

#### Victoria Sosa

Todos los organismos descendemos de una forma ancestral, un tronco común, del cual nos hemos diferenciado a la manera de las ramas de un árbol. Su reconstrucción es a la vez un fin de la biología evolutiva, y una herramienta para entender cómo se genera la diversidad biológica.

os biólogos han estimado que existen entre 5 y 13 millones de especies de organismos que habitan la Tierra. Evidencia morfológica, bioquímica y secuencias del ADN sugieren que todos los organismos vivientes están relacionados y que sus conexiones se pueden advertir en un árbol genealógico: el "Árbol de la Vida". Este árbol representa la *filogenia* de los organismos, es decir, la historia de linajes de organismos que han existido a través del tiempo. Esta representación supone que especies diferentes se han originado de especies previas por medio de descendencia y que todos los seres vivientes, desde los microbios más pequeños hasta los árboles más altos y los vertebrados más grandes están conectados por el paso de genes a lo largo de las ramas del árbol filogenético que liga toda la vida en la Tierra.

La rama de la Biología conocida como Sistemática se encarga de determinar cuántas clases de organismos pueden reconocerse y cómo se distinguen con caracteres específicos. Con estos atributos es posible reconstruir su parentesco y definir cuáles son ancestrales y cuáles descendientes. Las historias inferidas de los cambios que los linajes han sufrido a lo largo del tiempo pueden representarse gráficamente mediante árboles filogenéticos (Figura 1). Éstos son figuras en las que en la base del tronco estaría el antepasado común de todos los grupos representados, y de él parten ramas de las cuales salen otras ramas y de éstas otras más pequeñas, hasta llegar a las especies actuales, dispuestas en los extremos de las últimas ramillas.



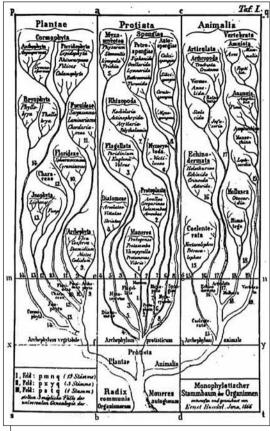


Figura 1. Árbol genealógico de HaecRel.

El concepto clave para la filogenia es la divergencia: a partir de un ancestro compartido las especies pueden evolucionar de formas muy diversas para adaptarse a habitats distintos. El cladismo, la metodología aplicada por la sistemática filogenética, busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen. El cladismo descansa sobre el axioma fundamental de que en la naturaleza, como resultado de la evolución, existe un orden que se manifiesta en las similitudes de los caracteres. En la actualidad existen varios métodos de reconstrucción filogenética tales como los de parsimonia, o los que se basan en modelos evolutivos como los de máxima verosimilitud o Bayesianos.

El saber que todos los seres vivientes estamos relacionados plantea muchas preguntas. ¿Cuáles son nuestros parientes más cercanos? ¿Cómo se han originado las diferentes espe-

cies? ¿Quién es el antepasado de algún grupo de interés? ¿Cuál teoría evolutiva influyó en la construcción de la filogenia? Pero, ¿porqué es importante conocer el árbol de la vida? ¿Cómo se construye? ¿Es relevante únicamente para los científicos o para toda la comunidad?

# Las teorías evolutivas que influyeron en la concepción de la filogenia

En repetidas ocasiones en la historia los biólogos se habían planteado erróneamente que la vida podía representarse como una escalera en la que los organismos se acomodaban en una serie desde los inferiores hasta los superiores, como la scalae naturae que planteó Aristóteles (Figura 2). En el siglo XVII, Linneo fue quien primero propuso una clasificación binomial de los grupos de organismos y los nombró de acuerdo a ella; concebía que las especies tenían un orden natural y verdadero, siguiendo un plan preestablecido. Sin embargo, con la obra de Darwin, El origen de las especies, publicada en 1859, se adquirió una perspectiva de la especiación secuencial y divergente conducida de manera lenta y gradual, desde tiempos inmemorables, que muestra un patrón de ramificación continua del árbol de la vida. Posteriormente, Haeckel acuñó la palabra "filogenia" para referirse a la historia evolutiva de un grupo biológico; con él se establecen las genuinas clasificaciones filogenéticas y su representación, de modo que la era de los árboles evolutivos comenzó a finales del siglo XIX.

Willi Hennig, considerado el padre de la sistemática filogenética, propuso una teoría coherente de la investigación y presentación de las relaciones que existen entre las especies. En 1950 sintetizó sus ideas en un libro titulado Sistemática filogenética. En él planteó varios principios que han sido seguidos por los investigadores que construyen filogenias. Entre los más importantes están que las relaciones entre las especies deben ser interpretadas estrictamente en forma genealógica, como linajes hermanos. Otro de los principios de Hennig es que los grupos se deben definir únicamente por los caracteres avanzados (evolucionados, modificados), compartidos, definidos como sinapomorfías, los cuales son los únicos que proveen evidencia de una ancestría común. Además, para elegir entre varios árboles filogenéticos, la decisión sobre a cuál pertenece una especie debe tomarse con base en la mayor cantidad de evidencia; es decir, con el mayor número de sinapomorfías explicadas como homologías (caracteres compartidos por descendencia común).

Otro de los principios que ha tenido un gran efecto en la clasificación es que la taxonomía tiene que ser consistente con el patrón histórico de relaciones; esto significa que únicamente pueden reconocerse y nombrarse grupos que provengan de un solo ancestro común, o sea monofiléticos. Por tanto, cada clado o grupo monofilético debe tener un único lugar en la jerarquía de nombres taxonómicos, a fin de reconocer la historia evolutiva y sus caracteres con tan sólo conocer su nombre científico.

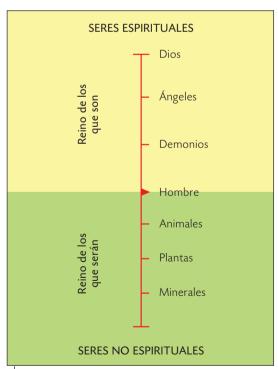
Después de la publicación del libro de Hennig la construcción de filogenias se ha generalizado en todos los grupos de organismos. Varias sociedades de sistemáticos se reunieron a fines del siglo pasado y plantearon una "Agenda Sistemática 2000", en la que enfatizaron la importancia de conocer la historia evolutiva de los seres vivos para entender la biodiversidad de nuestro planeta. Existen organizaciones internacionales en las que contribuyen sistemáticos especialistas de todos los grupos para construir una filogenia global: la más conocida es el proyecto del "Árbol de la Vida". Este proyecto, conocido por sus siglas en inglés como TOL (Tree of life) es un esfuerzo de colaboración de los biólogos de todo el mundo, en el que han puesto a través de la red mundial de internet páginas que proveen información sobre la diversidad de organismos en la Tierra, su historia evolutiva y sus características. Cada página incluye información de un grupo particular de organismos, comenzando con la raíz de todo el árbol y moviéndose a lo largo de ramas divergentes hasta las especies individuales, ilustrando por tanto las conexiones entre todos los seres vivos.

#### Cómo construir filogenias

Para construir una filogenia, sea de sólo un grupo o de todo el árbol de la vida, es necesario primero determinar las especies a estudiar, describir sus caracteres y codificarlos para luego establecer sus relaciones y representarlas gráficamente en un árbol o *cladograma*, a través de métodos de reconstrucción filogenética. Por ejemplo, si el objetivo es conocer la filogenia de un género, hay que decidir si es necesario incluir la totalidad de las especies que lo forman o sólo algunas —y cuáles. De esta forma es posible establecer relaciones a todos los niveles de la jerarquía taxonómica, desde familias, órdenes o de *phyla* (plural de *phylum*), hasta llegar al árbol de la vida, incluyendo en cada paso especies que pertenezcan a estos grupos. Para su elección los investigadores se basan en clasificaciones que se han propuesto previamente. En siglos pasados se han publicado monografías y compendios taxonómicos de plantas,



Willi Hennig, considerado el padre de la sistemática filogenética, propuso una teoría coherente de la investigación y presentación de las relaciones que existen entre las especies



**Figura 2.** Representación de la *Scalae Naturae* de Aristóteles.

animales y hongos que representan un gran esfuerzo por documentar la biodiversidad del planeta y que ahora sirven de base para confirmar sus hipótesis de agrupamiento (Figura 3).

Siguiendo los principios de Hennig, para establecer los caracteres avanzados compartidos del grupo de estudio, es decir, las homologías, se requiere observar caracteres y codificarlos para cada taxón de estudio. Se le da el nombre de *taxón* a una agrupación de organismos que se reconocen en una clasificación con un nombre en latín, una descripción y un ejemplar tipo. Los caracteres de los organismos pueden proceder de la morfología, la micromorfología, la anatomía, la química, la conducta, etcétera, con la única condición que presenten variación en el grupo de interés.

En la actualidad, con el desarrollo de la tecnología y métodos de la genética molecular, los caracteres provistos por las secuencias de bases nitrogenadas en el ácido desoxirribonucleico (ADN) son ampliamente utilizados. El ADN está presente en todas las células (aunque se pierde con la madurez en algunas, como los eritrocitos de mamíferos) y es el responsable de codificar la información genética del organismo. La estructura del ADN es de una molécula lineal que suele representarse con forma de escalera de caracol; los lados de la escalera son cadenas lineales de nucleótidos



Figura 3. Flora de Veracruz

(cada uno de ellos contiene una base nucleotídica); cada nucleótido está unido a un nucleótido del otro lado de la escalera por puentes de hidrógeno, que suelen ser representados como los peldaños de la escalera. Para descubrir la información contenida en el ADN se suele tomar una sola de las hebras de la escalera, y leer su secuencia de nucleótidos. Sólo hay cuatro nucleótidos en el ADN, normalmente representados por su inicial en mayúscula: A (adenina), T (timina), C (citosina) y G (guanina). Para formar los "peldaños" de la escalera, la adenina sólo puede estar unida a la timina, y viceversa; y la citosina sólo puede estar unida a la guanina, y viceversa. Por eso cuando se ha leído una sola de las hebras del ADN, se tiene también la información de la complementaria.

Usando técnicas bioquímicas se obtiene el ADN de los organismos, y mediante reacciones en cadena de la polimerasa se sintetizan millones de copias del segmento de ADN de interés. Luego se separan sus hebras, y por una secuenciación cíclica y con la ayuda de un instrumento llamado secuenciador se leen las bases nucleotídicas. Éstas se acomodan en matrices donde se alinean las de cada especie de interés para detectar diferencias o sustituciones (mutaciones), si alguna ha perdido fragmentos, o bien si hay en alguna secuencia fragmentos insertados (Figura 4). El ADN puede provenir del núcleo de las células, de las mitocondrias, de los ribosomas o en el caso de las plantas del cloroplasto.

La posibilidad de obtener secuencias de ADN para determinar relaciones filogenéticas ha revolucionado la sistemática, ya que permiten la comparación de organismos muy distantes, los cuales por su divergencia no comparten ya caracteres morfológicos que permitan su comparación. Ya sea por sí solos o en conjunción con caracteres morfológicos, bioquímicos o anatómicos, los métodos filogenéticos hacen posible describir las transformaciones que han sufrido las ramas del árbol filogenético.

En adición a las especies de interés (el "grupo interno"), para reconstruir una filogenia es preciso incluir a especies cercanamente emparentadas pero que se encuentren fuera del grupo, a las que se conoce como "grupo externo". Su inclusión permite determinar la dirección del cambio de los estados de un carácter (polarización), determinando entonces si son *plesiomórficos* o no avanzados, o bien *apomórficos* o avanzados (es decir, derivados, modificados). Esto implica que se encuentran atributos que los descendientes de un mismo ancestro comparten, y que estos atributos son homólogos, sean iguales o no topológica o estructuralmente, e independientemente de su función.

Para construir los cladogramas, con la matriz de datos que incluye los taxa (o taxones) internos, los externos y los carac-

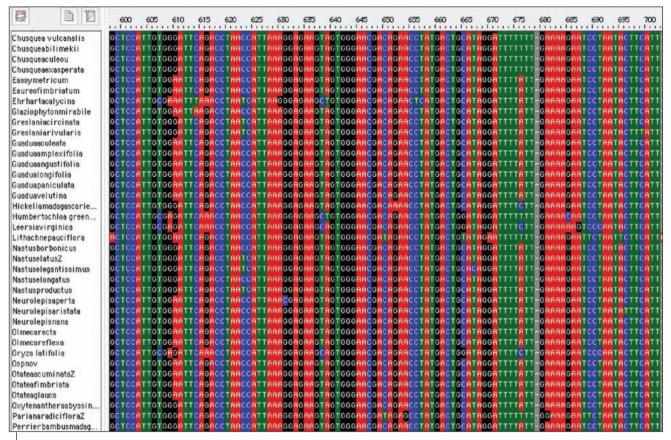
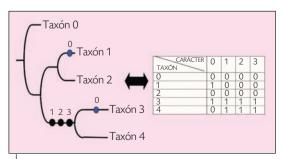


Figura 4. Alineación de una matriz de datos de secuencias de la región de ADN de cloroplasto de un grupo de bambúes americanos.

teres con sus estados, se llevan a cabo análisis filogenéticos. Uno de ellos es el de parsimonia. James S. Farris, un investigador de filogenias, desarrolló un algoritmo (serie de reglas matemáticas) para aplicar un criterio explícito (parsimonia) y reconocer sinapomorfías, basado en el principio de máxima corroboración de observaciones, es decir, de caracteres o sus estados de carácter. El método de parsimonia en un contexto científico implica no suponer más causas de las necesarias para explicar los hechos (las observaciones). En términos de la construcción filogenética, significa que la mejor hipótesis es la que requiere el menor número de cambios evolutivos. Los análisis pueden identificar un sólo árbol más parsimonioso denominado cladograma o una serie, los cuales con el método de parsimonia recuperan (y archivan) la matriz con la que se generó el cladograma (Figura 5). Los árboles más parsimoniosos son entonces los de menor longitud, y observando la distribución de los caracteres y sus cambios de estado es posible reconstruir la matriz original de datos. Otros métodos como el de máxima verosimilitud se basan en un modelo probabilístico, con un soporte estadístico y buscan la respuesta más probable. Esto significa



**Figura 5.** Matriz de datos y su árbol filogenético respectivo.

que se busca el modelo y las longitudes de ramas del árbol que maximicen la probabilidad de ocurrencia de los datos, los cuales suelen ser secuencias moleculares. Entonces, el mejor cladograma (la mejor topología) se elige con base en su verosimilitud. Los métodos bayesianos también seleccionan un modelo de evolución y el cladograma se determina por probabilidades posteriores obtenidas mediante el uso de estadística bayesiana. La diferencia entre estos dos métodos es que el método de máxima verosimilitud busca maximizar la probabilidad de ocurrencia de los datos, mientras que el método bavesiano busca el árbol que maximice la probabilidad de observar ese árbol (y modelo), dados los datos.

La evolución es un proceso principalmente jerárquico debido al mecanismo de descendencia con modificación. De este modo. cuando las especies comparten un estado de carácter se supone que éste es debido a una ancestría común, y la cantidad de caracteres compartidos (y lo opuesto, derivados) es lo que permite agrupar a las especies. Los análisis que incluyen de manera simultánea diferentes fuentes de información (por ejemplo caracteres morfológicos y secuencias de ADN) implican más rigor en la prueba de corroboración de caracteres.

Para que un carácter se considere como homólogo debe pasar las pruebas de similitud, conjunción y congruencia. La prueba de congruencia es posible determinarla únicamente después del análisis filogenético, observando en el árbol filogenético la transformación de los caracteres para encontrar los evolucionados o avanzados compartidos por varias especies, es decir las sinapomorfías. Si la hipótesis de homología se corrobora, es decir, si la similitud se puede interpretar como debida a ancestría común, el estado de carácter se interpreta como una sinapomorfía. Por el contrario, si la hipótesis no se corrobora, es decir, si la similitud se interpreta como convergencia o paralelismo, el estado de carácter se interpreta como una homoplasia (Figura 6).

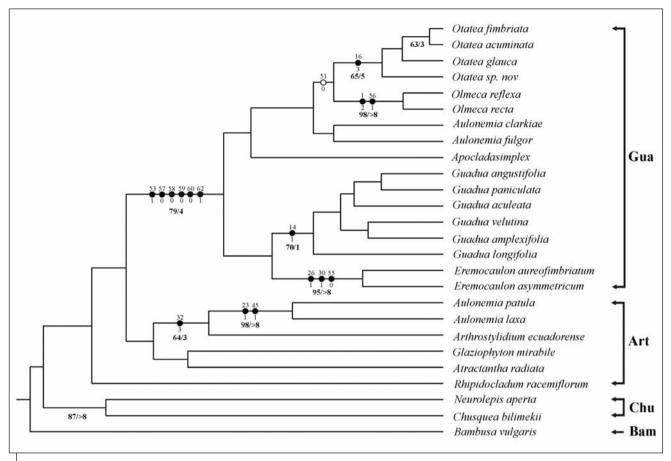
Mediante la inclusión de un grupo externo como parte de un análisis filogenético se pueden lograr dos objetivos interrelacionados. El primero es enraizar el árbol y polarizar los caracteres. El segundo es poner a prueba la hipótesis de monofilia del grupo de interés. Hennig definió a un grupo monofilético como aquel que incluye a un ancestro (hipotético) y a todos sus descendientes. La hipótesis de monofilia del grupo interno sólo se puede poner a prueba si en el análisis se incluye simultáneamente más de un taxón como grupo externo. Un grupo parafilético es el que incluye algunos, pero no todos los descendientes de un ancestro común, mientras que un grupo polifilético no se deriva de uno sino de varios ancestros.



Las filogenias pueden usarse para muchas cosas, como evaluar hipótesis evolutivas, aprender sobre caracteres de especies extintas y linajes ancestrales, y clasificar los organismos.

Los sistemáticos actualmente están basando sus clasificaciones en las filogenias. En contraste con el sistema tradicional linneano, la clasificación filogenética se basa en los grupos que son reconocidos como monofiléticos y no en rangos previamente establecidos. La clasificación moderna, basada en la filogenia, no considera ya a los seres humanos como el centro de la naturale-





**Figura 6.** El único árbol más parsimonioso recuperado de un análisis morfológico de un grupo de bambúes de la sub-tribu Guadinae, con una longitud de 228 pasos. Los números debajo de las ramas indican el valor de soporte. Los números en las circunferencias corresponden a los caracteres utilizados en el análisis. Los círculos negros son sinapomorfías, los círculos vacíos son homoplasias. Las abreviaciones corresponden a los nombres de las sub-tribus Gua = Guaduinae; Art = Arthrostylidiinae; Chu = Chusqueinae; Bam = Bambusinae (tomada de Ruiz-Sánchez y colaboradores, 2008, *Systematic botany* 33, 277-383).

za. No agrupa a los organismos por su apariencia general, sino que lo hace por sus características individuales independientes. Por lo tanto, al detectar una ancestría común, la filogenia marca los grupos que deben ser reconocidos y nombrados.

Otra razón poderosa por la que se usan las filogenias es que es posible introducir indicadores del tiempo que ha llevado la divergencia del linaje en cuestión, trazando el largo de las ramas en forma proporcional al tiempo transcurrido. Esto puede hacerse incluyendo en los análisis fósiles de edad conocida, o estimando la tasa de evolución molecular (reloj molecular). Así, las filogenias pueden utilizarse como modelos explícitos del *tempo* y modo de la evolución. El concepto de reloj molecular se basa en que la cantidad de diferencias entre las secuencias de ADN de las especies está en función del tiempo de su separación evolutiva. Se ha estimado por ejemplo que la tasa

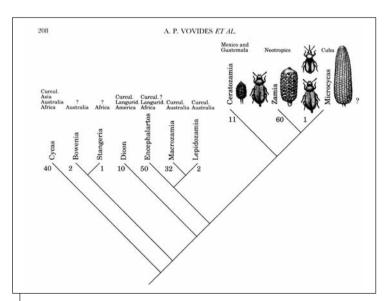
de sustitución en las secuencias mitocondriales de los artrópodos es de 2.3 por ciento por cada millón de años. La estimación del reloj molecular toma en cuenta que factores tales como tasas metabólicas, tamaño de las poblaciones y algunas veces el grupo al que pertenecen, están relacionados con la velocidad con la que cambian las secuencias de ADN. Variantes de métodos de máxima verosimilitud y bayesianos se utilizan para estimar las tasas de divergencia.

Las filogenias también pueden utilizarse para rastrear rasgos ecológicos en el tiempo evolutivo y estudiar la génesis de la biodiversidad, contestando preguntas como: ¿por qué algunos grupos son muy diversos y otros incluyen apenas algunas especies?; o bien, ¿existen tendencias evolutivas y qué procesos las generaron? Más aún, es posible mapear la filogenia con los rangos geográficos de las especies, y eso puede llevar a generar hipótesis sobre su lugar de origen y la dirección de la dispersión del grupo. También son útiles para trazar la aparición de caracteres en el tiempo y entender eventos históricos que influyeron en radiaciones.

La capacidad de predicción que proporciona el uso de las filogenias es una herramienta utilísima, ya que permite predecir la ocurrencia de caracteres similares en especies emparentadas. Un ejemplo muy citado es el de la extracción del taxol, una droga anticancerígena encontrada en la corteza de la gimnosperma Taxus brevifolia. Su explotación iba a causar un gran trastorno en las poblaciones de esta especie y en sus hábitats, ya que es un árbol que tarda cientos de años en crecer. La filogenia del grupo reveló que su especie hermana es T. baccata, la cual también produce taxol aún en mayor proporción, por lo que ahora la presión de extracción no recaerá únicamente sobre T. brevifolia. Esta última se distribuye en toda el área pacífica de Norteamérica, desde Alaska hasta California, mientras que T. baccata además de encontrarse en algunas zonas de Norteamérica se localiza en Europa. Ambas especies crecen en bosques templados de zonas montañosas. Otro ejemplo interesante es que con la filogenia de un grupo de plantas gimnospermas, las cícadas, fue posible determinar que la causa de la baja reproducción del género Microcycas, que es endémico a Cuba y está en peligro de extinción, se debía a que su polinizador había sido eliminado de la zona (Figura 7; Vovides y colaboradores, 1998). Al observar la morfología de los conos se encontró que era muy similar a la de su grupo hermano, el género Zamia, la cual es polinizada por varios grupos de escarabajos. Se encontró que a pesar de que varias especies de escarabajos estaban listadas en los inventarios entomológicos de la zona de distribución de Microcyas, éstos no se encuentran actualmente porque han sido eliminados ya que las zonas de cultivo se han extendido grandemente.

Una hipótesis evolutiva que se había postulado desde Darwin es que las diferencias entre el plumaje de hembras y machos de varios grupos de aves, se debía a la acción de la selección sexual, y más recientemente se propuso que los machos más vistosos son preferidos por las hembras por ser de mayor "calidad" (genética o fenotípica). También se había planeado que existe una disyuntiva en la producción de caracteres sexualmente atractivos en las aves; que las que producen cantos de mayor complejidad tienen un plumaje menos colorido. Un estudio sobre trogones, en el que se incluye al quetzal, determinó, con base en una filogenia y en métodos de biología comparada, que un grupo de estos pájaros con colores grisáceos es el que produce los cantos más elaborados. Determinaron que en este grupo monofilético hubo un solo cambio evolutivo en relación con canto y color de plumaje. También encontraron que una coloración tipo carotenoide (amarilla) llamativa está más en relación con el hábitat utilizado que con el grupo taxonómico o con la elección de pareja, ya que los trogones de lugares más sombreados son más llamativos y además se alimentan de frutos que les proveen estos pigmentos (Ornelas et al., 2009).

La recontrucción filogenética también tiene aplicación en medicina. Por ejemplo, a finales de 2002, varios cientos de perso-



**Figura 7.** Filogenia de un grupo de cícadas y sus polinizadores (tomada de Vovides y colaboradores, 1998, *Botanical Journal of the Linnean Society* 125, 201-210).

nas en China contrajeron una forma grave de neumonía causada por un agente infeccioso desconocido. La enfermedad, que se denominó "síndrome respiratorio agudo grave", o SARS, se extendió pronto a Vietnam, Hong Kong v Canadá, v causó cientos de muertes. En marzo de 2003, un equipo de investigadores de la Universidad de California en San Francisco, recibió muestras de un virus aislado de los tejidos de un enfermo de SARS. Usando fragmentos de ADN conocidos como microsatélites los investigadores compararon el material genético del virus desconocido con los de virus conocidos y rápidamente asignaron el virus a una familia concreta basándose en su relación evolutiva; un resultado que fue confirmado por otros investigadores usando técnicas diferentes y que dirigió la búsqueda de tratamientos eficientes.

### Epílogo

La aparición de la teoría de la sistemática filogenética y el uso de caracteres moleculares en la reconstrucción de filogenias han revolucionado la clasificación de los organismos vivos y extintos, la forma de entender la biodiversidad del planeta y la forma de predecir el futuro y entender el pasado de los linajes. Por ello la construcción de filogenias de los organismos es de interés no sólo para los científicos sino para la comunidad en general. Para los sistemáticos filogenéticos esta época es una de las más emocionantes, pues existen aún numerosos grupos que requieren ser estudiados, sobre todo en un país como México, que se considera megadiverso.

Victoria Sosa es investigadora titular en el Instituto de Ecología de Xalapa, Veracruz. Obtuvo su licenciatura en la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y su doctorado en la Universidad de California, Berkeley. Su interés principal es determinar las relaciones filogenéticas de varios grupos de plantas con flores para clasificarlas, entender sus patrones, procesos de evolución y su origen. Es especialista en la taxonomía de las Bletiinae, un grupo de orquídeas terrestres. Actualmente participa en los programas de posgrado de su propio instituto. victoria.sosa@gmail.com

## Bibliografía

Hennig, W. (1968), Elementos de una sistemática filogenética, Buenos Aires, Eudeba.

Morrone, J. J. (2000), El lenguaje de la cladística, México, UNAM.

Nixon, K. y H. Ochoterena (2001), "Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas", en Hernández, H. M., A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (compiladores), Enfoques contempóraneos para el estudio de la biodiversidad, México, Ediciones Científicas Universitarias, UNAM/Fondo de Cultura Económica.

Ornelas, J. F., C. González y A. Espinosa de los Monteros (2009), "Uncorrelated Evolution between Vocal and Plumage Coloration traits in the Trogons: a Comparative Study", *Journal of evolutionary biology* 22, 471-484.

Tree of Life: http://tolweb.org/tree/

Vovides, A. P., N. Ogata, V. Sosa y E. García-Peña (1998), "Pollination of Endangered Cuban cycad Microcycas calocoma (Miq.) A. DC", Botanical journal of the Linnean Society 125, 201-210.