

Filogenias

Para Darwin la evolución es “descendencia con modificación” a partir de un único origen de la vida. Siguiendo esta idea, todos los *taxa* actuales tendrán algún tipo de parentesco más o menos cercano. Esto implica que la historia evolutiva de estos *taxa* será un patrón de relaciones de ancestralidad descendencia, a lo que llamamos una *filogenia*. Podemos representar una filogenia como un *árbol*, con un cierto patrón de relaciones entre los *taxa* que llamamos *topología* (ver figura 1).

Averiguar la historia evolutiva de un grupo de *taxa*, ya sean organismos, especies o moléculas, es uno de los objetivos más importantes de la biología evolutiva. El problema radica en que esta historia no puede observarse aunque sí podemos reconstruirla siguiendo distintas pistas: el registro fósil por un lado, y los patrones de similitud y diferencia entre los *taxa* actuales.

Las filogenias son un contexto natural de análisis de diversos problemas en evolución: origen de organelos simbiotes, importancia de asociaciones cooperativas entre linajes diversos en la evolución, dinámicas de epidemias y endemias, procesos de coevolución y de diversificación, clasificación de *taxa*, propagación de genes entre especies, dispersión de transgénicos al medio, calibración filogenética de la biodiversidad (en varios niveles), biogeografía.

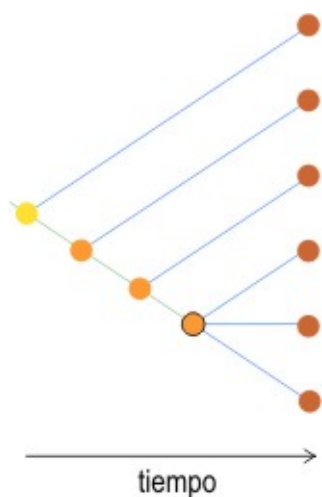


Figura 1.- Ejemplo de árbol filogenético. Los círculos indican nodos: amarillo raíz, naranja nodos internos, rojo nodos terminales; las líneas representan las ramas: verde ramas internas, azul ramas terminales. En cada nodo se produce una ramificación en un *linaje*, todas son dicotómicas excepto el nodo encerrado en círculo que representa una politomía (tricotomía en este caso).

Inferencia filogenética

La inferencia filogenética implica el desarrollo de hipótesis sobre los patrones de relación, buscando aquel que mejor explique las evidencias disponibles. Hay distintos métodos de inferencia filogenética, que permiten seleccionar un árbol entre los distintos posibles:

- *Máxima parsimonia*, donde se selecciona la explicación más simple, esto será, la topología que requiera menor número de cambios para explicar nuestros datos.
- Distancias y agrupamientos, donde se calcula una medida global de similaridad o diferencia y los taxa son agrupados más juntos según mayor sea su similaridad (o más separados según tengan mayor número de diferencias)
- Modelos de evolución sumados a criterios estadísticos, que permiten calcular la probabilidad de obtener la distribución de estados de carácter para cada distinta topología posible.

Parsimonia

¿Cuál es la premisa? Este método parte de una idea muy intuitiva: los organismos más cercanamente emparentados (con un ancestro más cercano en el tiempo) tendrán mayor número de estados de carácter en común (similaridades). Esto implica suponer que la mayoría de similitudes que se observan entre organismos serán *homólogas* y no *análogas*, y que las *convergencias* y *reversiones* son raras.

Aplicado a la reconstrucción de filogenias implica seleccionar aquel árbol filogenético que necesita menor número de cambios o pasos evolutivos (cambios en el estado de un carácter) para explicar la evolución de los caracteres estudiados (esto implica minimizar las *homoplasias*).

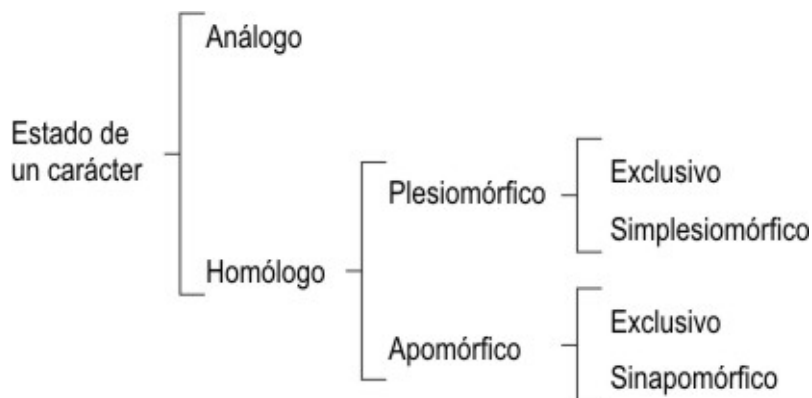


Figura 2.- Este esquema representa una clasificación de los estados de un carácter variable en un grupo de taxa. Un estado será análogo a otro de otro taxa si la similaridad no se debe a herencia sino a evolución convergente, paralela o reversión (esto es, si se adquirió de manera independiente). Dos estados serán homólogos si están presentes en dos taxa por herencia de un ancestro en común a ambos. Un estado homólogo será plesiomórfico si es el que está presente en el ancestro en común al grupo de taxa considerado (un estado es simplesiomórfico si está presente en más de un taxa estudiado). Un estado es apomórfico si es diferente al estado ancestral (al estado plesiomórfico), y puede estar presente también en un solo taxa o ser compartido (sinapomorfía).

Método cladístico

Su contribución más importante es el reconocimiento de que no todas las similitudes tienen el mismo valor para establecer los patrones de relación (para ver una clasificación de los *estados* de un *carácter* figura 2): son los caracteres con *sinapomorfias* los únicos *caracteres informativos* pues generan agrupamientos preferenciales.

Para eso debo identificar aquellos caracteres *variables* cuyos estados sean *homólogos*, y que además posean al menos un *estado derivado* compartido entre dos o más taxa. Para esto último debo determinar la polaridad de los estados de dicho carácter y así identificar cual estado es ancestral y cual/es derivados (ver *grupo externo* más adelante).

Dado carácter informativo –esto es, con estados derivados compartidos dentro del grupo interno- los taxa que compartan esta sinapomorfía tendrán un ancestro en común más cercano en el tiempo entre sí que con el resto de taxa estudiados. El resto de caracteres, sean o no *variables*, serán *caracteres no informativos*.

Selección de caracteres

La calidad de la filogenia reconstruida dependerá de la calidad de los caracteres utilizados. Para una reconstrucción filogenética pueden utilizarse tanto caracteres morfológicos, comportamentales, fisiológicos como moleculares. Estos últimos han tenido gran desarrollo en los últimos tiempos porque permiten comparar taxa muy alejados (sin aparente similitudes) o muy cercanos (sin aparentes diferencias) así como dan un volumen de información mucho mayor que los demás.

Las secuencias de proteínas o de ADN son muy útiles por la cantidad de información que incluyen: cada aminoácido o nucleótido puede ser un carácter con 20 ó 4 posibles estados, respectivamente, por lo que en una pequeña secuencia hay un gran número de caracteres. Sin embargo, el establecimiento de las homologías y las secuencias de transformación entre un estado y otro no es fácil, y a este procedimiento se le denomina *alineamiento*.

Grupo externo

¿Cómo podemos reconocer en un carácter variable en un grupo de taxa estudiado cuál estado es ancestral y cuál derivado? Tres pueden ser los criterios a utilizarse: criterio del precedente paleontológico, criterio del precedente ontogenético (embriológico), y criterio del grupo externo.

Un grupo externo es un taxón no incluido en el conjunto a sistematizar (en el grupo interno) y que se supone filogenéticamente fuera de éste. Su utilidad es que permite determinar el estado ancestral de un carácter –y por tanto también el estado derivado- o la raíz del árbol.

Puede definirse el *estado ancestral* como aquel estado presente tanto en el grupo interno como en el externo. Los restantes serán por tanto *estados derivados*.

Construyendo filogenias

Ahora usaremos un ejemplo conocido para poner en práctica los conceptos y metodologías descritos. En la tabla 1 puede verse los estados presentes en tres caracteres morfológicos para seis taxa diferentes: cinco serán el grupo de estudio o grupo interno (lamprea, atún, salamandra, tortuga y leopardo) y *Amphioxus* el grupo externo.

A partir de esta selección ya podemos construir un árbol inicial que en su topología reflejará

nuestra elección, que tendrá una raíz y un nodo interno agrupando los taxa que forman el grupo de estudio, que es un *grupo monofilético* (ver figura 3).

Lo primero es determinar el estado ancestral de cada carácter: no tener columna vertebral, no tener mandíbula y no tener huevo amniota (estados presentes en el grupo externo). Además, estudiando los caracteres podemos determinar que el carácter "columna vertebral", aunque

Tabla 1.- En esta tabla puede observarse la distribución de estados de tres caracteres distintos (presente-ausente) en seis taxa distintos.

	taxa	caracter		
		columna vertebral	mandíbula	huevo amniota
Grupo externo	<i>Amphioxus</i>	no	no	no
Grupo interno (grupo de estudio)	lamprea	si	no	no
	atún	si	si	no
	salamandra	si	si	no
	tortuga	si	si	si
	leopardo	si	si	si

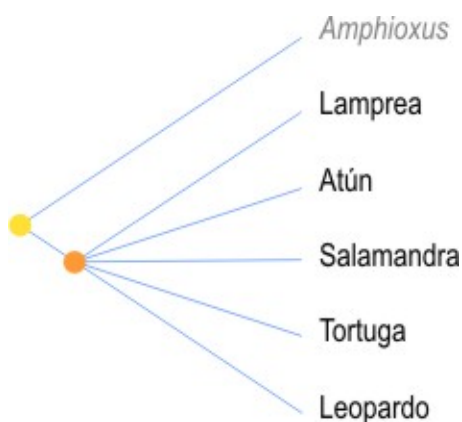


Figura 3.- Árbol inicial. La selección del grupo externo permite colocar la raíz (nodo amarillo) y un nodo interno (naranja) que agrupa a todos los taxa a estudiar en un politomía.

presente en su estado derivado en todos los taxa del grupo de estudio, por no variar dentro del grupo interno no aporta información: es un *carácter no informativo*.

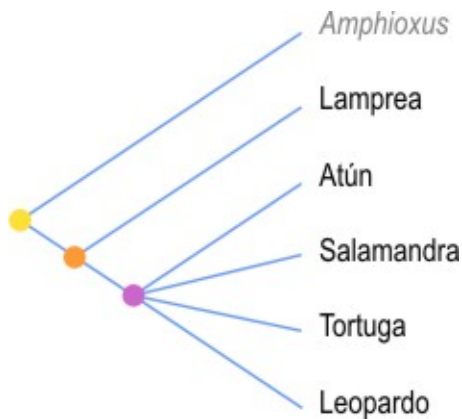


Figura 4.- Árbol modificado utilizando la información que aporta el carácter "mandíbula": colocamos un nuevo nodo (rosado) que agrupa los cuatro taxa que comparten la presencia de esta estructura.

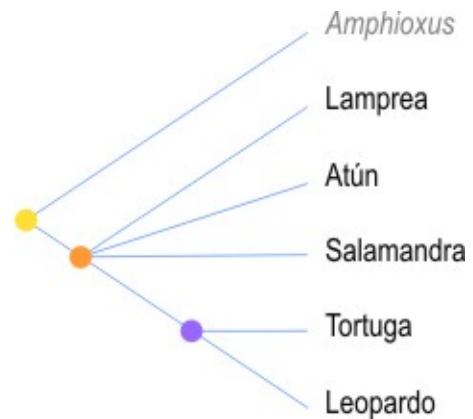


Figura 5.- Árbol inicial modificado utilizando a partir del carácter "huevo amniota": agregamos un nuevo nodo (violeta) que agrupa ambos taxa que comparten la presencia de este tipo de huevo. Es importante observar que los demás taxa del grupo de estudio permanecen conectados al nodo inicial.

Luego el trabajo continúa modificando el árbol inicial agregando los agrupamientos sugeridos por cada carácter informativo por separado, generando un árbol para cada carácter (ver figuras 4 y 5). En cada árbol puede observarse un nuevo grupo monofilético dentro del grupo interno que agrupa todos los taxa que comparten el estado del carácter derivado.

Luego se construye un árbol que reúna todos (figura 6). Con barras de color están indicados los cambios de estado (pasos evolutivos) que son necesarios para explicar la distribución de

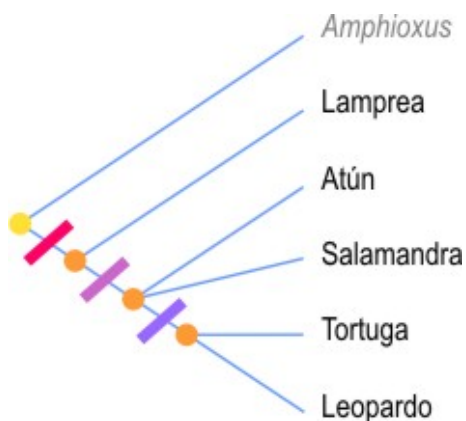


Figura 6.- Árbol que resume los árboles generados anteriormente. Las barras indican las ramas en que habrían aparecido las apomorfias: roja para la aparición de la columna vertebral, rosada para la aparición de la mandíbula y violeta para la aparición del huevo amniota.

estados de cada carácter en los taxa estudiados.

En el carbol final todavía subsiste una politomía sin resolver en el nodo que une al atún, la salamandra y al ancestro de la tortuga y el leopardo. Esta politomía podría resolverse con más datos. El usar más caracteres vuelve más robusto al árbol construido, aunque también puede modificarse por el agregado de otros datos que sugirieran agrupaciones diferentes (habrá por tanto *homoplasia*).

El árbol filogenético obtenido no deja de ser una hipótesis. Podrían construirse otros árboles con diferente topología (con seis taxa son 105 los árboles diferentes que pueden construirse) pero ninguno implicará menor número de cambios y este es el criterio de decisión: el árbol más simple, esto es, aquél que implique menor número de pasos evolutivos.