

Sección

5 *La diversidad de la vida*





La clasificación de los organismos

Desde el período más remoto de la historia del mundo se ha visto que los seres orgánicos se parecen entre sí en grados descendentes, de modo que pueden clasificarse en grupos subordinados a grupos. Esta clasificación no es arbitraria, como la agrupación de estrellas en constelaciones... Creo que la ordenación de los grupos dentro de cada clase ... para que sea natural debe ser rigurosamente genealógica.

CHARLES DARWIN

Sección 5 La diversidad de la vida

Capítulo 23.
La clasificación de los organismos

Capítulo 24.
Bacteria y Archaea:
los procariontes

Capítulo 25.
Eukarya I: los protistas,
eucariontes heterogéneos

Capítulo 26.
Eukarya II: el linaje de las algas verdes y las plantas

Capítulo 27.
Eukarya III: el linaje de los hongos

Capítulo 28.
Eukarya IV: el linaje de los animales I

Capítulo 29.
Eukarya V: el linaje de los animales II

Hembra del mosquito Aedes Aegypti luego de alimentarse de sangre de la superficie de la piel de su hospedador.

Este mosquito puede transmitir el virus del dengue, si pica a una persona que porta la enfermedad.

Durante siglos, los naturalistas intentaron describir y explicar la inmensa diversidad del mundo natural. Varios trataron también de poner orden en el caos de animales y plantas cuyo número aumentaba día a día, a medida que nuevos viajeros se aventuraban a tierras más lejanas y traían de vuelta más ejemplares de seres desconocidos.

Desde la antigüedad se han propuesto diferentes formas de agrupar a los seres vivos, muchas de las cuales fueron descartadas. En este capítulo recorreremos algunos conceptos que nos permitirán comprender por qué clasificar a los seres vivos no es comparable a clasificar cualquier otro grupo de objetos. Asimismo, presentaremos las bases para la construcción de **filogenias**, es decir, para generar hipótesis que representen las relaciones de parentesco que permiten clasificar a todos los organismos que han surgido en el transcurso de la evolución de la vida.

La necesidad de una clasificación

Los biólogos se enfrentan constantemente con la inmensa y difícil tarea de determinar y clasificar la vasta diversidad de organismos con la que compartimos el planeta. Para llevar a cabo esta empresa, se apoyan en la **sistemática**.

La sistemática es la disciplina científica que estudia la diversidad de los seres vivos en un intento de construir un sistema ordenado de clasificación de los organismos.

Las clasificaciones son hipótesis que los biólogos ponen a prueba continuamente a través de su trabajo de campo y de laboratorio y se valen de un sistema de clasificación para nombrar y agrupar a las especies conocidas –alrededor de dos millones– de una manera lógica, objetiva, consistente y no redundante. Para comprender el modo en que los biólogos han enfrentado el desafío de clasificar a los seres vivos, comencemos por analizar la unidad básica de la clasificación biológica, la especie.



FIG. 23-1. PARECIDOS PERO DIFERENTES. (a) Gato doméstico, (b) ocelote, (c) linco. Estos tres felinos, aunque tienen características similares, pertenecen a tres especies distintas.

¿Qué es una especie?

Especie, en latín, simplemente significa “tipo”. Así, en el sentido más simple, las especies son tipos diferentes de organismos (👁️ fig. 23-1). Pero, ¿dónde está el límite entre un tipo y otro?

Ernst Mayr, el renombrado biólogo evolutivo mencionado en la figura 17-25, propuso en 1940 una definición rigurosa del concepto de especie. Mayr describió a una *especie biológica* como “un grupo de poblaciones naturales cuyos individuos se cruzan entre sí exitosamente de manera real o potencial y que están reproductivamente aislados de otros grupos”.

Analicemos esta definición: ¿por qué la expresión “real o potencial”? Si separáramos a un grupo de insectos de una población y los lleváramos a alguna isla remota, esto no convertiría de manera automática a las dos nuevas poblaciones en especies distintas, ya que ambas *potencialmente* pueden cruzarse. De hecho, si al poco tiempo volviéramos a juntar a los insectos de la isla con los de la población original, los miembros de ambos grupos podrían reproducirse.

Mayr agrega además que los miembros de una especie están “reproductivamente aislados” de otros grupos, es decir, miembros de distintas especies no pueden cruzarse entre sí. La posibilidad de que algunos individuos de especies diferentes tengan una progenie ocasional —como ocurre en el cruzamiento de leones y tigres en un zoológico— no es relevante como proceso natural, ya que tigres y leones no conviven en el mismo hábitat natural. Además, la progenie híbrida en general es estéril o de vida corta. A esto último alude el término “exitosamente” de la definición.

Para que surja una nueva especie, es decir, para que ocurra especiación, debe establecerse algún mecanismo biológico que impida la reproducción entre individuos, ya sea por impedimento del apareamiento, la fecundación o de la fertilidad o viabilidad de los híbridos (véase cap. 20). Si estos mecanismos o barreras de aislamiento entre especies distintas no existiesen, a lo largo del tiempo los organismos de una especie podrían intercambiar genes con los miembros de otra especie y, en consecuencia, no retendrían las características adaptativas fisiológicas, morfológicas y comporta-

les que les permiten sobrevivir y reproducirse de manera exitosa en su medio particular.

El concepto biológico de especie de Mayr es ampliamente aceptado por los zoólogos. Sin embargo, falla cuando la reproducción involucra poco o mucho intercambio sexual. Muchas plantas se reproducen en forma asexual; además, pueden formar híbridos fértiles con otras especies. Por otra parte, las bacterias, con su variedad de formas de intercambio genético, no se ajustan netamente a esta definición. Así, aunque los botánicos y los microbiólogos usan el vocablo "especie", ésta representa una construcción diferente de la utilizada por los zoólogos.

Designación de las especies

Como vimos en la Introducción, en el siglo XVIII, Linneo diseñó un sistema de nomenclatura conocido como el **sistema binomial**, es decir, de dos nombres (👁️ fig. 23-2). El nombre científico de un organismo tiene dos partes: el nombre genérico y un epíteto específico (un adjetivo o modificador). Por convención, los nombres del género y de la especie se escriben en letra cursiva y sólo la inicial del género se escribe en mayúscula. En el ejemplo de la mosca *Drosophila melanogaster*, el nombre del género *Drosophila* siempre antecede al epíteto *melanogaster* (del griego *melano*, negro, y *gaster*, estómago, en este caso, abdomen). El género sólo puede utilizarse sin el epíteto específico en los casos en los que nos referimos al conjunto total de especies que constituyen ese género, como cuando mencionamos a todas las moscas del género *Drosophila*, todos los paramecios del género *Paramecium* o todas las plantas del género *Viola*. El epíteto específico carece de sentido cuando se escribe solo, ya que varias especies de diferentes géneros pueden tener ese mismo epíteto. Por ejemplo, *Drosophila melanogaster* es la mosca de la fruta y *Thamnophis melanogaster* es una culebra semiacuática. El epíteto específico *melanogaster* por sí solo no identifica a ninguno de los dos organismos. En un contexto en el que no haya ambigüedad posible, el nombre del género puede abreviarse con su letra inicial. Así, *Drosophila melanogaster* es equivalente a *D. melanogaster*.

En muchos casos, una misma especie está formada por un conjunto de poblaciones con características genéticas, comportamentales o morfológicas diferentes, a las que se denomina **subespecies**. Estas subespecies pueden constituir verdaderas especies biológicas en el futuro si logran desarrollar mecanismos de aislamiento reproductivo (👁️ fig. 23-3).

Quienquiera que describa un género o una especie por primera vez tiene el privilegio de darle un nombre. Por lo general se le da un nombre relacionado con características del organismo (como vimos en el caso de *Drosophila melanogaster*). También se puede referir a una persona o lugar. Quien la describe no puede darle exactamente su propio nombre, pero con frecuencia le otorga el nombre de un amigo o de un colega. La bacteria *Escherichia*, por ejemplo, recibió su nombre por Theodor Escherich (1857-1911), médico alemán (*coli* simplemente significa intestinal, del colon). *Rhea darwini*, una especie de ñandú cuyo nombre vulgar es "petiso", obviamente recibió su nombre por Charles Darwin. Aunque el taxónomo y artista John Gould (1804-1881) denominó *Rhea darwini* a la forma "petisa", en la actualidad se reconoce como *Pterocnemia pennata*, diferente de la forma común más distribuida y más grande *Rhea americana* (véase cap. 17, fig. 17-9), ya que los ornitólogos consideraron que por sus diferencias esta ave no puede pertenecer al género *Rhea*.



FIG. 23-2. CARL VON LINNÉ. Carolus Linnaeus desarrolló el sistema binomial para designar a las especies de organismos y estableció las principales categorías que se usan en el sistema jerárquico de la clasificación biológica. Linnaeus nació con el nombre de Carl von Linné pero latinizó su nombre según la costumbre de la época.

En su diario de viaje, Darwin explica su confusión entre dos especies de ñandúes:

"Estando en puerto Deseado, en la Patagonia [...] Mr. Martens* mató de un tiro a un ave semejante a un avestruz; y yo la examiné, olvidando por el momento, y de la manera más singular, el tema de los Petisos** y pensé que era una forma juvenil del avestruz común. El ave fue cocinada y comida antes de que volviera mi memoria. Afortunadamente, se habían preservado la cabeza, el cuello, las patas, las alas, muchas de las plumas grandes y gran parte de la piel. A partir de estos restos se pudo reconstituir un espécimen casi perfecto, hoy expuesto en el museo de la Sociedad Zoológica. Gould, al describir esta nueva especie, me hizo el honor de darle mi nombre".

La clasificación jerárquica

La historia de la clasificación, al menos aquella que nos fue legada en forma escrita, comienza con Aristóteles. Este filósofo y naturalista aplicaba un método lógico para clasificar a los seres vivos. Ese método consistía en dividir las clases de objetos en dos grupos, preguntándose,

* Conrad Martens (1801-1878), artista del Beagle después de Augustus Earle.

** Darwin había oído a los gauchos hablar de un ave rara, más pequeña que el ñandú común pero muy similar en su apariencia. Si bien en la traducción se usó el término avestruz, el nombre correcto de esta ave sudamericana es ñandú o avestruz americana.



FIG. 23-3. DIFERENTES SUBESPECIES DE SERPIENTES AGKISTRODON CONTORTRIX. (a) *A. contortrix latincintus* (b) *A. contortrix mokasen* y (c) *A. contortrix contortrix*

por ejemplo, si eran seres vivos o no, si eran animales o no, es decir, se basaba en dicotomías. Luego desestimó este método para delimitar subgrupos por sus características morfológicas más evidentes y por su modo de reproducción, entre otros criterios.

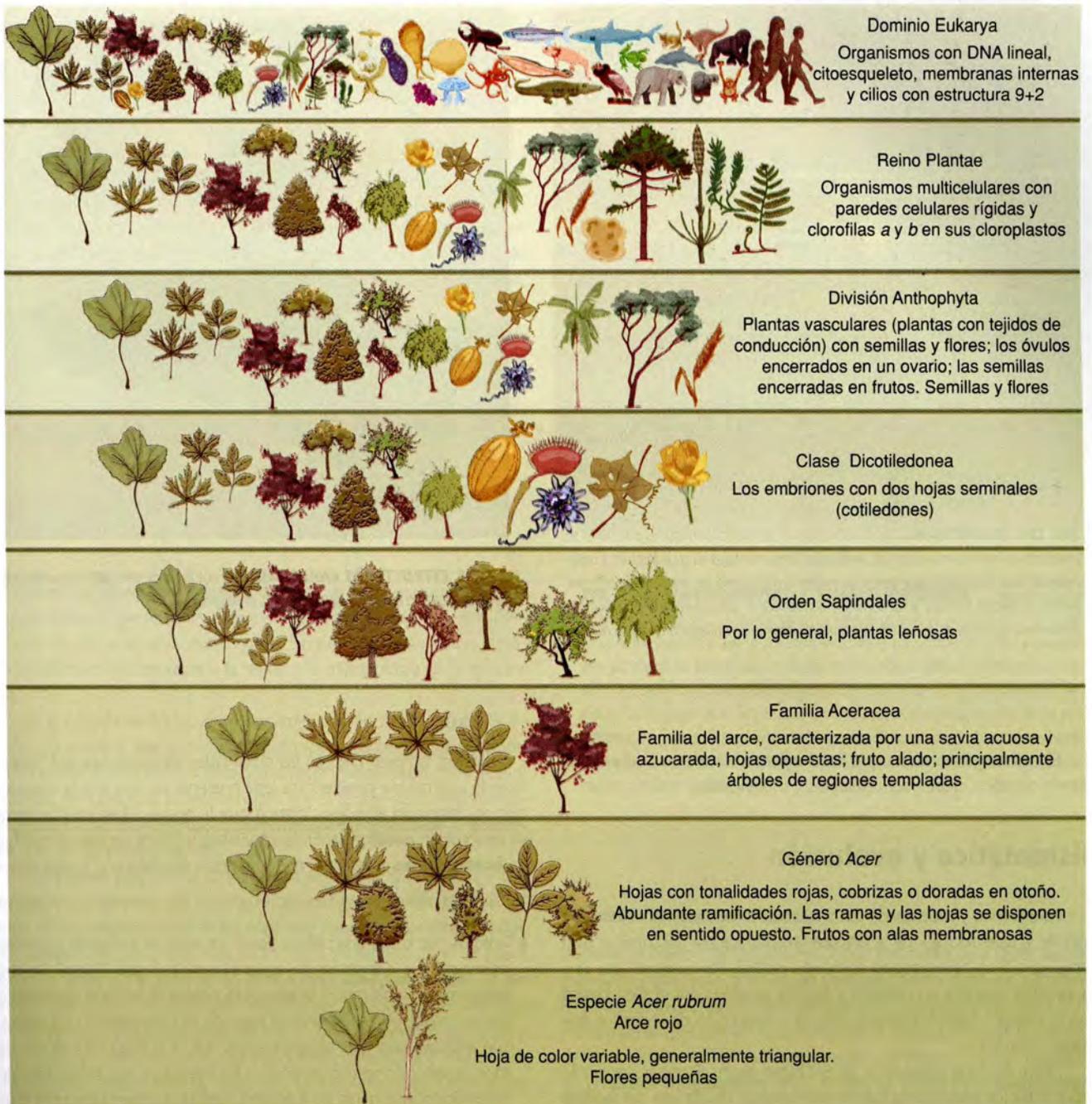
Como veremos en los capítulos siguientes, la clasificación de los seres vivos avanzó por distintos caminos de búsquedas y cuestionamientos a lo largo de los siglos. En 1813, el botánico suizo Augustin-Pyramus de Candolle (1778-1841) acuñó la palabra **taxonomía** (del griego *taxís* arreglo, colocación y *nomía*, ley) para designar el área del conocimiento que establece las *reglas* de una clasificación. La taxonomía permite organizar cualquier conjunto de objetos, ya sean libros de una biblioteca, viveres de una alacena o especies de un ecosistema. Pero en el siglo XIX, los taxónomos, enfrentados a la diversidad del mundo vivo, buscaban una clasificación que no sólo permitiera identificar y

asignar una ubicación a cada una de las formas vivientes sino que también reflejara el orden natural de esos organismos.

Las clasificaciones más tempranas de los seres vivos tenían una estructura definida y jerárquica, es decir, eran un sistema de grupos dentro de grupos. Esta clasificación jerárquica no es una consecuencia natural de la aplicación de reglas taxonómicas a cualquier conjunto de elementos, sino que obedece a las características particulares de los seres vivos. Si se ordenara la diversidad de recetas de cocina de un restaurante, difícilmente se generaría una clasificación jerárquica.

Linneo adoptó una jerarquía de siete niveles: *imperio*, *reino*, *clase*, *orden*, *género*, *especie* y *variedad*. Los naturalistas de la época reconocían dos reinos biológicos: vegetal y animal. Posteriormente, el mismo Linneo y otros taxónomos fueron eliminando algunas categorías y añadiendo otras intermedias. Los géneros fueron agrupados en familias, las

Cuadro 23-1. Clasificación jerárquica



familias en órdenes, los órdenes en clases y las clases en phyla (plural de phylum), tipo o divisiones. Estas categorías pueden a su vez subdividirse o agruparse en otras cuyo uso es menos frecuente, como tribus, superfamilias o subphyla.

Muchos biólogos reconocen hoy una categoría por encima del reino, el **dominio**. En el cuadro 23-1 se muestra el esquema clasificatorio de una especie perteneciente al dominio de los eucariontes. Para determinar que un individuo pertenece a una especie se requiere una gran cantidad de información y, como mencionamos, una clasificación jerárquica es una manera muy eficiente de manejar la información biológica.

En el sistema jerárquico de clasificación biológica, cada grupo o

taxón (por ejemplo, *Acer*) tiene asociada una categoría (en este caso, género) y un conjunto de atributos que determina la pertenencia de ciertos organismos a ese grupo.

Los taxónomos han discutido durante mucho tiempo las virtudes y las falencias de distintos métodos de clasificación y finalmente llegaron a un consenso:

Si se pretende llegar a una clasificación objetiva, ésta debería ser única y, para ser única, debería representar la historia evolutiva de los organismos que viven y han vivido en este planeta; una historia que, sin duda, será irreplicable.

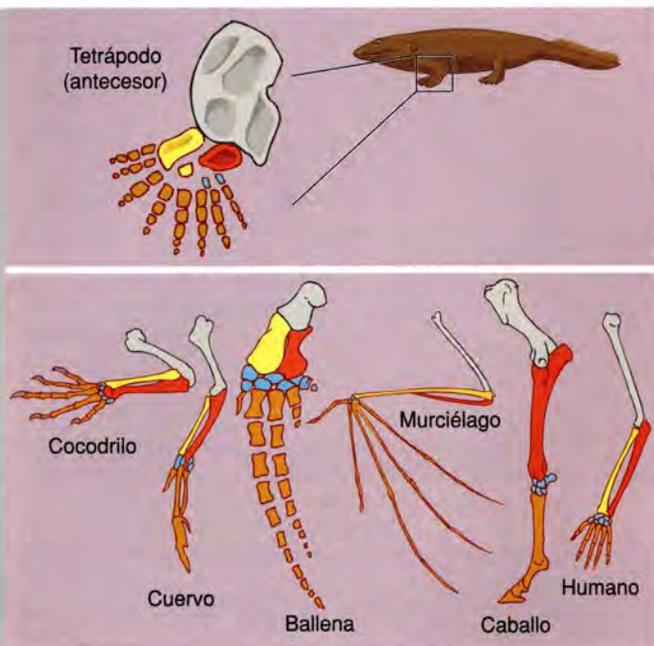


FIG. 23-4. HOMOLOGÍAS. Los distintos huesos de estas extremidades anteriores se muestran en color para indicar las similitudes fundamentales en su estructura y organización. Las estructuras que tienen un origen común, pero no necesariamente conservan la misma función, se denominan homólogas y constituyen una evidencia en favor de la hipótesis de que estas seis especies derivan de un mismo ancestro común.

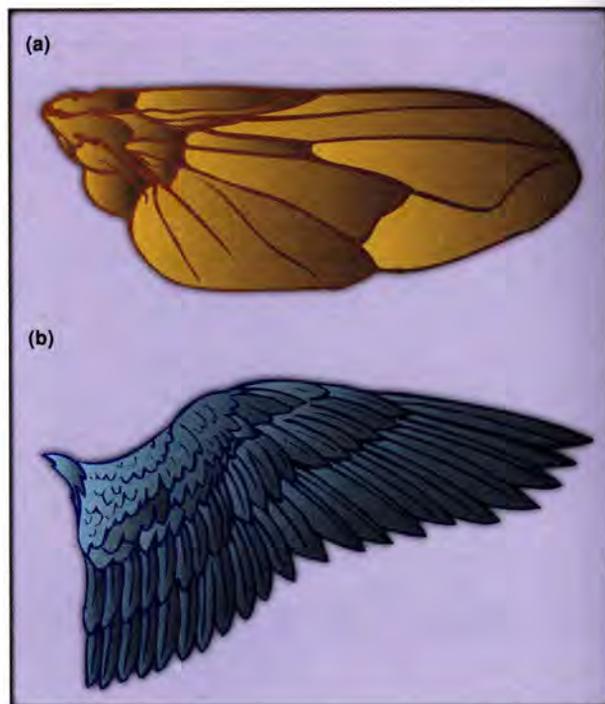


FIG. 23-5. ESTRUCTURAS ANÁLOGAS. Estos dos tipos de alas (a) de insectos y (b) de ave, constituyen ejemplos de estructuras análogas.

Sin embargo, veremos que las clasificaciones, como cualquier hipótesis científica, deben ser refutables y modificables.

Sistemática y evolución

Para Linneo y muchos de sus sucesores inmediatos, el objetivo último de la sistemática y de la práctica taxonómica era descubrir el plan con el que Dios había creado el mundo natural. Por ejemplo, una única vértebra repetida en número y formas variables era el plan básico que el Creador había formulado para la construcción de todos los animales cordados.

Después de la publicación de *El Origen de las Especies*, las similitudes entre los organismos fueron interpretadas desde una perspectiva biológica y muchas evidenciaron un origen ancestral común. Por ejemplo, el ala de un ave, la aleta de una ballena, la pata de un caballo y el brazo de un humano son características que, a pesar de tener funciones distintas —volar, nadar, correr y agarrar—, comparten un mismo patrón estructural: están formados por los mismos tipos de huesos (👁️ fig. 23-4). Estas estructuras similares y heredadas se denominan **homologías** y constituyen fuertes evidencias en favor de la hipótesis de que todos los tetrápodos compartimos un antecesor común. Las diferencias en las especializaciones de los miembros existentes entre distintos grupos son el resultado de presiones selectivas particulares de cada ambiente. Antes de Darwin, nadie había afirmado tan directamente que los organismos de un mismo grupo taxonómico son semejantes porque descienden de un ancestro común.

Darwin también discutió las dificultades clasificatorias que surgen cuando una misma característica está presente en dos o más especies que no tienen un antecesor común que la posea. Estas características se denominan **análogas**. En la actualidad, también reciben el nombre de **homoplasias** e incluyen convergencias, paralelismos y reversiones (👁️ fig. 23-5).

- Tanto un pez como una ballena tienen un aspecto fusiforme y Aristóteles sucumbió a la tentación de agrupar a ambos como "Peces". Sin embargo, cuando analizamos la estructura interna de ambos observamos que su morfología es diferente, el parecido es sólo externo. Una explicación evolutiva para esta observación es que, a lo largo de millones de años, la selección natural benefició a los individuos que tenían esta forma particular, que minimiza la fricción y agiliza la locomoción en el agua (véase fig. 19-5). Dado que estas similitudes surgieron a partir de ancestros diferentes, se denominan **convergencias** y, por ende, al proceso evolutivo responsable se lo conoce como *convergencia evolutiva* (véase cap. 21, Características similares: la evolución convergente).
- La similitud entre las faunas de marsupiales australianos y mamíferos sudamericanos es otro ejemplo elocuente de homoplasia debida, esta vez, a un proceso de **evolución paralela**. Si bien ambos grupos derivan de un ancestro mamífero común, las similitudes en estructuras morfológicas y en especializaciones ecológicas que se observan entre pares de especies pertenecientes a ambos grupos fueron adquiridas de manera independiente en taxones australianos (mamíferos metaterios) y sudamericanos (mamíferos euterios).



- La **reversión** de un carácter a un estado ancestral puede confundir al sistemático, ya que no todas las especies descendientes tendrán las mismas características. Un ejemplo de reversión evolutiva es la adquisición de dientes en la mandíbula inferior en algunas ranas. Normalmente, las ranas carecen de dientes aunque el ancestro común de ellas los poseía.

La distinción entre analogías y homologías es clave para una clasificación basada en el parentesco entre organismos. Mientras que la homología nos permite distinguir relaciones de ancestralidad y descendencia, las homoplasias constituyen un problema en el momento de reconocer similitudes compartidas por una historia evolutiva en común.

Si se pudiese agrupar a toda la diversidad de organismos vivos y extinguidos por medio de similitudes homólogas, la clasificación representaría la filogenia –o historia evolutiva– de todos los seres vivos que han surgido en este planeta. Esto es exactamente lo que intentan hacer los biólogos actuales.

El cladismo y el ideal monofilético

Darwin propuso que todos los organismos vivos –desde un alerce a un paramecio– pertenecen a un mismo árbol genealógico y que descienden de un único antecesor común. Sin embargo, estas ideas tardaron décadas en incorporarse a la teoría y la metodología de la taxonomía.

En la década de 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig (1913-1976) comenzó a elaborar una nueva propuesta para la clasificación que presentó en su notorio libro *Sistemática Filogenética*. Sus ideas y métodos, enriquecidos posteriormente por el aporte de numerosos investigadores, se conocen como **sistemática filogenética** o **cladismo** (del griego *clados*, rama).

El cladismo propone la construcción de grupos sistemáticos a través del reconocimiento de características exclusivas y *derivadas* de un grupo de organismos, es decir aquellas que permiten identificar a todos los miembros de un grupo más su ancestro inmediato. En el lenguaje cladístico, estas características se denominan **sinapomorfias**. En un sentido evolutivo, son caracteres homólogos heredados del ancestro común de todos los organismos de ese grupo. Por ejemplo, un ratón y un humano pertenecen ambos al taxón Mammalia porque ambos poseen mamas y pelos, características que no presenta ningún otro grupo y que todos ellos comparten, dado que el ancestro común de todos los mamíferos poseía tales características. De manera similar, los artrópodos tienen otras sinapomorfias, como exoesqueleto rígido, articulado y ojos compuestos.

Por el contrario, las **simplesiomorfias** constituyen características primitivas, que se mantienen presentes desde ancestros remotos. Si los grupos taxonómicos se construyeran por características compartidas no derivadas sino primitivas, es decir, por las simplesiomorfias, sería imposible generar grupos descendientes. Los mamíferos, además de las características derivadas propias del grupo –glándulas mamarias y pelos–, tienen características ancestrales que comparten con otros organismos, como la columna vertebral, que los incluye dentro de los cordados. Pero la columna vertebral está presente también en sapos, lagartos y aves. Por esta razón, si se consideraran las características compartidas ance-

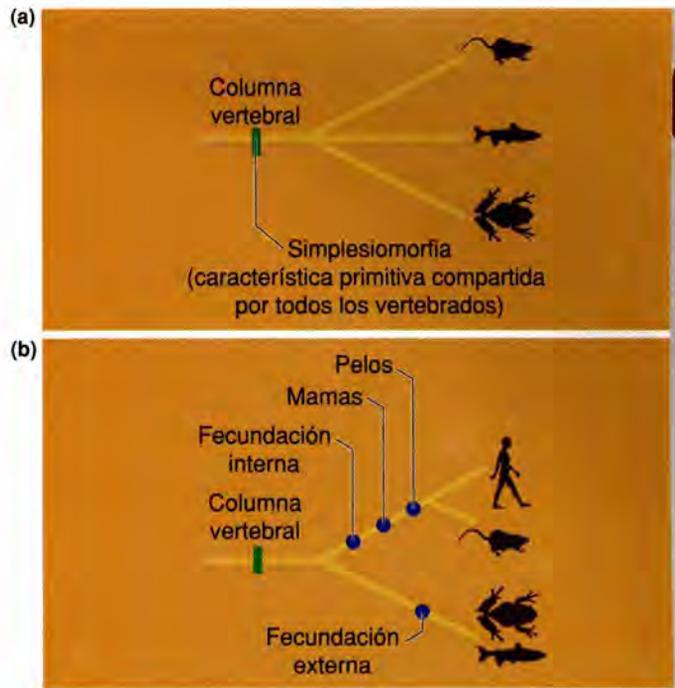


FIG. 23-6. SINAPOMORFIAS Y SIMPLESIOMORFIAS. Sinapomorfias y simplesiomorfias son conceptos relativos que se utilizan en referencia a un grupo taxonómico específico. (a) La columna vertebral es un carácter primitivo y compartido por todos los vertebrados, incluidos los mamíferos. (b) Las glándulas mamarias y los pelos constituyen sinapomorfias del taxón mamíferos que sirve para definirlos como grupo. A su vez, la columna vertebral es una sinapomorfia de los vertebrados en relación con el resto de los grupos. Si los grupos taxonómicos se definen por simplesiomorfias en lugar de sinapomorfias, todos los árboles colapsarían en un único nodo.

trales de un grupo de organismos, sería imposible establecer las relaciones de parentesco que existen particularmente entre los mamíferos (ver fig. 23-6). La sistemática filogenética o cladística propone la formación de grupos taxonómicos luego de la inspección de la distribución de los caracteres homólogos, tanto primitivos como derivados, en un **árbol filogenético**. Estos árboles se denominan **cladogramas** (ver ensayo 23-1, *Algunos elementos con los que se construye un cladograma*).

Cuando se representan las relaciones de un grupo de especies, muchas veces se obtienen varios cladogramas que narran diferentes historias evolutivas. En esos casos se escoge la hipótesis representada por el cladograma más *parsimonioso*, es decir, aquel que contenga o sume el menor número de pasos a lo largo de todas sus ramas. La parsimonia se basa en una premisa que propone que la mejor solución a un problema científico es aquella que menor número de suposiciones implícitas contenga.

Cuando un biólogo intenta ubicar la posición de una nueva especie en el árbol de la vida, analiza múltiples caracteres biológicos en busca de similitudes y diferencias con las especies ya descritas. Estos caracteres pueden ser de varios tipos: ecológicos, morfológicos, compor-



ENSAYO 23-1

Algunos elementos con los que se construye un cladograma

La imagen de un árbol con sus ramificaciones es un modelo bastante difundido que se utiliza para representar las relaciones de parentesco existente entre distintos *taxa*. Este modelo fue cambiando a lo largo de dos siglos y en la actualidad coexisten diversas formas de elaborar estos árboles. Ello se debe a que cada uno de esos modelos es el resultado de preocupaciones diferentes y, sobre todo, a que su construcción puede sustentarse en distintos marcos conceptuales. Para una interpretación adecuada del significado de una representación de este tipo, es necesario tener en claro tanto su propósito como el tipo de datos en los que se sustenta, así como los supuestos que fueron considerados para su construcción, lo que da lugar a diferentes tipos de diagramas. *Dendrograma* es una denominación neutra y general que no designa otra cosa que un diagrama ramificado. Un árbol de parentesco elaborado con un criterio sistemático evolucionista es una representación cuyo propósito es dar cuenta de las posibles conexiones genealógicas, las similitudes y la historia evolutiva de los grupos de organismos considerados. Por su parte, un *cladograma* es un dendrograma que se propone reflejar relaciones entre grupos hermanos y que fue construido según las definiciones y los criterios teóricos propuestos para el análisis cladístico. Un *fenograma* es un dendrograma construido a partir de distancias entre *taxa*, sin asumir hipótesis filogenéticas a priori —que tampoco realizan otros métodos como la cladística— ni tener la pretensión de reflejar una genealogía de los grupos incluidos, sino representar su parecido global respecto de los caracteres considerados. Finalmente, un *filograma* es un cladograma cuyo largo de ramas es proporcional a la divergencia entre taxones, es decir, a la cantidad de cambios que refleja el análisis cuantitativo y cualitativo de los caracteres incluidos en el análisis.

Un árbol filogenético constituye un diagrama *dicotómico*, es decir que cada rama puede dar lugar a dos ramas nuevas, en el que el *nodo* es el punto de encuentro entre estas tres ramas. El árbol puede tener o no *raíz*, es decir, puede incluir o no la representación del posible ancestro de toda la muestra elegida (véase fig. 1). Un árbol con raíz tiene un componente temporal, ya que nos permite conocer qué grupos divergieron antes que otros.

La etapa de partida para la construcción de un árbol incluye la definición del problema filogenético, es decir, la delimitación del grupo de interés o *grupo interno*. Para llevar a cabo esta tarea, se debe delimitar la muestra de grupos cuyas relaciones serán analizadas (muestra taxonómica) y seleccionar un *grupo externo* al conjunto de la muestra de interés. El grupo externo permite establecer el estado primitivo (ancestral) de un carácter dado y sus estados derivados (presentes en los descendientes) estableciendo la polaridad primitivo/derivado, es decir, el sentido de transformación de los estados de un mismo carácter.

Además del grupo externo, se debe elegir y/o detectar los caracteres que serán informativos para abordar la cuestión planteada. En algunos casos, el análisis preliminar de la variabilidad de los caracteres lleva a modificar la delimitación de la muestra taxonómica.

Una vez seleccionados los caracteres que sustentarán el análisis, éstos se deben codificar, es decir, deben definirse sus estados como presencia o ausencia de un carácter —en caso de que sean caracteres aislados— o en rangos o clases —en caso de ser caracteres cuantitativos— que también permitan identificarlos como presencias o ausencias. Con estos datos se construirán luego matrices cuyo análisis —mediante uno o más algoritmos— permitirá establecer los árboles posibles. Según el número de taxones considerado, existirá un número determinado de árboles posibles. Por ejemplo, para tres taxones, de los cuales uno se establece como grupo externo, existen tres árboles enraizados posibles (véase fig. 2).

El paso final es evaluar cada uno de esos árboles aplicando un criterio de elección. En cladística se usa el criterio de parsimonia, es decir, el que involucra el menor número de cambios, pero existen otros criterios posibles, por ejemplo, probabilísticos. En el caso de los filogenetistas evolucionistas, el árbol debe reflejar las hipótesis evolutivas asumidas a priori.

Conforme el criterio de los cladistas, la elección debe privilegiar el árbol más corto, es decir, aquel que incluya el menor número de pasos de transformación de caracteres. Un árbol así construido permite:

- La identificación de los caracteres que definen cada uno de los nodos del árbol obtenido (las sinapomorfias o caracteres derivados compartidos).
- La identificación de estados homoplásicos (es decir, la similitud que no indica ancestralidad compartida) y eventualmente la formulación de conclusiones sobre el modo de evolución de los caracteres.
- Sustentar una clasificación basada en grupos "naturales", lo cual le otorga mayor poder predictivo.

Para la construcción de la matriz, la aplicación de algoritmos matemáticos que permitan elaborar diagramas ramificados y la comparación de árboles se utilizan diversos programas informáticos que permiten identificar el árbol más parsimonioso.

En todos los casos, como veremos a lo largo de toda la Sección 5, los árboles son herramientas provisionales que resultan de la aplicación de enfoques teóricos siempre en revisión y en debate, de modo que constituyen hipótesis tentativas. Por otra parte, como la evolución procede a diferentes ritmos y de diferente modo, cuando se trata de distintos tipos de caracteres, las reconstrucciones filogenéticas más robustas serán aquellas que se sustenten en el análisis de diversos tipos de caracteres: morfológicos, ecológicos, fisiológicos, moleculares, entre otros posibles.

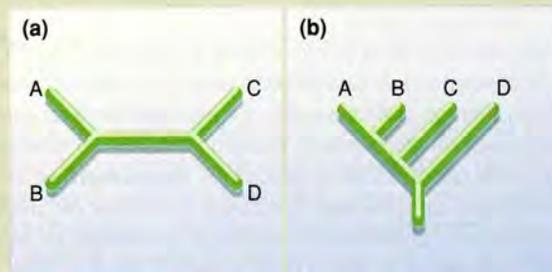


Fig. 1. En (a) se representa un árbol no enraizado y en (b) un árbol enraizado. Ambos representan una de las posibles relaciones entre los taxones A, B, C y D.

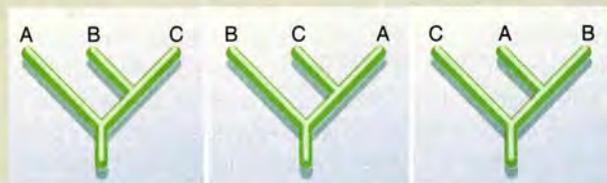


Fig. 2. Para tres taxones, existen tres topologías posibles de árbol enraizado.

tamentales, reproductivos, fisiológicos o moleculares, pero deben codificarse genéticamente, es decir que su expresión no es sólo el producto de la variación ambiental.

Históricamente, las características morfológicas —aquellas que determinan la forma y la estructura de las diversas partes de un organismo— organizaron las ramas principales del árbol de la vida. No obstante, y a pesar de que en muchos casos son más fáciles de observar, el número de características morfológicas suele ser limitado, por lo que muchas veces no son suficientes para resolver un problema sistemático. En los últimos años, las ramas principales de los árboles filogenéticos fueron cambiando de posición y se fueron agregando nuevas ramas más pequeñas debido al empleo de técnicas de biología molecular que permiten analizar miles de caracteres a través de las secuencias de aminoácidos y de nucleótidos de genomas de organismos tan diversos como bacterias, protistas, plantas, hongos y animales.

Una vez seleccionados y ordenados los caracteres, los biólogos construyen con ellos una hipótesis de las relaciones de parentesco entre las especies y la representan mediante un árbol filogenético, en el que cada punto de ramificación o nodo contiene las características de un ancestro hipotético e indica un evento *cladogenético* o de separación de dos linajes evolutivos. En el extremo final de cada rama se sitúa cada uno de los taxa incluidos en el análisis.

Si el biólogo aplica los criterios seguidos por la sistemática filogenética recién mencionados, su árbol representa un cladograma y cada nodo, junto con las especies derivadas de esa ramificación, constituye un **grupo monofilético** (👁️ fig. 23-7a).

Así, un género cualquiera debería contener exclusivamente a las especies que han descendido del ancestro común más cercano a todas las especies que constituye ese género y una familia contiene sólo a los géneros que han derivado de la especie ancestral más cercana a todas las especies que constituyen esa familia.

Estos requerimientos no son caprichosos. Los agrupamientos, o taxa, generados de este modo, si bien representan hipótesis transitorias que los investigadores postulan para avanzar en su tarea de clasificación, intentan a la vez representar unidades históricas con un pasado único, exclusivo e irrepetible. A estos taxa se los denomina **clados**.

Cuando una clasificación no respeta el requerimiento de que los grupos sean monofiléticos —por considerar otros criterios de clasificación para sus propósitos sistemáticos—, los agrupamientos taxonómicos resultantes no corresponden a grupos históricos, descendientes de un ancestro común. En ese caso, los taxa pueden ser **parafiléticos** —cuando incluyen al ancestro común de todos los organismos que posee el taxón pero excluye a uno o más de sus descendientes— o **polifiléticos** —cuando agrupan a especies descendientes de distintos ancestros— (👁️ fig. 23-7b). Los taxa parafiléticos y los polifiléticos no representan unidades históricas y por esa razón los cladistas no los consideran válidos.

Como ya mencionamos, las homoplasias dificultan la tarea del sistemático en el momento de construir clasificaciones genealógicas basadas en las relaciones de ancestralidad y descendencia. Así, las características que surgen como adaptaciones convergentes a un mismo modo de vida suelen contribuir a la construcción de grupos polifiléticos. Por otro lado, la divergencia evolutiva extrema de un grupo de especies suele llevar a la construcción de grupos parafiléticos. A diferencia del cladismo, otras escuelas sistemáticas como la feneticista y evolucionista, que veremos a continuación, toleran en distinto grado la definición de grupos parafiléticos o polifiléticos en sus clasificaciones. Las classifica-

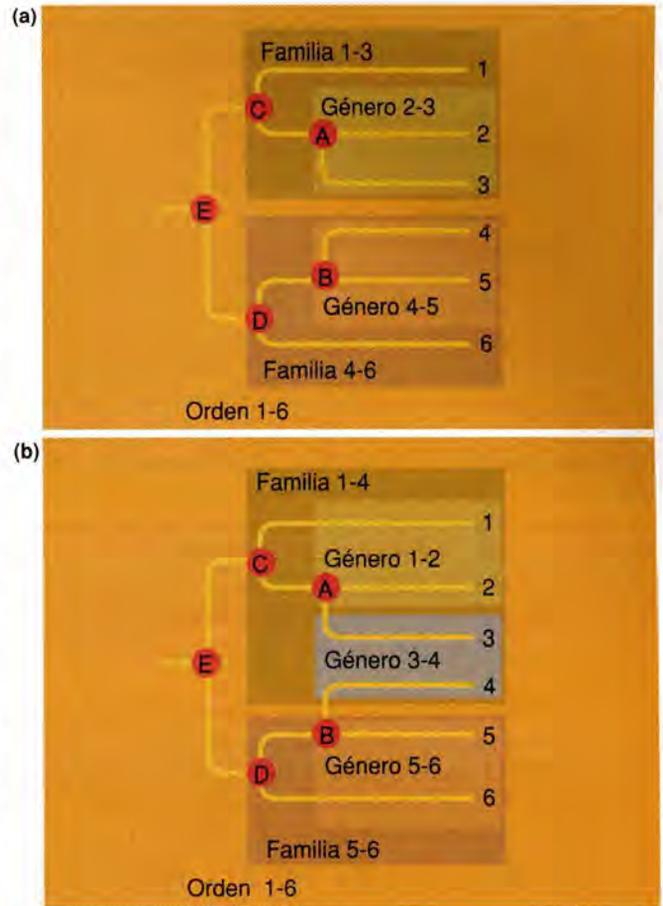


FIG. 23-7. GRUPOS MONOFILÉTICOS, PARAFILÉTICOS Y POLIFILÉTICOS. (a) La designación de grupos monofiléticos se realiza luego de reconstruir las relaciones de ancestralidad y descendencia de un grupo de especies. Los nodos (A-E) no representan a especies vivas o extinguidas, sino al conjunto de caracteres que comparten las especies que descienden de ese nodo. El nodo A contiene las características que comparten las especies 2 y 3; por ello puede reconocerse un grupo monofilético denominado género 2-3. El nodo C contiene los caracteres compartidos por dos géneros distintos, el género monoespecífico 1 y su grupo hermano, el género 2-3. Por ello, el taxón monofilético que contiene a todos los descendientes del nodo C merece un rango más inclusivo, el de familia 1-3. Con la misma lógica, el nodo E contiene la serie de caracteres que permite reconocer a las seis especies como pertenecientes a un mismo grupo histórico, el orden 1-6. (b) Cuando los taxa se construyen en ausencia de esta lógica, pueden ser parafiléticos, como en el caso de los géneros 1-2, 5-6 y la familia 5-6, o polifiléticos, como en el caso del género 3-4 y la familia 1-4. Obsérvese que los grupos parafiléticos contienen al ancestro de todas sus especies descendientes pero excluyen al menos a uno de sus descendientes. Los polifiléticos, sin embargo, no contienen al ancestro común de ninguna de las especies que abarcan.

ciones que presentamos en este libro intentan (hasta donde el conocimiento científico actual lo permite) representar agrupamientos monofiléticos derivados de los principios clasificatorios propuestos por la sistemática filogenética.

Otras escuelas sistemáticas

La teoría sistemática se nutrió del aporte y la discusión de taxónomos de diferentes escuelas: **cladistas**, **feneticistas** y **evolucionistas**.

Si bien en la actualidad el cladismo es la escuela a la que adhieren la mayor parte de los biólogos, las otras dos concepciones sistemáticas tuvieron un papel fundador esencial en relación con los métodos y los principios que se utilizan actualmente.

- La escuela fenética argumenta que una clasificación es tanto más informativa cuanto mejor refleja la similitud global de un grupo de especies. Los feneticistas representan sus hipótesis de clasificación por medio de fenogramas que no necesariamente coinciden con la filogenia de un grupo. Sin embargo, consideran que cuanto mayor sea el número de caracteres utilizados en la construcción de un fenograma, mayor será la concordancia entre éste y la filogenia. Así, incluyen en sus clasificaciones a grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos. Los feneticistas han desarrollado una gran cantidad de metodologías numéricas que constituyen lo que se conoce como **taxonomía numérica**, muchas de las cuales siguen vigentes y son útiles para resolver un gran número de problemas taxonómicos. A diferencia del cladismo, la taxonomía numérica sirve para agrupar, por parecido global, cualquier sistema de objetos, tanto biológicos como no biológicos. Las técnicas fenéticas han servido a los genetistas, antropólogos y lingüistas para construir una historia hipotética acerca de la diferenciación de las poblaciones y la evolución del lenguaje humano.
- La escuela evolucionista sostuvo durante años que una clasificación debe considerar tanto las relaciones de parentesco como la similitud fenotípica global, evitando los agrupamientos polifiléticos pero aceptando tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Según los evolucionistas, la divergencia morfológica extrema de un linaje como consecuencia de la conquista de un nuevo nicho ecológico debe estar reflejada en la clasificación. Por ejemplo, Aves es un grupo monofilético que deriva de un ancestro reptiliano. Desde una perspectiva cladista, Aves debería estar incluida dentro de Reptiles. Sin embargo, la escuela evolucionista considera que la conquista del aire por parte de las aves es un carácter suficientemente importante como para situarlas en un grupo separado. De acuerdo con el criterio cladista, si se excluye a las Aves, el grupo Reptiles sería parafilético.

Las propuestas de clasificación de las distintas escuelas no son adecuadas para todos los propósitos sistemáticos. La consistencia lógica del cladismo se quiebra si se tienen en cuenta los procesos de transferencia horizontal de genes entre organismos de diversas especies como ocurre en las bacterias (véase cap. 13). Las consecuencias evolutivas de esta transferencia de genes se pueden visualizar en un árbol filogenético como un patrón reticulado en el que las ramas están interconectadas horizontalmente. La evolución reticulada de un grupo de especies es un verdadero problema para el reconocimiento de grupos monofiléticos.

Aunque la escuela cladista presenta una consistencia lógica más robusta y menos subjetiva que las otras escuelas, es importante recordar que sus clasificaciones son hipótesis históricas realizadas sobre un conocimiento incompleto del mundo natural y que, como en cualquier disciplina científica, esas hipótesis son perfectibles.

La sistemática molecular

La reconstrucción filogenética y la clasificación sistemática dependieron, durante años, de la experiencia, la sabiduría y el buen criterio de

especialistas dedicados al estudio de grupos específicos. Sin embargo, los caracteres morfológicos utilizados para la clasificación de un grupo eran poco o nada comparables con los de otro grupo. Los caracteres que utiliza un entomólogo para estudiar insectos no ayudan a resolver un problema de la clasificación de un grupo de hongos; un sistemático de plantas tiene el mismo problema tanto con un entomólogo como con un microbiólogo dedicado a protozoos y algas. Esta parcelación del conocimiento sistemático se debía a la ausencia de "marcadores comunes" de diversidad biológica. Con el advenimiento de las técnicas moleculares en el análisis de la variación de macromoléculas surgieron diferentes marcadores "universales" del cambio evolutivo. La electroforesis y la secuenciación de proteínas aportaron las primeras soluciones. La secuenciación de ácidos nucleicos y la aplicación de la hibridación de DNA y el análisis de los polimorfismos de fragmentos de restricción permitieron buscar homologías en el nivel más básico de la organización biológica: el de los ácidos nucleicos (véase cap. 14). Para algunos especialistas, la construcción de una filogenia de todos los seres vivos que condujera a una clasificación única, total y objetiva parecía estar cada vez más cerca.

Secuenciación de macromoléculas y reloj molecular

Una de las primeras proteínas analizadas en los estudios de sistemática molecular fue el citocromo *c*, un importante componente de la cadena de transporte de electrones (véase cap. 5, fig. 5-10). Investigadores de varios laboratorios secuenciaron el citocromo *c* de diversos organismos y comparando esos resultados construyeron la filogenia de las especies estudiadas. A partir del análisis de la variación de distintas proteínas en diferentes organismos, un grupo de biólogos evolutivos, pertenecientes a la corriente neutralista (véase cap. 18, La variabilidad y la aptitud), sugirió que las distintas formas de una misma proteína, dada por su secuencia de aminoácidos, no son producto de la selección natural. Sus estudios sugieren que los cambios de aminoácidos en las proteínas ocurren a una tasa constante y que las variantes alélicas de una misma proteína son producto de la acumulación de cambios aleatorios que no otorgan ventajas ni desventajas selectivas, es decir, son neutros. Los neutralistas propusieron usar la acumulación de cambios en la secuencia como un *reloj molecular* de la evolución. El reloj molecular permite estimar el tiempo de divergencia entre un par de especies a través de la magnitud de las diferencias acumuladas en la secuencia de aminoácidos de ciertas proteínas estudiadas en ambas especies. Para una proteína dada, habrá más diferencias en la secuencia de aminoácidos entre dos especies que hayan divergido hace 200 millones de años que entre dos que lo hayan hecho hace 50 millones de años.

La velocidad del cambio estimado por el reloj molecular varía de acuerdo con la importancia del papel de la proteína considerada en el organismo y también en relación con la funcionalidad de las diferentes partes de la proteína. Por ejemplo, en el caso de las histonas —involucradas en el empaquetamiento del DNA de los eucariontes—, toda la molécula está comprometida en la formación de nucleosomas (véase cap. 11, fig. 11-8). Es muy probable que cualquier cambio en la secuencia de una histona resulte deletéreo para el organismo que lo porte. No es sorprendente saber que las histonas se caracterizan por una tasa de cambio en extremo baja y proveen un reloj molecular muy lento. En contraste, la subunidad beta de la hemoglobina —que participa en el transporte de oxígeno en la sangre— puede acumular una gran cantidad de cambios fuera de la región de interacción de sus aminoácidos con el grupo hemo, ya que esos cambios no afectan su funcionalidad. Esta región puede soportar una cantidad mayor de cambios por unidad de

tiempo en relación con las histonas o con la región que interactúa con el grupo hemo. De aquí que provea un reloj más rápido.

Con el advenimiento de la técnica de secuenciación de ácidos nucleicos (véase cap. 14, fig. 14-14) se abandonó el uso de la secuenciación de proteínas para estimar relaciones evolutivas, sobre todo porque la secuenciación de ácidos nucleicos es técnicamente más fácil y menos costosa.

Las secuencias de nucleótidos que codifican proteínas son en sí mismas portadoras de mutaciones y de ellas depende la velocidad del reloj. El estudio de distintas secuencias de DNA y RNA permitió encontrar marcadores o relojes moleculares que trabajan a velocidades altas, medianas y bajas y que se utilizan para estimar las relaciones filogenéticas de distintos conjuntos de organismos. Los marcadores moleculares con tasas de evolución altas se utilizan para establecer las relaciones de parentesco de organismos que han divergido en tiempos relativamente cortos. Por ejemplo, la variación en el número de pequeñas secuencias repetitivas no codificantes por lo común se utiliza para resolver casos judiciales de paternidad. Marcadores lentos, en cambio, sirven para reconocer las relaciones de ancestralidad y descendencia de grupos de organismos con centenares o miles de millones de años de divergencia. Por ejemplo, el análisis de moléculas de RNA ribosómico ha permitido, por primera vez, comenzar a conocer las relaciones de parentesco derivadas de la raíz más profunda del árbol de la vida, las diferencias entre dominios y, dentro de ellos, entre los reinos.

Bioinformática y genómica comparada

El advenimiento de técnicas robotizadas de secuenciación ha llevado a la acumulación masiva de secuencias biológicas en bases de datos de genes (GeneBank), de proteínas (Swiss-prot) y de genomas completos (Gold). En la actualidad, la secuenciación de genomas de organismos procariontes se realiza de rutina, lo cual ha permitido poner en marcha diversos proyectos de secuenciación de genomas completos de organismos eucariontes. En esta nueva etapa, el desafío consiste en interpretar esta virtual avalancha de información biológica, lo cual constituye una tarea que sólo es posible con la ayuda de herramientas informáticas. En respuesta a la necesidad de encontrar un sentido a esta enorme masa de información surgió la **bioinformática**, un producto de la fusión de la biología, la química, la matemática, la física, la ingeniería y la computación. Dentro de la bioinformática, la *genómica comparada* (véase cap. 11, recuadro 11-3) la *filogenómica* (la utilización de herramientas filogenéticas para analizar la información contenida en los genomas) y la *proteómica* (estudio comparativo de conjuntos de proteínas) se están transformando en respuestas eficientes para problemas sistemáticos de difícil solución. Por ejemplo, la concatenación de la información de genes o proteínas en una misma matriz de información biológica, con cientos, miles o decenas de miles de caracteres de especies diferentes, permite establecer con máxima certeza las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas.

La clasificación de los reinos y los dominios

Por muchos años, después de que se consolidara el Sistema Natural establecido por Linneo, sólo se aceptó la existencia de dos reinos, el de los animales y el de las plantas. Pero con el desarrollo del microscopio se descubrió una enorme cantidad de microorganismos cuya cla-

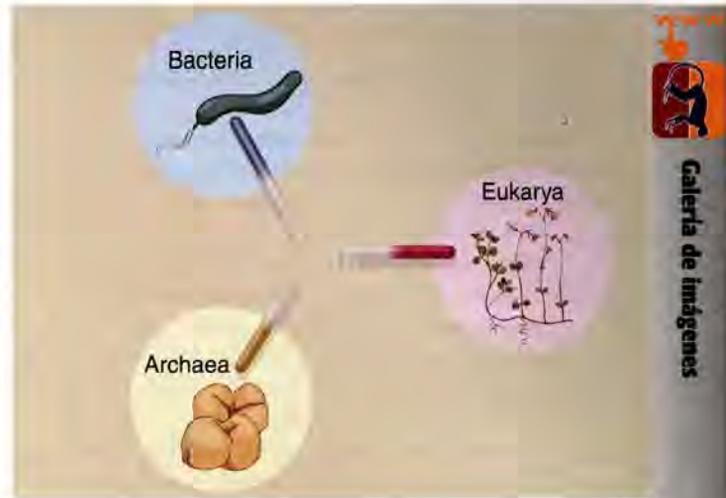


FIG. 23-8. TRES DOMINIOS. La estructura filogenética de la diversidad biológica propuesta por Carl Woese a partir de la secuenciación de rRNA. Claramente se distinguen tres grupos monofiléticos distintos que corresponden a los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya.

sificación se hacía cada vez más necesaria. El evolucionista alemán Ernst Haeckel (1834-1919) propuso, a finales del siglo XIX, la construcción de un tercer reino constituido por microorganismos, el de los Protistas. Haeckel reconoció que algunos de estos microorganismos carecían de núcleo celular y los denominó Monera. Posteriormente, en 1956, el botánico estadounidense Herbert Copeland (1902-1968) propuso la creación de un reino para Monera que eran, naturalmente, las bacterias. Los hongos fueron los últimos organismos que merecieron la creación de un reino, al que se llamó Fungi. En 1959, el fundador de este reino, el ecólogo estadounidense Robert Whittaker (1924-1980) propuso una clasificación general de los seres vivos en cinco reinos: Monera (bacterias), Protista (protozoos), Fungi (hongos), Animalia y Plantae. En 1978, Whittaker y Lynn Margulis propusieron modificar esta clasificación, conservando el número de reinos pero incluyendo dentro del antiguo grupo Protistas a las algas. Este nuevo reino fue denominado Protoctista; sin embargo, gran parte de la literatura científica siguió utilizando la denominación Protista. La nueva clasificación en cinco reinos incluye a Monera (bacterias), Protoctista o Protista (algas, protozoos, mohos del limo y otros organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), Fungi (líquenes y hongos), Animalia (vertebrados e invertebrados) y Plantae (musgos, helechos, coníferas y plantas con flor).

Hasta 1977, el reino se consideraba la categoría sistemática más inclusiva, es decir, más abarcativa. Sin embargo, la secuenciación de moléculas presentes en todos los organismos que cambian a tasas extremadamente bajas, como la subunidad pequeña del rRNA, llevó al microbiólogo estadounidense Carl Woese y a sus colaboradores a la construcción de un árbol filogenético único en el cual se diferencian tres linajes evolutivos principales (véase fig. 23-8). Woese propuso una nueva categoría, el dominio, que abarca a cada uno de estos linajes. Los tres dominios constituyen grupos monofiléticos y se denominan Bacteria, Archaea y Eukarya. El cambio propuesto por Woese resalta las diferencias, hasta ahora ocultas, entre procariontes. Monera es un grupo polifilético que debería descartarse de la clasificación biológica. En el

sistema de Woese, Archaea y Bacteria son dominios distintos de organismos procarióticos. El dominio Eukarya agrupa, según esta clasificación, a los restantes reinos de eucariontes (véase cap. 24, cuadro 24-1).

La clasificación de Woese, como cualquier clasificación cladística, se basa en el orden de ramificación de los linajes durante la historia evolutiva. Sin embargo, como vimos, no todos los taxónomos acuerdan con este principio clasificatorio y las disidencias se acentúan cuando se trata de los taxa más inclusivos de la clasificación biológica. El árbol de la vida está sometido, como todas las hipótesis en biología, a constantes revisiones y modificaciones. Las posiciones de ramas que hasta hace poco tiempo se creía que eran inamovibles están siendo reordenadas y debatidas por sistemáticos con nuevos y mejores datos.

Una propuesta alternativa de Margulis reconoce cinco reinos como taxones más inclusivos de la clasificación biológica, al colocar los dominios Archaea y Bacteria de Woese como subreinos dentro del reino Procarota. Por otra parte, el biólogo inglés Thomas Cavalier-Smith propone dos imperios, el imperio Bacteria y imperio Eukaryota con un total de ocho reinos. Como es fácil notar, ninguna de estas dos alternativas reconoce los agrupamientos monofiléticos derivados del árbol de Woese. Las clasificaciones cladísticas, aunque puedan narrar historias evolu-

tivas incompletas en términos biológicos, son hipótesis que pueden ser contrastadas en cualquier rango de la jerarquía biológica.

En los próximos capítulos presentaremos la diversidad de los seres vivos siguiendo una clasificación filogenética basada en el análisis cladístico. Partiendo del árbol general de la figura 23-8 que surge de la propuesta de Woese, recorreremos cada rama, deteniéndonos para explorar brevemente las características más sobresalientes de diferentes grupos de organismos. En todos los casos, nuestra mirada estará dirigida a las características derivadas propias de cada grupo, es decir, a las sinapomorfias. Así, analizaremos la diversidad biológica siguiendo las relaciones de parentesco.

Aunque de esta manera en muchos casos abandonamos la clasificación tradicional, nos referiremos a ella en diversos puntos de nuestro recorrido. Las ramas de los árboles por las que más transitaremos no fueron elegidas por contener grupos más importantes o más abundantes, sino simplemente porque ilustran ejemplos que consideramos interesantes. Como vimos, no hay acuerdo entre los científicos en un único árbol que incluya a todos los seres vivos y muchas veces los distintos árboles son contradictorios. En consecuencia, para avanzar, hemos debido elegir ciertas hipótesis, pero es importante tener en cuenta que existen otras hipótesis alternativas y, a su vez, que aun aquellas que en la actualidad reúnen mayor consenso pueden cambiar rápidamente.

En síntesis

La necesidad de una clasificación

1. La sistemática es la disciplina científica que estudia la diversidad de los seres vivos e intenta clasificarlos mediante un sistema ordenado.
2. Las clasificaciones son hipótesis que los biólogos ponen a prueba continuamente a través de su trabajo. Se valen de un sistema de clasificación para nombrar y agrupar a las especies conocidas de una manera lógica, objetiva, consistente y no redundante.

¿Qué es una especie?

3. Ernst Mayr describió a una especie biológica como "un grupo de poblaciones naturales cuyos individuos se cruzan entre sí exitosamente de manera real o potencial y que están reproductivamente aislados de otros grupos". Para que surja una nueva especie, se debe establecer algún mecanismo de aislamiento reproductivo.
4. El concepto biológico de especie falla cuando la reproducción involucra poco o mucho intercambio sexual. Las plantas que se reproducen en forma asexual o que forman híbridos fértiles con otras especies y las bacterias, con su variedad de formas de intercambio genético, no se ajustan a esta definición.
5. Las subespecies son poblaciones de una misma especie, que presentan diferencias genéticas, comportamentales o morfológicas. Si logran desarrollar mecanismos de aislamiento reproductivo, pueden llegar a constituir especies biológicas verdaderas.

La clasificación jerárquica

6. La historia de la clasificación de los seres vivos comienza con Aristóteles, que los dividió, entre otros criterios, por sus caracte-

rísticas morfológicas y sus formas de reproducción. En 1813, Augustin-Pyramus de Candolle acuñó la palabra taxonomía para designar el área del conocimiento que establece las reglas de una clasificación. Las características particulares de los seres vivos condujeron a que las clasificaciones más tempranas tuvieran una estructura definida y jerárquica.

7. En el siglo XVIII, Linneo adoptó una jerarquía de siete niveles: imperio, reino, clase, orden, género, especie y variedad. También diseñó el sistema binomial, un sistema de nomenclatura que asigna a cada especie un nombre que consta de dos partes: el nombre genérico y un epíteto específico. Muchos biólogos reconocen una categoría por encima del reino: el dominio.
8. Los taxónomos contemporáneos coinciden en que una clasificación objetiva debe ser única y representar la historia evolutiva de los organismos que viven y han vivido en este planeta.

Sistemática y evolución

9. Después de la publicación de *El Origen de las Especies*, las estructuras similares presentes en distintos organismos fueron interpretadas desde una perspectiva biológica y muchas evidenciaron un origen ancestral común. Tales estructuras, similares y heredadas, se denominan homologías.
10. Las analogías u homoplasias son las características presentes en dos o más especies que no tienen un antecesor común que la posea. Incluyen convergencias (similitudes surgidas entre grupos con ancestros diferentes), paralelismos (estructuras morfológicas similares, adquiridas de manera independiente entre grupos de parentesco cercano) y reversiones (de un determinado carácter a otro ancestral).

En síntesis (Cont.)

11. La distinción entre analogías y homologías es clave para una clasificación basada en el parentesco entre organismos. Si se pudiera agrupar toda la diversidad de los organismos vivos y extinguidos por medio de similitudes homólogas, la clasificación representaría la historia evolutiva de los seres vivos que habitan o han habitado este planeta.

El cladismo y el ideal monofilético

12. Darwin propuso que todos los organismos vivos descienden de un único antecesor común y pertenecen a un mismo árbol genealógico. Durante años, los taxónomos se resistieron a aceptar esta idea.
13. En la década de 1950, W. Hennig comenzó a elaborar una nueva propuesta para la clasificación. En su forma actual, sus ideas se conocen como sistemática filogenética o cladismo.
14. El cladismo propone la construcción de grupos sistemáticos a través del reconocimiento de sinapomorfias, nombre que reciben las características exclusivas y derivadas. Estas características permiten identificar a todos los miembros de un grupo y a su ancestro inmediato. Las simplisimorfias, en cambio, son características primitivas que se mantienen presentes desde tiempos remotos y que no podrían usarse para generar grupos descendientes.
15. La sistemática filogenética o cladística estudia la distribución de los caracteres homólogos, tanto primitivos como derivados, y propone la formación de grupos taxonómicos que constituyen árboles filogenéticos o cladogramas.
16. Mediante el análisis de múltiples caracteres, los biólogos construyen hipótesis de relaciones de parentesco que pueden dar origen a diversos cladogramas. En tales casos, se escoge el más parsimonioso. Cada punto de ramificación contiene las características de un ancestro hipotético e indica un evento cladogenético (separación de dos linajes evolutivos). Cada nodo, junto con las especies derivadas de esa ramificación, es una unidad histórica y constituye un grupo monofilético.
17. Los taxa parafiléticos incluyen al ancestro común de todos los organismos que posee el taxón, pero excluye a uno o más de sus descendientes; los polifiléticos agrupan a especies descendientes de distintos ancestros. Los cladistas no consideran válidos estos tipos de taxa, ya que no representan unidades históricas.

Otras escuelas sistemáticas

18. La escuela feneticista argumenta que una clasificación es tanto más informativa cuanto mejor refleja la similitud global de un grupo de especies. Representa sus hipótesis de clasificación por medio de fenogramas, que no necesariamente coinciden con la filogenia de un grupo. Desarrollaron una gran cantidad de metodologías que constituyen la taxonomía numérica.
19. La escuela evolucionista sostuvo durante años que una clasificación debe considerar tanto las relaciones de parentesco como la similitud fenotípica global, evitando los agrupamientos polifiléticos pero aceptando tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Sostiene que la divergencia morfológica de un linaje como consecuencia de la conquista de un nuevo nicho ecológico debe estar reflejada en la clasificación.

20. La escuela cladista es la más aceptada por los biólogos. Sin embargo, aunque sus clasificaciones presentan una consistencia lógica más robusta y menos subjetiva que las otras escuelas, es importante recordar que sus clasificaciones son hipótesis históricas perfectibles, realizadas sobre un conocimiento incompleto del mundo natural.

La sistemática molecular

21. La electroforesis y la secuenciación de proteínas aportaron las primeras soluciones en la búsqueda de marcadores universales del cambio evolutivo. La aparición de los métodos de secuenciación de los ácidos nucleicos, hibridación del DNA y análisis de los polimorfismos de fragmentos de restricción permitieron buscar homologías en el nivel de los ácidos nucleicos.
22. Los neutralistas propusieron usar la acumulación de cambios en las secuencias de aminoácidos de ciertas proteínas como un reloj molecular de la evolución. Usando la cantidad de diferencias acumuladas en la secuencia de aminoácidos de ciertas proteínas, este método permitió estimar el tiempo de divergencia entre un par de especies. La velocidad del cambio estimado por el reloj molecular varía de acuerdo con la importancia de cada proteína en el organismo y también en relación con la funcionalidad de sus diferentes partes. Posteriormente, el método del reloj molecular se aplicó a los cambios en las secuencias de DNA y RNA.
23. El desarrollo de técnicas robotizadas de secuenciación condujo a la acumulación masiva de secuencias biológicas en bases de datos de genes, proteínas y genomas completos. En la actualidad, la secuenciación de genomas de organismos procariontes se realiza de rutina. En respuesta a la enorme masa de información generada surgió la bioinformática, un enfoque multidisciplinario que combina elementos de la biología, la química, la matemática, la física, la ingeniería y la computación.
24. Dentro de la bioinformática, la genómica comparada, la filogenómica (la utilización de herramientas filogenéticas para analizar la información contenida en los genomas) y la proteómica (estudio comparativo de conjuntos de proteínas) se están transformando en respuestas eficientes para problemas sistemáticos de difícil solución.

La clasificación de los reinos y los dominios

25. Cuando Linneo implementó su sistema de clasificación, se aceptaba la existencia de sólo dos reinos: el de los animales y el de las plantas. A fines del siglo XIX, Ernst Haeckel propuso la construcción de un tercer reino constituido por microorganismos. En 1956, Herbert Copeland propuso la creación de un reino para las bacterias, y en 1959, Robert Whittaker propuso un reino para los hongos.
26. La clasificación actual abarca cinco reinos: Monera (bacterias), Protocista o Protista (algas, protozoos, mohos del limo y otros organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), Fungi (líquenes y hongos), Animalia (vertebrados e invertebrados) y Plantae (musgos, helechos, coníferas y plantas con flor).
27. En 1977, Carl Woese propuso los tres dominios Bacteria, Archaea y Eukarya. Los dos primeros resaltan las diferencias entre procariontes, pero no todos los taxónomos aceptan este principio clasificatorio.

Cuestionario

1. Durante mucho tiempo, los tres grandes grupos de simios (orangutanes, chimpancés y gorilas) se clasificaron en función de sus características morfológicas generales. De esta forma, los simios asiáticos y los simios africanos eran incluidos en una misma familia, la de los Póngidos, y los humanos eran los únicos integrantes de la familia de los Homínidos. Sin embargo, estudios genéticos posteriores revelaron que el ancestro común de los humanos y los simios africanos es mucho más reciente que el de estos últimos y los simios asiáticos.
 - a. ¿Qué tipo de grupo forman entonces los simios africanos y los asiáticos?
 - b. ¿Cómo se debería armar el grupo para que sea monofilético?

2. "En sus remotas páginas está escrito que los animales se dividen en (a) pertenecientes al Emperador, (b) embalsamados, (c) amaestrados, (d) lechones, (e) sirenas, (f) fabulosos, (g) perros sueltos, (h) incluidos en esta clasificación, (i) que se agitan como locos, (j) innumerables, (k) dibujados con un pincel finísimo de pelo de camello, (l) etcétera, (m) que acaban de romper el jarrón, (n) que de lejos parecen moscas". Esta clasificación de los animales, atribuida a una enciclopedia china titulada *Emporio celestial de conocimientos benévolos*, es mencionada por Jorge Luis Borges en su ensayo *El idioma analítico de John Wilkins* (1952). ¿Cómo se puede relacionar este párrafo con la problemática planteada en este capítulo?

3. Los taxa generados por los estudios cladísticos, ¿son meras construcciones mentales o representan unidades históricas en el mundo de los seres vivos? ¿Por qué?

4. El método del reloj molecular es una herramienta poderosa para estimar los tiempos de divergencia de las especies. Sin embargo, como todo modelo, presenta algunas limitaciones. ¿Cuáles?

5. Los biólogos han propuesto distintas definiciones de especie que por lo general se ajustan a las necesidades impuestas por sus respectivas áreas de estudio. Por ejemplo, la definición ecologista considera a la especie un linaje que ocupa una zona adaptativa mínima, diferente de la ocupada por otros linajes en su rango y que evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de su rango (Leigh Van Valen, 1976). La definición evolutiva, en cambio, la define como un linaje que evoluciona separadamente de otros y que posee una tendencia y un papel evolutivo unitario propios (Georges G. Simpson, 1961). Plantee algunas críticas a estas definiciones.



Sección 5 / Situación problemática 1

Determinación de especímenes