

1

LA SISTEMÁTICA, BASE DEL CONOCIMIENTO DE LA BIODIVERSIDAD

Atilano Contreras-Ramos e Irene Goyenechea

La sistemática en las ciencias biológicas

No cabe duda que la sistemática se ha convertido, dentro de las ciencias biológicas, en un campo disciplinario dinámico, con un auge notable y en constante diversificación. Este impulso y renovación simultáneos pueden deberse, al menos, al establecimiento de la cladística como principal método para la inferencia filogenética (luego de varios años de intenso debate entre miembros de la comunidad de sistemáticos, cladistas y los que defendieron a la fenética y la sistemática evolutiva o tradicional), al surgimiento de técnicas moleculares como la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) que han facilitado la secuenciación de los ácidos nucleicos y por tanto el uso de un alto número de caracteres moleculares en análisis filogenéticos, pero también al desafortunado decremento de hábitat naturales y la consecuente crisis de biodiversidad. Otros eventos recientes, relacionados con los anteriores, que también han impulsado a la sistemática, son el desarrollo de software y recursos computacionales, que globalmente han influido en mayores y más rápidos análisis filogenéticos, así como en equipos y tecnologías que han desarrollado lo que ahora se denomina bioinformática (p. ej., construcción de bases de datos de colecciones científicas y su aplicación en el entendimiento del comportamiento de la biodiversidad en los ecosistemas y los efectos de los cambios ambientales en la biota, bases de datos de secuencias génicas, claves taxonómicas interactivas y su disponibilidad en el *world wide web*, etc.), así como nuevos modelos analíticos para construir hipótesis filogenéticas en particular utilizando caracteres moleculares (p. ej., la máxima verosimilitud y la inferencia bayesiana).

Paradójicamente, existe la percepción de que el número de expertos en la taxonomía de los diferentes grupos

biológicos decrece, es decir, que el reemplazamiento de los expertos que se retiran está siendo insuficiente, o que en principio ese número de expertos nunca fue el requerido, sobre todo en países megadiversos como el nuestro. Por supuesto, hay grupos cuya diversidad es conocida satisfactoriamente y un programa de investigación en taxonomía alfa sería poco productivo (p. ej., aves y mamíferos); no obstante, la comunidad de biólogos pareciera no reconocer que la biodiversidad global del planeta es sólo parcialmente conocida y que, probablemente, un ingrediente más necesario para impulsar integralmente a la sistemática en el siglo XXI sería una nueva fase de exploración.

La biología puede subdividirse de acuerdo con diversos criterios e intereses disciplinarios, tal como lo ilustra un libro de texto representativo (Villemée y Dethier, 1971), por ejemplo en botánica y zoología, según el grupo de organismos estudiados, o morfología y fisiología, si el énfasis es en la estructura o en el funcionamiento de los organismos bajo estudio. Así, por ejemplo se tiene morfología de insectos y fisiología animal; o incluso biología organísmica, biología celular y biología molecular, si el nivel de organización biológica es el referente. Sin agotar subdisciplinas, otra división presentada es en genética, evolución, taxonomía y ecología. Otro autor (Kendeigh, 1974), reconoce tres divisiones principales de la biología: morfología, fisiología y ecología, aunque éstas interactúan de múltiples maneras en el contexto de otros enfoques como el de la genética y la evolución. Nelson y Platnick (1981), en un análisis detallado, dividen a la biología en dos, en biología general y en biología comparada. La primera estudia la uniformidad de la vida y la segunda la diversidad de la vida. El biólogo general trabaja con una especie modelo, que es una herramienta experimental, a partir de la cual espera obtener des-

cubrimientos con valor general; aquí la variación es una desventaja y las cepas o cultivos puros son preferidos. A la luz de la teoría evolutiva, la biología comparada encuentra un marco de interpretación para el estudio de la diversidad. Este marco es la historia de la vida, la cual tiene un componente en el tiempo y otro en el espacio. De acuerdo con estos autores, la biología comparada se compone de cuatro principales subdisciplinas (cuadro 1): la sistemática, la biogeografía, la embriología y la paleontología. Así, la sistemática se ocupa principalmente de la forma (en el sentido amplio) y de manera secundaria del tiempo.

Cuadro 1

Subdisciplinas que conforman la biología comparada de acuerdo con Nelson y Platnick (1981). Forma, en el contexto de Croizat (1964), “Space, Time, Form: The Biological Synthesis”, es tomada por estos autores como referencia no sólo a la estructura de los organismos, sino a todos sus atributos, sean éstos estructurales, funcionales o de comportamiento

Subdisciplina	Objeto de estudio
Sistemática	Primariamente la forma (en el sentido amplio) y secundariamente el tiempo.
Biogeografía	Primariamente el espacio y secundariamente el tiempo.
Embriología	Todos los procesos de desarrollo; primariamente el tiempo y secundariamente la forma.
Paleontología	Primariamente el tiempo y secundariamente la forma; el espacio hasta cierto punto.

Un historiador de la biología (Ledesma, 2000) postula que una ciencia no se consolida como tal hasta que cuenta con verdaderos paradigmas, lo cual ocurrió en la biología en el siglo XIX, entre los años de 1835 a 1900. Para dicho historiador, los cuatro paradigmas globales que consolidaron a la biología son: 1) la teoría celular de Schwann y Schleiden, 2) el concepto de homeostasis aportado por Claude Bernard, 3) la teoría de la evolución de Darwin, y 4) la teoría mendeliana de la herencia. En este contexto, se puede ubicar a la sistemática como una subdisciplina histórica, estrechamente ligada al fenómeno de la evolución y, por tanto, a esta teoría.

Taxonomía, sistemática y biodiversidad

Un diccionario reciente, especializado en términos biológicos, define a la sistemática como la clasificación de los organismos vivientes [especies biológicas] en series jerárquicas de grupos enfatizando sus interrelaciones filogenéticas (Lincoln *et al.*, 1998). El mismo diccionario define a la biodiversidad como la variedad de organismos considerados en todos los niveles, desde las variantes genéticas de una sola especie, pasando por arreglos de especies hasta arreglos de géneros, familias e incluso niveles taxonómicos más altos, incluyendo la variedad de ecosistemas, los cuales comprenden tanto las comunidades de organismos [especies] dentro de hábitats particulares como las condiciones físicas bajo las cuales viven. En la misma fuente, taxonomía es la teoría y práctica de describir, nombrar y clasificar organismos. En realidad, la clasificación moderna de los seres vivos se basa en sus relaciones filogenéticas, lo cual se ha visto enfatizado con la propuesta del cladismo de que las clasificaciones sean interconvertibles con una hipótesis filogenética o cladograma (Wiley *et al.*, 1991), uno de los principios originalmente defendidos por Hennig. Si ambas acciones, clasificar y elaborar filogenias, son prácticamente equivalentes, ¿por qué parece haber confusión en el uso de los términos taxonomía y sistemática? Una razón puede ser de tipo histórico. El término taxón (Bates y Jackson, 1987), que denota un grupo de organismos con un nombre y de cualquier rango, tal como una especie particular, una familia o clase, o el nombre aplicado a esa unidad, fue propuesto para usarse en el sentido actual en 1948 por H. J. Lam (Lam, 1957), cuando aún no se establecían las nociones cladísticas y por tanto la labor descriptiva y nomenclatural se adjudicó a la taxonomía. Como es frecuente, la moda o frecuencia de uso parece hacer que el término sistemática predomine como la práctica superior que incluye la elaboración de filogenias y la acción subsidiaria de clasificar, esto quizá con algún apoyo histórico si se recuerda que la obra zoológica seminal de Linnaeus (1758) lleva el nombre de *Systema Naturae*, la cual en su décima edición marca el inicio de la nomenclatura zoológica moderna. No obstante, es cuestionable que la taxonomía sea distinta y subsidiara de la sistemática, por lo que el uso del término depende-

rá del sentido que un autor le dé y que cada lector deberá elucidar (Nieto-Nafría, 1999). En principio, parece ilógico que un biólogo sea taxónomo al recolectar ejemplares en el campo y describir una especie nueva para la ciencia, para después ser un sistemático al buscar caracteres para la elaboración de un análisis filogenético, o incluso al ponerse una bata e ingresar al laboratorio para extraer DNA del mismo ejemplar y someterlo a la técnica de secuenciación molecular.

Volviendo al concepto de biodiversidad, si se recuerda la clásica definición de la ecología como el estudio de las interrelaciones entre los organismos vivos y su ambiente, es claro que el estudio de la biodiversidad incluye aspectos que conciernen tanto al sistemático como al ecólogo. Siendo éste un concepto de moda, alguien en busca de popularidad podría cuestionarse si existe un enfoque más adecuado, completo o mejor que el otro. Por supuesto, estas preguntas son tendenciosas y, por lo tanto, cuestionables en el campo científico. En lugar de intentar contestarlas, consideremos nuevamente a la sistemática. El ojo del sistemático, al estudiar la diversidad biológica intentará encontrar patrones que expliquen la distribución de los atributos de los seres vivos, es decir, el punto de referencia será la historia evolutiva o genealogía. Por tanto, una definición moderna de sistemática puede ser el estudio de la biodiversidad, sus relaciones genealógicas, evolutivas, bióticas y espaciales, desde un punto de vista histórico. En esencia, la sistemática aporta el componente histórico, filogenético, al entendimiento de los patrones de surgimiento y cambio en la biodiversidad. Una forma simple de expresarlo es que la primera pregunta del sistemático hacia un ser vivo sería ¿a qué especie perteneces? ¿cuál es tu identidad?, mientras que el ecólogo posiblemente preguntaría ¿a qué te dedicas? ¿cómo vives? No obstante, las tareas del sistemático, al documentar la biodiversidad en el tiempo y el espacio, y al intentar entender los atributos de las especies en un contexto filogenético, se entrelazan con la ecología y otros campos como la biología de la conservación, por lo que la esfera de influencia del sistemático está en expansión y la retroalimentación entre disciplinas parece tener un amplio futuro.

Las teorías evolutivas de Darwin

Sin intentar un análisis profundo (p. ej., Zamora-Cunningham, 2005), y antes de abordar los objetivos de la sistemática como cuerpo de conocimiento, consideremos en mayor detalle su relación con la teoría evolutiva. Aunque esta relación puede parecer evidente, al ser la evolución orgánica un fenómeno histórico y al pretender la sistemática aportar herramientas para un ordenamiento filogenético (histórico) de la biodiversidad, para algunos filósofos (p. ej., Beatty, 1982) y biólogos, un grupo de sistemáticos ha pretendido distanciarse de la teoría evolutiva y ha proclamado que no necesita de esta teoría para producir filogenias. Los llamados cladistas transformados o de patrón (Forey *et al.*, 1992), en realidad hicieron explícito que para producir filogenias no era necesario invocar algún mecanismo evolutivo particular, por ejemplo la selección natural, la mutación o la deriva génica, además de que consideraron innecesario asumir una especiación dicotómica y la extinción del ancestro que producirían, de acuerdo con Hennig, una bifurcación a partir de los nodos de un árbol filogenético. Platnick (1979: 537) expuso que "...ni el valor ni el éxito de los métodos [cladísticos] está limitado por el valor o éxito de aquel modelo evolutivo [el de especiación presentado por Hennig]. Los cladogramas dicotómicos pueden preferirse simplemente con base en su máximo contenido informativo, sin hacer referencia a mecanismos de especiación..." Patterson (1988; citado por Forey *et al.*, 1992: 12) concluye: "Si la explicación causal del patrón debe ser convincente y eficiente, el patrón debe mejor no ser percibido en términos del proceso explicativo. Éste es el argumento básico detrás de la cladística de patrón." El malentendido de Beatty y otros fue que se hacía una negación de la evolución. Hoy se comprende que los caracteres homólogos son suficientemente robustos como evidencia, para poderse utilizar en la construcción de hipótesis filogenéticas "neutrales" o "libres de teoría", al no recurrir a premisas de mecanismos *a priori*, tales como si un carácter vale más por su valor adaptativo, y sí en cambio aportar un poder explicativo *a posteriori*. Por tanto, el divorcio de sistemática y evolución nunca ha existido y es notable que el orden natural encontrado por Linnaeus, incluyendo su jerarquía taxonómica, haya adquirido luego una explicación evolutiva en el marco del darwinismo.

Cuadro 2

Las cinco teorías de la evolución de Darwin según Mayr (1985)

Teoría	Propuesta
La evolución como tal	Descendencia con modificación. Las especies se transforman en el tiempo (anagénesis).
Ascendencia común	Origen común. Cada grupo biológico desciende de una especie ancestral (<i>monofilia, sinapomorfía</i>).
Gradualismo	La transformación evolutiva siempre procede gradualmente, nunca en saltos.
La multiplicación de las especies	Diversificación. Especiación (clado-génesis, análisis de especiación).
Selección natural	Transmisión de caracteres favorables de una generación a otra, éxito reproductivo (análisis de adaptación).

Aunque con frecuencia se hace referencia a las aportaciones de Darwin como “teoría evolutiva” y generalmente se relaciona ésta con selección natural y adaptación, en realidad Darwin propuso un cuerpo de teorías y subteorías. Según Mayr (1985), la aportación de Darwin por lo menos incluye cinco teorías evolutivas (cuadro 2). Varias de ellas están relacionadas con la sistemática; por ejemplo, la teoría darwiniana de la especiación y la de la ascendencia común aportan la base para comprender que a lo largo de la historia de especiación de un grupo queda un rastro que testimonia que los miembros del grupo han descendido de una misma especie ancestral. No obstante, la incorporación del concepto preevolucionista de homología a estas ideas (p. ej., que los caracteres se modifican en el tiempo evolutivo pero son equivalentes en cuanto a que tienen el mismo origen) no fue suficiente para proveer un método de reconstrucción filogenética, hasta mucho después que la propuesta de Hennig (1966) encontró eco. Por otra parte, Darwin enfatizó dos leyes en *El Origen de las Especies* (1859, cap. VI), aparentemente resumiendo sus ideas, la ley de la Unidad del Tipo y la ley de las Condiciones de la Existencia. La primera se explica, según Darwin, por la unidad de descendencia, es decir, puede interpretarse que la similitud en

estructura entre miembros de un taxón se debe a causas históricas, de ancestría y parentesco. La segunda ley, para Darwin, queda por completo dentro del principio de la selección natural. Esta última idea fructificó en un amplio programa de investigación basado en selección natural y el fenómeno de la adaptación, campo relacionado con la ecología y por mucho tiempo considerado sinónimo del estudio de la evolución. La ley de la Unidad del Tipo, en cambio, ha permanecido casi desconocida; no obstante, la taxonomía descriptiva, la filogenia y otros conceptos como el de *bauplan* se apoyan en ella. Curiosamente, Darwin expresó (1859: 206) “...Así, de hecho, la ley de las Condiciones de la Existencia es la ley superior; ya que incluye, a través de la herencia de adaptaciones previas, a la de Unidad del Tipo.” En conclusión, la sistemática está estrechamente ligada a la teoría evolutiva, en particular al aportar un método de exploración hacia el pasado, la inferencia filogenética a partir del estudio de caracteres homólogos, que además permite el estudio de la evolución de dichos atributos a través del tiempo y de su distribución en los diferentes taxones.

Las tres escuelas de pensamiento en sistemática

En las líneas anteriores, casi de manera automática, sistemática y cladística se han utilizado con un significado cercano. Esto no es casual, ya que la cladística es la escuela de pensamiento, originalmente propuesta por el entomólogo alemán Willi Hennig (1965, 1966), que ha predominado luego de un intenso debate entre grupos de sistemáticos por una hegemonía de su correspondiente propuesta. El debate fue más intenso a partir de mediados de los sesenta, los setenta y quizá hasta principios de los ochenta (Hull, 1988). Dichos sistemas de clasificación biológica se definieron en tres principales: el evolutivo u ortodoxo, el fenético o de la taxonomía numérica y el filogenético o cladista (cuadro 3). La taxonomía evolutiva (*cfr.*, Mayr y Ashlock, 1991) pretendió adjudicarse la herencia directa darwiniana y proclamó que sus clasificaciones eran superiores al combinar los dos aspectos de la evolución, la similitud genética (p. ej., grado de similitud, grado de divergencia) y la secuencia filogenética (p. ej., parentesco genealógico). El resultado fue ambiguo, es decir, se perdió objetividad al relegarse en grupos artificiales basados en criterios diversos como la

Cuadro 3
Las tres principales escuelas de pensamiento en sistemática

	FENÉTICA	SISTEMÁTICA EVOLUTIVA	CLADÍSTICA
¿Qué determina las relaciones?	Todos los caracteres compartidos	Todos los caracteres compartidos, espec. sinapomorfías	Sinapomorfías
Caracteres utilizados	No necesariamente homólogos	Homólogos, primitivos y derivados	Homólogos, primitivos y derivados
Ponderación de caracteres	Igual peso*	Desiguales, derivados típicamente más pesados	Igual peso*
¿Es numérica?	Sí	No**	Sí
¿Utiliza algoritmos?			
¿El grado de diferencia entre taxones es utilizado para determinar relaciones y clasificación?	Sí*	Sí**	No**
¿La clasificación refleja la filogenia?	No necesariamente	No necesariamente	Sí
¿Es metodológicamente explícita?	“Sí”, los resultados deben ser repetibles	En general no	Sí, los resultados deben ser repetibles
Proponentes representativos	Sneath, Sokal	Mayr, Simpson, Ashlock	Hennig, Wiley, Farris

*No es práctica común; **Percibido como una debilidad del enfoque.

ocupación de una misma zona adaptativa o la riqueza de especies, a taxones con algún pariente cercano que recibía mayor importancia (p. ej., un rango superior) por las mismas razones. Es decir, se podía justificar la clase Aves por ocupar una zona adaptativa propia o por haberse diversifi-

cado y, al mismo tiempo, se podía justificar la existencia de la clase Reptilia con el pariente más cercano de Aves con el rango inferior de orden, por ocupar los reptiles, igualmente, una zona adaptativa en este caso inferior, limitada al tipo de vida reptiliano (Fig. 1).

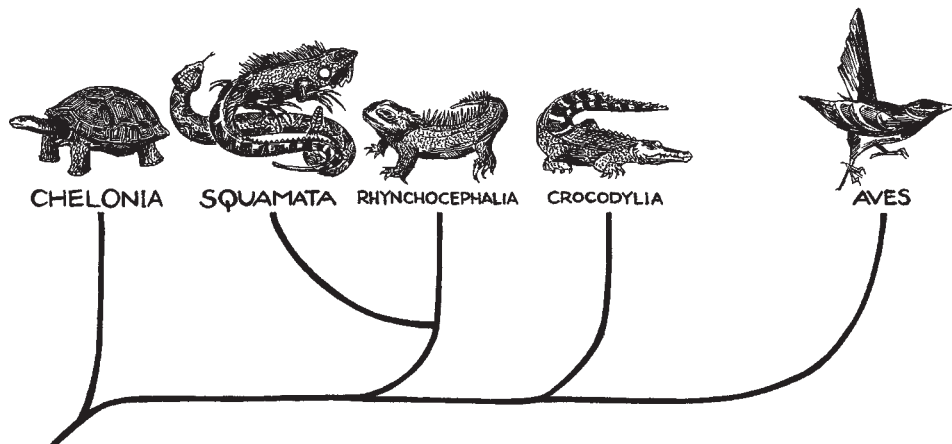


Figura 1. Filogenia de los grupos mayores de reptiles representada como filograma, con las aves alejadas del resto de los grupos por ocupar una zona adaptativa propia (modificado de Gauthier et al., 1988; ilustración por Jorge A. González Martínez).

La fenética (*cf.*, Sneath y Sokal, 1973), inicialmente considerada la única corriente numérica (la cladística también hace uso de técnicas numéricas), propuso utilizar un alto número de caracteres y estimar así, por medio de herramientas matemáticas o computacionales, la similitud total entre los diferentes miembros del grupo bajo estudio; de ahí la presencia de una escala numérica al lado de un fenograma, para denotar el grado de similitud entre taxones de acuerdo con la longitud de las ramas. A dichos elementos de análisis les llamó OTU's (en español, Unidades Taxonómicas Operativas). Aquí también hubo problemas, ya que poco a poco los feneticistas se alejaron de conceptos fundamentales como el de homología y no era claro que el parecido cuantificado entre los grupos fuera debido a parentesco genealógico o a similitud no homóloga debida a convergencia o analogía. Igualmente, la especie como unidad básica de clasificación no necesariamente era considerada, ya que una OTU eventualmente podía representar un cultivo, una muestra, una población o simplemente una unidad de conveniencia.

La propuesta cladista (*cf.*, Hennig, 1966; Wiley, 1981; Kitching *et al.*, 1998), de tomar en cuenta los caracteres homólogos de un tipo especial, los derivados o apomórficos, para con ellos reconocer sólo grupos monofiléticos (aquellos derivados a partir de una sola especie ancestral y que no dejan miembros del grupo fuera), pronto obtuvo mayoría de adeptos. No obstante, es por debate conceptual y no por índice de popularidad, que este método es aceptado prácticamente de manera universal en las publicaciones sistemáticas. Un componente conceptual importante en la cladística es el principio de parsimonia, el cual sostiene que la mejor hipótesis es la más económica, o sea la que minimiza los eventos de homoplasia como convergencias y paralelismos, que sólo pueden descubrirse *a posteriori* ya que inicialmente son indistinguibles de la homología. En la cladística actual, ya no es necesario polarizar *a priori* cada par o serie de caracteres homólogos (p. ej., el método del grupo externo), sino que la dirección de cambio en el cladograma, de un carácter primitivo o plesiomórfico a su homólogo derivado o apomórfico, puede obtenerse concluido el análisis, simplemente con la designación de un grupo externo como referencia para enraizar el árbol. La creación

de software y otros avances analíticos (p. ej., índices para la comparación de árboles), han convertido a la cladística en una poderosa y rigurosa herramienta que hace disponibles y comparables los análisis filogenéticos. Además, la cladística se aplica tanto a caracteres morfológicos como moleculares y, por supuesto, a cualquier grupo taxonómico. Podría decirse que el cladismo, con sus conceptos fundamentales de apomorfía, monofilia y parsimonia, es el paradigma actual de la inferencia filogenética.

No debe quedar la impresión de que las propuestas evolutiva y fenética son simplemente erróneas. Cada una aportó en su momento aspectos novedosos, por ejemplo la sistemática evolutiva utilizó el concepto de homología, además de que mucho de la práctica taxonómica ha permanecido y fue sintetizada en su momento (p. ej., el valor de las colecciones científicas, los diferentes tipos de publicaciones taxonómicas, nuevas fuentes de caracteres). La fenética promovió el uso de computadoras y técnicas cuantitativas para elaborar dendrogramas, además de la utilización de un número elevado de caracteres. Finalmente, cada escuela también enriqueció la base filosófica de la sistemática, por ejemplo aportando conceptos de especie como el biológico y el evolutivo (la sistemática evolutiva) o el filogenético y uno evolutivo actualizado (la sistemática filogenética). En el campo molecular, recientemente nuevas técnicas analíticas se han propuesto, las cuales no pertenecen al paradigma cladístico con base en parsimonia. Éstas se basan en modelos probabilísticos de cambio evolutivo (p. ej., máxima verosimilitud e inferencia bayesiana) y su consolidación y refinamiento están aún en proceso.

La sistemática como cuerpo de conocimiento y programa de investigación

La sistemática tiene como objetivos principales: 1) explorar la biosfera para descubrir y describir su biodiversidad, 2) proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre especies y grupos de especies, y 3) sistematizar la biodiversidad descubierta y descrita en clasificaciones jerárquicas que reflejen fidedignamente las hipótesis filogenéticas. A continuación se enumeran y comentan (con ciertas modificaciones) lo que Wiley (1981) consideró las ideas básicas del sistema filogenético, para después proponer una subdivisión

visión de la sistemática en áreas de investigación con una breve descripción de cada campo.

1. Las relaciones que imparten la cohesión de los organismos vivos y extintos son genealógicas o de sangre. Tales relaciones existen para individuos dentro de poblaciones, entre poblaciones y entre especies. Por cohesión puede entenderse simplemente el parecido fenotípico global entre los seres vivos, en función de su parentesco (p. ej., cohesión fenotípica); pero también un proceso de cohesión dado por el flujo genético entre organismos durante la reproducción, sexual y asexual, de manera horizontal (p. ej., en la reproducción sexual) y vertical (p. ej., en la reproducción asexual o sexual, de una generación a otra) al formarse linajes continuos en el tiempo. Las relaciones genealógicas entre individuos fueron llamadas tocogenéticas por Hennig (1966).

2. Las relaciones fenotípicas y genéticas entre los organismos son fenómenos que forman parte de la descendencia genealógica con modificación, por lo que son mejor comprendidas dentro del contexto de la evolución. Por tanto, el proceso histórico de la filogenia forma parte del fenómeno de la evolución.

3. Las relaciones filogenéticas entre poblaciones y especies pueden ser recuperadas (descubiertas) por medio de caracteres homólogos particulares (llamados apomórficos por Hennig), los cuales son evidencia de estas relaciones. La mejor clasificación general de los organismos es la que refleja exactamente dichas relaciones filogenéticas.

4. La diversidad orgánica ha sido producida por especiación y modificación de caracteres. La historia de especiación puede ser recuperada cuando la especiación se acompaña con modificación de caracteres o cuando la velocidad de especiación no es más rápida que la de la evolución de los caracteres. Ésta, la reconstrucción filogenética, es una de las tareas primarias del sistemático, la cual produce hipótesis sujetas a pruebas ulteriores.

5. Las hipótesis filogenéticas se expresan generalmente en árboles filogenéticos o cladogramas, los cuales representan

gráficamente las relaciones entre taxones (p. ej., especies o grupos supraespecíficos). Dos especies, A y B, unidas en un nodo, sostenido a su vez por un internodo que se une a C a través de un segundo nodo, representan una hipótesis de que A es más cercano a B (y B es más cercano a A) que a C. Puede inferirse que los caracteres que apoyan la hipótesis fueron heredados de una especie ancestral hipotética. No obstante, la hipótesis cladística no asume algún modo particular de especiación o si el ancestro se extinguió en el evento de especiación o sobrevivió al mismo.

6. Los caracteres utilizados para producir un cladograma son homólogos (una hipótesis *a priori*) y se organizan en series de transformación, siendo la más simple un par de caracteres. Pueden utilizarse *n* series de transformación. El cambio de un carácter a otro, confiere a este último la calidad de carácter derivado o apomórfico (otorgándole a su homólogo la de primitivo o plesiomórfico). Los grupos monofiléticos (clados o grupos naturales) se proponen por compartir uno o más caracteres derivados, denominados entonces sinapomórficos.

7. Hennig (1966, p. 73) definió a un grupo monofilético como "...un grupo de especies que descendió a partir de una sola especie [ancestral], el cual incluye a todas las especies que descendieron de dicha especie ancestral... [y por tanto] comprende a todos los descendientes de un grupo de individuos que en su momento pertenecieron a una comunidad reproductiva (potencial), es decir, a una sola especie...". Estos grupos son los únicos reconocidos por la sistematización filogenética y, ya que son grupos derivados a partir de una sola especie, pueden también ser sujetos a las mismas técnicas de inferencia filogenética. Es decir, pueden efectuarse análisis filogenéticos de grupos supraespecíficos.

8. Caracteres inicialmente considerados homólogos, al aplicarse el principio de parsimonia, pueden resultar como surgidos en eventos independientes (homoplasia); esto es un principio metodológico que minimiza los eventos independientes y favorece el mayor número posible de eventos congruentes de sinapomorfía, por lo que la hipótesis preferida es la más económica, es decir el árbol más corto o con un menor número de cambios de carácter. Cuando emergen varias hipótesis

igualmente parsimoniosas, entonces es posible calcular árboles de consenso para resumir en una sola hipótesis la información de grupos compartida entre ellas, pero no puede desecharse alguna hipótesis ya que en principio todas tienen el mismo apoyo a partir de los caracteres utilizados.

9. Existe un árbol filogenético natural de las especies, surgido como producto histórico colateral de la evolución. Los sistemáticos exploran las ramas de este árbol continuamente utilizando instrumentos y técnicas diversas (p. ej., caracteres morfológicos, moleculares y etológicos), por lo cual esta exploración es un proceso dinámico que se lleva a cabo en el contexto de la práctica científica. Nuevas escuelas de pensamiento con métodos y conceptos propios (p. ej., la máxima verosimilitud y la inferencia bayesiana en análisis moleculares) compiten con las preexistentes y entre sí de manera permanente, para así lograr en última instancia, hipótesis filogenéticas más robustas y de mayor aplicabilidad.

En cuanto a la sistemática como programa de investigación es posible delimitar varios campos de acción, de los cuales se hace la siguiente propuesta, sin intentar agotar posibilidades (*cf.* Cracraft, 2002).

1. Exploración biológica. Esta es la parte clásica de la sistemática y quizá una fase incomprendida o subvalorada en el contexto biológico actual. No obstante, es uno de los campos más apasionantes para el taxónomo, ya que parte de la noción de que la biodiversidad es conocida sólo de manera incompleta en el planeta, y nuestro país es un ejemplo claro de este hecho. Este ámbito está íntimamente ligado a las colecciones científicas y los museos, otro espacio de trabajo para el sistemático. Implica desde las expediciones de recolección de ejemplares a los ecosistemas naturales, el trabajo curatorial, la observación y descripción de las especies nuevas para la ciencia, así como la elaboración de estudios faunísticos, florísticos, claves de identificación (tradicionales e interactivas), listas de especies, revisiones taxonómicas y otros tipos de trabajos taxonómicos. El taxónomo de un grupo puede percatarse que se ha convertido en el experto del grupo, al menos para una cierta área geográfica, luego de poco tiempo invertido. Los especialistas o expertos son una

especie en extinción, así como los empleos netamente curatoriales. Esto no disminuye la importancia de la exploración biológica y la taxonomía alfa; quizá el sistemático explorador simplemente deba tener habilidades para disfrazar un poco su principal interés, o complementarlo preservando ejemplares para estudio molecular ulterior. La información generada por el taxónomo de campo y descriptivo tiene un inmenso valor, ya que proporciona un esquema nomenclatural de referencia, bases de datos, colecciones y literatura básica, lo que posibilita otro tipo de investigación como estudios ecológicos, de comportamiento, biogeográficos y evolutivos. Varias obras, algunas clásicas, cubren en parte estos aspectos (p. ej., Wiley, 1981; Mayr y Ashlock, 1991), aunque es recomendable que el estudiante interesado se acerque al profesional de la disciplina y del grupo de interés.

2. Inferencia filogenética. El sistemático tiene la oportunidad de tomar un descanso del trabajo de campo y pasar un tiempo en el laboratorio. Allí puede explorar detenidamente los caracteres de varias especies, tal vez en parte con ejemplares recibidos en préstamo de algún museo nacional o extranjero. Puede, asimismo, llevar a cabo la extracción de DNA y secuenciar porciones del mismo para obtener caracteres moleculares. Cada vez más, el sistemático morfológico y el molecular son la misma persona, o investigadores que interactúan cercanamente. Con los caracteres obtenidos, el sistemático construye una matriz de caracteres y lleva a cabo búsquedas de árboles óptimos utilizando recursos computacionales diversos, con software disponible en internet o cuya información para obtenerlo es fácilmente accesible. Aquí va implícito el proceso de codificación de caracteres y ocasionalmente su polarización. Todo un cuerpo teórico respalda estos análisis, los cuales poseen una gama profunda de posibilidades, tales como diferentes algoritmos y tipos de búsquedas (con base en parsimonia u otra alternativa), la ponderación de caracteres, estudios de evolución de caracteres y evaluación de las filogenias obtenidas (p. ej., índices de consistencia, de retención, análisis *bootstrap*, árboles de consenso, etc.). Por supuesto algunos sistemáticos han incursionado en el campo propiamente de la investigación en técnicas y modelos analíticos. Existen varias obras, clásicas y novedosas, que aportan los elementos básicos para introducirse en este campo (p. ej.,

Wiley *et al.*, 1991; Kitching *et al.*, 1998; Melic *et al.*, 1999; Schuh, 2000; Felsenstein, 2004).

3. Especiación, biogeografía y estudios evolutivos. La sistemática, al haber encontrado métodos sólidos y comparables para la producción de filogenias, ha aportado también un referente histórico y comparativo para la interpretación de la evolución de caracteres, incluyendo rasgos con valor adaptativo. Asimismo, proporciona un marco de referencia para la elaboración de hipótesis relativas al modo de especiación en un contexto espacial o geográfico. El campo de la utilización de filogenias para responder preguntas de tipo evolutivo, por ejemplo si un proceso adaptativo explica el surgimiento de un determinado carácter, si la filogenia de un grupo de parásitos está relacionada con la de los hospederos, o si la historia evolutiva de una biota puede explicar la historia de eventos geológicos de las áreas que ocupa, y muchas más, son áreas prometedoras y fructíferas, donde campos de acción previamente separados (*v. gr.*, la biología evolutiva y la sistemática) se unen. Los datos moleculares, por otra parte, han abierto campos de investigación tales como la filogeografía, con la cual es posible entender los procesos evolutivos que ocurren al interior de las especies en un contexto geográfico. Algunos de estos estudios tienen implicaciones para la conservación biológica. Existen varias obras recientes que tratan estos enfoques (p. ej., Harvey *et al.*, 1996; TREE, 2001; Brooks y McLennan, 2002).

4. Filosofía sistemática. La biología ha sido un descubrimiento fructífero para los filósofos de la ciencia, en particular en el campo de la teoría evolutiva (p. ej., Sober, 1984; Hull, 1989), pero también la filosofía ha sido un recurso importante para muchos biólogos, ya que les ha permitido entender mejor los procesos biológicos como la evolución o la naturaleza de las entidades biológicas, como la especie (p. ej., Mayr, 1987, 1988; Ghiselin, 1987; Cracraft, 1989). De hecho, uno de los campos de debate más concurridos en el terreno filosófico ha sido el de la especie. El llamado problema de la especie puede dividirse, al menos, en dos aspectos, uno ontológico y uno epistemológico. El primero incluye preguntas profundas como qué tipo de entidades son las especies, de qué manera toman existencia y cuáles son sus propiedades. Para algunos biólo-

gos las especies son clases, es decir, abstracciones de la mente humana que toman existencia por conveniencia, formadas por grupos de organismos individuales que sí existen y que pueden formar parte de la especie con cierto criterio de membresía (nominalistas). Otros biólogos defienden que las especies son individuos, es decir, entidades delimitadas espacio-temporalmente, con una identidad propia, y que tienen un destino evolutivo propio como una unidad, además de que participan en procesos naturales. Las especies entonces tienen una existencia real, aunque en otros detalles estos biólogos se dividien en defensores del concepto biológico, del evolutivo o del filogenético. En parte, estos conceptos se separan por aspectos epistemológicos, es decir, por aspectos metodológicos que tienen que ver con la delimitación de especies en la práctica (p. ej., con base en aislamiento reproductivo o por diagnosticabilidad). Tal vez un buen concepto de especie deba tener elementos ontológicos y epistemológicos. Evidentemente, el problema de la especie ha generado una gran cantidad de literatura, incluso varios libros recientes (p. ej., Ereshefsky, 1992; Wheeler y Meier, 2000). Este es otro campo apasionante que puede enriquecer la vida académica del sistemático.

La sistemática en la actualidad y su futuro

La sistemática incluye los aspectos descriptivos de la taxonomía, locales (p. ej., descripción de especies, estudios faunísticos o florísticos) y de síntesis (revisiones y monografías), así como la inferencia filogenética morfológica (Wiens, 2000) y molecular (Avice, 1994; Hillis *et al.*, 1996) y las aplicaciones de las hipótesis filogenéticas en estudios de adaptación (Rose y Lauder, 1996), especiación (Coyne y Orr, 2004), coevolución (Page, 2003) y biogeográficos (Craw *et al.*, 1999; Crisci *et al.*, 2003), además de otros campos como la conservación biológica, la bioinformática y la filogeografía (Avice, 2000). Por tanto, esta disciplina se ha convertido en un amplio y diverso cuerpo de conocimiento muy difícil de manejar por un solo individuo, aunque hay algunas fuentes bibliográficas que intentan englobar estos campos (p. ej., Eggleton y Vane-Wright, 1994; Brooks y McLennan, 2002). Los nuevos sistemáticos deben considerar incursionar en algunos de estos campos para enriquecer su investigación, pero también para hacerse atrac-

tivos a un competitivo campo de trabajo. Combinar, por ejemplo, la experiencia en la taxonomía alfa de un grupo, con trabajo molecular y algunas habilidades en bioinformática, puede ser un novedoso perfil. No obstante, los nuevos sistemáticos pueden todavía disfrutar un gusto por la biodiversidad y el trabajo exploratorio en el campo, ya que en esencia la diversidad biológica aún se conoce de manera fragmentaria, sobre todo en ciertos grupos como los artrópodos, los protistas e incluso grupos selectos de vertebrados. En México, en particular, este tipo de trabajo puede aún ser sumamente fructífero, con las consideraciones mencionadas de diversificación de habilidades. Una nueva ola exploratoria contribuiría al renacimiento actual de la sistemática y, tanto nuestra biosfera como nuestra sociedad, se lo merecen.

Literatura citada

- Awise, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, Inc., New York.
- Awise, J. C. 2000. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bates, R. L. y J. A. Jackson (eds.). 1987. *Glossary of geology*, 3a ed. American Geological Institute, Alexandria.
- Beatty, J. 1982. Classes and cladists. *Systematic Zoology* 31: 25-34.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 2002. *The nature of diversity*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Coyne, J. A. y H. A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Cracraft, J. 1989. Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation, pp. 28-59. En: D. Otte y J. A. Endler (eds.). *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Cracraft, J. 2002. The seven great questions of systematic biology: an essential foundation for conservation and the sustainable use of biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 127-144.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography*. Oxford University Press, New York.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2003. *Historical biogeography*. Harvard University Press, Cambridge.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. Harvard University Press, Cambridge, [ed. facsimil, 1964].
- Eggleton, P. y R. Vane-Wright (eds.). 1994. *Phylogenetics and ecology*. Academic Press Inc., San Diego.
- Ereshefsky, M. (ed.). 1992. *The units of evolution. Essays on the nature of species*. The MIT Press, Cambridge.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Forey, P. L., C. J. Humphries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams. 1992. *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Gauthier, J., A. G. Kluge y T. Rowe. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4: 105-209.
- Ghiselin, M. T. 1987. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy* 2: 127-143.
- Harvey, P. A., A. J. Leigh Brown, J. Maynard Smith y S. Nee (eds.). 1996. *New uses for new phylogenies*. Oxford University Press, Oxford.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable. 1996. *Molecular systematics*, 2da ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Hull, D. L. 1988. *Science as a process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hull, D. L. 1989. *The metaphysics of evolution*. State University of New York Press, Albany.
- Kendeigh, S. C. 1974. *Ecology*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*, 2da ed. Oxford University Press, Oxford.
- Lam, H. J. 1957. What is a taxon? *Taxonomy* 6: 213-215.
- Ledesma, I. 2000. *Historia de la biología*. AGT Editor, S. A., México, D. F.
- Lincoln, R., G. Boxshall y P. Clark. 1998. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*, 2da ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Linnaeus, C. [Linnaei, C.] 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I (Vol. 1), Editio Decima (10a ed.). Holmiae.
- Mayr, E. 1985. Darwin's five theories of evolution, pp. 755-772. En: D. Kohn (ed.). *The darwinian heritage*. Princeton University Press, Princeton.
- Mayr, E. 1987. The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology. *Biology and Philosophy* 2: 145-166.
- Mayr, E. 1988. *Toward a new philosophy of biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr, E. y P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Inc., New York.
- Melic, A., J. J. de Haro, M. Méndez e I. Ribera (eds.). 1999. *Evolución y filogenia de Arthropoda*, volumen monográfico. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 1-806.
- Nelson, G. y N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography. Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.

- Nieto-Nafría, J. M. 1999. Sobre sistemática, taxonomía y otros términos relacionados. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 41-44.
- Page, R. D. M. (ed.). 2003. *Tangled trees. Phylogeny, cospeciation, and coevolution.* The University of Chicago Press, Chicago.
- Platnick, N. I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* 28: 537-546.
- Rose, M. R. y G. V. Lauder (eds.). 1996. *Adaptation.* Academic Press, San Diego.
- Schuh, R. T. 2000. *Biological systematics. Principles and applications.* Cornell University Press, Ithaca.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy.* W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sober, E. 1984. *The nature of selection. Evolutionary theory in philosophical focus.* The MIT Press, Cambridge.
- TREE (Trends in Ecology & Evolution). 2001. Special issue on speciation, vol. 16: 325-413.
- Villee, C. A. y V. G. Dethier. 1971. *Biological principles and processes.* W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Wheeler, Q. D. y R. Meier. 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate.* Columbia University Press, New York.
- Wiens, J. J. (ed.). 2000. *Phylogenetic analysis of morphological data.* Smithsonian Institution Press, Washington.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* John Wiley & Sons, New York.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk. 1991. *The compleat cladist.* Museum of Natural History, The University of Kansas, Special Publication No. 19, Lawrence.
- Zamora-Cunningham, J. C. 2005. *Sobre el origen de la teoría de descendencia con modificación.* Tesis Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

