómo incorporar la información ontogenética en un método para enraizar árboles. La primera se basa en el concepto de *generalidad* de estados de carácter, y fue propuesta por Weston (1994). La segunda, llamada “enraizamiento ontogenético” (“ontogenetic rooting”), se basa en la idea de incorporar en los árboles las transformaciones ontogenéticas de manera óptima, y fue propuesto por De Pinna (1994). Ambos métodos son consistentes con la idea de que la polaridad de caracteres es un resultado del análisis cladístico, pero difieren radicalmente en qué constituye información ontogenética *per se*. A continuación se describen ambos métodos.

#### *Método de enraizamiento de Weston*

El núcleo del método de Weston es el concepto de *generalidad*, concepto que se a su vez Weston derivó de la “ley biogenética de Nelson” o “regla de Nelson” (Nelson, 1978, 1985). Nelson (1978) fue el primero en reformular una regla bajo la teoría cladística para incorporar la información ontogenética en el contexto de análisis de caracteres:

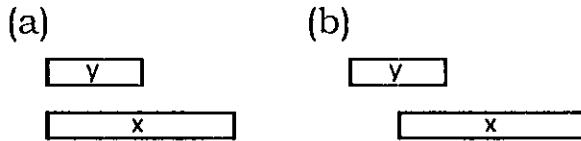
Dada una transformación de un carácter ontogenético, desde un [estado de] carácter que se observa es más general a un [estado de] carácter que se observa es menos general, el carácter más general es primitivo y el carácter menos general es avanzado. (p 327)

Por *más general* se debe entender que ese estado de carácter esta presente por lo menos en algún semaforonte de la ontogenia de *todos* los organismos comparados (De Queiroz, 1985; Weston, 1988, 1994; Kitching, 1992), y no que ese estado se encuentra en la *mayoría* de los semaforontes equivalentes de los organismos comparados, lo que se conoce como *más común* (Fig. 3.3). En la concepción de Nelson, más general tampoco se debe de interpretar en el sentido anatómico-embriológico, donde una estructura más general equivale a una estructura primordial, rudimentaria, o indiferenciada y menos general corresponde a la especialización o diferenciación posterior que la estructura adquiere durante la ontogenia del organismo (Rieppel, 1993:15).

Weston enfatiza que lo importante del concepto de generalidad de Nelson es su carácter jerárquico (Fig. 3.4): “el [estado de] carácter menos general está anidado dentro de la distribución del [estado de] carácter más general [...], en contraste con un par no-anidado de [estados de] carácter

	A	B	C	
semaforonte 2 (e.g., adulto)	X	Y	Y	↑ transformación ontogenética
semaforonte 1 (e.g., juvenil)	X	X	X	

**Fig. 3.3.** Más general contra más común. Se representa la transformación ontogenética de un carácter en las especies A-C. En el estado adulto de las 3 especies, 'y' es más común que 'x' porque está presente en mayor número de taxones terminales. Sin embargo, 'x' es más general que 'y' porque está presente en *todos* los taxones terminales (A-C), esto es, en algún momento de la ontogenia de A, B y C.



**Fig. 3.4.** Caracteres anidados (a) y no-anidados (b). Cada barra representa un estado de carácter. La región de solapamiento representa especies que poseen ambos estados en algún momento de su ontogenia. El largo de las barras es proporcional al número de especies que poseen el estado (redibujado de Weston, 1988, 1994).

sobrelapados donde un [estado de] carácter puede seguir siendo más común que el otro” (Weston, 1988, 1994:130). Para que un par de estados, unidos por una transformación en la ontogenia, corresponda a un par anidado de estados de un carácter ontogenético, tiene que existir una *restricción epigenética* en el carácter (Weston, 1994). Un carácter es epigenético si la ocurrencia de un estado, que es la modificación de una etapa ontogenética, es causalmente dependiente de otro estado que corresponde a la etapa precedente en la ontogenia (Løvtrup, 1978). Un carácter ontogenético no es epigenético si no existe relación causal entre sus estados. La existencia de una restricción epigenética es una condición necesaria para suponer que la generalidad de los estados observada en la ontogenia representa la generalidad (la plesiomorfia o apomorfia) de los estados en la filogenia; en la transformación ontogenética 'x' → 'y', donde el desarrollo de 'y' depende de que anteriormente se desarrolle exitosamente 'x', es probable que un cambio filogenético en 'x' resulte en la pérdida o cambio de 'y' (Weston, 1994).

Algunos autores opinan que la dirección de la transformación ontogenética es irrelevante para observar la generalidad relativa entre los



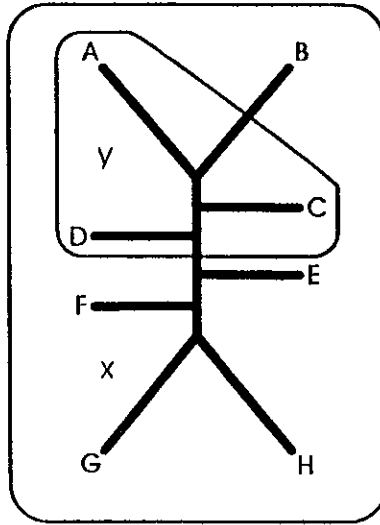
estados (De Queiroz, 1985; Weston, 1988, 1994; Bryant 1992). De manera que si se compara una transformación en la ontogenia de los organismos A y B, donde en A se observa  $x \rightarrow x'$  y en B se observa  $x' \rightarrow y'$ ,  $x'$  se postula como el estado más general, pero ocurre lo mismo si en A se observa  $x \rightarrow x'$  y en B se observa  $y' \rightarrow x'$ . En ambos casos, el estado  $x$  está presente en A y en B en alguna etapa del ciclo de vida de estos organismos. Esto llevó a Weston a formular una versión generalizada de la regla de Nelson:

Dada una distribución de dos caracteres homólogos en donde uno,  $x'$ , lo poseen todas las especies que también tengan su homólogo, el carácter  $y'$ , y por lo menos por otra especie que no posea su homólogo, entonces  $y'$  puede ser postulado como apomórfico con respecto a  $x'$ . (Weston, 1988:45, 1994:133)

Sin embargo, la “regla de Weston” va más allá de prescindir de la dirección de la transformación ontogenética. Mientras que la regla de Nelson se basa en la comparación de caracteres homólogos a lo largo de la ontogenia de un organismo (distintas etapas ontogenéticas), la regla de Weston no pone restricciones acerca de dónde se observe la homología, siempre y cuando se trate de homólogos intraorganismo. Por lo que esto incluye tanto homología ontogenética como homología serial (Weston, 1994). La diferencia básica entre estos dos tipos de homología es que la homología ontogenética es una relación entre rasgos presentes en *distintos* semaforontes de un mismo organismo, mientras que la homología serial corresponde a la relación entre rasgos presentes en el *mismo* semaforonte de un organismo (Patterson, 1988; De Pinna, 1991). Ejemplos de homología serial son las patas de cada segmento del tórax en un insecto y las cadenas  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , y  $\delta$  del gen de la hemoglobina.

Claramente, estos dos tipos de homología intraorganismo son diferentes (conceptualmente y en cuanto a sus relaciones biológicas causales), y sería necesario un análisis profundo para determinar la validez de la regla generalizada de Weston en el caso de la homología serial.

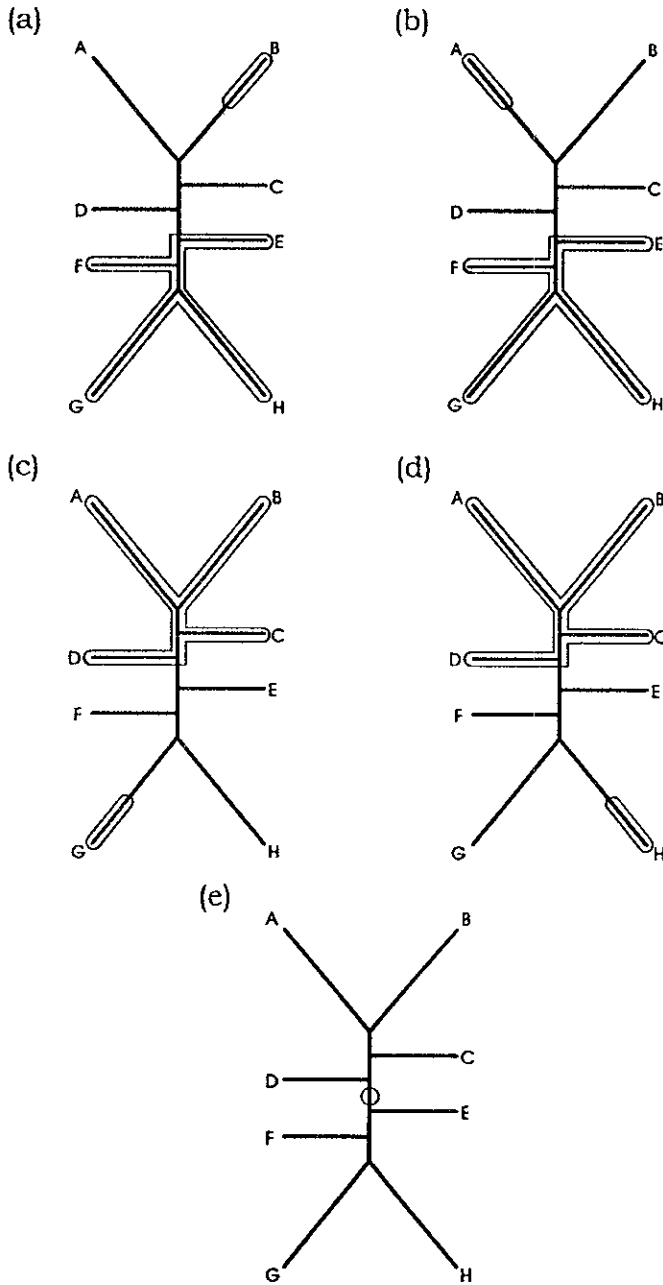
Lo más relevante de la propuesta de Weston no es su reformulación de la regla de Nelson, sino la manera en que la generalidad de los estados de carácter postulada se integra al patrón filogenético. En lugar de adicionar una hilera de “ceros” en la matriz que represente un ancestro hipotético, la información de generalidad se integra directamente sobre un árbol para postular posibles regiones donde se encuentre la raíz. En la figura 3.5 (Weston, 1994: figura 8.10) se muestra un árbol sin raíz hipotético para las especies A-H. Sobre este árbol está dibujada la distribución de dos estados de carácter,  $x'$  y  $y'$ , jerárquicamente anidados. A partir de la observación de que



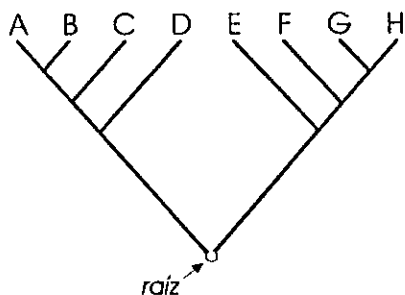
**Fig. 3.5.** Árbol sin raíz para las especies A-H. Sobre este árbol está dibujada la distribución de dos estados de carácter, 'x' y 'y', jerárquicamente anidados (Redibujado de Weston, 1994)

en las especies B, E-H se observa 'x' → 'x' en la ontogenia y que en las especies A, C y D se observa 'x' → 'y' en la ontogenia, 'y' se postula como el estado menos general y anidado dentro de 'x'. Nótese que 'x' en B es homoplástico con respecto a 'x' en E-F. Ya que x es el estado más general, se infiere que la raíz del árbol puede estar en cualquier internodo (rama) que contenga x (fig. 3.6a). Si se considera solamente este carácter, puede parecer que el método tiene el efecto negativo de proveer un resultado ambiguo- la región de enraizamiento se distribuye de manera disyunta-, pero en realidad se tiene la ventaja de considerar la homoplasia que se descubre al construir el árbol, misma que no es posible discernir si se polarizan los caracteres en la matriz. Si se considera la distribución de otros 3 caracteres hipotéticos por separado (Fig. 3.6b-d), ninguno de estos caracteres anidados es útil para enraizar el árbol decisivamente (Weston, 1994). Sin embargo, existe un internodo que es consistente con las regiones de los 4 caracteres tomados en su conjunto (Fig. 3.6e). Por lo tanto, en este ejemplo hipotético, cuatro pares de caracteres son capaces de enraizar el árbol sin ambigüedad. Para esto se agrega la raíz como un nodo adicional en la región de enraizamiento común (Fig. 3.7).

Weston (1994) acepta que el ejemplo anterior es idealista y que en la realidad la información ontogenética es más compleja y el método necesitará



**Fig. 3.6.** El árbol sin raíz de la figura 3.5, con la posible región de enraizamiento para 4 caracteres jerárquicamente anidados (a-d). e) intersección de las regiones de enraizamiento de los 4 caracteres anidados (redibujado de Weston, 1994).



**Fig. 3.7.** Árbol con raíz que resulta de enraizar el árbol de la figura 3.6 en la intersección de regiones de enraizamiento. La raíz se agrega como un nodo extra.

desarrollo ulterior. Weston además discute ciertas condiciones en la que el método inequívocamente llegará a la respuesta incorrecta. El caso involucra un problema de muestreo inadecuado de los taxones bajo análisis. Si en la figura 3.8, que representa el árbol “correcto”, el muestreo en el diseño del análisis fallara en incorporar el taxon A, según el carácter en consideración la raíz del árbol estaría en el internodo que conecta a E con el resto del árbol. Por lo que bajo condiciones de muestreo inadecuado, las pérdidas secundarias pueden causar que el resultado del método no corresponda a la realidad.

### *Enraizamiento ontogenético*

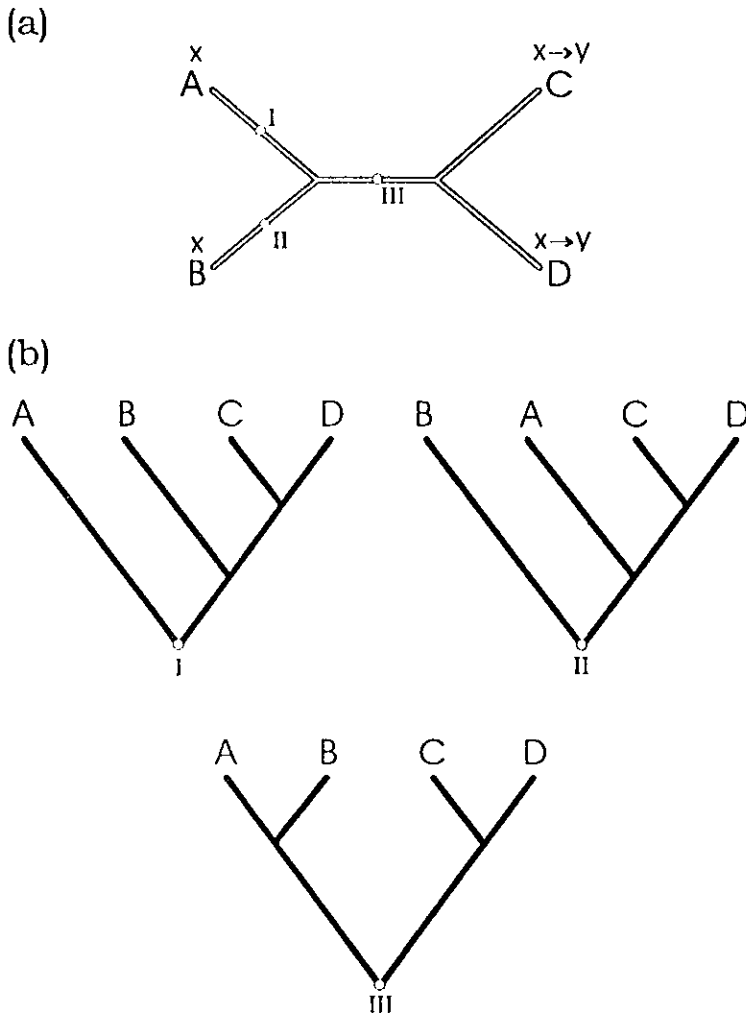
Mientras que para algunos autores (De Queiroz, 1985; Weston, 1988, 1994; Bryant, 1992) la dirección de la transformación ontogenética es irrelevante para inferir dirección filogenética, otros autores opinan que ignorar la secuencia ontogenética resulta en una muy indeseable pérdida de información (Nelson, 1985; Wheeler, 1990; Kitching, 1992; De Pinna, 1994, 1996). En opinión de estos últimos autores, eliminar la dirección ontogenética convierte al método ontogenético en una versión de “lo común es primitivo”, criterio que es ampliamente rechazado por falazioso (Hennig 1966; Stevens, 1980; Nelson y Platnick, 1981; Watrous y Wheeler, 1981; Wiley 1981; Kitching, 1992). Para De Pinna (1994), al eliminar la dirección ontogenética se está negando el valor del tipo de información que es única de los datos ontogenéticos, esto es, el orden en que los estados de carácter siguen uno del otro. Aún más, cualquier procedimiento que ignore el orden de aparición de los estados en la ontogenia, no puede proveer la direccionalidad necesaria para enraizar un árbol ya que ese tipo de datos por si mismo carece de una dirección.

El método de “enraizamiento ontogenético”, propuesto por De Pinna (1994), está diseñado para permitir que en los árboles se incorpore la

información de las transformaciones ontogenéticas. La parte operacional de este método, explicada más adelante, parece simple y es muy parecida al método de enraizamiento de Weston descrito en la sección pasada. No obstante, la justificación teórica y la lógica detrás de este método es compleja y difiere radicalmente del método de Weston. Para entender qué hay detrás del enraizamiento ontogenético es necesario clarificar la posición epistemológica que los “cladistas de patrón” sostienen acerca del papel que juegan los modelos evolutivo en el desarrollo de los métodos en sistemática.

El método cladista es un método diseñado para recobrar el orden jerárquico de los atributos de los organismos (Nelson y Platnick, 1981). Ya que su función es describir lo mejor posible un patrón jerárquico y no descubrir las causas que intervinieron en la formación del patrón, el método cladístico no descansa en suposiciones acerca de procesos evolutivos (Brady, 1982, 1985; Platnick, 1985; Nelson, 1989; Patterson, 1994) o solo requiere de la suposición mínima de descendencia con modificación (Kluge, 1997, en parte). Esto no debe interpretarse erróneamente, como algunos autores lo han hecho (e.g., Beatty, 1982), como si la sistemática fuera una ciencia totalmente libre de teorías, sino que el desarrollo de sus métodos no requiere de modelos causales sobre la evolución (De Pinna, 1994, 1996). Por el contrario, la existencia de un patrón que es posible recobrar sin suposiciones sobre los procesos, es el punto de partida para el estudio de la parte causal de la evolución.

El método de enraizamiento ontogenético está basado fuertemente en la posición descrita anteriormente. La idea es que toda la teoría de la evolución es una extrapolación del patrón observado en la ontogenia (Nelson, 1978; Brady, 1985). El árbol sin raíz más parsimonioso no es más que una descripción óptima de las similitudes que se observan a lo largo de toda la ontogenia compartidas por los organismos y, al maximizar la congruencia entre los caracteres, este árbol representa la hipótesis con el poder explicativo más alto posible (Farris, 1983; Kluge, 1997). Si el árbol sin raíz (i.e., no dirigido) es la descripción de caracteres sin polaridad (i.e., sin dirección) observados en la naturaleza, la direccionalidad que se provea al árbol debe de venir a su vez de alguna fuente de caracteres con una dirección temporal inherente que pueda ser observada. La única fuente de caracteres que cumple con este requisito son las transformaciones ontogenéticas (De Pinna, 1996). Es por esto que la única información que le falta a un árbol sin raíz para convertirse en una descripción óptima y completa de la ontogenia, es la información sobre la dirección de las transformaciones ontogenéticas. En resumen, el enraizamiento ontogenético está diseñado para convertir un árbol sin raíz máximamente parsimonioso en un descriptor máximamente



**Fig. 3.8.** a) árbol sin raíz para los taxones terminales A-D. Los números romanos indican los posibles sitios de enraizamiento. b) árboles enraizados que resultan de los distintos sitios de enraizamiento indicados en a) (redibujado de De Pinna, 1994).

informativo de las transformaciones de caracteres ontogenéticos (De Pinna, 1994).

Operacionalmente, el enraizamiento ontogenético se lleva a cabo de la siguiente manera, como se ilustra en De Pinna (1994). Considere un árbol sin raíz para cuatro taxones (A-D), donde dos de las terminales adyacentes (A y B) presentan la condición 'x' y los otros dos (C y D) presentan 'x'

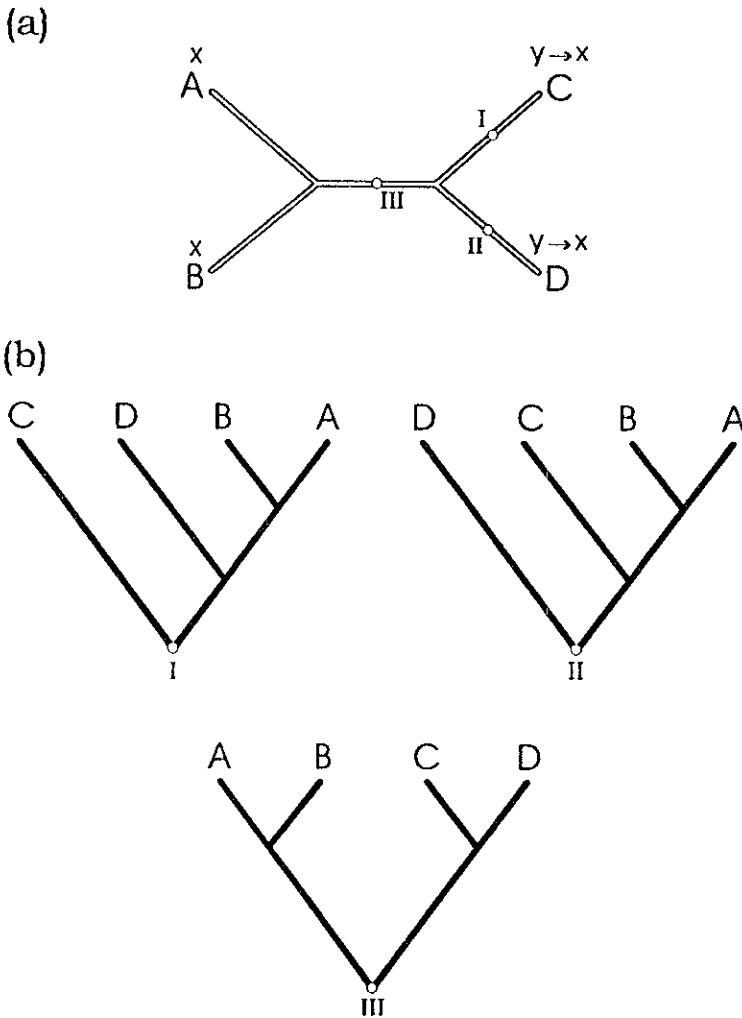


Fig. 3.9. Lo mismo que en la figura 3.8, pero con la dirección de la transformación ontogenética invertida (redibujado de De Pinna, 1994).

transformándose en 'y' (Fig. 3.8). La transformación ontogenética ' $x \rightarrow y$ ' es la que provee dirección en este ejemplo. Existen 3 lugares de enraizamiento posibles que adecuadamente transmiten esta información, uno en el internodo que conecta los taxones que muestran y con los otros, y uno en cada rama que solo presentan 'x'. Una vez que el árbol se encuentre enraizado, la presencia del estado 'y' es interpretada como la sinapomorfía que une a las terminales C y D. En este ejemplo, la topología sin raíz es hipotética, y se supone que es el

resultado de un juego de datos completo pero sin dirección (sin polaridad). Como en todo método de enraizamiento, la raíz se agrega como un nodo adicional al árbol y representa un nodo interno hipotético.

Si en el ejemplo anterior, se invierte la dirección de la transformación (i.e., de 'y' a 'x') y se conserva el resto igual, los sitios de enraizamiento cambian. Ahora la raíz se puede colocar en las ramas que presentan 'y' y en el internodo central del árbol (Fig. 3.9). También con la dirección invertida, la sinapomorfia que une a los taxones que presentan 'x' (A y B) es la pérdida de 'y'. El enraizamiento ontogenético es sensible a la dirección de la transformación. En cambio, por el método de Weston, en ambos ejemplos la raíz podría estar solo en las ramas que presentan 'x' y en la rama central del árbol, ya que 'x' es los dos casos es más general que 'y'.

El enraizamiento ontogenético establece grupos de tal manera que el esquema resultante es máximamente descriptivo de las transformaciones de estados de carácter que se observa en los ciclos de vida de los taxones terminales (De Pinna, 1994). Si en el análisis se incluye una serie de transformaciones ontogenéticas, la posición de la raíz se postula como el lugar donde coincide el mayor número de sitios posibles según las distintas transformaciones. Por lo tanto, el método optimiza la información ontogenética disponible, no importa que tan completa o incompleta sea.

De Pinna menciona que una posible fuente de problemas para el método es la existencia de desacuerdos entre las secuencias ontogenéticas. Estos desacuerdos se deben a homoplasia en los datos y pueden ser de dos tipos: 1) incompatibilidad entre las secuencias observadas en distintos taxones, y 2) como resultado de que no existan zonas de solapamiento. El primer problema resulta si, por ejemplo, uno de los taxones presenta la transformación 'x'→'y' y otro presenta 'y'→'x'. Este desacuerdo entre las transformaciones no es un problema para el método de Weston, ya que aquel método ignora la flecha de la transformación. Sin embargo, esto se puede ver justo como un defecto del método de Weston, ya que el análisis no es capaz de detectar esa fuente de conflicto.

La segunda fuente de problemas, la falta de zonas de solapamiento, es un problema común al método de De Pinna y al de Weston. En su propuesta, Weston (1994) no menciona ninguna posible solución a este problema. De Pinna (1994) reconoce que esta fuente de error es una parte del método que necesitará desarrollo subsecuente, pero una manera preliminar y conservativa de resolver el problema sería con el uso de técnicas de consenso.

Por último, De Pinna reconoce que los árboles producidos por el enraizamiento ontogenético por definición no reflejan la filogenia, ya que el método trabaja independientemente de presuposiciones sobre los mecanismos



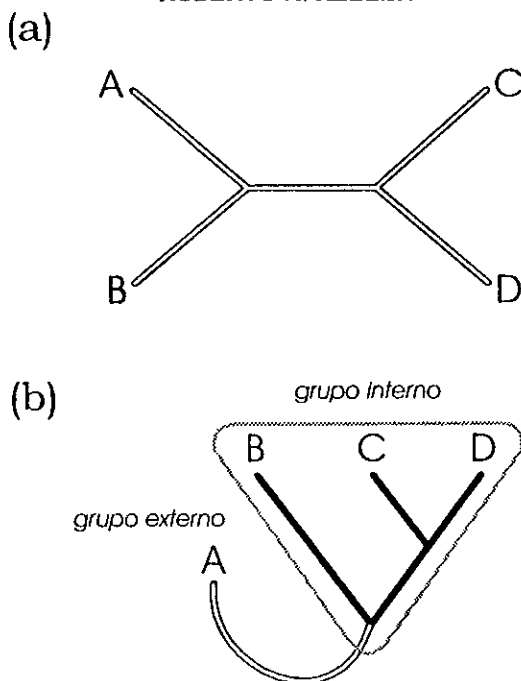
responsables de la evolución de los caracteres. Esto es cierto también para el método de Weston y, en cierto sentido, para todo el cuerpo de la teoría cladista si sus métodos corresponden a la posición que los cladistas de patrón les atribuyen. Ciertamente, la edificación de métodos que nos provean de líneas independientes de evidencia para estudiar el fenómeno de la evolución es altamente deseable, pero si se aspira a construir teorías libres de toda relación con los procesos causales de la evolución, el precio que hay que pagar puede ser alto.

### Grupo Externo

El método de grupo externo es el método más ampliamente usado para dar direccionalidad a los árboles. Prácticamente todos los análisis cladísticos de cualquier grupo de organismos y a cualquier nivel de inclusión recurren a este método para completar el esquema histórico. Contrariamente a ciertas opiniones (e.g., Muona, 1995), el trasfondo teórico del método de grupo externo permanece como un área nebulosa (De Pinna, 1996). Esto puede deberse, en parte a que el análisis de la lógica que sustenta a este método se dejó de hacer muy tempranamente en el desarrollo de la teoría cladista en su conjunto (i.e., principios de los 1980s), y en parte a que operacionalmente el método es extremadamente sencillo.

El método de grupo externo (MGE) es referido comúnmente en la literatura como un método para polarizar caracteres de manera individual (e.g., Crisci y Stuessy, 1980; Stevens, 1980; Stuessy y Crisci, 1984; Kitching, 1992) o como un método de enraizamiento (e.g., Scotland, 1992; Williams, 1992), cuando en realidad no constituye ninguno de esos procedimientos (De Pinna, 1994; Struwe y Albert, 1994; Struwe et al., 1994; Weston, 1994; capítulo 1). El MGE da direccionalidad a los árboles mediante un proceso más general al de enraizamiento llamado *orientación* (Struwe y Albert, 1994; Struwe et al., 1994). En la orientación, en lugar de incorporar información sobre caracteres para postular el lugar posible de la raíz, lo que imprime direccionalidad a los árboles viene de información sobre relaciones de parentesco entre los taxones terminales (i.e., hipótesis de grupos monofiléticos) (capítulo 1).

Como veremos más adelante, así como la polaridad de caracteres es un corolario del enraizamiento (De Pinna y Salles, 1997), la raíz es un corolario de la orientación. La famosa “regla de grupo externo”- *Dado un carácter con 2 ó más estados dentro del grupo interno, se presupone que el estado que esté presente en el grupo externo es el estado plesiomórfico.* (Watrous y Wheeler,



**Fig. 3.10.** a) árbol sin raíz para 4 taxones (A-D) producto de un juego completo de caracteres sin polaridad. b) el árbol sin raíz orientado al suponer que los taxones B-D forman un grupo monofilético con respecto a A.

1981)- no es más que un resultado último de la manera en que opera el MGE, y por lo tanto no debe ser confundida con una verdadera regla operacional. Más aún, ésta mal llamada “regla de grupo externo” y algunos procedimientos que surgieron a partir de ella (e.g., el algoritmo de grupo externo, Maddison et al., 1984), provocaron la aparición de “mitos” alrededor del MGE (revisados en Nixon y Carpenter, 1993; además, ver esta referencia para un recuento histórico del método). Al final de esta sección, después de explicar como opera el MGE, se mencionan algunas de las concepciones injustificadas.

Al igual que cualquier método de direccionalidad, el MGE empieza con un árbol sin raíz más parsimonioso (Fig. 3.10). Este árbol sin raíz es el resultado de un juego completo de datos y en él está resumida la distribución máximamente congruente de todos los caracteres incluidos en el análisis. Sin embargo, para el MGE existe una diferencia con el diseño del análisis con respecto a los métodos de enraizamiento. En los métodos de enraizamiento, no existen hipótesis *a priori* de relaciones genealógicas más que la suposición trivial de que todos los taxones terminales están conectados por una historia

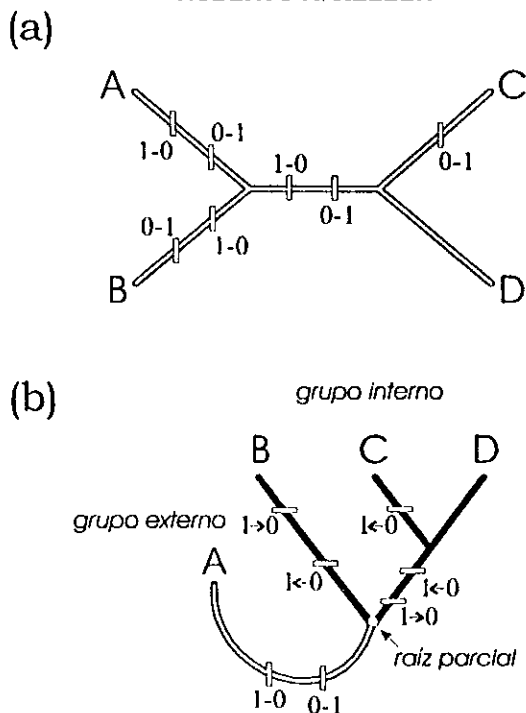
común. En el MGE, además de esta suposición trivial, se requiere de cierta información mínima *a priori* de las relaciones entre los taxones terminales que están incluidos en el análisis, esto es, los taxones terminales tienen que estar circunscritos en *grupo interno* (gi) y *grupo externo* (ge). Estos términos son complementarios: grupo interno corresponde a la colección de taxones terminales que se postula que forman un grupo monofilético con respecto al grupo externo; grupo externo corresponde a el (o los) taxon(es) que se postula no pertenecen al grupo interno.

En la práctica, la información para circunscribir a los taxones terminales en gi y ge viene (idealmente) de esquemas altamente corroborados de relaciones filogenéticas de niveles superiores. Esto es, de clasificaciones previamente establecidas. Por ejemplo, si se está analizando las relaciones internas de un grupo monofilético con el rango de familia, esta familia conforma al grupo interno. Lo más conveniente es incluir en el análisis a miembros de la familia hermana y designarlos como grupo externo. De hecho, el único requisito para designar un taxon terminal como ge, es que se hipotetice que ese taxon no forma parte del gi. Naturalmente, en el diseño de un análisis cladístico, el grupo interno también corresponde al grupo de interés o estudio (Wiley, 1981).

Lo anterior indica que desde que se construye la matriz de datos, los taxones que van a formar al gi y al ge ya se han elegido. No obstante, esto no quiere decir que durante la prueba de congruencia estas delimitaciones tengan alguna influencia en el resultado. La información referente a gi y ge no entra en juego en la evaluación de los árboles sin raíz, ya que parsimonia es “ciega” con respecto a la dirección filogenética. La prueba de congruencia es una operación no-direccional (Farris, 1970; De Pinna, 1994).

Una vez que el árbol sin raíz se ha establecido (Fig. 3.10a), se orienta mediante la suposición de que los taxones terminales del grupo interno forman un grupo monofilético con respecto al grupo externo (Fig. 3.10b). La orientación provoca que todos los grupos que resultan anidados dentro del gi, se vuelvan monofiléticos. Por lo tanto, el MGE opera presuponiendo el grupo monofilético más inclusivo del análisis (Capítulo 1), y el resto del árbol adquiere dirección por “resonancia” (De Pinna, 1994).

Sin embargo, el MGE no solo difiere de los métodos de enraizamiento por implementar información al nivel de los taxones en lugar de los caracteres. Los métodos de enraizamiento reciben ese nombre justamente porque adicionan al árbol una raíz, la cual corresponde a un nodo interno extra en el árbol. De manera contraria, durante la orientación no se adiciona ningún nodo extra al árbol. El número de nodos, terminales e internos, del árbol sin raíz, es el mismo que el del árbol una vez que se ha orientado (ver Fig. 3.10b). Todos

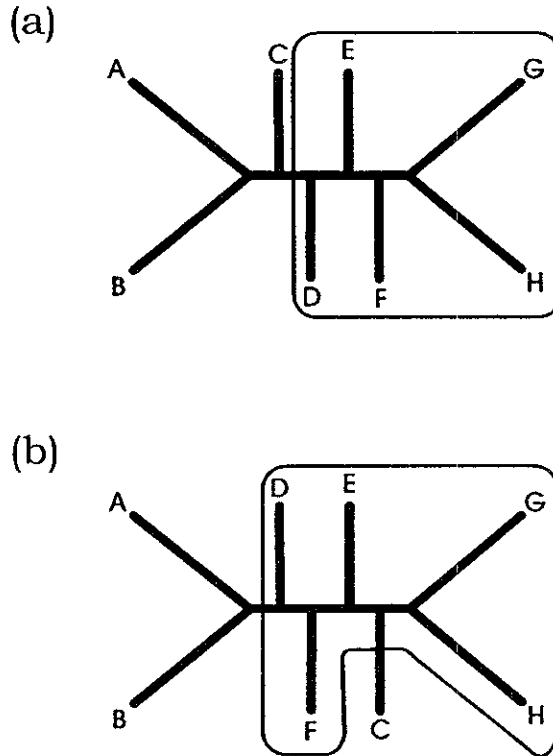


**Fig. 3.11.** Lo mismo que en la figura 3.10, pero con caracteres optimizados. a) las transiciones entre los estados de carácter no están polarizadas. En el árbol orientado b), las transiciones que quedan fuera del grupo interno [BCD], i.e., en la rama que conecta a A con el resto del árbol, permanecen como transiciones sin polaridad

los árboles orientados por el MGE permanecen como árboles sin raíz (e.g., Struwe et al., 1994).

A pesar de que en su totalidad un árbol orientado carece de raíz, un resultado del proceso de orientación es que se puede identificar una *raíz parcial*. La raíz parcial corresponde al *nodo de grupo interno* (nodo 'U' en Farris, 1972:657; Maddison, et al., 1984). El nodo de grupo interno (Fig. 3.11) es el nodo del árbol orientado que representa al ancestro hipotético del grupo interno (Maddison et al., 1984; Kitching, 1992). Aún cuando la raíz parcial puede ser interpretada de la misma forma que una raíz total (i.e., ancestro común hipotético), en el proceso de enraizamiento la raíz es la *causa* de la dirección del árbol, en el proceso de orientación la raíz (parcial) es el *resultado* de la dirección del árbol.

Hay que enfatizar que la dirección que imprime la orientación solo afecta a aquello que se encuentre dentro del grupo interno. La raíz parcial solo



**Fig. 3.12.** Para que un árbol pueda ser orientado, el grupo interno tiene que formar un grupo de taxones terminales adyacentes a). Si las terminales del grupo interno se mezclan con las del grupo externo b), no se puede orientar el árbol

presenta los estados de carácter ancestrales para el grupo interno. Además, las interfases de caracteres que se encuentren en ramas fuera del grupo interno no pueden ser polarizadas (Fig. 3.11b).

Una condición necesaria para que la orientación se lleve a cabo, es que las terminales del gi estén completamente adyacentes en el árbol sin raíz (Fig. 3.12a). Si esta condición no se cumple (Fig. 3.12b), i.e., si el ge se “mezcla” con el gi (Nixon y Carpenter, 1993), tenemos que revalorar nuestra conjetura inicial de gi. Una solución es incluir dentro del gi tantas terminales de ge como sea necesario para que se forme un grupo de terminales adyacentes (Swofford, 1993). El problema también se puede deber a que se han pasado por alto caracteres que son constantes en el gi pero que son sinapomorfias que proveen estructura al ge (Nixon y Carpenter, 1993). En el caso de que solo se incluya un taxon terminal como ge, las terminales del gi *siempre* van a formar un grupo de terminales adyacentes, sin importar la topología del árbol sin raíz.

Por mucho, la elección de taxones terminales como *gi* y *ge* es la parte más crucial del MGE. En grupos de organismos ampliamente estudiados con esquemas de relaciones estables, la selección de grupos externos puede ser relativamente sencilla. En grupos escasamente conocidos o con parientes muy "distantes", i.e., donde el taxon puede no contener información histórica relevante para la comparación (Wheeler, 1990), la elección de grupos externos es un problema práctico real.

Existen ciertas concepciones falsas alrededor del MGE. Una de éstas es que el procedimiento general del MGE para orientar árboles es equivalente al *algoritmo de grupo externo* (Maddison et al., 1984). De tal manera que en algunos libros de texto sobre Cladismo (e.g., Brooks y McLennan, 1991; Harvey y Pagel, 1991; Wiley et al., 1991; Forey et al., 1992) el MGE se presenta como el procedimiento del algoritmo de grupo externo. Este procedimiento consiste en una serie de reglas a seguir para optimizar caracteres a lo largo del grupo externo con una topología fija. El algoritmo tiene la función de crear un compartimento (una serie de taxones terminales resumidos en una sola terminal) cuando se desea respetar una topología que puede ser el resultado de análisis previos. Por lo tanto, el algoritmo de grupo externo solo es útil en casos muy particulares. Además, el algoritmo fue presentado como un procedimiento para realizar restricciones topológicas manualmente durante la prueba de congruencia, cuando este procedimiento no estaba disponible en los programas de computadora de evaluación de árboles (W. Maddison, com. pers.).

Por último, otra concepción falsa alrededor del MGE, es que el grupo externo como tal tiene que ser "primitivo" (Nixon y Carpenter, 1993). Si primitivo se refiere a que el grupo debe ser ancestral, el error es claro ya que ningún taxon puede ser ancestro de otro (Hennig, 1966). En cambio, si por primitivo debemos entender que los estados que observamos el grupo externo son plesiomorficos, el error está en que el método de grupo externo no presupone polaridad de caracteres. Cuando se utiliza el MGE, un resultado próximo es la raíz parcial, y a consecuencia de tener una raíz parcial, un resultado distante es la polaridad de caracteres. Si en este resultado distante el estado de carácter del grupo externo resulta ser plesiomórfico, este resultado se debe a que el estado es compartido tanto por el grupo interno como por el grupo externo. La plesiomorfia es consecuencia de ambos grupos en conjunto (taxones hermanos), no del grupo externo por si solo.

## Fósiles

La evidencia fósil siempre ha tenido un lugar importante en la reconstrucción filogenética. Hasta antes de la aparición y creciente aceptación de la teoría cladista, los fósiles eran muchas veces considerados como la única evidencia capaz de descubrir la historia de los organismos (Forey, 1992). Sin embargo, el cladismo ayudó a reformar el papel que los fósiles tienen en la inferencia filogenética.

De la evidencia paleontológica se extraen dos tipos distintos de información. Por un lado, los organismos fósiles son considerados como cualquier otro organismo actual, y de ellos se extrae información taxonómica sobre caracteres. Este uso es muy relevante en sistemática. Por otro lado, la evidencia fósil, en especial la información estratigráfica, es usada como criterio para inferir polaridad de caracteres (Crisci y Stuessy, 1980). Este uso, por el contrario, carece de justificación.

Los organismos fósiles son de mucha utilidad como taxones terminales en combinación con organismos actuales. Al igual que los organismos actuales, los fósiles representan combinaciones nuevas de estados de carácter y muchas veces contienen características que no se habían observado en otros organismos. Por esta razón la inclusión de fósiles en los análisis puede afectar fuertemente la topología del árbol sin raíz (Donoghue et al., 1989). Por otro lado, los análisis cladísticos son útiles para situar organismos fósiles dentro del esquema de relaciones con el resto de los organismos, por muy incompletos que estos sean. Por ejemplo, Magallon-Puebla et al. (1996) describen un género y especie nuevas a partir de un fragmento floral y sitúan este taxon fósil dentro del contexto de otros grupos con ayuda de un análisis cladístico. En este análisis incluyen al fósil junto con otros trece taxones terminales actuales. Tres de los taxones actuales sirvieron como grupo externo.

La idea de los fósiles para polarizar caracteres es muy atractiva por lo siguiente. Por definición, un estado es plesiomórfico si antecede a otro en el tiempo, esto es, el estado plesiomórfico tuvo que existir antes que el apomórfico. La propiedad más relevante que distingue a los organismos actuales de los fósiles es que estos últimos existieron en un tiempo pasado. La conjunción de estos dos hechos, resulta en la regla "*todos los estados presentes en el fósil más antiguo de un grupo, son los estados más primitivos*" (Crisci y Stuessy, 1980).

La crítica más severa en contra de la evidencia paleontológica es la imperfección del registro fósil (Nelson, 1973, 1978; Stevens, 1980; Weston, 1994). No obstante, la regla paleontológica presenta otro problema. La regla

requiere que seamos capaces de postular a un taxon como ancestro de otros, ya que ésta es la única manera en que todos los estados de un taxon pudieran ser plesiomórficos para un grupo. El problema radica en que ese tipo de inferencias son imposibles en la reconstrucción filogenética (Engelmann y Wiley, 1977). Para remediar el problema anterior, se puede modificar la regla para postular al taxon fósil como un grupo externo. De hecho, no hay ningún problema en que un taxon fósil actúe como grupo externo (Farris, 1983). El problema es que, como se discutió en la sección anterior, la información necesaria para orientar un árbol es información de parentesco genealógico, y la información estratigráfica no tiene ninguna relación directa con la información de grupos monofiléticos.

El hecho de que la información estratigráfica no pueda ser incorporada para dar dirección a los árboles no significa que sea dispensable. Por el contrario, está única propiedad de los fósiles es muy útil para integrar los árboles con raíz (enraizados u orientados) en un marco de tiempo geológico absoluto y así determinar la edad mínima de origen de los grupos monofiléticos (Hennig, 1966; Forey, 1992; Christoffersen, 1995; Moura y Christoffersen, 1996).

### Conclusiones

A lo largo de este capítulo expuse ciertas ideas relacionadas con la polaridad de caracteres. Más que hacer una revisión profunda, espero haber tocado los puntos importantes que le permitan al lector formarse un panorama de la teoría que existe alrededor de la inferencia de polaridad y dirección en la filogenia. El propósito de este trabajo es que sirva como una introducción al área que yo siento es determinante en la reconstrucción histórica biológica. Que por esto no se entienda que niego el valor de otras partes del método cladístico, pero, después de todo, una inferencia de polaridad o dirección incorrecta puede poner todos nuestros resultados de cabeza.

La evaluación de árboles es un procedimiento no-direccional. El resultado de la prueba de congruencia es un árbol más parsimonioso sin raíz, en el que la congruencia entre las similitudes observadas en los organismos se ha maximizado. Es sobre este árbol sin raíz que se imprime una direccionalidad. Sin embargo, en esta etapa del análisis los caracteres dependen de la topología particular del árbol. Por lo tanto, el problema de polarizar se convierte en un problema de localizar la raíz del árbol (De Pinna, 1994).



Es muy posible que la ontogenia sea la única fuente de la cual se pueda extraer información sobre la polaridad que sea inherente a los caracteres. No obstante, esta información necesita ser interpretada, tarea nada fácil por la complejidad del fenómeno ontogenético. Para mi conocimiento, solo existen dos propuestas que difieren radicalmente en qué debe de constituir información ontogenética *per se*. No obstante, ambas propuestas (el método de Weston y el enraizamiento ontogenético) son consistentes con la idea de que el problema de polaridad es un problema de enraizamiento, y ese simple hecho es un avance muy importante en el desarrollo de métodos ontogenéticos.

El método de grupo externo es una alternativa al enraizamiento, ya que está basado en el procedimiento más general de orientación. La orientación difiere del enraizamiento en que la primera incorpora información sobre grupos monofiléticos, mientras que la segunda incorpora información al nivel de los caracteres. Por lo tanto, el método ontogenético y el método de grupo externo, lejos de ser procedimientos alternativos y contrarios, o esencialmente lo mismo (Lundberg, 1973; Brooks y Wiley, 1985; De Queiroz, 1985; Kluge, 1985; Mabee, 1989; Wheeler, 1990), son procedimientos diferentes y complementarios (De Pinna, 1994; Weston, 1994).

El resultado del método de grupo externo depende en gran medida de una apropiada selección de taxones terminales y de hipótesis de relaciones establecidas. Sin embargo, como toda investigación sistemática, y en cierta medida toda ciencia, las hipótesis resultantes siempre están en espera de la próxima ronda de pruebas en un sistema de iluminación recíproca (Hennig, 1966; Kluge, 1997).

### Literatura citada

- Amorim DS.** 1996. Note from the Editor. *Journal of Comparative Biology* 1(1/2): 1-2.
- Beatty J.** 1982. Classes and cladists. *Systematic Zoology* 31: 25-34.
- Brady RH.** 1982. Theoretical issues and 'pattern cladistics'. *Systematic Zoology* 31: 286-291.
- Brady RH.** 1985. On the independence of systematics. *Cladistics* 1: 113-126.
- Brooks DR.** 1984. Quantitative parsimony. Pp 119-132. En: Duncan T y Stuessy TF, eds. *Cladistics: Perspective on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia Univ. Press. New York.
- Brooks DR y Wiley EO.** 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics* 1: 1-11.

- Brooks DR y McLennan D.** 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: a research program in comparative biology.* University of Chicago Press, Chicago.
- Bryant HN.** 1992. The polarization of character transformations in phylogenetic Systematics: role of axiomatic and auxiliary assumptions. *Systematic Zoology* 40: 433-445.
- Christoffersen ML.** 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology* 44: 440-454.
- Crisci JV y Stuessy TF.** 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematic Botany.* 5: 112-135.
- Donoghue MJ, Doyle JA, Gauthier J, Kluge A y Rowe T.** 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 20: 431-460.
- Engelmann GF y Wiley EO.** 1977. The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction. *Systematic Zoology.* 26: 1-11.
- Farris JS.** 1970. Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology.* 19: 83-92.
- Farris JS.** 1972. Estimating phylogenetic trees from distance matrices. *American Naturalist* 106: 645-668.
- Farris J.** 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp 7-36 en: Platnick NI y Funk VA, edr. *Advances in Cladistics.* Columbia Univ. Press. New York.
- Felsenstein J.** 1983. Parsimony methods in systematics- biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 313-333.
- Forey PL.** 1992. Fossils and cladistic analysis. Pp 124-136 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic.* Clarendon Press. Oxford.
- Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM.** 1992. *Cladistics. A Practical course in systematic.* Systematics Association Special Volume No. 10. Clarendon Press. Oxford.
- Gould SJ.** 1977. *Ontogeny and phylogeny.* Harvard University Press, Cambridge, MA. USA.
- Harvey PH y Pagel MD.** 1991. *The comparative method in evolutionary biology.* Oxford University Press. Oxford.
- Hennig W.** 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.

- Hennig W. 1966.** Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press.
- Kitching IJ. 1992.** The determination of character polarity. Pp 22-43 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. Cladistics A Practical course in systematic. Clarendon Press. Oxford.
- Kluge AG. 1985.** Ontogeny and phylogenetic systematics. Cladistics. 1: 13-27.
- Kluge AG. 1997.** Testability and the refutation and corroboration of cladistics hypotheses. Cladistics 13: 81-96.
- Krauss F. 1988.** An empirical evaluation of the ontogeny polarization criterion in phylogenetic inference. Systematic Zoology 37: 106-141.
- Løvtrup S. 1978.** On von Baerian and Haeckelian recapitulation. Systematic Zoology 27: 348-352.
- De Luna E y Mishler B. 1996.** El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. Boletín de la Sociedad Botánica de México 59: 131-146.
- Lundberg JG. 1972.** Wagner networks and ancestors. Systematic Zoology. 21: 398-413.
- Lundberg J. 1973.** More on primitiveness, higher level phylogenies, and ontogenetic transformations. Systematic Zoology. 22: 327-329.
- Mabee PM. 1989.** An empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion. Cladistics. 5: 409-416.
- Mabee PM. 1993.** Phylogenetic interpretation of ontogenetic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 107: 175-291.
- Maddison WP, Donoghue MJ y Maddison DR. 1984.** Outgroup analysis and parsimony. Systematic Zoology 33: 83-103.
- Magallon-Puebla S, Herendeen PS y Endress PK. 1996.** *Allonia decandra*: floral remains of the tribe *Hamamelideae* (*Hamamelidaceae*) from Campanian strata of southeastern USA. Plant Systematics and Evolution 202: 177-198.
- Mickevich MF. 1982.** Transformation series analysis. Systematic Zoology 31: 461-478.
- Mickevich MF y Lipscomb D. 1991.** Parsimony and the choice between different transformations for the same character set. Cladistics 7: 111-139.
- Mishler B y de Luna E. 1991.** The use of ontogenetic data in phylogenetic analyses of mosses. Advances in Bryology. 4: 121-167.

- Moura G y Christoffersen ML. 1996.** The system of the Mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, "Crustacea" non-monophyletic. *Journal of Comparative Biology* 1: 95-113.
- Muona J. 1995.** The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is best today? *Cladistics* 11: 317-341.
- Nelson G. 1978.** Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology*. 27: 324-345.
- Nelson G. 1985.** Outgroups and ontogeny. *Cladistics*. 1: 29-45.
- Nelson G. 1989.** Cladistics and evolutionary models. *Cladistics* 5: 275-289.
- Nelson G y Platnick N. 1981.** Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York.
- Nixon KC y Carpenter JM. 1993.** On outgroups. *Cladistics* 9:413-426.
- O'Hara RJ. 1988.** Homage to Clío, or, Toward an historical philosophy for evolutionary biology. *Systematic Zoology*. 37(2):142-155.
- Patterson C. 1988.** Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603-625.
- Patterson C. 1994.** Null or minimal models. Pp 173-192 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- Patterson C. 1996.** Comments on Mabee's "Empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion". *Cladistics* 12: 147-167.
- De Pinna MCC. 1991.** Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*. 7: 367-394.
- De Pinna MCC. 1994.** Ontogeny, rooting, and polarity. Pp 157-172 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- De Pinna MCC. 1996.** Comparative Biology and Systematics: Some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology* 1(1/2): 3-15.
- De Pinna MCC y Salles L. 1997.** Roots and rooting. *Cladistics* 13: 168.
- Platnick NI. 1979.** Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-546.
- Platnick NI. 1982.** Defining characteres and evolutionary groups. *Systematic Zoology* 31: 282-284.
- Platnick NI. 1985.** Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics* 1: 87-94.
- Platnick NI. 1986.** Evolutionary cladistics or evolutionary systematics. *Cladistics* 2: 288-296.

- De Queiroz K. 1985.** The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Systematic Zoology*. 34: 280-299.
- Rippel O. 1993.** The conceptual relationship of ontogeny, phylogeny, and classification: the taxic approach. *Evolutionary Biology* 27: 1-32.
- Scotland RW. 1992.** Character coding. Pp 14-21 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Cladistics A Practical course in systematic*. Clarendon Press. Oxford.
- Sober E. 1988.** *Reconstructing the past: Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press. Cambridge.
- Stevens PF. 1980.** Evolutionary polarity of character states. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 333-358.
- Struwe L y Albert VA. 1994.** Another apple for the tree of knowledge. *Cladistics*. 10: 88-95.
- Struwe L, Albert VA y Bremer B. 1994.** Cladistics and Family level classification of the Gentianales. *Cladistics*. 10: 175-206.
- Stuessy TF. 1980.** Cladistics and plant systematics: problems and prospects. *Introduction. Systematic Botany* 5:109-111.
- Stuessy TF y Crisci JV. 1984.** Problems in the Determination of Evolutionary Directionality of Character State Change for Phylogenetic Reconstruction. Pp 71-87 en: Duncan T y Stuessy TF, edr. *Cladistics: Perspective on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press. New York.
- Swofford DL. 1993.** PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1. Champaign: Illinois Natural History Survey.
- Watrous LE y Wheeler QD. 1981.** The outgroup comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*. 30: 1-11.
- Weston PH. 1988.** Indirect and direct methods in systematics. Pp 27-56 en: Humphries CJ, edr. *Ontogeny and systematics*. Columbia Univ. Press. New York.
- Weston PH. 1994.** Methods for rooting cladistic trees. Pp 125-155 en: Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, edr. *Models in Phylogeny Reconstruction*. Clarendon Press. Oxford.
- Wheeler QD. 1981.** The ins and outs of character analysis: a response to Crisci and Stuessy. *Systematic Botany*. 6: 297-306.
- Wheeler QD. 1990.** Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics*. 6: 225-268.
- Wheeler WC. 1990.** Nucleic acid sequence phylogeny and random outgroups. *Cladistics*. 6: 363-367.
- Wiley EO. 1981.** *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. New York.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Wiley EO, Siegel-Causey D, Brooks DR y Funk VA. 1991.** The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas, Lawrence.
- Wilkinson M. 1992.** Ordered versus unordered characters. *Cladistics* 8: 375-385.
- Williams DM. 1992.** DNA analysis: theory. Pp 89-101 en: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM, eds. *Cladistics A Practical course in systematics*. Clarendon Press. Oxford.