

Libros de **Cátedra**

Introducción a la Taxonomía

Fundamentos teóricos y ejercitaciones

Francisco Brusa, Sara I. Montemayor
y M. Guadalupe del Río (coordinadores)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


Eduulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

INTRODUCCIÓN A LA TAXONOMÍA

FUNDAMENTOS TEÓRICOS Y EJERCITACIONES

Francisco Brusa
Sara I. Montemayor
M. Guadalupe del Río
(coordinadores)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Índice

<u>Introducción</u>	5
<u>Prólogo</u>	7
<u>Capítulo 1</u>	
Caracteres taxonómicos y claves de identificación	8
<i>Marina Lenguas Francavilla y Javier Ricardo Garcia de Souza</i>	
<u>Capítulo 2</u>	
Nomenclatura Biológica	22
<i>Eugenia Minghetti, Martina E. Pocco, Luciana Lugones y Delfina Aguiar Juárez</i>	
<u>Capítulo 3</u>	
Especies, especiación y decisiones taxonómicas	51
<i>María del Rosario Robles y Alejandra Bárcena</i>	
<u>Capítulo 4</u>	
Taxonomía numérica en el estudio de las especies	74
<i>Luciana Lugones, María del Rosario Robles, Joaquín Cochero y Javier Ricardo Garcia de Souza</i>	
<u>Capítulo 5</u>	
Sistemática Filogenética	120
<i>Franco Barrile y Marina Lenguas Francavilla</i>	
<u>Capítulo 6</u>	
Parámetros del árbol. Optimización. Consenso. Medidas de soporte	142
<i>Eugenia Minghetti y Martina E. Pocco</i>	

Capítulo 7

Filogenias Moleculares _____ 161

Franco Barrile y Marina Lenguas Francavilla

Capítulo 8

Clasificaciones Biológicas y Aplicaciones _____ 174

Martina E. Pocco y Eugenia Minghetti

Listado de términos _____ 193

Los autores _____ 199

Introducción

La taxonomía, entendida como la teoría y práctica de la clasificación de los seres vivos, es una disciplina fundamental para todas las ramas de la biología. Es la ciencia que descubre, describe y clasifica a los organismos. Durante varios siglos la taxonomía utilizó caracteres morfológicos como evidencia para distinguir especies y otras categorías taxonómicas, e inferir las relaciones de parentesco entre ellas. Sin embargo, es una ciencia que ha cambiado mucho a lo largo de su historia no solo en su filosofía sino también en las evidencias y metodologías de análisis que utiliza. En la última década ha experimentado un proceso de fuerte renovación, incorporando nuevas técnicas y herramientas.

Introducción a la Taxonomía es una asignatura de segundo año obligatoria para todas las orientaciones de la Licenciatura en Biología de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, optativa y de postgrado para otras carreras de esta casa de estudio y otras. A lo largo de los años, desde la cátedra, se ha generado material bibliográfico a fin de acompañar a los estudiantes en el proceso de aprendizaje de los fundamentos de la materia. Existe poca bibliografía que recopile los contenidos brindados a lo largo del curso. El primer libro de la cátedra fue publicado hace 20 años (Lanteri y Cigliano, 2004), tiempo después se publicó un manual de ejercitaciones (Fernández *et al.*, 2013), ambos editados por la Editorial de la UNLP (EDULP). Este nuevo libro pretende actualizar los contenidos tratados en el primer libro, así como también reemplazar las ejercitaciones del segundo libro, contemplando las principales tendencias actuales de la disciplina a fin de mantener al día los contenidos que se brindan a los estudiantes.

El libro está estructurado en ocho capítulos, que siguen el programa vigente de la materia. La obra organiza y presenta las temáticas y ejercicios que se abordan a lo largo del curso. Cada capítulo consiste en una selección de ejercicios prácticos acompañados de una breve introducción teórica necesaria para el desarrollo de los mismos. También se presentan tutoriales para la utilización de los programas informáticos necesarios para trabajar con las matrices brindadas en algunos ejercicios. Tanto las matrices como los tutoriales están alojados en el repositorio del SEDICI.

Este libro es el resultado del trabajo del equipo docente que está a cargo de los trabajos prácticos de la materia Introducción a la Taxonomía y ayudantes diplomados, acompañados por los profesores de la misma. Los coordinadores de esta obra, figurando en orden aleatorio, hemos trabajado de manera conjunta y equitativa en la planificación de los contenidos de la obra desde su concepción, selección de autores y coordinación del trabajo de los mismos en cada uno de

los capítulos intentando lograr un equilibrio entre ellos. Nos proponemos con este texto acompañar al estudiante que cursa la asignatura de Introducción a la Taxonomía. Asimismo, esperamos que el libro pueda contribuir a la introducción a esta temática, clave en el estudio de las ciencias biológicas, a todos los que se inicien en este camino.

Referencias

- Fernández, M. S., Brusa, F., Damborenea, M. C., Dellapé, P. M. y Gallardo, F. E. (2013). *Introducción a la Taxonomía. Manual de ejercitaciones. (1ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2004). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones. (1ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.

Prólogo

La Taxonomía es la ciencia que descubre, describe y clasifica los organismos, siendo fundamental para todos los aspectos de la biología. La taxonomía es una disciplina dinámica que se nutre a partir del desarrollo de las nuevas tecnologías de la informática de la biodiversidad, de la biología molecular, de la fotografía digital. La Taxonomía proporciona nombres científicos a los grupos de organismos. El nombre científico de una especie es similar a una tarjeta de identificación que desbloquea todos los datos disponibles sobre la misma. Cada especie tiene su propia ecología, estrategias reproductivas, desarrollo larvario, fisiología y hábitos de alimentación únicos. La taxonomía contribuye, entre sus múltiples derivaciones, con la evaluación la biodiversidad y de impacto ambiental, la planificación de las medidas de conservación, la implementación de planes de bioseguridad, el monitoreo de los recursos biológicos y el control de especies invasoras.

El propósito de este libro es ayudar a los estudiantes de grado de la carrera de Biología a comprender y aplicar las tareas que desarrolla un taxónomo. El mismo consta de ocho capítulos, cada uno de los cuales incluye una breve introducción teórica y una serie de ejercitaciones prácticas. Los temas tratados comprenden aspectos de la Taxonomía, como la identificación de caracteres taxonómicos (datos moleculares, morfológicos y de otras fuentes); elaboración y uso de claves de identificación taxonómica; la aplicación de los principios y reglas de la Nomenclatura Biológica; la aplicación de técnicas multivariadas en el análisis de variación intraespecífica; la delimitación de especies aplicando los principios de la Taxonomía integrativa; la construcción e interpretación de árboles filogenéticos a partir de conjuntos de datos morfológicos y moleculares. La presente contribución también incluye guías para el uso de software y/o bases de datos taxonómicas como material suplementario.

María Marta Cigliano

La Plata, marzo 2022

CAPÍTULO 1

Caracteres taxonómicos y claves de identificación

Marina Lenguas Francavilla y Javier Ricardo Garcia de Souza

Introducción

La sistemática es una disciplina que tiene entre sus objetivos principales, identificar, nombrar y clasificar la biodiversidad (Mayr y Ashlock, 1991; Lanteri y Cigliano, 2006; Morrone, 2013), es decir, se encarga de estudiar la diversidad de los seres vivos. [Clasificar](#), en un sentido amplio, significa ordenar o agrupar una serie de objetos sobre la base de algún criterio o atributo que los diferencia. La sistemática elabora herramientas para organizar la diversidad biológica y requiere de la utilización de [caracteres taxonómicos](#), atributos de los organismos que permiten distinguir a los miembros de un taxón de otros (Mayr y Ashlock, 1991; Lanteri y Cigliano, 2006), y que posibilitan llevar a cabo prácticas de identificación y clasificación. [Identificar](#) o [determinar](#) un espécimen o ejemplar implica la tarea de asignarlo a un grupo o taxón, basado en un esquema clasificatorio preexistente. Un [taxón](#) es un grupo de organismos de cualquier rango que es considerado lo suficientemente distinto como para ser reconocido formalmente en una categoría determinada y recibir un nombre (Mayr, 1968). Los caracteres taxonómicos también pueden ser definidos como aquellos atributos heredables cuya variación permite diferenciar grupos, pueden ser de diversas fuentes y cuentan con distintas alternativas o variantes denominadas [estados de carácter](#) (e.g. carácter: forma del estilete; estados: recto, curvo). Es trabajo de los [taxónomos](#) reconocer, seleccionar, definir y analizar dichos atributos o caracteres.

Los caracteres deben ser independientes unos de otros, es decir deben haber seguido caminos evolutivos independientes. Estas características heredables son intrínsecas de los organismos y de los procesos biológicos tales como la ontogenia (e.g. caracteres morfológicos, fisiológicos), la replicación (e.g. secuencias de ADN), la transcripción (e.g. proteínas), o la interacción de caracteres heredables (e.g. etológicos) (Wiley y Lieberman, 2011). También se reconocen caracteres extrínsecos, aquellos que aparentemente no están sujetos a las reglas de la herencia, por ejemplo, características de los hospedadores, en el caso de los organismos parásitos, o datos biogeográficos (Schuh y Brower, 2009).

Los atributos o caracteres pueden ser clasificados según sus fuentes. A continuación, se brinda una clasificación de caracteres según su fuente, adaptada de las propuestas por Wiley (1981), Mayr y Ashlock (1991) y Morrone (2013). (modificado de Lanteri y Cigliano, 2006).

Tipos de caracteres según sus fuentes

1. Morfológicos.

- Externos (e.g. forma, tamaño).
- Internos o anatómicos (e.g. estructuras genitales).
- Embriológicos (e.g. tipo de huevo, blástula, gástrula).
- Citológicos e histológicos (e.g. presencia de cilios o flagelos, vacuolas pulsátiles, determinado tipo de células en diferentes tejidos).

2. Fisiológicos.

- Factores metabólicos (e.g. regulación de la temperatura corporal, respiración aeróbica o anaeróbica).
- Secreciones corporales (e.g. tipos de hormonas de crecimiento o sexuales, secreciones glandulares asociadas a funciones defensivas).

3. Cromosómicos.

- Número cromosómico.
- Forma y tamaño de los cromosomas.
- Presencia de reordenamiento cromosómico (e.g. inversiones, duplicaciones o translaciones).

4. Moleculares.

a) Del ADN.

- Secuencias de ADN de genes (nucleares, mitocondriales, cloroplastos y ribosomales) o genomas completos.
- Análisis mediante endonucleasas de restricción.

b) Proteicos.

- Secuencias de aminoácidos (e.g. péptidos, proteínas particulares o proteomas completos).
- Diferencias electroforéticas (e.g. en isoenzimas, aloenzimas o proteínas estructurales).

5. Ecológicos.

- Hábitat y hospedadores (e.g. preferencias o restricciones de hábitat, especificidad de nicho ecológico).
- Tipo de alimento consumido (e.g. herbívoros, carnívoros, omnívoros, detritívoros).
- Rol ecológico (e.g. consumidores primarios, secundarios, depredadores).
- Organismos asociados (e.g. parásitos, endosimbiontes).

6. Etológicos o de comportamiento.

- Mecanismos de cortejo (e.g. dípteros, aves y anfibios).
- Mecanismos defensivos y otros patrones de comportamiento (e.g. anfibios y moluscos).

7. Biogeográficos.

- Patrones biogeográficos generales (caracterización de taxones en relación de alopatría-simpatría).

8. Estratigráficos.

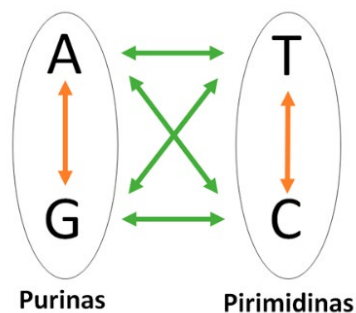
- Localización de un taxón en un tiempo geológico particular (Blackwelder, 1967).

Los caracteres pueden tratarse como **cuantitativos** (variables que no pueden cuantificarse) o **cuantitativos** (variables numéricas). Las variables numéricas pueden ser discretas o continuas. Esta diferencia se refiere a las propiedades matemáticas de los números utilizados para describir un atributo. Los **caracteres continuos** pueden tener valores infinitesimalmente próximos dentro de un rango establecido y no son valores enteros (e.g. longitud de las espinas); mientras que los **caracteres discretos** se representan por valores enteros (e.g. número de espinas). Los caracteres cualitativos o cuantitativos discretos (e.g. color, forma, cantidad en números enteros), pueden tener dos estados de carácter: **carácter doble estado** o tres o más: **carácter multiestado**. Por ejemplo, si para identificar un insecto el carácter taxonómico es una banda de color a lo largo de las alas, los estados de carácter pueden ser: presencia o ausencia de dicha banda, o si el carácter seleccionado es la base nitrogenada presente en un nucleótido de una secuencia de ADN, sus estados serán adenina, timina, citosina o guanina. En el último caso, cuando se trabaja con secuencias de ADN se comparan sitios o posiciones de los nucleótidos en la secuencia, considerados cada uno un carácter, que puede presentar alguno de los cuatro estados antes mencionados. Las bases nitrogenadas se clasifican en púricas (adenina y guanina) y pirimídicas (timina y citosina) (Figura 1.1). Cuando se realiza un alineamiento se hace una comparación entre una o múltiples secuencias de cada taxón estudiado, permitiendo reconocer sitios o posiciones invariantes o variantes. A diferencia de los sitios variantes (sustituciones de bases o mutaciones puntuales), las posiciones invariantes son aquellas en las que no se ha producido cambio alguno al comparar dos taxones. Las **sustituciones de bases** (Tabla 1.1) se pueden definir en dos categorías: **transiciones** y **transversiones** (Figura 1.1). Asimismo, pueden ocurrir mutaciones de tipo *indel*, **inserciones** o **deleciones** de nucleótidos las cuales constan de ganancia o pérdida de bases respectivamente.

Transición: sustitución de nucleótidos en la que una base púrica se reemplaza por otra púrica o una pirimídica sustituye otra pirimídica. (4 posibilidades).

Transversiones: sustitución de nucleótidos en la cual una base púrica reemplaza a una pirimídica o viceversa (8 posibilidades).

Figura 1.1. Esquema de bases nitrogenadas púricas y pirimídicas.



Las flechas indican las posibles sustituciones de bases: transiciones (naranja) y transversiones (verde).

Tabla 1.1. *Secuencias de bases del ADN de cuatro taxones (B-E).*

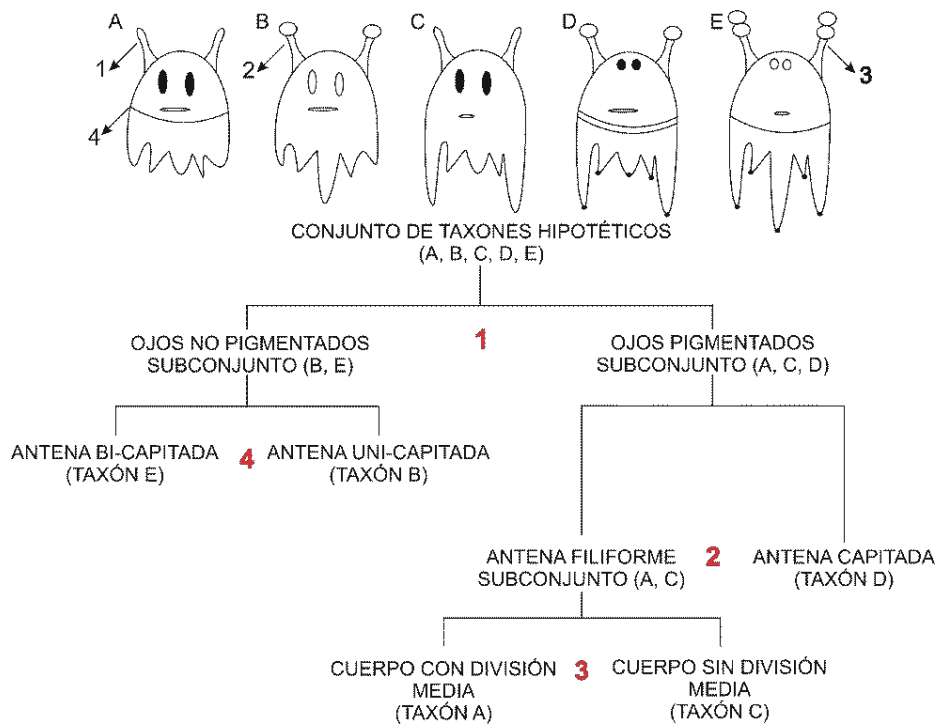
Especies	Secuencias	Tipo de sustitución o mutación
Especie A	AATCGTTCC	
Especie B	AA C CGTTCC	Sustitución = transición en la tercera posición
Especie C	AA A CGTTCC	Sustitución = transversión en la tercera posición
Especie D	AAG GG TCGTTCC	Inserción de dos bases
Especie E	AA - - GTTCC	Delección de dos bases

Nota. Reproducido de Secuencia de bases de ADN de cuatro taxones (B-E), en los que se observan sustituciones (transiciones y transversiones), inserciones y deleciones con respecto al taxon A, de Lanteri y Cigliano (2006).

Luego de la selección de los caracteres morfológicos taxonómicos es necesario codificarlos. **Codificar** significa asignar un código a cada estado. Por ejemplo, en la codificación para un carácter cualitativo que describa la forma del huevo, sus estados se podrían codificar como: ovalado (0), triangular (1) o circular (2). Los caracteres cuantitativos continuos no requieren codificación y a su vez pueden ser expresados como variables discretas, asignando diferentes intervalos con sus respectivos códigos como por ejemplo para el carácter continuo largo del cuerpo: 2-4 mm (0), 5-7 mm (1) o 8-10 mm (2).

Para facilitar la identificación de los organismos se utilizan frecuentemente esquemas denominados claves de identificación. Las **claves de identificación o dicotómicas** consisten en una secuencia ordenada de opciones o dilemas alternativos excluyentes, en los cuales se expresan los **caracteres diagnósticos** o discriminatorios de los taxones para los cuales ha sido construida (Mayr y Ashlock, 1991). Los caracteres utilizados para la construcción de las claves de identificación deben estar definidos con precisión, con la menor ambigüedad posible, ser fácilmente reconocibles y relativamente constantes en los taxones para los cuales la clave ha sido diseñada. Si bien no existe un criterio preestablecido para la elaboración de claves se recomienda: 1) identificar características fácilmente reconocibles dentro del conjunto de taxones que permitan dividirlo en subconjuntos; 2) repetir sucesivamente este paso para cada subconjunto hasta no tener agrupaciones, es decir, lograr diferenciar individualmente cada uno de los taxones; 3) de ser necesario elaborar un diagrama que permita representar la estructura de conjuntos y subconjuntos y 4) transcribir la estructura del punto anterior en formato de clave dicotómica. En la figura 1.2 se ilustran cinco taxones hipotéticos, así como un posible esquema de conjuntos y subconjuntos generado a partir de algunos caracteres seleccionados.

Figura 1.2. Taxones hipotéticos A-E; diagrama arborescente de conjuntos y subconjuntos.



1) antena filiforme; 2) antena uni-capitada; 3) antena bi-capitada y 4) división media.

Las claves pueden presentar diferente estructura como por ejemplo con sangría o sin sangría, o estar, acompañadas por ilustraciones o presentar todos los caracteres ilustrados (claves pictóricas). Estas últimas son de gran utilidad ya que permiten comparar los caracteres con precisión y pueden ser empleadas no sólo por especialistas. A continuación, se brinda un ejemplo de clave dicotómica sin sangría para la identificación transcrita a partir del diagrama de conjuntos y subconjuntos de la figura 1.2 de los cinco taxones hipotéticos (A-E).

- 1a. Ojos pigmentados.....2
- 1b. Ojos no pigmentados.....4
- 2a. Antena filiforme.....3
- 2b. Antena capitada.....Taxón D
- 3a. Cuerpo con división media.....Taxón A
- 3b. Cuerpo sin división media.....Taxón C
- 4a. Antena bi-capitada.....Taxón E
- 4b. Antena uni-capitada.....Taxón B

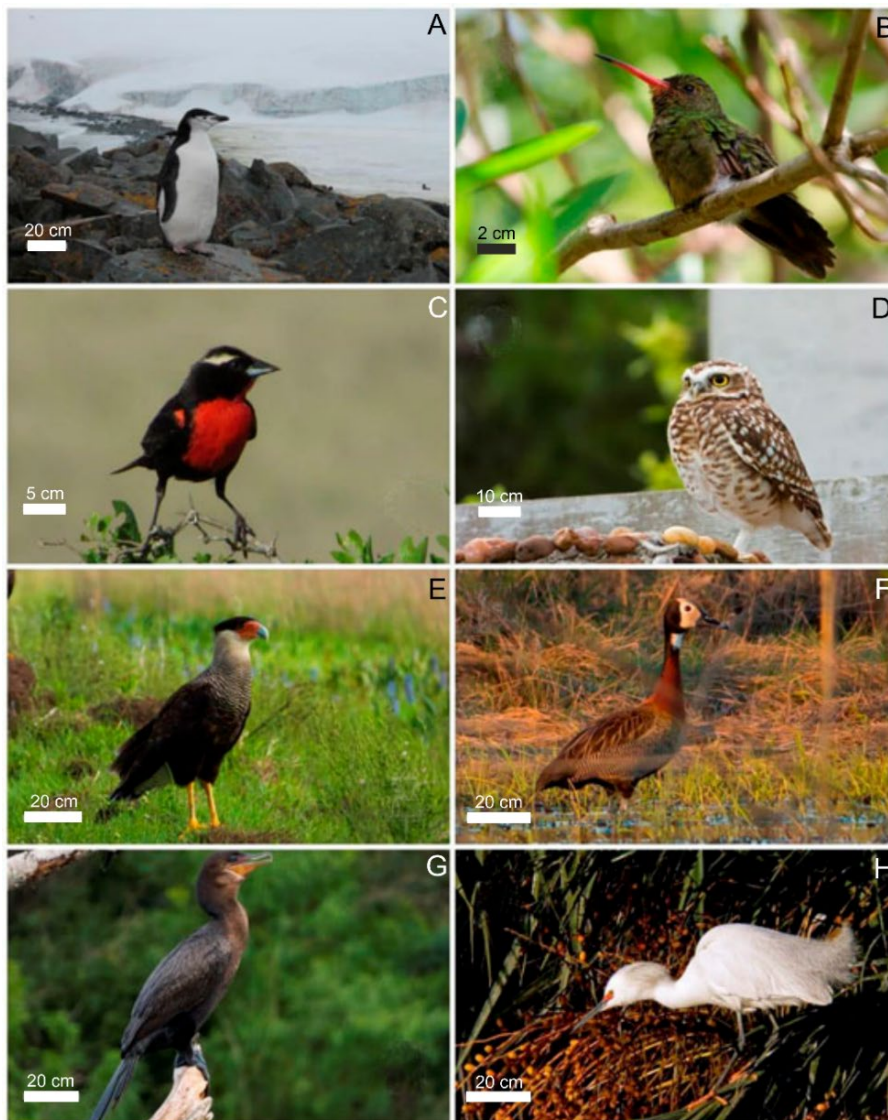
Las claves son publicadas en soporte papel (revistas científicas, monografías, libros) sin embargo, también se hallan disponibles en soporte electrónico o incluidas en bases de datos disponibles en la web.

Ejercitaciones

Ejercicio 1

Las aves son un grupo de organismos muy diverso por sus formas, tamaños y hábitos de vida, entre otras variables. Sobre la base de las imágenes de la Figura 1.3, con los conocimientos que usted posea sobre las aves y con otras fuentes de información (e.g. disponible en la web), elabore una lista de al menos 10 caracteres. Designe sus estados y codifíquelos. Procure que en la lista haya caracteres doble estado y multiestado, cualitativos y cuantitativos. Identifique a qué fuente corresponden los caracteres seleccionados. Con la lista de caracteres, sus estados y sus códigos, complete la matriz de especies por caracteres de la Figura 1.4.

Figura 1.3. Aves con sus nombres comunes y nombres científicos.



A) pingüino barbijo, *Pygoscelis antarcticus*. B) picaflor bronceado, *Hylocharis chrysura*. C) pecho colorado, *Sturnella superciliaris*. D) lechucita de las vizcacheras, *Athene cunicularia*. E) carancho, *Caracara plancus*. F) sirirí pampa, *Dendrocygna viduata*. G) biguá, *Phalacrocorax brasilianus*. H) garcita blanca, *Egretta thula*. Autores de las fotografías: A, Javier García de Souza; B, D-H, Martín A. Colombo; C, Adrián Jauregui.

Figura 1.4. Matriz de especies por caracteres para ser completada.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A										
B										
C										
D										
E										
F										
G										
H										

Ejercicio 2

Sobre la base de la siguiente matriz de secuencias de ADN de cuatro especies de planarias dulceacuícolas (Platyhelminthes, Tricladida) pertenecientes a la familia Dugesiidae:

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1- <i>Dugesia sagitta</i>	C	C	A	C	C	T	C	T	T	T	T	T	C	T	T	T	T	A	A
2- <i>Schmidtea nova</i>	C	C	T	C	C	T	T	T	A	A	-	-	-	T	T	C	G	A	T
3- <i>Schmidtea mediterranea</i>	C	C	T	C	C	T	T	T	G	A	-	-	-	T	T	C	A	A	T
4- <i>Girardia dorocephala</i>	C	C	G	C	C	T	T	T	G	A	T	G	A	T	T	G	G	G	T

- Indique qué tipo de carácter se utilizó (según su fuente y otras características de los caracteres).
- Identifique los sitios variables e invariables en todos los taxones comparando con *Dugesia sagitta*.
- Entre los sitios variables, identifique los tipos de mutaciones (transiciones, transversiones y mutaciones de tipo *indel*).
- Repita el procedimiento realizado en b) y c) pero utilizando como secuencia de referencia la de *Schmidtea nova*.
- Compare los resultados de los puntos c y d, y describa a qué se deben las similitudes y diferencias halladas.

Ejercicio 3

Sobre la base de la matriz con siete secuencias de ADN de especies de caracoles de aguas continentales pertenecientes al género *Pomacea* (Mollusca, Gastropoda):

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1. <i>Pomacea sp.</i>	T	A	C	A	C	C	T	T	T	A	T	A	T	C	C	T	A	T	T	C	G	G	G	A	T	G	T	G	G	T
2. <i>Pomacea insularum</i>	T	A	C		T	C	T	T	T	A	T	A	T	C	T	T	A	T	T	T	G	G	A	G	T	A	T	C	A	G
3. <i>Pomacea canaliculata</i>	T	A	C		T	C	T	T	T	A	T	A	T	T	T	T	A	T	T	T	G	G	G	G	T	A	T	G	A	T
4. <i>Pomacea insularum</i>		T	A		C	T	C	T	T	T	A	T	A	T	C	T	T	A	T	T	G	G	A	G	T	A	T	G	A	T
5. <i>Pomacea insularum</i>	T	T	T		A	T	A	T	T	C	T	A	T	T	C	G	G	G	A	T	G	G	G	G	T	C	T	G	G	T
6. <i>Pomacea insularum</i>	T	T	T		A	T	A	T	T	T	A	T	T	T	G	G	A	G	T	A	T	G	A	T	C	G	T	G	T	T
7. <i>Pomacea camena</i>	T	C			T	T	T	T	T	T	T	T	A	T	T	G	T	A	T	T	T	G	G	G	G	T	T	G	G	A

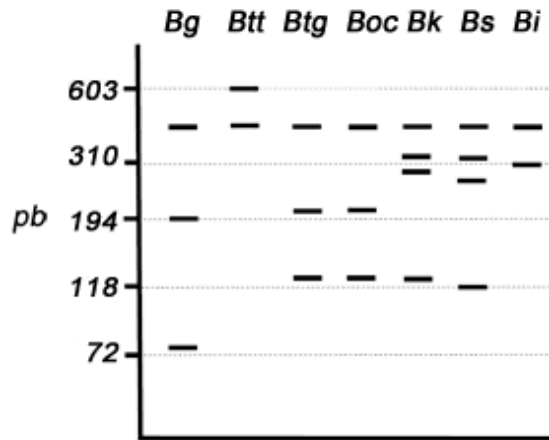
- Indique cuáles son los sitios variables y cuáles los invariables utilizando a *Pomacea sp.* como referencia.
- Identifique las sustituciones de bases (transiciones y transversiones) de las secuencias 2 a 7, con respecto a la secuencia 1.
- Identifique las mutaciones de tipo *indel* (inserciones y deleciones) de las secuencias 2 a 7, con respecto a la secuencia 1.
- ¿Qué cambios son más frecuentes? ¿las transiciones o las transversiones?

Ejercicio 4

En Brasil, el género de caracoles de agua dulce *Biomphalaria* (Mollusca, Gastropoda) está representado por diez especies. La correcta identificación de estas especies tiene importancia médica ya que *B. straminea* (Dunker 1848), *B. tenagophila* (Orbigny 1835) y *B. glabrata* (Say 1818) son especies hospedadoras intermediarias del parásito *Schistosoma mansoni* Sambon 1907, que produce en los humanos la enfermedad parasitaria conocida como esquistosomiasis. Asimismo, otras especies son consideradas susceptibles de albergar al parásito. La identificación morfológica de las especies es compleja, por lo que se recurre a técnicas moleculares. Vidigal *et al.* (2000), realizaron un estudio de sitios de restricción de rDNA con la enzima Ddel y obtuvieron el mapa de restricción de la Figura 1.5. A partir de éste:

- Obtenga una matriz de taxones por caracteres. Codifique los caracteres como doble estado, presencia o ausencia de banda de determinado tamaño molecular.
- ¿Considera que la información obtenida con esta fuente de caracteres es de utilidad para discriminar a las especies de *Biomphalaria* estudiadas? ¿Sirve para identificar a las especies hospedadoras de *Schistosoma mansoni*?

Figura 1.5. Representación esquemática del patrón de sitios de restricción de rDNA de cinco especies y dos subespecies de *Biomphalaria* de Brasil.



Nota. Adaptado de Representación esquemática del patrón de sitios de restricción de rDNA de cinco especies y dos subespecies de *Biomphalaria*, de Vidigal et al., 2000. Abreviaturas: *Biomphalaria glabrata* (Bg); *B. tenagophila tenagophila* (Btt); *B. tenagophila quaibensis* (Btg); *B. occidentalis* (Boc); *B. kuhniiana* (Bk); *B. straminea* (Bs) y *B. intermedia* (Bi). El tamaño de los marcadores moleculares está indicado a la izquierda de la figura (pb).

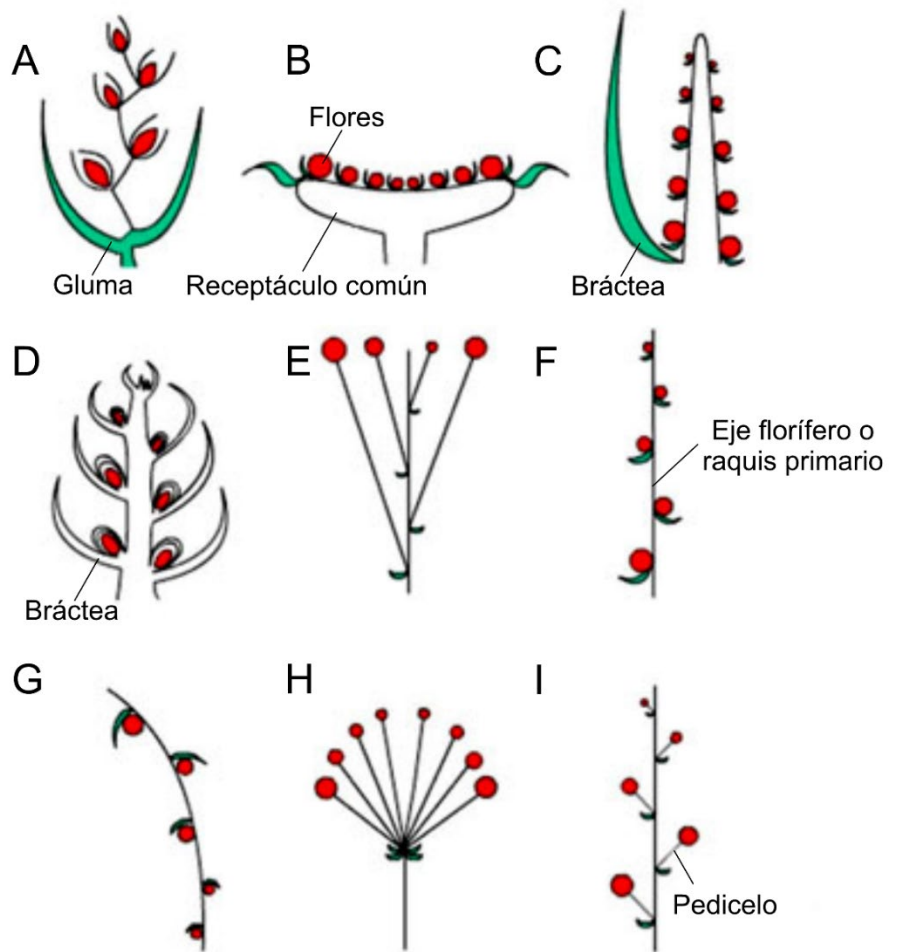
Ejercicio 5

Identifique usando la siguiente clave dicotómica los géneros de plantas hipotéticas de la Figura 1.6.

- 1. Flores pediceladas 2
- 1'. Flores sésiles 4
- 2. Pedicelos dispuestos a lo largo del eje florífero, a intervalos más o menos regulares 3
- 2'. Pedicelos dispuestos en el extremo del eje florífero, divergentes como los radios de una sombrilla *Umbellus*
- 3. Pedicelos de similar longitud *Racimus*
- 3'. Pedicelos más cortos a medida que se aproximan al ápice, de manera que todas las flores quedan a la misma altura *Corimbum*
- 4. Eje florífero alargado 5
- 4'. Eje florífero dilatado en el extremo en forma de disco, formando un receptáculo común sobre el cual se insertan las flores *Capitulum*
- 5. Eje florífero delgado 6
- 5'. Eje florífero grueso 8
- 6. Eje florífero o raquis primario péndulo, flexible; comúnmente flores diclinas *Amenta*
- 6'. Eje florífero o raquis primario erguido 7
- 7. Eje florífero sin glumas en la base *Espigae*
- 7'. Eje florífero con su base rodeada por dos glumas dispuestas dísticamente *Espiguillae*

8. Inflorescencia protegida por una bráctea envolvente *Espadicelia*
 8'. Inflorescencias no protegidas por una bráctea envolvente; cada flor
 de la inflorescencia protegida por una bráctea *Bracteosium*

Figura 1.6. *Formas de distintas inflorescencias simples.*



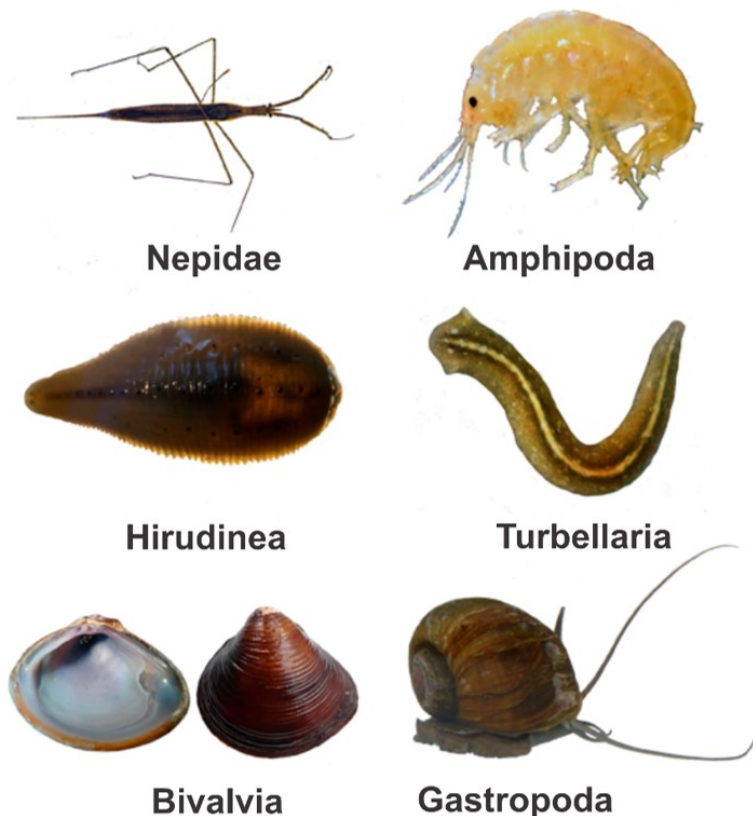
Nota. Adaptado de *Formas de distintas inflorescencias simples*, de Fernández et al., 2013.

Ejercicio 6

El término macroinvertebrados se utiliza comúnmente para referirse a animales invertebrados tales como crustáceos, insectos, moluscos y anélidos (entre otros), que habitan los cuerpos de agua, comúnmente asociados al fondo o las plantas acuáticas. Estos organismos pueden verse a simple vista y son muchas veces utilizados como indicadores de la calidad ecológica de un ambiente, razón por la cual su correcta identificación taxonómica cobra particular importancia. A partir de un muestreo hipotético para evaluar la diversidad de macroinvertebrados de un arroyo de la provincia de Buenos Aires (Argentina) se obtuvieron diversos ejemplares

correspondientes a los seis grupos que se ejemplifican en la Figura 1.7. Considerando la cantidad de patas, la forma del cuerpo, la presencia o ausencia de determinadas estructuras, entre otros caracteres taxonómicos visibles, elabore una clave dicotómica para la identificación de los individuos colectados.

Figura 1.7. Macroinvertebrados colectados en un muestreo hipotético realizado en un arroyo de la provincia de Buenos Aires.



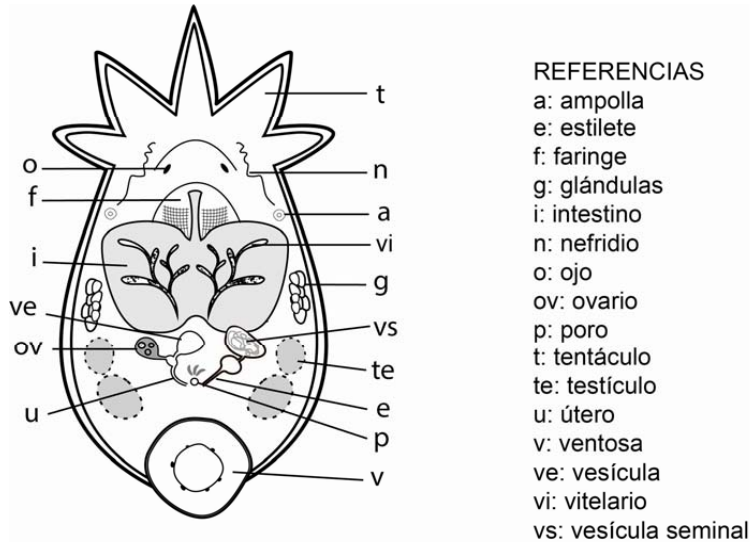
Nota. Autores de las imágenes: Nepidae, Ihor Panas, CC 4.0 (https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Ranatra_linearis_Desnianskyi_Biosphere_Reserve_2018.jpg). La imagen fue modificada para quitar el fondo; Amphipoda e Hirudinea, Paula Altieri; Turbellaria, Marina Lenguas Francavilla; Bivalvia, Micaela de Lucía y Gastropoda, Matías Giglio.

Ejercicio 7

Las especies del género *Temnocephala* (Platyhelminthes, Temnocephalida) son ectocomensales de otros invertebrados dulciacuícolas. Viven sobre otros invertebrados y aprovechan las corrientes alimenticias generadas por el hospedador. A partir de las estructuras detalladas en la Figura 1.8, registre para las seis especies del género al menos diez caracteres y sus estados (Figura 1.9), y vuélquelos en una matriz de taxones por caracteres. Establezca sus estados y asigne un código a cada uno de éstos. Los estados de los caracteres cuantitativos continuos podrá expresarlos como la medida tomada, o transformarlos a discretos a través de índices o

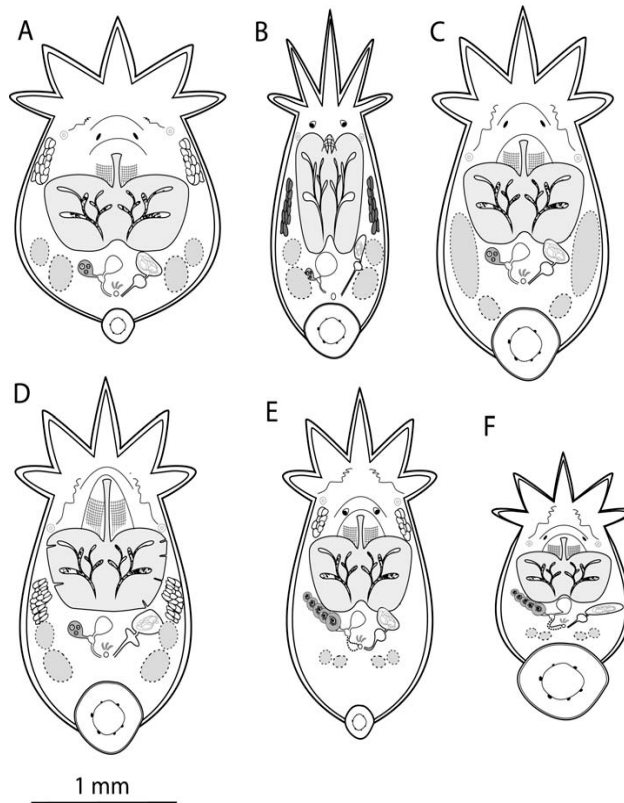
proporciones. Finalmente, construya una clave dicotómica para la identificación de las especies del género *Temnocephala* de la Figura 1.9.

Figura 1.8. Estructuras representativas de un ejemplar perteneciente al género *Temnocephala* observadas por transparencia en una preparación total.



Nota. Adaptado de Diagrama explicativo de los turbelarios hipotéticos, de Fernández et al., 2013.

Figura 1.9. Esquemas representativos de la morfología interna de seis especies hipotéticas pertenecientes al género *Temnocephala*.



Nota. Adaptado de Turbelarios hipotéticos comensales de crustáceos dulciacuícolas, de Fernández et al., 2013.

Ejercicio 8

Considere un modelo de estudio en el que se den las siguientes características:

Investigador/a: Ictiólogo/a.

Objeto de estudio: Peces de la laguna de Chascomús (Provincia de Buenos Aires, Argentina).

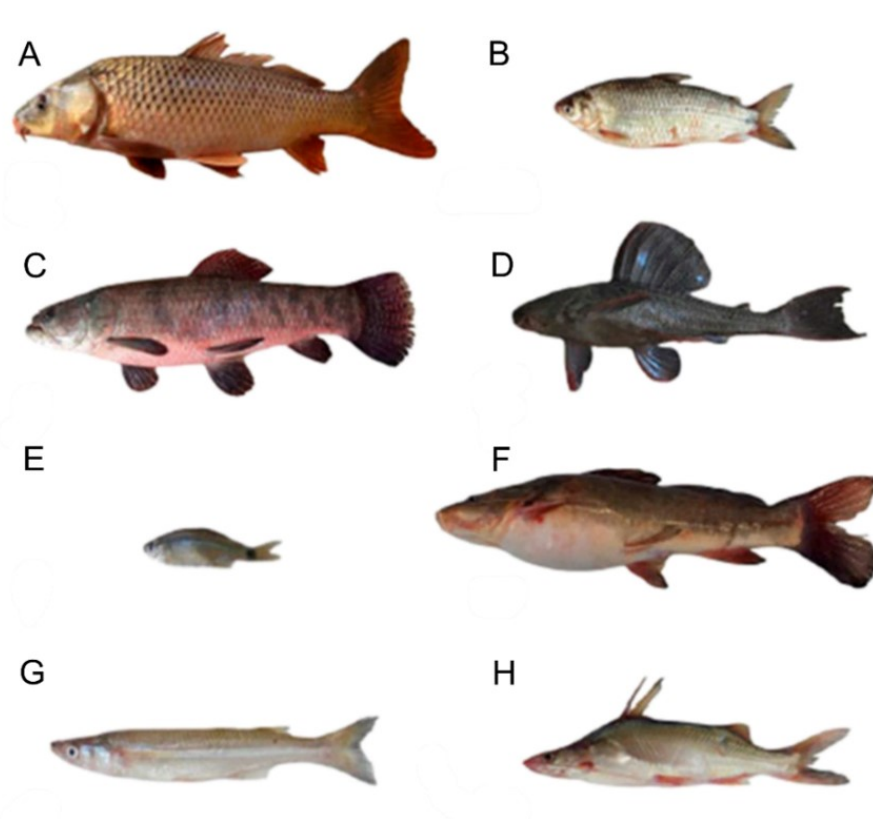
Problema: La Municipalidad plantea la necesidad de elaborar material educativo y turístico que permita conocer e identificar las especies de peces más comunes de la laguna a partir de sus características más conspicuas. Considerando que la especie más conocida y emblemática es el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*), y que las personas suelen reconocer también a la mojarra cola negra (*Cheirodon interruptus*) y a la carpa común (*Cyprinus carpio*), la Municipalidad le expresa al investigador/a la necesidad de elaborar un material que permita poner a disposición más información respecto de otras especies comunes como el bagarito, la tararira, el sabalito y la vieja de agua (Figura 1.10).

Objetivo: Elaborar una herramienta accesible para la sociedad que permita la identificación y el conocimiento de la diversidad de peces de la laguna de Chascomús.

Teniendo en cuenta lo mencionado, proponga un ejercicio congruente con este capítulo.

Figura 1.10. Especies de peces comunes de la laguna de Chascomús.

Nombre común y nombre científico.



A) carpa, *Cyprinus carpio*. B) sabalito, *Cyphocharax voga*. C) tararira, *Hoplias argentinensis*. D) vieja de agua, *Hypostomus commersoni*. E) *Cheirodon interruptus*. F) *Rhamdia quelen*. G) pejerrey, *Odontesthes bonariensis*. H) bagarito, *Parapimelodus valenciennis*. Autor de las fotografías Gustavo Berasain.

Referencias

- Blackwelder, R. E. (1967). *Taxonomy: A text and reference book*. Nueva York: John Wiley and sons.
- Fernández, M. S., Brusa, F., Damborenea, M. C., Dellapé, P. M. y Gallardo, F. E. (2013). *Introducción a la Taxonomía. Manual de ejercitaciones. (1ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones. (3ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Mayr, E. (1968). *Especies animales y evolución*. Barcelona: Editorial Ariel, Universidad de Chile.
- Mayr, E. y Ashlock, P. D. (1991). *Principles on Systematic Zoology*. New York: Mc Graw Hill Inc.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones. (1ª Edición)*. México D.F.: UNAM, Facultad de Ciencias.
- Schuh, R. T. y Brower, A. B. Z. (2009). *Biological systematics: Principles and Applications. (2nd Edition)*. Ithaca: Cornell University Press.
- Vidigal, T. H. D. A., Caldeira, R. L., Simpson, A. J. G. y Carvalho, O. S. (2000). Further studies on the molecular systematics of *Biomphalaria* snails from Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 95(1), 57-66.
- Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: John Wiley and sons.
- Wiley, E. O. y Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics (2nd Edition)*. New Jersey: Wiley-Blackwell.

CAPÍTULO 2

Nomenclatura Biológica

Eugenia Minghetti, Martina Eugenia Pocco, Luciana Lugones y Delfina Aguiar Juárez

Nomenclatura Biológica: objetivos

La **nomenclatura biológica** se encarga de dar nombres a los taxones y sirve como un lenguaje para comunicar información sobre los nombres de los organismos (Schuh y Brower, 2009). Su objetivo es asegurar que el nombre de cada taxón sea **único, universal y estable** siguiendo un conjunto de reglas que se encuentran establecidas en códigos internacionales de nomenclatura. De este modo, cada taxón puede reconocerse en todo el mundo por su **nombre científico**, el cual funciona como una etiqueta que permite su reconocimiento inequívocamente (Dubois, 2005).

Carlos Linneo, botánico y zoólogo sueco, es considerado el padre de la nomenclatura y es quien propuso, hace más de 250 años, un método para nominar a las especies: la nomenclatura binominal. Posteriormente, se adicionaron nuevas reglas para dar nombre a los taxones, fijar sus tipos y manejar los conflictos nomenclaturales que pudieran surgir. Dichas reglas, junto con sus modificaciones y adiciones, son las que hoy conforman los Códigos Internacionales de Nomenclatura (Godfray, 2002).

Códigos Internacionales de Nomenclatura

Existen los siguientes Códigos, aplicados a distintos taxones:

-Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (ICN) [<https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>] (Turland *et al.*, 2018).

-Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) [<https://www.iczn.org/>] (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000).

-Código Internacional de Nomenclatura de Procariotas (ICNP) [<https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/ijsem/10.1099/ijsem.0.000778>] (Parker *et al.*, 2019).

-Código Internacional de Clasificación y Nomenclatura de Virus (ICVCN) [<https://talk.ictvonline.org/information/w/ictv-information/383/ictv-code>].-Código Internacional de Plantas Cultivadas (ICNCP) (Brickell *et al.*, 2009).

Estos códigos tienen carácter global y están conformados por un conjunto de **reglas** (de carácter obligatorio), suplementadas por **recomendaciones** (de cumplimiento optativo) y **ejemplos** para la resolución de algunos conflictos o la aplicación de determinadas reglas. Los códigos son **independientes entre sí**, de modo que las reglas aplicadas a cada uno de los taxones que ellos rigen son diferentes y efectivas únicamente sobre los mismos. Además, los códigos no restringen, influyen o interfieren en la libertad de pensamiento o de juicio taxonómico, sino que resuelven cuestiones de nombres y cómo se aplican.

En 2011, el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (ICBN) pasó a denominarse **Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (ICN)**. Se lo considera un cuerpo de leyes vivas y en constante adaptación. Los cambios en el ICN se deciden cada 6 años en la Sección de Nomenclatura (reunión plenaria), asociada al Congreso Internacional de Botánica (Knapp *et al.*, 2011). Cada nuevo código tiene la tapa de un color distinto y lleva el nombre de la ciudad donde se realizó la sesión plenaria que dio lugar a dicho cambio. Este código posee una versión simplificada llamada “El código decodificado” [[TheCodeDecoded \(pensoft.net\)](http://TheCodeDecoded.pensoft.net)] (Turland, 2019).

El **Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN)** sólo puede ser modificado por la “*International Union of Biological Sciences*”, actuando por recomendación de la “*International Commission of Zoological Nomenclature*” (Jeffrey, 1989). Se debe recurrir a esta comisión cuando las provisiones de los códigos no son suficientes para resolver ciertos conflictos. Esta comisión tiene la facultad de publicar en el “*Bulletin of Zoological Nomenclature*” las decisiones adoptadas en cada caso particular y las listas de nombres disponibles, a propuesta de distintos grupos de especialistas. La cuarta edición del ICZN entró en vigor en el año 2000, con modificaciones y actualizaciones posteriores en artículos puntuales.

El **Código Internacional de Nomenclatura de Procariotas (ICNP)**, de manera similar al ICZN, sólo puede modificarse por el “*International Committee on Systematic Bacteriology*”. Hasta el año 2018 el código se denominaba Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias (ICNB), año en que fue actualizado y se le otorgó el nuevo nombre con el objetivo de reflejar al gran grupo de organismos que rige. La versión vigente del ICNP fue publicada en 2019 como una edición especial del “*International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*” (Parker *et al.*, 2019).

El **Código Internacional de Clasificación y Nomenclatura de Virus (ICVCN)** está regulado por el “*International Committee on Taxonomy of Viruses*” (ICTV), el cual cada año recibe propuestas taxonómicas de científicos especialistas para efectuar modificaciones que afectan la clasificación de los virus y su nomenclatura. Dichas propuestas deben ser aprobadas por el Comité Ejecutivo y luego ratificadas por todos los miembros del ICTV para entrar en vigor. La versión vigente del ICVCN corresponde al año 2021.

El **Código Internacional de Plantas Cultivadas (ICNPC)** o también conocido como **Código de Plantas Cultivadas** se encarga de dar nombre a grupos de plantas denominadas *cultivares*, las cuales son plantas deliberadamente seleccionadas por caracteres de interés en la actividad agrícola, forestal y hortícola. El objetivo del ICNPC es brindar un sistema de nombres preciso,

estable y simple que pueda aplicarse internacionalmente para la comercialización de los *cultivares*. Los nombres de los cultivares deben seguir las reglas y recomendaciones del ICNPC, excepto por cualquier componente en latín dentro de su nombre que es regulado por el ICN. El ICNPC es modificado por la “*International Commission for the Nomenclature of Cultivated Plants*” (IUBS) previo análisis de las propuestas o sugerencias enviadas por las partes interesadas. La última versión es del 2016.

De aquí en adelante el presente capítulo se centrará en las formas y reglas presentes en los códigos nomenclaturales ICN e ICZN considerando las ejercitaciones prácticas propuestas.

Tabla 2.1. Principales diferencias entre ICN y ICZN¹.

	ICN	ICZN
Fecha de partida	1753, <i>Species Plantarum</i> , Linneo	1758, <i>Systema Naturae</i> , Linneo
Prioridad	Restringida a cada rango	Restringida a tres grupos de niveles: nivel de familia, nivel de género, nivel de especie
Sufijos normalizados	Desde tribu hasta división	Desde tribu hasta superfamilia
Nomenclatura de híbridos	Reglamentada	No reglamentada
Doble citación	Obligatoria	Opcional
Tautonimia²	No permite	Permite
Categorías rango/nivel género	Género, subgénero (subg.), sección (sect.), subsección (subsect.), serie (ser.), subserie (subser.)	Género, subgénero
Categorías rango/nivel especie	Especie, subespecie (subsp.), variedad (var.), subvariedad (subvar.), forma (f.), subforma (subf.)	Especie, subespecie ³
Diagnos de nuevos taxones	Latín o inglés (a partir de 2012)	No lo regula

¹ Modificado de Lanteri y Cigliano (2006).

² Tautonimia: se produce cuando el nombre genérico y el nombre específico de una especie son iguales. Ej.: *Guira guira* (Gmelin, 1788).

³ Se contempla también la nomenclatura para agregado de especies y agregado de subespecies (Art. 6.2).

Principios operativos de la Nomenclatura Biológica

Dentro de los principios operativos de la Nomenclatura Biológica, se destacan:

1. Disponibilidad / Validez de publicación.
2. Prioridad.
3. Tipificación.
4. Homonimia.
5. Sinonimia.

1. Disponibilidad / Validez de publicación

Un nombre científico será considerado **disponible** (ICZN) o **válidamente publicado** (ICN), si se publicó de acuerdo con las reglamentaciones de los códigos (es decir, un trabajo original disponible en una revista científica), acompañado por una descripción del taxón al que se refiere, y la designación de tipos nomenclaturales (ver Tipificación); además, según el ICZN debe indicarse su autoría y fecha, y una declaración de intención de la acción propuesta. Aquellos nombres que no cumplen con alguno de los requisitos previamente mencionados se denominan *nomen nudum* (= nombres desnudos) y son **no disponibles** (ICZN) o **no válidamente publicados** (ICN).

Para la aplicación de este principio es importante tener en cuenta las **fechas de partidas**, que son las fechas de publicación de las obras de Linneo (1753, 1758), las cuales se consideran el inicio formal de la nomenclatura científica (Tabla 2.1). Los nombres publicados antes de las fechas de partida no tendrán precedencia sobre otros nombres más recientes, pues son **no disponibles** (ICZN) o **no válidamente publicados** (ICN).

2. Prioridad

El **principio de prioridad** establece que, en caso de existir conflicto entre dos o más nombres (sinónimos u homónimos) el **más antiguo** será considerado como el nombre **correcto** según el ICN o nombre **válido** según el ICZN, siempre que no haya otros conflictos regulados por los códigos.

Según el ICZN, las categorías del mismo grupo (familia, género y especie) están coordinadas de modo que compiten por prioridad dentro de cada grupo. En cambio, en el ICN, no hay coordinación entre las categorías, por lo que la prioridad está restringida a cada rango/nivel y no a cada grupo de rangos/niveles.

El principio de prioridad es el principal argumento para decidir la validez de un nombre. Sin embargo, excepcionalmente puede modificarse a fin de mantener la estabilidad y universalidad en aquellos casos en que su aplicación altere el significado de un nombre aceptado durante largo

tiempo por la validación de un nombre apenas conocido o largamente olvidado (*nomen oblitum*). Para su uso en tales casos, el ICZN incluye disposiciones que modifican la aplicación del principio: **inversión de la precedencia**, por el cual el nombre válido más antiguo se convierte en un “nombre olvidado” o *nomen oblitum* (inválido) y el nombre válido más moderno tiene prioridad y se denomina *nomen protectum*.

En los casos en que dos nombres se publiquen en la misma fecha y en la misma obra, la precedencia de los nombres viene fijada por el **Primer Revisor** (primer autor que menciona esos nombres en una obra publicada y hace una elección entre ellos).

3. Tipificación

Es el procedimiento por el cual se designa un tipo nomenclatural (también denominado tipo portanombre) a cada taxón nominal de los niveles/rangos familia, género y especie; el mismo una vez designado no puede cambiarse (Mayr y Ashlock, 1991). La fijación de un tipo portanombre brinda objetividad y estabilidad en la aplicación de los nombres, independientemente de los cambios que se produzcan en la clasificación.

Para ambos Códigos el tipo de un taxón del nivel especie o de categoría especie e infraespecíficas es **uno o más ejemplares** (ICN, ICZN) o una **ilustración** (lámina o dibujo) (ICN), el tipo del nivel género o categorías entre género y especie es una especie (especie tipo) y el tipo del nivel familia o categorías entre familia y género es un género (género tipo). El nombre del género tipo determina la raíz del nombre del taxón del grupo familia.

Ej.: el tipo de la familia Poaceae es el género *Poa*, y el tipo del género es la especie *Poa pratensis*. A su vez, el tipo de la especie es un espécimen depositado en una colección.

La designación de una especie tipo es obligatoria para que un nombre del nivel/rango género sea **disponible** (ICZN) o **válidamente publicado** (ICN), y debe ser realizada en la publicación original (géneros establecidos a partir de 1931 según el ICZN; a partir de 1990 según ICN se debe designar explícitamente un tipo que utilice la palabra “*typus*”). De este modo, la designación de una especie tipo puede ser: **original** (la designación del tipo aparece en la misma publicación en la que se propuso el taxón nominal) o **posterior** (en la publicación en la que se propuso el taxón no se realizó la designación del tipo por lo que éste se estableció subsecuentemente en otra publicación, en el caso que se haya propuesto el nuevo género antes de 1930). Un caso particular ocurre cuando los géneros incluyen una única especie al momento de su descripción, de modo que hablamos de **especie tipo por monotipia**.

La cita del nombre de una especie tipo como tal, debería realizarse siempre en su combinación original (Art. 67.1.2.; Rec. 67B).

Existen diferentes clases de ejemplares tipo. La serie tipo está constituida por todos los ejemplares sobre los que el autor estableció la especie. Esta serie incluye: los **tipos portanombre**, que son los ejemplares que llevan el nombre, sea **fijado originalmente** (holotipo, sintipos, ha-

pantotipo), o **posteriormente** (lectotipo, neotipo); y a otros ejemplares **no portadores de nombre** (paratipos, paralectotipos, isotipo, isosintipo) que son parte de la serie tipo y acompañan al portanombre. Según el ICZN la designación de un ejemplar (holotipo) o ejemplares (sintipos) portanombre es obligatoria a partir del año 2000.

La Figura 2.1 muestra una representación esquemática de los distintos ejemplares tipo (ejemplos de especies animales).

Tipos comunes al ICN e ICZN:

- **Holotipo**: ejemplar único (ICN, ICZN) o ilustración (ICN), designado por el autor de la especie en la publicación de la descripción original para que actúe como tipo nomenclatural (Figura 2.1A).
- **Paratipos**: son todos los ejemplares de la serie tipo que acompañan al holotipo (Figura 2.1A).
- **Sintipos**: ejemplares de la serie tipo que conjuntamente constituyen el tipo portador del nombre cuando no se designó holotipo (Figura 2.1C).
- **Lectotipo**: ejemplar o ilustración elegida entre los sintipos para actuar como tipo nomenclatural único cuando éste no fue designado (Figura 2.1D).
- **Paralectotipos**: son los tipos que acompañan al lectotipo (Figura 2.1D).
- **Neotipo**: es un ejemplar o ilustración designado cuando no se conserva el material original o está perdido y un especialista considera necesario designar para definir la objetividad del taxón (Figura 2.1B). Las condiciones para su designación están fuertemente reguladas por ambos códigos.

Exclusivos de ICN:

- **Isotipo**: es cualquier duplicado del holotipo y siempre es un ejemplar. Si el holotipo es una ilustración, no puede haber isotipo.
- **Isosintipo**: duplicado del sintipo.
- **Epitipo**: tipo interpretativo en caso de que el holotipo, lectotipo o neotipo no puedan ser identificados correctamente para la aplicación precisa del nombre a un taxón.

Exclusivo del ICZN:

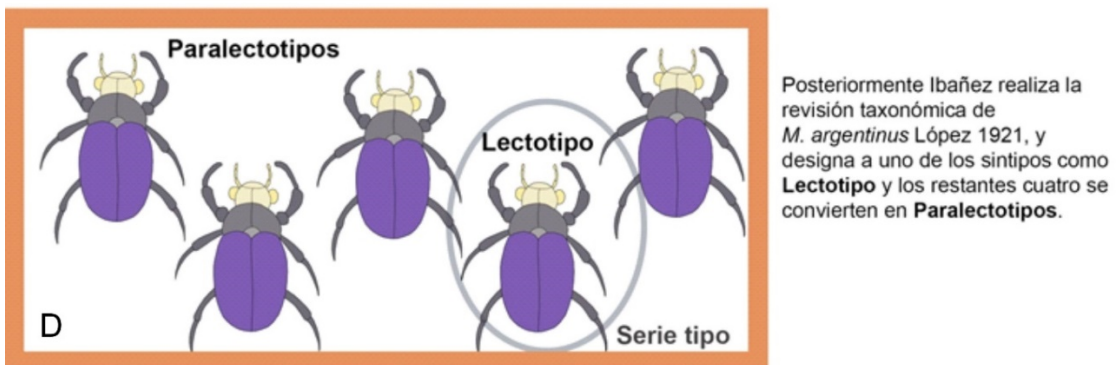
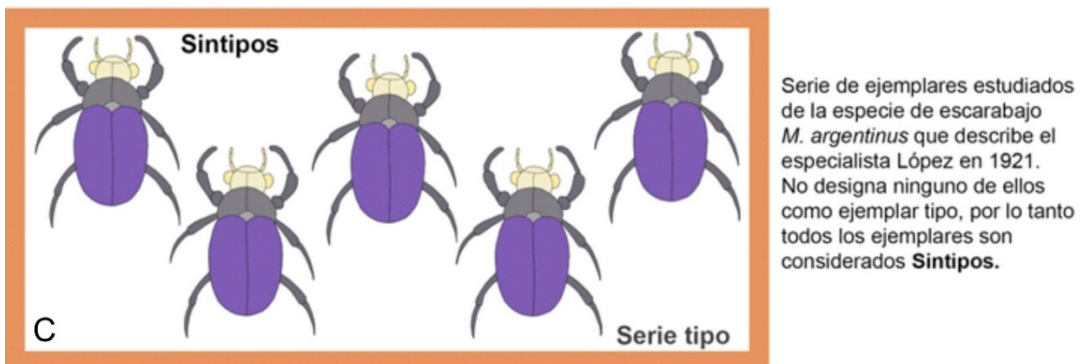
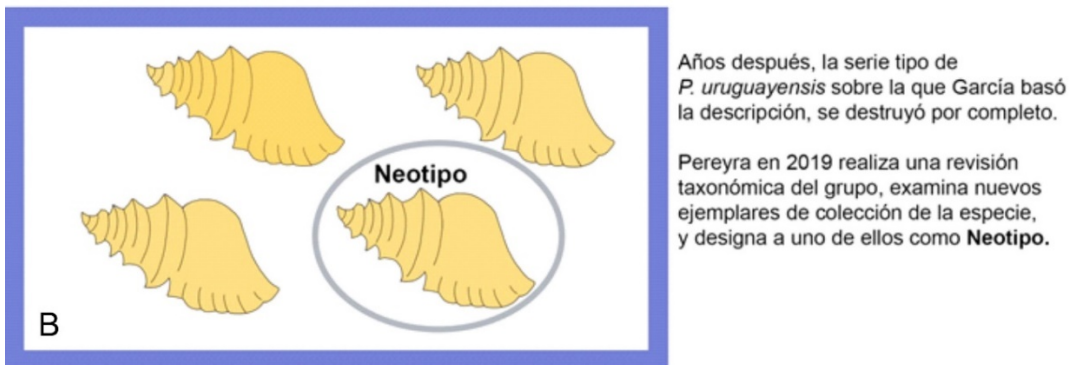
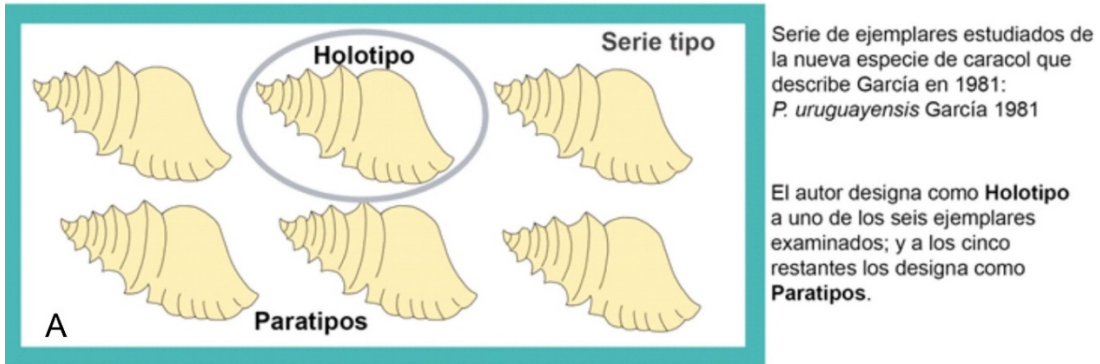
- **Hapantotipo**: restringido a Protistas. Consiste en uno o más preparados con distintos estadios del ciclo de vida, necesarios para identificar a la especie.

Método del tipo

En el caso que un taxón se divida, el grupo que contenga al taxón o ejemplar portanombre es el que retendrá el nombre. Para el otro grupo se deberá proponer un nuevo nombre.

Ej. (grupo género): *Conocephalus* Thunberg 1815 incluye 10 especies y la especie tipo es *C. conocephalus* (Linneo 1767). Si el género se divide en dos grupos, el grupo que contenga a la especie *C. conocephalus* conservará el nombre genérico *Conocephalus*. Para el otro grupo de especies se deberá proponer un nuevo nombre genérico, y designar una especie tipo.

Figura 2.1. Representación esquemática de diferentes series tipo (ejemplos de especies hipotéticas de animales).



A) Holotipo y paratipos. B) Neotipo. C) Sintipos. D) Lectotipo y paralectotipos.

En la situación contraria, en donde dos o más taxones se reúnen en uno solo, por prioridad el nombre válido será el más antiguo.

Ej. (grupo género): los géneros *Solanum* L. 1753 y *Lycopersicum* Mill. 1754 fueron sinonimizados, y el nombre legítimo por principio de prioridad es *Solanum* (sinónimo senior), y la especie tipo es *Solanum nigrum* L. 1753.

4. Homonimia

Los **homónimos** (del griego “homo” igual, “onoma” nombre) son **nombres idénticos** otorgados a **diferentes taxones** contemplados por **un mismo código**. Se denomina *senior* o *anterior* al más antiguo y *junior* o *posterior* al o los homónimos propuestos posteriormente.

Los Códigos de Nomenclatura admiten un solo nombre **válido** (ICZN) o **legítimo** (ICN), que por el principio de Prioridad será el más antiguo.

En caso de comprobarse homonimia, el o los homónimos junior (inválidos/ilegítimos) deberán ser reemplazados por otro nombre. Éste se denomina nombre de reemplazo, y se indica mediante la expresión **n. de reemplazo** o en latín *nomen novum* (*nom. nov.*) y su autor es quien lo propone.

Ej.: *Aphanius farsicus* Teimori, Esmaeili y Reichenbacher 2011 (n. de reemplazo).

Puede haber homonimia a distintos niveles. Generalmente los homónimos, según recomendación del ICN, se indican mediante el uso de *non* (no de) y *nec* (tampoco de), lo que permite distinguir los nombres propuestos por los diferentes autores.

Ej. (nivel especie): *Ulmus racemosa* Thomas en Amer. J. Sci. Arts. 19: 170, 1831, *non* Borkh 1800.

Se reconocen dos tipos de homonimia:

Homonimia primaria: se genera al emplear un mismo nombre desconociendo que ya existía uno idéntico para nominar taxones diferentes. Puede producirse a nivel/rango familia, género y especie.

Ej. (nivel especie): *Cancer strigosus* Linneo 1761 (Decapoda) y *Cancer strigosus* Herbst 1799 (Decapoda) son homónimos primarios.

Ej. (nivel género): *Noctua* Linneo 1758 (Lepidoptera) y *Noctua* Gmelin 1771 (Aves) son homónimos primarios.

Ej. (nivel familia): *Metopiini* Raffray 1904 (Coleoptera) y *Metopiini* Townsend 1908 (Diptera) son homónimos primarios.

Homonimia secundaria: se produce cuando especies/subespecies nominadas con el mismo nombre/epíteto específico/subespecífico combinadas originalmente con nombres genéricos distintos, son reunidas posteriormente bajo un mismo género. El homónimo junior debe reemplazarse. Puede producirse a nivel de especies y subespecies.

Ej.: *Frontina acroglossoides* Townsend 1891 y *Eophrissopolia acroglossoides* Townsend 1926 se convierten en homónimos secundarios cuando ambos son transferidos al género *Chaetogaedia*.

5. Sinonimia

Los **sinónimos** son **nombres diferentes** aplicados a un **mismo taxón** contemplados en un **mismo código**. El más antiguo se reconoce como *senior* o *anterior*, y el o los más recientes, como *junior* o *posteriores*. Al igual que ocurre con los homónimos, los Códigos de Nomenclatura admiten un solo nombre **válido** (ICZN) o **correcto** (ICN), que por el principio de Prioridad será el más antiguo.

El establecimiento de una sinonimia debe indicarse en la publicación correspondiente mediante la expresión **nueva sinonimia (n. sin.)**. Puede haber sinonimia a nivel de familia, género y especie.

Ej.: Pitkin en su trabajo de 2002 en la página 192 establece la sinonimia entre los géneros de Lepidoptera, *Aspilaria* Staudinger 1898 y *Euclidiodes* Warren 1895, y lo menciona en el texto de esta forma:

Euclidiodes (= *Aspilaria* **n. sin.**).

Más tarde, Parra y Hernández (2010) realizan un estudio sobre este género y en la lista sinónimica lo indican de la siguiente manera:

Euclidiodes Warren 1895

Aspilaria Staudinger 1898 (n. sin. Pitkin 2002: 192).

Existen dos tipos de sinónimos:

Sinónimos objetivos (ICZN)/ nomenclaturales u homotípicos (ICN): los nombres distintos están basados en el mismo material tipo. Se puede producir por un cambio de grupo o nivel. Por ejemplo: si una especie con su nombre original (combinación original), es decir, el nombre de la especie publicado por primera vez (**protónimo** según ICZN o **basónimo** según ICN) es cambiada de género (nueva combinación), ambas combinaciones pasan a ser sinónimos objetivos ya que son distintos nombres para la misma especie basados en el mismo material tipo.

Otro ejemplo de sinonimia objetiva se produce cuando se resuelven casos de homonimias, es decir, el nombre de reemplazo para el homónimo junior estará basado en el mismo material tipo que el nombre original.

Ej. (nivel género): *Macrostoma* Agassiz 1836 y *Macrostoma* Risso 1826 son homónimos, y para el primero de ellos se propuso como nombre de reemplazo *Macrostomoides* Fowler 1958. Por lo tanto, *Macrostomoides* Fowler 1958 y *Macrostoma* Agassiz 1836 se convierten en sinónimos objetivos.

Ej. (nivel especie): *Elrathia groenlandica* Geyer y Peel 2017 y *Elrathia groenlandica* Poulsen 1927 son homónimos. Como nombre de reemplazo para el homónimo junior se propuso *Elrathia*

hensonensis Geyer y Peel 2020. Por ende, *Elrathia hensonensis* Geyer y Peel 2020 y *Elrathia groenlandica* Geyer y Peel 2017 pasan a ser sinónimos objetivos.

Sinónimos subjetivos (ICZN)/taxonómicos o heterotípicos (ICN): los nombres distintos están basados sobre diferente material o taxón tipo. Por ejemplo: cuando por desconocimiento dos especialistas describen la misma especie asignándole distinto nombre y, por ende, cada una tiene su tipo portanombre. Es subjetiva ya que se trata de una opinión el considerar que dos taxones pertenecen a una misma entidad y, por lo tanto, considerar los nombres como sinónimos.

Ej. (nivel especie): *Mugil platanus* Günther 1880 es sinónimo subjetivo de *Mugil liza* Valenciennes 1836.

Consideraciones finales sobre los Principios de la nomenclatura biológica⁴

- La nomenclatura botánica y zoológica son independientes entre sí.
- La aplicación de nombres a los taxones se basa en tipos nomenclaturales.
- La denominación de los taxones se basa en el principio de prioridad.
- Cada grupo taxonómico no puede llevar más de un nombre válido/correcto.
- Los nombres científicos deben ser latinos o latinizados.
- Las reglas de nomenclatura tienen carácter retroactivo, salvo indicación contraria.

Categorías taxonómicas

La clasificación biológica incluye una serie de niveles o rangos subordinados denominados **categorias taxonómicas**, en los cuales se ubican los grupos de organismos, que son los taxones.

Los niveles jerárquicos de la clasificación biológica constituyen la denominada **Jerarquía linneana**. Las categorías se reúnen en tres grupos principales: categoría especie, categorías infraespecíficas (categorías por debajo del rango de especie) y categorías supraespecíficas (categorías por encima del rango de especie) (Mayr y Ashlock, 1991). En la Tabla 2.2 se indican las categorías de la Jerarquía linneana obligatorias y no obligatorias, y los sufijos normalizados según cada Código. Las categorías infragenéricas e infraespecíficas (no obligatorias) se encuentran detalladas en la Tabla 2.1.

⁴ En referencia a los códigos ICZN e ICN.

Tabla 2.2. Categorías taxonómicas y sufijos normalizados para taxones de rango/nivel superior a género, según ICN e ICZN⁵.

	ICN			ICZN	
Reino*	Plantae	Algae	Fungi	Animalia	
División/Phylum*	-phyta	-phyta	-mycota		
Subdivisión/Subphylum	-phytina	-phytina	-mycotina		
Clase*	-opsida	-phyceae	-mycetes		
Subclase	-idae	-phycidae	-mycetidae		
Orden*	-ales				
Suborden				-ineae	
Superfamilia				-acea	-oidea
Familia*				-aceae	-idae
Subfamilia				-oideae	-inae
Tribu				-eae	-ini
Subtribu				-inae	-ina
Género*					
Especie*					

Nombres científicos: algunas cuestiones básicas

Un nombre científico es un símbolo convencional y universal aplicado a un taxón que sirve como referencia y facilita la comunicación entre investigadores y personas en todo el mundo.

El autor de un nombre se indica a continuación del mismo sin ningún signo ortográfico que lo separe, por ejemplo: *Caiman latirostris* Daudin 1802.

En los trabajos taxonómicos se recomienda indicar la cita completa del nombre del taxón (nombre del taxón y autor) la primera vez que se menciona. Para los nombres de los taxones regulados por el ICZN los nombres de los autores se escriben completos, exceptuando nombres muy reconocidos como es el caso de Linneo que se acostumbra abreviar como L. En cambio, para los taxones regulados por el ICN, los nombres de los autores se escriben de forma abreviada de acuerdo con normas estandarizadas. La nómina de las abreviaturas de los autores se

⁵Modificado de Lanteri y Cigliano (2006).

*Categorías obligatorias

actualiza continuamente y está disponible en el “International Plant Names Index” (IPNI) y el “Index Fungorum” (<https://www.indexfungorum.org/names/names.asp>).

Un concepto importante para la nomenclatura botánica es el **protólogo**. Este término incluye todo lo que está asociado con el nombre de un taxón en su publicación válida (por ejemplo, su descripción original y diagnóstico, ilustraciones, referencias, sinonimias, datos geográficos, etcétera).

Ej.: *Poaegrostis pusilla* (Nees) Stapf, Flora Capensis 7: 760–761. 1900 (o Fl. Cap.7:760–761.1900)

Uso del ex: sólo está regulado por el ICN y significa que el primer autor no publicó válidamente el nombre de un taxón y el segundo es el autor, ya que cumplió con todos los requisitos para publicarlo válidamente. No es obligatorio su uso.

Ej.: *Gossypium tormentosum* Nutt. **ex** Seeman

Uso del in: se utiliza tanto en botánica como en zoología para indicar que el nombre del taxón fue publicado en la obra de otro autor. El autor del nombre es el que se encuentra inmediatamente a continuación del mismo y el autor de la obra en la cual se publicó el nombre es aquel ubicado posterior al in.

Ej.: *Carex continua* C.B. Clarke **in** Hooker

En este ejemplo, el autor del nombre de la especie es C. B. Clarke, sin embargo, este nombre fue publicado en la obra de Hooker.

Nombres de taxones por encima de la categoría de género (supragenéricos)

Son sustantivos uninominales, en plural, y se escriben con mayúscula inicial.

El ICN regula los nombres de las categorías entre División y Subtribu, mientras que el ICZN sólo regula los nombres de las categorías entre Superfamilia y Subtribu (Tabla 2.2).

Los nombres del grupo familia (ICZN) y de categorías entre familia y género (ICN) pueden ser nombres tipificados automáticamente a partir del nombre de un género incluido. Los nombres se forman con la raíz del genitivo del nombre del género tipo o con el nombre del género tipo completo más el sufijo normalizado correspondiente.

Nombres de taxones del rango/nivel género (entre género y especie)

Los nombres de géneros son uninominales, se escriben con mayúscula inicial y corresponden a sustantivos en singular, femeninos, masculinos o neutros.

El ICZN regula los nombres de dos categorías del nivel género: género y subgénero (indicado a continuación del nombre del género y entre paréntesis).

Ej.: *Drosophila* (*Sophophora*)

En cambio, el ICN regula varias categorías entre género y especie (Tabla 2.1), cada una de ellas se indica de forma abreviada antes del nombre del taxón.

Ej.: *Poa* subg. *Stenopoa*

En el área de Zoología, el **Nomenclator Zoologicus** es un listado de todos los nombres disponibles genéricos y subgenéricos de animales. Se encuentra online actualizado hasta 2004.

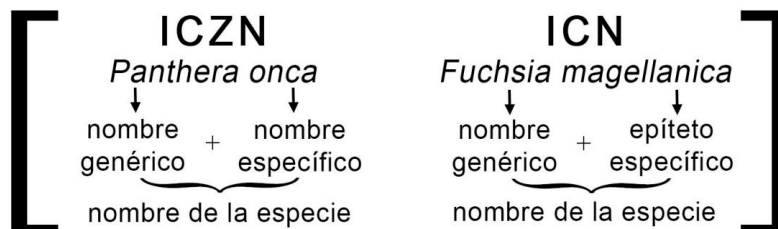
En el área de Botánica, **The International Plant Names Index** (IPNI, <https://www.ipni.org/>) es una base de datos que incluye todos los nombres genéricos y específicos de plantas vasculares.

La consulta a estos listados antes de describir un nuevo género y asignarle un nombre evita problemas de homonimia.

Nombres de taxones del rango/nivel especie (especie e infraespecíficos)

El nombre de una especie es binomial, es decir, una combinación de dos nombres, el primero indica el **nombre genérico** y el segundo el **nombre específico** (ICZN) o **epíteto específico** (ICN), este último puede ser un adjetivo o sustantivo (en aposición o en genitivo) cuyo género gramatical concuerda con el del nombre genérico.

El nombre genérico comienza con mayúscula y el específico con minúscula. El nombre/epíteto específico siempre debe estar asociado al nombre genérico, no puede usarse solo para referirse a ningún taxón ya que carece de validez por sí mismo.



El ICZN regula varias categorías del nivel de la especie⁶, a fines prácticos de este capítulo nos referiremos sólo a especie (binomial) y subespecie (trinomial: nombre genérico + nombre específico + nombre subespecífico). El ICN regula un mayor número de categorías, todas indicadas de forma abreviada antes del nombre del taxón (Tabla 2.1).

Ej.: ICZN especie *Apis mellifera* Linneo 1758

Ej.: ICZN especie con transferencia de género: *Dolichotis patagonum* (Zimmermann 1780)

Ej.: ICZN subespecie: *Falco peregrinus cassini* Sharpe 1873

⁶ Ver nota al pie en "Tabla 2.1. Categorías rango/nivel especie"

Ej.: ICN especie con transferencia de género: *Luma apiculata* (DC.) Burret

Ej.: ICN categoría infraespecífica **variedad**: *Eucalyptus acaciiformis* var. *linearis* H. Deane y Maiden.

Ej.: ICN categoría infraespecífica **forma**: *Saxifraga magellanica* f. *angustifolia* Engl. y Irmsch.

Ej.: ICN categoría infraespecífica **subforma**: *Saxifraga aizoon* subf. *surculosa* Engl. y Irmsch

Ej.: ICN con indicación de varias categorías infraespecíficas: *Saxifraga aizoon* var. *aizoon* subvar. *brevifolia* f. *multicaulis* subf. *surculosa* Engl. y Irmsch

Los nombres científicos de los taxones de nivel género o especie deben escribirse con una tipografía diferente a la usada en el texto, usualmente se escriben en itálica o se subrayan para distinguirse del resto del texto.

Nombres de híbridos

Es común la presencia de híbridos en el Reino Plantae, por ello el ICN expone en uno de sus capítulos las disposiciones relativas a su nomenclatura.

El Código regula dos maneras para expresar los nombres de híbridos. Una es utilizando la **fórmula híbrida**, colocando un signo “x” entre los nombres de los taxones parentales, en cuyo caso los nombres o epítetos deberían ubicarse en orden alfabético. Además, se puede indicar la dirección de un cruzamiento mediante la inclusión de los símbolos ♀ (femenino) y ♂ (masculino), o bien escribir en primer lugar el progenitor femenino.

Ej.: *Agrostis stolonifera* L. x *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf.

Ej.: *Polypodium vulgare* subsp. *prionodes* (Ash.) Rothm. x *P. vulgare* subsp. *vulgare* L.

Alternativamente, un híbrido puede recibir un **nombre “propio”** que debe ser válidamente publicado, en el cual generalmente se utilizan combinaciones de los nombres de los parentales y también se emplea el signo “x” o el prefijo “**notho-**” acompañado del término que denota el rango del taxón.

Ej.: x*Agropogon littoralis* (Sm.) C.E. Hubb⁷

Ej.: *Polypodium vulgare* nothosubsp. *mantoniae* (Rothm.) Schidlay

⁷ Tenga en cuenta que estos ejemplos se corresponden a los nombres de las fórmulas anteriormente mencionadas.

Nuevas combinaciones

Cuando una **especie** es transferida de un género a otro se establece una nueva combinación (indicada como **n. comb.**). Para la cita se escribe el nombre de la especie con la nueva combinación genérica, y a continuación el nombre del autor de esa especie entre paréntesis y seguido, por fuera del paréntesis, sin ningún signo ortográfico que lo separe, el nombre del autor que realizó el cambio. La doble citación, es decir, la cita del autor que realiza el cambio, es opcional para el ICZN y obligatoria para el ICN.



Cambio de rango

Cuando un taxón cambia su rango (por ejemplo, una subespecie se eleva a la categoría de especie o viceversa), se indica mediante la expresión **n. rango** (nuevo rango).

Ej.: la subespecie de araña *Xysticus lanio alpinus* Kulczyński 1887 fue elevada a especie por Ballarín *et al.* 2018, lo cual se indica:

Xysticus alpinus Kulczyński 1887 (n. rango)

Lista sinonímica

Es un resumen de la historia taxonómica y nomenclatural de un taxón. Debe incluir todos los nombres que ha recibido dicho taxón y todos los cambios que el nombre ha sufrido a lo largo del tiempo. Además, deben indicarse los autores de esos cambios junto con las fechas, páginas y/o figuras en que se efectuaron dichos cambios. También pueden incluir todas las citas posteriores que hayan mencionado los nombres. Es recomendable que se incluya información sobre el material tipo asociado a cada uno de los nombres.

Citas posteriores de un nombre

Para indicar una mención posterior de un nombre por un especialista, que no es el autor, el nombre del taxón debe separarse del nombre del especialista por un punto y coma (;) o dos puntos (:).

Ej.: *Ilex paraguariensis*; Filip *et al.* 2000: 1437–1439, 1441–1443; Deladino *et al.* 2008: 126–127; Bracesco *et al.* 2011: 378–382.

Ejercitaciones

Ejercicio 1. Categorías taxonómicas

Lea atentamente los siguientes párrafos. Identifique los nombres que hacen referencia a **categorías taxonómicas**, mencione si los mismos están regulados por el ICZN o el ICN, ordénelos de manera jerárquica e indique cuáles hacen referencia a categorías obligatorias y cuáles a optativas según el Código correspondiente.

- a. Bignoniaceae (Lamiales, Magnoliopsida) reúne aproximadamente 120 géneros que incluyen lianas, arbustos y árboles distribuidos en las regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo. Entre los últimos se puede mencionar a *Jacaranda* (Jacarandaeae), una Magnoliophyta que incluye aproximadamente 50 especies, entre las que se destaca el árbol del jacarandá, *Jacaranda mimosifolia* D. Don, que es nativo de América del Sur. A su vez, otros miembros de este grupo, que también se distribuyen en el sur del continente americano, son *Jacaranda decurrens* subsp. *symmetrifoliolata*, y *Jacaranda digitaliflora* var. *albiflora*, entre otros.

El jacarandá es un componente importante del arbolado de distintas ciudades de Argentina y es comúnmente afectado por diversos insectos (Arthropoda: Insecta) fitófagos, dentro de los cuales se destaca *Ceroplastes grandis* Hempel (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae), popularmente conocido como cochinilla del aguaribay, que se encuentra ampliamente distribuido en Argentina. Asimismo, es frecuente encontrar en estos árboles predadores de *C. grandis* tales como *Leucopina ceroplastophaga* Blanchard (Diptera: Chamaemyiidae), *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellini) y *Baphala homoeosomella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae).

- b. El dengue es una enfermedad vírica de carácter endémico-epidémico transmitida por las hembras del mosquito *Aedes*, principalmente por *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linneo 1762), el cual presenta hábitos domiciliarios, por lo que la transmisión es predominantemente doméstica. Esta enfermedad puede ser transmitida también por *Aedes (Stegomyia) albopictus* (Skuse

1894). Además, estas dos especies de Culicinae (Diptera: Culicidae) son capaces de transmitir la fiebre amarilla aunque con mucha menos frecuencia que *Culex pipiens* Linneo.

- c. Las solanáceas (Solanaceae Juss.), de distribución cosmopolita, incluyen especies con un importante valor económico tanto por sus propiedades medicinales como alimenticias y también por su utilidad ornamental. Entre las que se cultivan, se destacan *Solanum tuberosum* L. (papa), *Solanum melongena* L. (berenjena), *Lycopersicon esculentum* Mill. (tomate) y *Capsicum annuum* L. (pimiento). Tanto el tomate como el pimiento sufren el ataque de plagas como *Bemisia tabaci* (Gennadius 1889) (Aleyrodidae) (mosca blanca) y trips (Thysanoptera: Thripidae), ambos transmisores de diferentes virus que generan importantes pérdidas en el cultivo.
- d. Las vinchucas (Hemiptera: Reduviidae) son insectos hematófagos de amplia distribución en Argentina y de gran interés sanitario debido a que son el principal vector del *Trypanosoma cruzi* (Euglenozoa: Kinetoplastea: Trypanosomatidae) parásito causante del mal de Chagas. La mayoría de las especies de Triatominae son silvestres y solo un pequeño porcentaje invade los peridomicilios y domicilios actuando como los principales vectores de *T. cruzi* en América del Sur. En Argentina los triatominos registrados pertenecen a *Psammolestes* Bergroth (Rhodniini), *Panstrongylus* Berg (Triatomini) y *Triatoma* Laporte (Triatomini), y algunas de las especies más reconocidas son *Triatoma infestans* (Klug 1838), *T. platensis* Neiva 1913, *T. patagonica* Del Ponte 1929, *T. rubrovaria* (Blanchard 1843), *Psammolestes coreodes* Bergroth 1911 y *Panstrongylus megistus* (Burmeister 1835).

Ejercicio 2. Nomenclatura biológica. Principios I

Lea atentamente los enunciados y responda las preguntas de cada uno. Recuerde utilizar la terminología adecuada en cada caso según el código de nomenclatura correspondiente (ICZN o ICN).

- a. Linneo en 1753 propuso el nombre *Porella* para un género de plantas no vasculares hepáticas. En 1848 Gray asignó este mismo nombre a un pequeño animal colonial del *phylum* Bryozoa, y en 1900 Cleve propuso este nombre para un género de protozoo ciliado (Ciliophora).
 - a1. ¿Cuál/es de estos nombres es/son válido/s o correcto/s?, ¿por qué?
 - a2. ¿Cuál/es de estos nombres es/son inválido/s? Mencione su estatus.
- b. El nombre genérico *Harmonia* fue utilizado para nombrar diferentes taxones de animales. Mulsant en 1846 lo asignó a un insecto coleóptero (escarabajo/mariquita). Haswell en 1879 lo utilizó para un crustáceo. Edwards en 1882 lo asignó a un insecto lepidóptero (mariposa) y Hartman en 1881 lo utilizó para un molusco. Beutenmueller en 1894 propuso el nombre

de reemplazo *Parharmonia* para *Harmonia* Edwards 1882, en tanto que *Parapherusa* fue el nombre de reemplazo propuesto por Stebbing en 1906 para *Harmonia* Haswell 1879.

- b1. ¿Cuál/es de los nombres mencionados es/son nombres válido/s?, ¿por qué?
- b2. ¿Por qué Beutenmueller y Stebbing proponen nombres de reemplazo? ¿Hay algún otro caso para el que se debería hacer lo mismo?
- b3. ¿Cuáles nombres son sinónimos?, ¿por qué?
- c. En 1794 Fabricius describió el género de insectos *Gerris* y en 1824 Quoy y Gaimard describieron el género *Gerres* para un grupo de peces.

- c1. ¿Ambos nombres son válidos?, ¿por qué?

Si tenemos en cuenta que los nombres del grupo familia se forman a partir de la raíz del género tipo más el sufijo normalizado correspondiente (raíz de *Gerris* es Gerr- y raíz de *Gerres* es Gerr-):

- c2. Forme los nombres de las familias para cada uno de estos géneros ya que ambos son nominotípicos.
- c3. ¿Encuentra algún inconveniente nomenclatural con los nombres de las familias formados? De ser así, ¿cuál?, proponga una solución.
- d. En 2007, Carbonell realiza la revisión taxonómica del género de tucuras *Zoniopoda* Stål (Insecta, Orthoptera, Romaleidae). En dicho trabajo, designa a uno de los sintipos de *Zoniopoda junctorum* Berg 1887 como lectotipo. Además, describe una nueva especie, *Zoniopoda danottei* Carbonell 2007 y designa para la misma un holotipo y dos paratipos.
- d1. ¿A qué se debe la diferencia en la designación de tipos: lectotipo para *Zoniopoda junctorum*, y holotipo y paratipos para *Zoniopoda danottei* realizada por Carbonell?
- d2. ¿Qué estatus tienen los restantes sintipos luego de la designación del lectotipo?
- d3. Entre los ejemplares tipo mencionados en el enunciado, indique cuáles son portanombres y cuáles no.

Ejercicio 3. Principios II y otros conceptos

- a. Para cada una de las siguientes expresiones, explique el significado e indique la categoría taxonómica correspondiente y el autor de cada uno de los taxones a los que se hace referencia. En los casos en que sea necesario, indique cuál es el nombre válido del taxón. Debajo encontrará un ejemplo de cómo resolver el ejercicio:

Ejemplo: *Ananas comosus* (L.) Merr. Interpr. Herb. Amboin. 133 (1917).

Significado de la expresión: la especie *Ananas comosus* fue descrita por Linneo en un género distinto al que se encuentra actualmente (indicado por el uso de paréntesis en la abreviatura del apellido del autor). Merrill en 1917 en la página 133 de la revista *Interpr. Herb. Amboin.* transfirió la especie al género *Ananas*.

Categoría taxonómica: especie.

Autor del taxón al que se hace referencia: Linneo.

- a1. *Lindera* Thunb. Nov. Gen. Pl.: 64. 1783, *non* Adans. 1763.
 - a2. *Pantherodes* Guenée 1857 (nombre de reemplazo).
 - a3. *Erythrina crista-galli* var. *longiflora* M.A.Zapater y E.C.Lozano.
 - a4. *Nasua nasua* (Linneo 1766).
 - a5. *Stevia cinerascens* Sch.Bip. ex Baker.
 - a6. *Ozotoceros bezoarticus celer* (Cabrera 1943).
 - a7. *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linneo 1762).
 - a8. *Bartlingia* Brongn. Ann. Sci. Nat. (Paris) 10: 373, *non* Rchb. 1824 *nec* F. Muell. 1882.
 - a9. *Solanum tuberosum*; L. 1753.
 - a10. *Mentha x piperita* L.
- b. Para cada uno de los siguientes párrafos realice una expresión de resumen. En los casos en que así se requiera utilice la palabra o signos que se indican como necesarios. Debajo encontrará un ejemplo de cómo resolver el ejercicio:

Ejemplo: La especie a la que pertenece el durazno, *Prunus persica* fue descrita por Linneo en 1753 con la combinación *Amygdalus persica*. Posteriormente, en 1801, Batsch lo transfirió al género *Prunus* en la página 30 de su trabajo publicado en la revista *Beytrage und entwurfe zur pragmatischen Geschichte der drey natur-reiche nach ihren verwandtschaften Gewächsreich*, abreviada como *Beytr. Entw. Gewächsreich*.

Expresión resumen: *Prunus persica* (L.) Batsch. Beytr. Entw. Gewächsreich. 30 (1801).

- b1. La especie *Columbea angustifolia* fue descrita por Bertol. pero posteriormente (en 1898) Kuntze la transfirió al género *Araucaria*.

Palabra o signos a usar: ()

- b2. La especie *Erythrina crista-galli* fue descrita por Linneo en el año 1767 en la página 99 de la revista *Mantissa Plantarum Generum Editionis vi et Specierum Editionis ii*, abreviada como *Mant. Pl.*

- b3. La especie *Mycena coccinea* fue descrita por Sowerby en Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen, ser. 2, 15: 155. 1880, y no es la especie *Omphalina coccinea* descrita por Murrill en Britton, N. Amer. Fl. 9: 350. 1916, que posteriormente fue transferida al género *Mycena*.

Palabra o signos a usar: *non*

- b4. La especie *Cyclopecten nanus* fue descrita por los autores Verill y Bush en la obra de Verill “A study of the family Pectinidae, with a revision of the genera and subgenera” del año 1897.

Palabra o signos a usar: *in*

- b5. *Notopristis patagonicus* es una especie de tiburón extinto propuesto por Ameghino en 1906. Sin embargo, en su publicación este autor no brindó ninguna figura ni descripción de la especie.

Palabra o signos a usar: *nomen nudum*

- b6. Los autores Priore y Pigozzi citaron a la especie *Rhea americana* en su trabajo del año 2017, en las páginas 2–3. En el año 2018 Gallo, Ederli y Oliveira citaron a esta misma especie en las páginas 685, 687–692.

Palabra o signos a usar:

Ejercicio 4. Nomenclatura de híbridos

Las plantas frutales del género *Citrus* se han cultivado desde el año 2100 A.C. aproximadamente, y se hipotetiza que su origen se encuentra en el sudeste asiático aunque esto es difícil de confirmar debido a su gran dispersión e hibridación natural o asistida (Moore, 2001).

Dentro de este género hay especies muy conocidas y de importancia económica como la naranja, el pomelo, la mandarina y el limón. Muchas son híbridos.

- a. El pomelo es un híbrido entre *Citrus grandis* (L.) Osbeck y *Citrus sinensis* Osbeck. Escriba la fórmula para designarlo.
- b. El limón es un híbrido entre el citrón o toronja (= *Citrus medica* L.) y la pamplemusa o pomelo chino (= *Citrus grandis* (L.) Osbeck). Teniendo en cuenta que:
- su epíteto específico es *limon*
 - su autor es Linneo

Escriba el nombre del híbrido del limón de una manera distinta a como lo hizo en el inciso anterior para el pomelo.

Ejercicio 5. Listas sinonímicas. Nivel genérico

a. Reconstruya la historia taxonómica y nomenclatural del género *Mentha* L.

***Mentha* L.**

Mentha L., Sp. Pl. 576. 1753; Gen. Pl. Ed. 5. 250. 1754. Type Species: *M. spicata* L. (Britton and Brown, 1913).

Pulegium Mill., Gard. Dict. ed. 8. 1768. Type species: *Pulegium vulgare* Mill.

Menthella Pérard, Bull. Soc. France 17: 205. 1870. Type species: *Menthella requienii* (Benth.) Pérard (*Mentha requienii* Benth.).

b. Reconstruya la historia taxonómica y nomenclatural del género *Eocader* Drake y Hambleton

***Eocader* Drake y Hambleton**

Eocader Drake y Hambleton, 1934: 436. Type species *Eocader vergrandis* Drake y Hambleton, by monotypy; Drake y Ruhoff, 1965: 31.

Montea Bruner, 1940: 246. Type species *Montea bouclei* Bruner, by monotypy; Monte, 1942: 104 (syn. of *Eocader*).

c. Dada la siguiente lista sinonímica (modificada de Miranda *et al.*, 2018) del género *Cyclopes* (Xenarthra), el cual incluye a las especies más pequeñas de osos hormigueros:

***Cyclopes* Gray, 1821**

Myrmecophaga Linneo, 1758: 35. In part.

Cyclopes Gray, 1821: 305. Type species *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758, by monotypy.

Cyclothurus Gray, 1825: 343. *Nomen nudum*.

Didactyles F. Cuvier, 1829: 501. Based on 'Les Didactyles'.

Myrmydon Wagler, 1830: 36. Type species *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758, by monotypy.

Myrmecolichnus Reichenbach, 1836: 51. Type species *Myrmecolichnus didactylus* Reichenbach, 1836 (= *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758), by monotypy.

Eurypterna Gloger, 1841: 112. Type species *Eurypterna didactyla* Gloger, 1841 (= *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758), by monotypy.

Cyclothurus Lesson, 1842: 152. Type species *Cyclothurus didactyla* Lesson, 1842 (= *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758), by monotypy.

Didactyla Liais, 1872: 356. Type species *Myrmecophaga didactyla* Linneo, 1758, by monotypy.

Mamcyclothurus Herrera, 1899: 19. Unavailable name (Gardner 2007).

Responda:

- c1. ¿Quién describió el género *Cyclopes*?, ¿cuál es la especie tipo del género?
- c2. ¿Cuántos son los sinónimos reconocidos por Miranda *et al.* (2018) para el género *Cyclopes*?
- c3. Entre sus sinónimos se incluye a *Cyclothurus* Gray, 1825. ¿Qué puede decir sobre su estatus?

Ejercicio 6. Listas sinonímicas. Nivel especie

- a. La especie *Desmodesmus bicellularis* (Chlorophyta) es una microalga dulceacuícola ampliamente distribuida en Europa, Asia y América del Sur. Reconstruya su historia taxonómica y nomenclatural a partir de la lista sinonímica a continuación.

***Desmodesmus bicellularis* (R. Chod) An, Freidl, et Hegew.**

Scenedesmus bicellularis R. Chod. 1926.

Didymocystis bicellularis (R. Chod.) Kom. 1973.

Scenedesmus acutiformis f. *minor* Hollerb. 1936; Per. 1990 (syn. of *Didymocystis bicellularis*).

Scenedesmus armatus var. *ecornis* R. Chod. 1926.; Per. 1990 (syn. of *Didymocystis bicellularis*).

Scenedesmus unicellularis R. Chod. 1926; Per. 1990 (syn. of *Didymocystis bicellularis*).

Desmodesmus bicellularis (R. Chod.) An, Friedl, et Hegew. 2000.

- b. Reconstruya la historia taxonómica y nomenclatural a partir de la siguiente lista sinonímica de la especie de gorgojo andino *Leschenius vulcanorum* (Kirsch 1889).

***Leschenius vulcanorum* (Kirsch 1889).**

Canephorus vulcanorum Kirsch 1889: 17.

Canephorulana vulcanorum: Strand 1943: 96.

Amitrus vulcanorum: Kuschel 1955: 277.

Asymmathetes vulcanorum: Kuschel in Wibmer y O'Brien 1986: 53.

Amphideritus brevis Oliff 1891: 68.

Macrostylus brevis: Dalla Torre, Emden y Emden 1936: 14.

Amitrus brevis: Kuschel 1955: 277.

Asymmathetes brevis: Kuschel in Wibmer y O'Brien 1986: 53 (syn. of *A. vulcanorum*).

Amphideritus pigmaeus Oliff 1891: 68.

Macrostylus pigmaeus: Dalla Torre, Emden y Emden 1936: 14.

Amitrus pigmaeus: Kuschel 1955: 277.

Asymmathetes pigmaeus: Kuschel in Wibmer y O'Brien 1986: 53 (syn. of *A. vulcanorum*).

Leschenius vulcanorum: del Río, Marvaldi y Lanteri 2015: 62.

- c. En un estudio de delimitación taxonómica se aplicaron técnicas multivariadas para clarificar los límites taxonómicos y el estatus de seis especies nominales de tucuras del género sudamericano *Diponthus* Stål (Orthoptera, Acridoidea, Romaleidae): *D. permistus* (Serville 1838), *D. argentinus* Pictet y Saussure 1887, *D. pycnostictus* Pictet y Saussure 1887, *D. communis* Bruner 1900, *D. pictus* (Bolivar 1884) y *D. schulzi* Bruner 1900. Los autores de dicho estudio concluyeron que *D. pycnostictus* es una especie válida, mientras que las restantes especies nominales representan diferentes morfos de coloración de un único taxón.

¿Cuál es el nombre válido de la especie polimórfica?

- d. Para proponer el nombre válido los autores tuvieron en cuenta que el nombre *Diponthus permistus* (Serville) ha sido citado sólo cinco veces en catálogos o listas regionales, mientras que *Diponthus argentinus* Pictet y Saussure ha sido usado en al menos 25 estudios en los últimos 50 años. De acuerdo al artículo 23.9.2 del ICZN, los autores declararon a *Diponthus permistus* (Serville) como *nomen oblitum* y a *Diponthus argentinus* Pictet y Saussure como *nomen protectum*.

¿Con qué finalidad los autores que propusieron la sinonimia declararon a *D. argentinus* como nombre válido de la especie?

- e. Dada la siguiente lista sinónimica (modificada de Pocco *et al.*, 2014), reconstruya la historia taxonómica y nomenclatural de *D. argentinus*. **Considerar todos los sinónimos que incluye el taxón. No es necesario escribir todas las citas posteriores de *D. argentinus*.**

***Diponthus argentinus* Pictet y Saussure 1887**

Diponthus argentinus Pictet y Saussure 1887: 372; Kirby 1910: 382; Rehn 1913: 336; Liebermann 1948: 84; Mesa 1956: 35; Barrera y Paganini 1975: 121; Otte 1976: 205; Otte y Joern 1977; Orians y Solbrig 1977: 265; Sanchez y de Wysiecki 1983: 246, 1993: 29; Orrego Aravena 1985: 10; Lange y de Wysiecki 1996: 24; de Wysiecki *et al.* 2000: 217; Cigliano *et al.* 2000: 85; Lange 2003: 311; Lange y Cigliano 2005: 68; Lange 2005: 140; Carbonell *et al.* 2006: 1713; Capinera 2008; Lange *et al.* 2008: 154; Listre 2009: 26; Lange 2010: 1051; Hollier 2011: 348; Mariottini *et al.* 2011: 739; Bardi *et al.* 2012: 506; Capello *et al.* 2013: 61; Mariottini *et al.* 2013: 116; Pocco *et al.* 2014 (*nomen protectum*).

Acridium permistum Serville 1838: 669.

Calacris permista: Walker 1870: 639.

Diponthus permistus: Pictet y Saussure 1887: 372; Kirby 1910: 382; Liebermann 1939: 187; Carbonell *et al.* 2006; Pocco *et al.* 2014 (n. syn; *nomen oblitum*).

Diponthus communis Bruner 1900: 80; Kirby W.F. 1910: 382; Liebermann 1948: 84; Liebermann 1966: 98; Carbonell *et al.* 2006; Pocco *et al.* 2014 (n. syn).

Diponthus schulzi Bruner 1900: 63; Kirby 1910: 382; Carbonell *et al.* 2006; Pocco *et al.* 2014 (n. syn).

Zoniopoda picta Bolivar 1884: 37; Kirby 1910: 376; Liebermann 1939: 181; Otte 1995: 61.

Diponthus pictus: Pictet y Saussure 1887: 357; Otte 1995: 44; Otte 1997: 208; Carbonell *et al.* 2006; Pocco *et al.* 2014 (n. syn).

Ejercicio 7. Lista sinonímica

El género *Oligacanthophrynus* (Amblypygi, Arachnida), con la única especie *O. guianensis*, fue descrito por Caporiacco en 1947 basado en material colectado en Guyana. Otra especie de Amblypygi, *Tricharinus guianensis*, fue descrita por Quintero en 1986, basada en especímenes provenientes de Surinam, y es la especie tipo de *Tricharinus* Quintero 1986.

El género *Oligacanthophrynus* fue considerado sinónimo junior de *Charinus* Simon 1892 por Weygoldt en el año 1988. En el año 2000, el mismo autor sinonimiza *Tricharinus* con *Charinus*.

- ¿Qué problema nomenclatural surge al considerar la sinonimia de los nombres genéricos?
- ¿Cómo se puede solucionar dicho problema?
- Indique los nombres válidos de ambas especies y construya sus listas sinonímicas.

Ejercicio 8. Ejercicio integrador. Principios de nomenclatura biológica.

Decisiones nomenclaturales. Lista Sinonímica

Mutinoca es un género hipotético de plantas de la familia Apiaceae descrito por White en 2008. En 2010 Pinkman describió dos especies nuevas y transfirió a *Mutinoca* seis especies originalmente descritas en otros géneros. El género contenía 17 especies distribuidas en América del Sur (ver lista de especies), pero un estudio llevado a cabo por Fring en 2019 utilizando marcadores moleculares concluyó que las especies 2 y 9 no pertenecen al género y que las especies 7, 11, 12 y 13 corresponden a la misma entidad específica, ya que poseen las mismas propiedades insecticidas y analgésicas, y por lo tanto estos nombres son sinónimos.

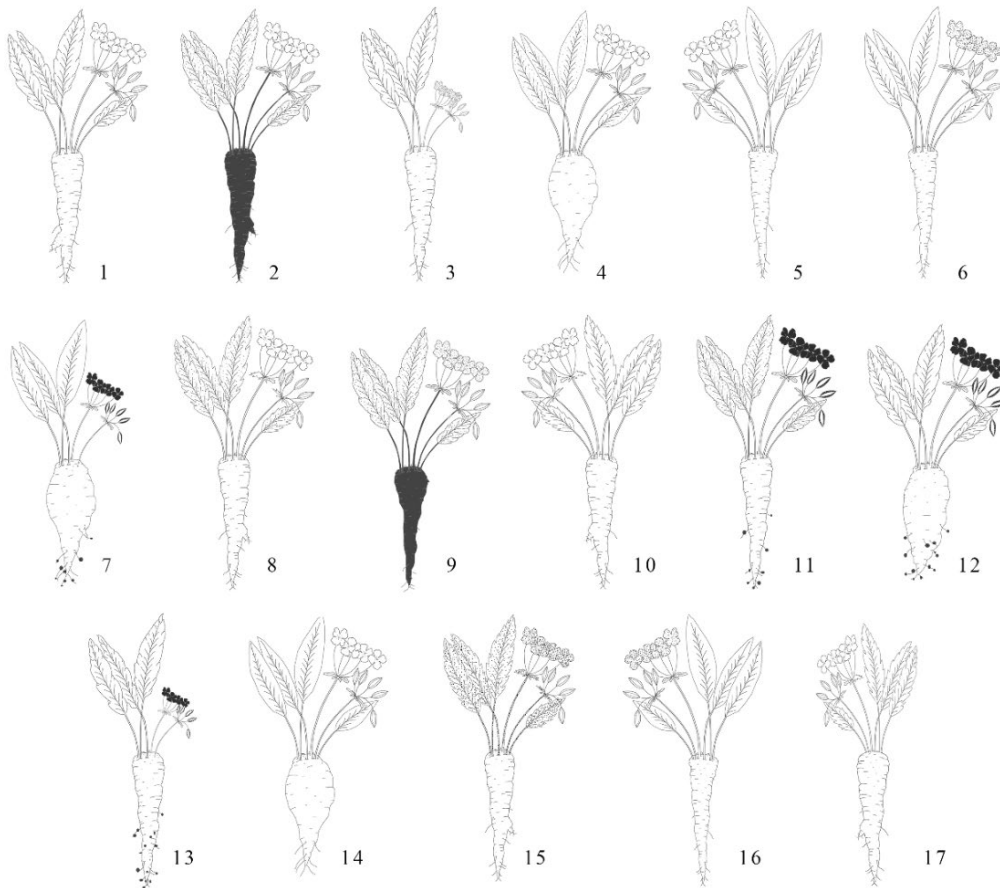
Sobre la base de la información brindada responda:

- a. ¿Cuántas especies se reconocen actualmente en el género *Mutinoca*? ¿Todos los nombres son correctos? ¿Cuál o cuáles no? ¿Cuál es el estatus del/los nombre/s incorrectos? Realice las acciones nomenclaturales correspondientes a fin de resolver la situación.
- b. Determine el nombre correcto de la especie sinonimizada por Fring en 2019, y brinde la lista sinonímica completa considerando que Goodman (1981, 1988) las describió en el género *Badiela*, y Schrader (2002) en *Breckinia*.
- c. Realice una diagnosis de la especie del inciso b) con caracteres de la morfología externa sobre la base de las ilustraciones de la Figura 2.2. **Tenga en cuenta que en la diagnosis se indican aquellos caracteres y sus estados que sirven para identificar fehacientemente un taxón y diferenciarlo de otros similares.** Por ejemplo, si las especies a sinonimizar fueran la 6 y la 16, la diagnosis sería: hojas con borde liso; flores grises, pecíolos claros; raíz angosta y de color blanco, con raíces secundarias simples.

Lista de especies del género *Mutinoca*

1. *Mutinoca esplendida* White (2008).
2. *M. bifida* White (2008).
3. *M. neotropicalis* White (2008).
4. *M. colombiana* White (2008).
5. *M. andina* White (2008).
6. *M. skilerae* White (2008).
7. *M. walteri* White (2008).
8. *M. alba* White (2008).
9. *M. minima* White (2008).
10. *M. oblonga* (Goodman 1988) Pinkman (2010).
11. *M. maritima* (Goodman 1988) Pinkman (2010).
12. *M. andina* (Goodman 1981) Pinkman (2010).
13. *M. bilobatum* (Schrader 2002) Pinkman (2010).
14. *M. grandis* (Schrader 2002) Pinkman (2010).
15. *M. tuberculomaculatus* (Schrader 2002) Pinkman (2010).
16. *M. janeae* Pinkman (2010).
17. *M. eisenbergii* Pinkman (2010).

Figura 2.2. *Especies hipotéticas del género Mutinoca.*



Los números se corresponden con la lista de especies.

Ejercicio 9. Uso de bases de datos I

El *Nomenclator Zoologicus* es una lista de todos los nombres genéricos y subgenéricos en Zoología, desde la décima edición de *Systema Naturae* de Linneo en 1758 hasta fines del 2004.

Consulte el *Nomenclator Zoologicus* y busque los nombres genéricos de las especies mencionadas en el Ejercicio 1: *Ceroplastes*, *Leucopina*, *Baphala* y *Harmonia*.

Responda:

- ¿Cuál de estos nombres presenta homónimos?
- ¿A qué grupos taxonómicos pertenecen?
- ¿Cuál es el nombre válido?
- ¿Para cuáles de ellos ha sido propuesto un nombre de reemplazo?

Ejercicio 10. Uso de bases de datos II

a. La anacahuita u horco molle, *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg, es una especie arbórea presente en Argentina. Ingrese a la base de datos 'International Plant Names Index' (IPNI), <https://www.ipni.org/>, la cual contiene información nomenclatural de plantas con semillas, helechos y licófitas, y responda:

a1. ¿A qué familia pertenece? ¿Quién es el autor de dicha especie? ¿Qué indica que el mismo se encuentre entre paréntesis?

a2. ¿Cuál es la distribución de la especie?

a3. ¿Dónde fue colectada en Argentina?

b. El género *Nothofagus*, también conocido como hayas o lengas, presenta especies que habitan los bosques templados de del sur de América del Sur y Austral. Algunas de ellas sirven de alimento a las larvas de polillas del género *Aenetus*.

Ingrese a la base datos Tropicos (<https://www.tropicos.org/>), la cual incluye información taxonómica, registros de ejemplares, imágenes y referencias de plantas, y responda:

b1. ¿Quién es el autor del género y en qué año lo describió?

b2. ¿A qué familia pertenece?

b3. ¿Cuál es la especie tipo del género?

Ejercicio 11. Uso de bases de datos III

Orthoptera Species File es una base de datos taxonómica mundial del orden Orthoptera (Cigliano *et al.*, 2021). Ingrese a dicha base de datos (<http://orthoptera.speciesfile.org/HomePage/Orthoptera/HomePage.aspx>), dirijase a Ejercicios educativos y realice los ejercicios 3, 4 y 5.

Ejercicio 12. Ejercicio integrador con base de datos

El género *Ceratium* Schrank 1793 es uno de los nombres genéricos de dinoflagelados (Dinophyceae) más antiguo utilizado en la actualidad, y el mismo contiene especies de microalgas dulceacuícolas y marinas.

En una muestra de agua marina, usted está estudiando la diversidad de dinoflagelados y reconoce numerosos individuos pertenecientes a la especie *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède y Lachmann 1859. Antes de comunicar sus resultados, decide realizar una búsqueda de la especie encontrada para corroborar el estatus del nombre. Para esta búsqueda, utilizará la

base de datos Algaebase (www.algaebase.org), que contiene información taxonómica sobre especies de micro y macroalgas del mundo, y se encuentra supervisada por taxónomos expertos en los respectivos grupos algales.

- a. En la base de datos busque el género *Ceratium*. En la lista de especies identifique la especie *Ceratium furca*. ¿Cuál es el estatus del nombre? En caso de ser un nombre legítimo pero incorrecto, mencione la causa y el nombre correcto de la especie hallada en su muestra.
- b. Ahora realice una búsqueda en la misma base con el nombre correcto. Construya la lista sinonímica.

Debido a su sorpresa por el cambio nomenclatural del taxón, decide ampliar su búsqueda descargando y leyendo el trabajo donde se publica dicho cambio, ya que el mismo se encuentra disponible en la base. Responda:

- c. ¿Por qué se realizó el cambio? ¿Qué característica ecológica distingue a ambos géneros?
- d. Mencione la especie tipo de ambos géneros.

Referencias

- Brickell, C. D., Alexander, C., Cubey, J. J., David, J. C., Hoffman, M. H. A., Leslie, A. C., Malécot, V. y Jin, Xi. (eds) (2009). International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. *Scripta Horticulturae (8th edición) (International Society of Horticultural Science)*, 10, 1-184.
- Cigliano, M. M., Braun, H., Eades, D. C. y Otte, D. Orthoptera Species File. Version 5.0/5.0. [Marzo 2021]. Recuperado de: <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. (2000). Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. 4ª edición International Commission on Zoological Nomenclature (2000) *International Code of Zoological Nomenclature*. International Trust for Zoological Nomenclature 1999. <https://www.iczn.org/the-code/the-code-online/>
- Dubois, A. (2005). Proposed Rules for the incorporation of nomina of higher-ranked zoological taxa in the International Code of Zoological Nomenclature. 1. Some general questions, concepts and terms of biological nomenclature. *Zoosystema*, 27(2), 365-426.
- Godfray, H. C. J. (2002). Challenges for taxonomy. *Nature*, 417(6884), 17-19.
- IPNI (2021). *International Plant Names Index*. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Botanic Gardens. [Retrieved 24 May 2021]. Recuperado de: <https://www.ipni.org/>.
- Jeffrey, C. (1989) *Biological Nomenclature. 3rd. Edition*. London, New York, Melbourne y Auckland: E. Arnold, Division of Hodder & Stoughton
- Knapp, S., McNeill, J. y Turland, N. J. (2011). Changes to publication requirements made at the XVIII International Botanical Congress in Melbourne—what does e-publication mean for you?. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 167(2), 133-136.

- Linneo, C. 1753. *Species Plantarum*. Stockholm.
- Linneo, C. 1758. *Systema Naturae*. 10th edition, Stockholm.
- Mayr, E. y Ashlock, P. D. (1991). *Principles of Systematic Zoology*. New York: Mc Graw Hill.
- Miranda, F. R., Casali, D. M., Perini, F. A., Machado, F. A. y Santos, F. R. (2018). Taxonomic review of the genus *Cyclopes* Gray, 1821 (Xenarthra: Pilosa), with the revalidation and description of new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 183(3), 687-721.
- Moore, G. A. (2001). Oranges and lemons: clues to the taxonomy of *Citrus* from molecular markers. *Trends in Genetics*, 17(9), 536-540.
- Parker, C. T., Tindall, B. J. y Garrity, G. M. (eds.) (2019). International code of nomenclature of prokaryotes: Prokaryotic code (2008 revision). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 69(1A), S1-S111. Recuperado de: <https://www.microbiologyresearch.org/content/journal/ijsem/10.1099/ijsem.0.000778>
- Parra, L. E. y Hernández, C. E. (2010). Estudio filogenético de los géneros de Lithinini de Sudamérica Austral (Lepidoptera, Geometridae): una nueva clasificación. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54(1), 1-27.
- Pocco, M. E., Scattolini, M. C., Lange, C. E. y Cigliano, M. M. (2014). Taxonomic delimitation in color polymorphic species of the South American grasshopper genus *Diponthus* Stål (Orthoptera, Romaleidae, Romaleini). *Insect Systematics & Evolution*, 45, 303-350.
- Schuh, R. T. y Brower, A. B. Z. (2009). *Biological systematics: Principles and Applications*. (2nd Edition). Ithaca: Cornell University Press.
- Turland, N. (2019) *The Code Decoded*. Advanced Books. Recuperado de: <https://doi.org/10.3897/ab.e38075>
- Turland, N. J., Wiersema, J. H., Barrie, F. R., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T. W., McNeill, J., Monro, A. M., Prado, J., Price, M. J. y Smith, G. F. (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.

CAPÍTULO 3

Especies, especiación y decisiones taxonómicas

María del Rosario Robles y Alejandra Bárcena

Introducción

Una de las tareas del taxónomo es reconocer las especies que se encuentran en la naturaleza, delimitarlas y describirlas, con el consecuente aporte al estudio de la biodiversidad.

El interés y el esfuerzo para reconocer especies se relacionan principalmente con que estas constituyen la base de las investigaciones biológicas en todas las disciplinas, y su nombre proporciona un vínculo con el conocimiento que se tiene sobre el organismo (Agapow *et al.*, 2004), e.g. especies de importancia médico-veterinaria, ecológica, económica, farmacéutica. Asimismo, las especies conforman unidades básicas, y deben entenderse como fundamentales para que los sistemas naturales mantengan el equilibrio.

Por otra parte, en el estudio de la definición de las especies, debe considerarse que los conceptos propuestos, así como las interpretaciones y los procesos relacionados que los acompañan, han sido y aún son motivo de un extenso debate biológico-filosófico.

Consideraciones históricas

Durante el siglo XX, se consolidaron dos posturas con respecto a la interpretación de las especies: el [nominalismo](#) y el [realismo evolutivo](#). Los nominalistas sostienen que en la naturaleza solo existen organismos individuales (o unidades) y, en contraparte, el realismo evolutivo (=taxónomos evolutivos) considera que las especies son entidades reales que constituyen unidades de evolución (Huxley, 1940; Simpson, 1961; Dobzhansky, 1970; Mayr, 1982; Mishler y Brandon, 1987; Mishler y Theriot, 2000). En este contexto, surgen propuestas de diferentes conceptos de especie, sobre la base de las posturas mencionadas (Lanteri y Cigliano, 2006; Zachos, 2016; González, 2018).

Así, los debates y posturas relacionadas a la interpretación de las especies se centran en dos puntos: cómo definir una especie de una manera que abarque todas las formas de vida, y qué nivel de discontinuidad es necesaria para que un grupo de individuos sea considerado una especie (González, 2018).

Conceptos de especie

El término especie puede hacer referencia a tres significados diferentes: el rango o categoría, el taxón (grupo de organismos descritos sobre la base de algún criterio taxonómico y asignados a una categoría) y la especie biológica (Reig, 1979; Hey *et al.*, 2003). El abordaje de cada uno de estos significados ha sido motivo de confusión y discusión entre autores, así como en la concepción de diferentes líneas filosóficas (Zachos, 2016).

Hasta el presente se han propuesto más de 30 conceptos de especie, algunos con mayor énfasis en aspectos teórico-filosóficos (e.g. concepto evolutivo) y otros en criterios más operacionales (e.g. concepto morfológico) (Sites y Marshall, 2004; Zachos, 2016). En este marco, la posición del pluralismo de especies considera que ningún concepto tiene primacía sobre los demás, mientras que quienes apoyan el monismo afirman que especie puede definirse con un único concepto por lo que el resto de los conceptos no son válidos (Sober, 1984).

A continuación, se presentan algunos conceptos de especie que pueden ser contemplados según los objetivos del estudio y la evidencia con la que se cuenta:

Conceptos asociados con una posición realista

- **Concepto biológico:** un grupo de poblaciones naturales genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos análogos (Dobzhansky, 1935, 1937; Mayr, 1942, 1982).

Este concepto puede ser de difícil aplicación debido a la complejidad de demostrar empíricamente el aislamiento reproductivo, y a que solo es aplicable a organismos con reproducción sexual y a especies vivientes (Lanteri y Cigliano, 2006).

- **Concepto ecológico:** linaje (o un conjunto de linajes estrechamente relacionados) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente a la de cualquier otro linaje en su rango y que evoluciona por separado de todos los linajes fuera de su rango. Asimismo, se puede definir como el conjunto de individuos que explota un solo nicho ecológico (Van Valen, 1976).
- **Concepto genético:** grupo de poblaciones naturales, genéticamente compatibles, que está aislado de otros grupos similares (Simpson, 1943; Dobzhansky, 1950; Baker y Bradley, 2006). El aislamiento genético es diferente del aislamiento reproductivo en el sentido que permite el cruce ocasional siempre que la integridad de los dos acervos genéticos no se divida (Zachos, 2016).
- **Concepto evolutivo:** describe una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (= linaje) que evoluciona separadamente de otros linajes y que tiene un papel evolutivo y tendencias propias (Simpson, 1961; Wiley, 1978).
- **Concepto filogenético:** define al menor grupo de poblaciones sexuales o linajes asexuales que puede reconocerse por una combinación única de estados de caracteres, en

individuos comparables (=semaforontes) (Nixon y Wheeler, 1990). También puede definirse como un grupo pequeño diferenciable de poblaciones dentro de los cuales existe un patrón de ancestro y descendiente (Cracraft, 1983, 1987).

- **Concepto unificado:** reconcilia todos los conceptos que se manejan en el marco de la biología evolucionista y reconoce a la especie como un segmento de un linaje de poblaciones que evoluciona separadamente (de Queiroz, 2007).

Concepto relacionado con una posición nominalista

- **Concepto morfológico:** conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos de individuos por discontinuidades morfológicas (Cain, 1954).

Las dificultades en la aplicación de este concepto se relacionan con establecer el tamaño de la discontinuidad morfológica (ver abajo especies polimórficas y clines), y que no puede aplicarse a especies gemelas o crípticas. Las **especies crípticas**, son aquellas que morfológicamente no pueden distinguirse, pero se diferencian por otra clase de caracteres (e.g. etológicos, fisiológicos, ecológicos, moleculares) (Mayr, 1942).

- Otro concepto asociado con la posición nominalista es el fenético. Para profundizar en este concepto puede consultar Lanteri y Cigliano (2006).

Delimitación de especies

La delimitación de las especies presenta un problema no sólo teórico (en relación con adoptar un concepto de especie), sino principalmente práctico de la taxonomía. Así, la delimitación de las especies y la descripción de variaciones infraespecíficas constituyen los principales objetivos de la **Microtaxonomía**. Esta tarea no resulta sencilla, dado que en muchos casos no se cuenta con información suficiente para adoptar decisiones taxonómicas adecuadas (e.g. solo un sexo, un estadio del ciclo de vida, reducida representación geográfica, inadecuada conservación de los organismos), reconocer las variaciones con y sin significado taxonómico, o establecer el tamaño de la discontinuidad que debe existir (morfológica, ecológica, etc) (Lanteri y Cigliano, 2006).

Por otra parte, considerando que las especies son entidades que evolucionan, es frecuente hallar estadios intermedios en proceso de especiación (Sites y Marshall, 2004; Zechos, 2016). En consecuencia, en estos grupos se registran numerosos casos de especies crípticas o gemelas aún no diferenciadas en su morfología, o subespecies. Asimismo, especies con áreas de distribución muy amplias, presentan mayores posibilidades de desarrollar distintos tipos de variaciones (e.g. altitudinales y latitudinales, de tipo clinal y en razas geográficas), como así también polimorfismos poblacionales (Tabla 3.1). Cuanto más compleja

resulta la variación de los grupos en estudio, mayor es la probabilidad de que distintos especialistas adopten diferentes decisiones con respecto al estatus y delimitación de los taxones especie, las cuales pueden verse reflejadas en extensas listas sinonímicas (Lanteri y Cigliano, 2006).

En este sentido, la práctica taxonómica es un desafío, y la consideración de múltiples evidencias en el marco de la [taxonomía integrativa](#) puede proporcionar una solución holística contemplando los factores que mantienen la cohesión en una especie o promueven el aislamiento hacia la especiación (Padial *et al.*, 2010; Schlick-Steiner *et al.*, 2010). Un sistema de identificación integrativo permite la obtención de resultados comparables, generando un efecto sinérgico y conclusiones robustas.

La taxonomía integrativa promueve y sostiene tres supuestos: (1) una fuente de caracteres, en algunos casos, no es suficiente, por lo que es necesaria la aplicación de otros enfoques para la delimitación de especies, (2) incluso cuando sobre la base de una fuente de caracteres se puede delimitar a la especie, otras fuentes de caracteres pueden ayudar significativamente a ratificar el proceso de delimitación, (3) el uso de varias fuentes de caracteres y metodologías diferentes permiten una mejor delimitación de las especies (Sites y Marshall, 2004; Dayrat, 2005).

Así, la taxonomía integrativa considera varios enfoques y disciplinas, y fomenta el uso de múltiples fuentes de datos en forma simultánea para la delimitación de unidades taxonómicas (Dayrat, 2005). Por otro lado, se ha propuesto el enfoque de la [taxonomía iterativa](#), en la cual los conjuntos de datos no se analizan simultáneamente, sino que la información sobre la unidad de estudio se produce en diferentes momentos y considera los resultados de distintos autores (Yeates *et al.*, 2011).

Para la delimitación de las especies pueden considerarse datos de distintas fuentes como la morfología, morfometría, múltiples loci de diferentes regiones del genoma, proteínas, localización geográfica, aspectos del nicho ecológico, parásitos, entre otras. Asimismo, esta información puede analizarse con tecnologías tradicionales o nuevas, *i.e.* diferentes microscopios (microscopio electrónico de barrido, microscopio electrónico de transmisión, telemicroscopía-acceso remoto, entre otros), georreferenciación en cartografía, fotografía digital, bioinformática, análisis bioestadísticos, etc (Cigliano *et al.*, 2014).

[Variación infraespecífica](#)

Para la correcta delimitación de una especie, deben estudiarse y reconocerse posibles variaciones infraespecíficas (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. *Definiciones de tipos de variaciones intraespecíficas.*

Tipos de variaciones infraespecíficas	Definición
<u>Polimorfismos</u>	Los miembros de una población pueden agruparse en clases discretas o fenotipos discontinuos (morfos) de acuerdo con la presencia de algún carácter morfológico conspicuo.
<u>Subespecies</u> o <u>razas geográficas</u> *	Conjunto de poblaciones similares que habitan una subdivisión geográfica del rango de la especie. El cambio en los caracteres es abrupto (fenotipos discontinuos) Así, la <i>especies politípicas</i> se definen como especies ampliamente distribuidas con variación geográfica, que incluyen dos o más subespecies o razas geográficas.
<u>Clines</u>	Cambio gradual en los caracteres a lo largo de una serie de poblaciones contiguas de una misma especie. La variación clinal acompaña un gradiente altitudinal y latitudinal, asociado con variables ambientales, como la temperatura, humedad, horas de luz, etc.

**presenta valor taxonómico, se traduce en la nomenclatura como un nombre trinomial.*

Asimismo, en las poblaciones pueden observarse las siguientes variaciones sin significado taxonómico (Lanteri y Cigliano, 2006):

- **Variación asociada al sexo** (dimorfismo sexual): se relaciona con las diferencias observadas entre machos y hembras de una misma especie. Es importante reconocer estas variaciones y evitar describir especies con representantes de un solo sexo. Por ejemplo, en aves.
- **Variación asociada a las generaciones**: se da en ciertos organismos en los que hay alternancia de generaciones sexuales y asexuales. Si no se conoce el ciclo de vida, se pueden cometer errores describiendo a las distintas generaciones sexual/asexual como especies diferentes. Por ejemplo, en helechos donde alternan las fases esporofítica y gametofítica, en pulgones donde alternan las formas aladas sexuales y ápteras partenogenéticas.
- **Variación individual**: son cambios observados en los individuos con la edad, cuando pasan por diferentes etapas de desarrollo o presentan diferencias a lo largo del tiempo. Por ejemplo, en especies de insectos que presentan diferentes estados entre huevo, larva y adulto. Otro tipo de variación individual se da con los cambios de estaciones, cuando un mismo individuo puede tener diferentes aspectos en las épocas del año. Por ejemplo, en aves en la época reproductiva presentan colores llamativos, mientras que en épocas no reproductivas presentan colores oscuros.

- **Variación social:** son cambios observados en individuos pertenecientes a diferentes castas sociales. Por ejemplo, como ocurre en las hormigas u otros insectos sociales, la variación dentro de una misma población ha llevado a errores taxonómicos, describiendo como especies diferentes a las distintas castas de una misma especie.
- **Variación ecológica:** variación que depende de la densidad en una población. Por ejemplo, en especies de langostas (estado solitario y gregario).

Delimitación de especies

La delimitación de especies equivale a la postulación de hipótesis y, como tales, se realiza sobre la base de resultados de análisis empíricos de especímenes y pueden ser puestas a prueba en estudios futuros con ejemplares adicionales, con diferentes conjuntos de datos y otros enfoques metodológicos (Fujita *et al.*, 2012; Pante *et al.*, 2015). La delimitación de las especies, de manera ideal, se realiza sobre la base de diferentes fuentes de caracteres y considerando el tratamiento de varias metodologías en simultáneo (taxonomía integrativa).

Es importante distinguir entre una **especie polimórfica** (que presenta fenotipos discontinuos en el seno de sus poblaciones), y una **especie politépica** (que presenta 2 o más subespecies).

Según sus patrones de distribución geográfica pueden ser **especies simpátricas** (con áreas de distribución superpuestas), **parcialmente simpátricas** (con áreas de distribución parcialmente superpuestas), y **especies alopátricas**, (con áreas de distribución no superpuestas). Aquellas especies sin diferencias morfológicas son denominadas **especies crípticas** o **gemelas**.

Procesos de especiación

La **especiación** es el proceso evolutivo que conduce al origen de nuevas especies a partir de especies ancestrales. La teoría evolutiva clásica explica que las mutaciones puntuales y otros procesos que producen variabilidad en las poblaciones (reordenamientos cromosómicos, entrecruzamiento o recombinación cromosómica, reproducción sexual, migración, hibridación), conducen a una divergencia genética poblacional (Lanteri y Cigliano, 2006; Herron y Freeman, 2015).

En este marco, se plantea un modelo de especiación en tres etapas (aislamiento/divergencia/contacto secundario): una etapa inicial que aísla las poblaciones, una segunda etapa que da como resultado la divergencia en rasgos genéticos (e. g. relacionados con el sistema de apareamiento o el uso del hábitat), y una etapa final que produce el aislamiento reproductivo. De acuerdo con este modelo, el aislamiento y la divergencia tienen lugar a lo largo del tiempo y ocurren mientras las poblaciones ocupan diferentes áreas geográficas. La fase final ocurre cuando estas poblaciones divergentes regresan al contacto físico, un evento conocido como contacto secundario, en el cual se comprueba que se redujo o interrumpió el flujo génico. Sin embargo, se ha demostrado que en algunos casos la especiación puede seguir un camino diferente, y el aislamiento y la divergencia pueden ocurrir al mismo tiempo y en el mismo lugar. Además, parece probable que, en muchos eventos de especiación, la tercera fase nunca ocurra (Herron y Freeman, 2015).

El aislamiento reduce o interrumpe el flujo génico entre poblaciones y suele estar asociado con factores extrínsecos, como el surgimiento de barreras geográficas (ríos, mares, cadenas montañosas, etc.) y/o ecológicas (asociación con diferentes hábitats).

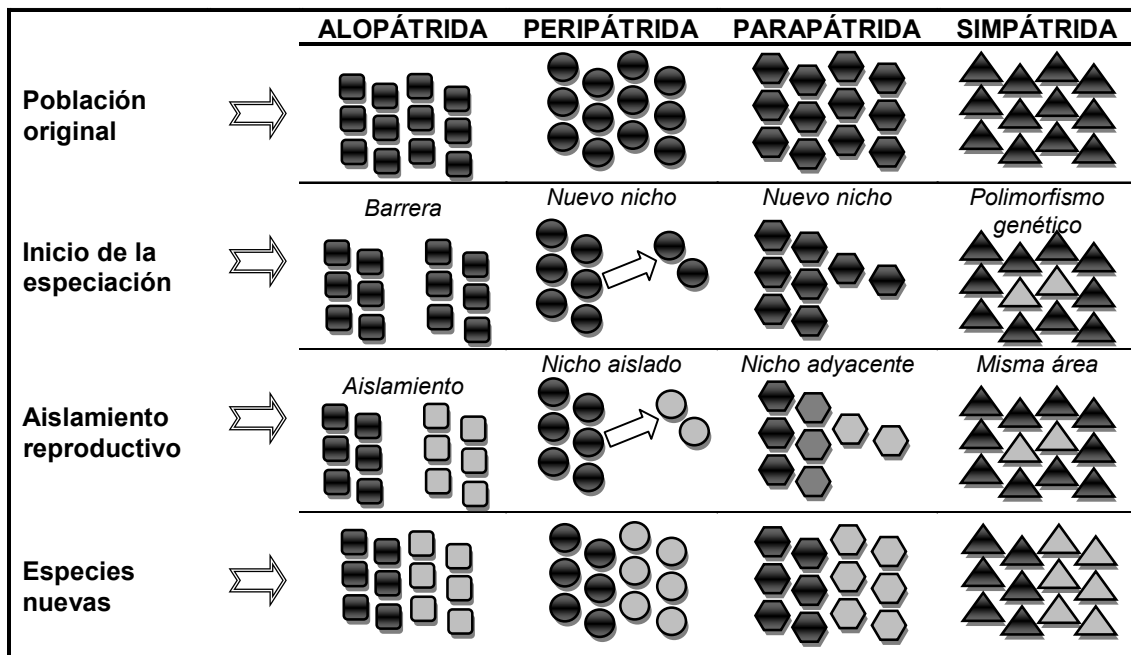
A continuación, se definen los principales mecanismos que explicarían el origen de nuevas especies. Para una mejor comprensión del tema, se recomienda consultar obras específicamente referidas a la especiación y textos generales sobre evolución (Futuyma, 1998; Herron y Freeman, 2015).

Especiación gradual

Se clasifica en función de la presencia o ausencia de barreras (Tabla 3.2) (Reig, 1983; Lanteri y Cigliano, 2006).

- **Especiación alopátrida** (geográfica o por vicarianza): Las poblaciones aisladas por una barrera geográfica alcanzan gradualmente diferencias genéticas (subespecies) que determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompletos (semiespecies), los cuales se refuerzan y completan en una etapa ulterior de simpatría o contacto secundario. El aislamiento reproductivo es consecuencia de la gradual pero profunda divergencia genética de las poblaciones separadas y sometidas a presiones selectivas diferentes.
- **Especiación peripátrida** (en cuello de botella, o por principio fundador): Es una clase particular de especiación alopátrida, que parte de unos pocos individuos fundadores o requiere una gran reducción del tamaño poblacional, e incluye factores estocásticos (azar), que conducen a la especiación rápidamente. Cuando un pequeño número de individuos invade un nuevo territorio o queda aislado por retracción del área, constituyendo una colonia fundadora, lleva sólo una parte de la variación genética de la población original. En consecuencia, por acción de la endocría, dicha colonia sufre una rápida transformación divergente y el nuevo reservorio génico se expande.
- **Especiación parapátrida**: La diferenciación local en un cline o gradiente ambiental, restringe el flujo génico y conduce a la fragmentación en semiespecies, que se expanden y perfeccionan su aislamiento por contacto secundario. En este caso no existen barreras geográficas que determinen la separación entre las distintas poblaciones.
- **Especiación simpátrida**: Ocurre en ausencia de barreras geográficas, pero la divergencia entre las poblaciones está favorecida por el aislamiento de hábitat (=microalopatría). En una población con polimorfismo genético, la selección de hábitat y de pareja conducen a la fijación de mutaciones o recombinaciones génicas, que determinan aislamiento reproductivo precigótico, entre dos o más grupos genéticamente diferenciados, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica. La especiación simpátrida ha sido muy discutida, aunque se demostró su validez, en particular en especies de parásitos o insectos fitófagos que han evolucionado en asociación con sus hospedadores.

Tabla 3.2. Representación esquemática de los procesos de especiación alopátrida, peripátrida, parapátrida, simpátrida.



Nota. Adaptado de *Diagrams of successive stages in each of four models of speciation differing in geographic setting*, de Futuyma, 2005.

Especiación instantánea

Se reconocen aquellos procesos de especiación por hibridación, por poliploidía u otros cambios cromosómicos estructurales, y por macromutaciones en organismos de reproducción asexual (apomixis). Estos procesos pueden leerse con más detalle en Lanteri y Cigliano (2006).

Mecanismos de aislamiento reproductivo

En el marco de los estudios sobre aislamiento reproductivo, se considera a las especies como las comunidades reproductivas más grandes e inclusivas de individuos que se reproducen sexualmente y comparten un pool génico (e.g. concepto biológico de especie, Dobzhansky, 1935). Según Patterson (1973) el estudio de la especiación es el estudio de los mecanismos de aislamiento reproductivo, que son los que protegen el pool génico de la especie de la introgresión (introducción de nuevos genes).

Los mecanismos de aislamiento reproductivo que impiden el flujo génico entre especies según Mayr (1968) son pre-cigóticos, cuando actúan antes de la formación del cigoto, o post-cigóticos, cuando actúan después de la formación del cigoto (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Barreras reproductivas pre y pos-cigóticas en plantas y animales.

	Plantas	Animales
PRE-CIGÓTICAS		
<i>De hábitat</i>	No hay coincidencia de los individuos de ambos sexos en el mismo hábitat.	
<i>Estacional</i>	No hay coincidencia de los individuos de ambos sexos en la misma estación.	
	Distintos momentos de floración.	Distintos momentos de maduración de las gametas.
<i>Anatómico o mecánico</i>	No hay coincidencia entre los órganos reproductivos de los individuos de ambos sexos.	
	Diferentes formas de flores atraen diferentes polinizadores. Así, flores tubulares y angostas atraen a polinizadores como los colibríes, flores anchas atraen a otro tipo de polinizadores como las abejas.	Mecanismo de llave-cerradura entre el órgano copulador de los machos y la armadura genital de la hembra. En caso de especies diferentes, no hay correspondencia morfo-funcional entre estas estructuras. Muy común en insectos.
<i>Etológico</i>	(no aplica)	Barreras de comportamiento. No hay producción, ni recepción de los estímulos necesarios para la cópula, ya sean auditivos, táctiles o químicos.
<i>Mortalidad gamética</i>	No hay compatibilidad bioquímica entre las gametas.	
	El grano de polen no es viable en el estigma de la flor.	Los espermatozoides se inmovilizan y mueren en el tracto femenino, por una reacción del tipo antígeno-anticuerpo.
POST-CIGÓTICAS		
<i>Mortalidad cigótica</i>	Hay fertilización, pero la cigota o el embrión mueren.	
<i>Esterilidad híbrida</i>	La cigota produce descendencia híbrida (F1) pero ésta es parcial o completamente estéril.	
<i>Fertilidad</i>	Los híbridos de la primera generación (F1) son fértiles pero la F2 es deficiente y/o estéril.	

Ejercitaciones

Ejercicio 1

La Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurensis* (Ceí 1969) fue asignada originalmente al género *Telmatobius* Wiegmann 1835 considerando caracteres anatómicos internos y externos. Más adelante, Lynch (1978) la transfirió al género monotípico *Somuncuria* Lynch 1978 sobre la

base de caracteres osteológicos. Unos 30 años más tarde, Ferraro (2009) en un estudio cladístico analizó caracteres anatómicos, histológicos y cromosómicos, concluyendo que la especie debía ser transferida al género *Pleurodema* Tschudi 1838. Posteriormente, Faivovich *et al.* (2012) realizaron un estudio cladístico comparando porciones de ADN y se observaron que poseía una alta similitud con su especie hermana *Pleurodema bufoninum* Bell 1843, la cual se encuentra distribuida en la misma región. Si bien Faivovich y colaboradores plantearon que tal similitud en los caracteres del ADN ameritaría considerarlas como un solo taxón, se mostraron reticentes al cambio debido a las diferencias en los caracteres morfológicos y de hábitos de vida entre ambas especies (la primera acuática y la segunda terrestre). Velasco *et al.* (2016) estudiaron la biología reproductiva de *P. somuncurensis* y encontraron que posee despliegues comportamentales únicos en el género ("scramble competition") y que además los machos emiten canto nupcial, el cual nunca fue registrado en *P. bufoninum*, a pesar de tratarse de una especie ampliamente estudiada. El canto nupcial está directamente relacionado con el aislamiento reproductivo, siendo característico de cada especie.

- a. Identifique y enumere las fuentes de caracteres que se utilizaron en los diversos estudios realizados a lo largo de la historia del taxón.
- b. ¿Considera usted que algunos caracteres son mejores que otros para delimitar esta/s especie/s? ¿Cuáles?
- c. A partir de lo expuesto en el enunciado, mencione cuales conceptos de especie pudieron haberse contemplado para justificar los resultados.
- d. ¿Qué tipo de especies son las mencionadas, considerando los patrones de distribución?
- e. ¿Considera usted que ambas especies son válidas o que podría tratarse de la misma especie? Justifique su respuesta.
- f. Identifique y explique el aislamiento reproductivo observado.
- g. De los estudios mencionados en el enunciado, ¿cuál/les autor/es contempla/n la aplicación de taxonomía integrativa?
- h. A partir de la información del enunciado, realice una lista sinonímica del nombre de la especie *P. somuncurensis*.

Ejercicio 2

Vernonia setosquamosa Hieron 1897 (Asteraceae: Vernonieae), fue descrita a partir de ejemplares de la provincia de Salta, Argentina. Cabrera (1944) la consideró una variedad de *Vernonia remotiflora* Rich 1792, debido a su similitud morfológica. Posteriormente, Robinson (1999) propuso a *V. setosquamosa* como sinónimo de *V. remotiflora*.

Cristóbal y Dematteis (2003) encontraron que estas dos especies difieren en algunos caracteres morfológicos, como la presencia de pelos en la corola y el tamaño de los capítulos. Más tarde, Angulo y Dematteis (2010), avanzaron en estudios con más de una fuente de evidencia, y observaron diferencias en los cromosomas y en la morfología polínica (granos de polen) de importancia diagnóstica.

- ¿Considera que *V. setos squamosa* y *V. remotiflora* pertenecen a una misma entidad específica? Justifique su respuesta.
- ¿Qué clase de caracteres se tuvo en cuenta para responder el inciso a?
- A partir del enunciado, identifique las palabras que hacen referencia a categorías taxonómicas, mencione a cuáles y ordénelas de forma jerárquica.

Ejercicio 3

Superlano *et al.* (2006) realizaron un estudio sobre dos especies de Triatominae (Insecta, Heteroptera): *Rhodnius robustus* Larrousse 1927 y *Rhodnius prolixus* Stål 1859, esta última es una de las principales especies vectores de la enfermedad de Chagas-Mazza. Ambas especies pueden ser infectadas naturalmente con *Tripanosoma cruzi*, tienen distribuciones similares y pueden ocupar hábitats silvestres. A partir de diferentes estudios, se observó que son morfológicamente indistinguibles pero que presentan diferencias moleculares en el ADN y electroforéticas de hemoproteínas salivales, como así también en el comportamiento de la defecación (forma de transmitir el parásito *T. cruzi*) al ser alimentadas con sangre humana en el laboratorio. Asimismo, otros ensayos indicaron que los huevos producto del cruce entre ambas no resultaron fértiles.

Sobre la base de esta información:

- ¿Qué clase caracteres se utilizaron para diferenciar estas especies de triatominos?
- ¿Qué tipo de especies son *R. prolixus* y *R. robustus* en relación con su morfología? ¿Y en relación con su distribución geográfica?
- Identifique y explique el aislamiento reproductivo observado.

Ejercicio 4

Spodoptera frugiperda Smith y Abbot 1797 es un insecto tropical cuya distribución geográfica se extiende desde Argentina hasta el Sur de Estados Unidos y se considera plaga de diferentes cultivos. Estudios realizados evaluando su susceptibilidad a distintos agentes insecticidas, determinaron que algunos individuos se encontraban asociados preferentemente a cultivos de maíz, sorgo y algodón, mientras que otros a plantas de arroz y pastizales. Si bien ambos tipos de individuos son indistinguibles morfológicamente, estudios de laboratorio demostraron que los machos de cada agrupamiento sólo se ven atraídos por las feromonas de la hembra correspondiente al mismo grupo. A su vez, las

hembras de cada conjunto presentan diferentes hábitos de oviposición. También se demostró que las larvas de los individuos asociados a plantas de maíz son más resistentes a variados componentes insecticidas que los del cultivo de arroz. Análisis de enzimas, gen COI y genes nucleares han hallado diferencias notables entre los dos grupos de organismos.

- ¿Considera usted que las dos agrupaciones de individuos pertenecen a la misma entidad específica? Justifique
- Mencione que clase de caracteres consideró para responder la pregunta anterior.
- ¿Qué decisión taxonómica y nomenclatural deberían adoptarse?
- ¿Podría considerar el concepto morfológico de especie para justificar su decisión taxonómica? Explique.

Ejercicio 5

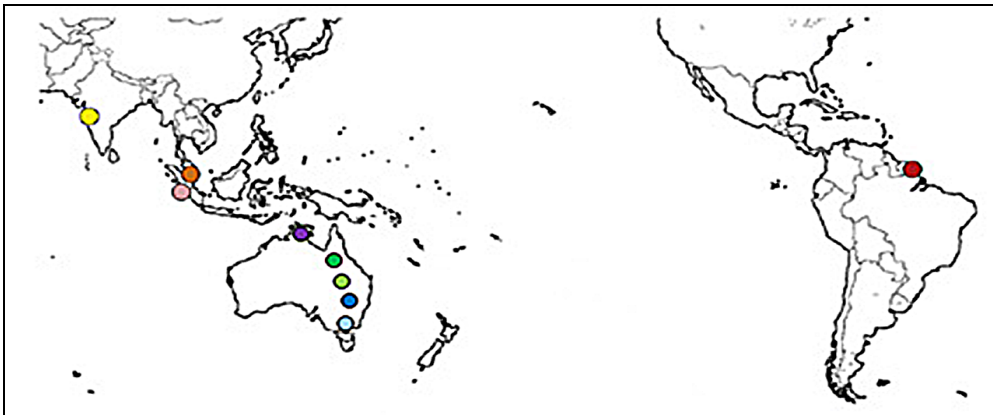
En un estudio sobre gorgojos neotropicales, del Ríó y Lanteri (2003) estudiaron la especie *Briarius augustus* (Illiger) (Coleoptera, Curculionidae), y consideraron que presenta variación geográfica, principalmente en caracteres morfométricos y de coloración. Como consecuencia de esto, decidieron tratar como subespecies, a las especies nominales *B. augustus* (Illiger 1802) distribuida desde Santa Catarina hasta Espíritu Santo, en Brasil; *B. germari* (Boheman 1833), desde São Paulo hasta Espíritu Santo a lo largo del Bosque Atlántico, en Brasil; *B. margaritaceus* (Sturm 1826) desde Santa Catarina hasta Bahía, y *B. varnhageni* (Germar 1824), desde Santa Catarina hasta la Argentina (Misiones) y Paraguay. Para más información visite el sitio web de insectos de Argentina y Uruguay <https://biodar.unlp.edu.ar/naupactini/es/info/20005.html>

- Considerando la propuesta de razas geográficas en el rango de distribución de la especie *B. augustus* ¿Cómo denominaría a la especie?
- ¿Cómo deberían nombrarse las subespecies reconocidas por del Ríó y Lanteri?

Ejercicio 6

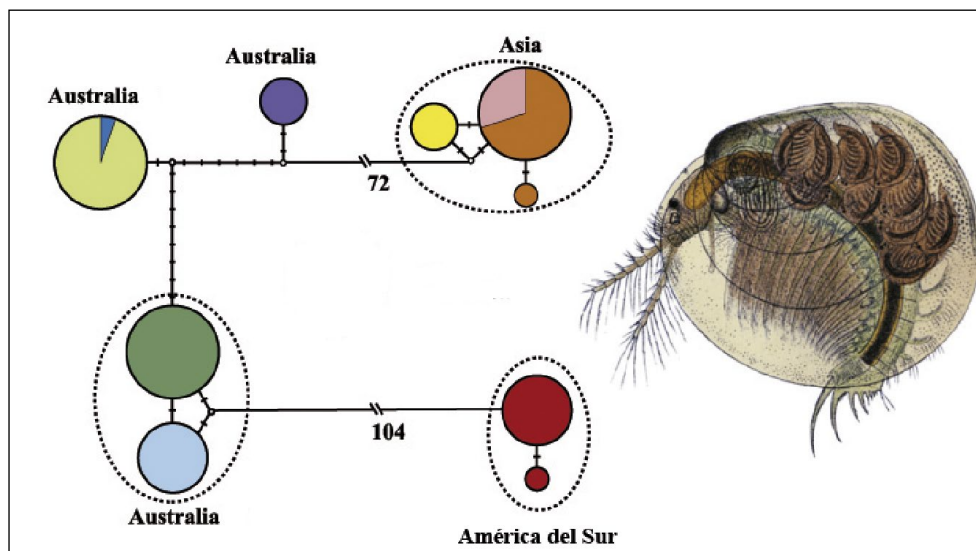
Cyclestheria hislopi (Baird 1859) es la única especie viviente del infraorden Cyclestherida (Crustacea, Branchiopoda). Estos pequeños crustáceos habitan las aguas continentales de distintas regiones del planeta, con una distribución circumtropical (Figura 3.1), y los individuos de las distintas poblaciones tienen una morfología muy semejante. Con el objetivo de estudiar si se trata de una sola especie con distribución circumtropical, Schwentner *et al.* (2013) analizaron el gen mitocondrial de la citocromo c oxidasa I (COI) junto a dos genes nucleares y obtuvieron la red de haplotipos que se muestra en la Figura 3.2.

Figura 3.1. Mapa con la distribución circumtropical de las poblaciones de *C. hislopi*.



Nota. Adaptado de *Sample localities, COI haplotype network and image of C. hislopi*, de Schwentner et al., 2013. Los colores de los círculos representan las distintas poblaciones: amarillo, Cañon de Harau, Indonesia; marrón: estanque en Pune, India; violeta: Territorio del Norte, Jabiru; verde oscuro: Lago Louisa, Queensland; verde claro: Lago Buchanan, Queensland; azul: pantano en Queensland; celeste: Nueva Gales del Sur; rojo: Guayana Francesa.

Figura 3.2. Red de haplotipos de las poblaciones de *C. hislopi*.



Nota. Adaptado de *Sample localities, COI haplotype network and image of C. hislopi*, de Schwentner et al., 2013. El tamaño de los círculos representa la cantidad de haplotipos y las líneas transversales en las barras de unión representan la cantidad de mutaciones entre las poblaciones. Los colores de los círculos hacen referencia a las poblaciones indicadas en el mapa de la Figura 3.1.

- Considerando que la presencia de más de 50 mutaciones entre los haplotipos estudiados plantea la posibilidad de pertenecer a diferentes especies ¿todas las poblaciones representadas en la Figura 3.2 pertenecen a *Cyclestheria hislopi*? Justifique su respuesta.
- ¿Qué concepto de especie aplicó para justificar la respuesta del inciso anterior?
- ¿Cómo podría definir a la/s especie/s estudiadas?
- ¿Qué mecanismo de especiación podría haber ocurrido en este caso planteado? Explique.

Ejercicio 7

Los nematodos del género *Trichuris* (Trichuridae-Trichinelloidea) presentan distribución cosmopolita, y son parásitos de diferentes órdenes de mamíferos, con especies de importancia médica y veterinaria. En un estudio se obtuvieron especímenes de cuatro especies de *Trichuris* (dos de estas aún sin identificación específica) procedentes de cinco especies de roedores Sigmodontinae (Cricetidae, Muroidea) distribuidos en diferentes áreas. Observe los datos de la Tabla 3.4 y responda:

Tabla 3.4. Datos morfológicos de importancia en la identificación de las especies de *Trichuris* halladas en roedores sigmodontinos.

Especies	<i>Trichuris pardinasi</i>	<i>Trichuris navonae</i>	<i>Trichuris navonae</i>	<i>Trichuris</i> sp. (1)	<i>Trichuris</i> sp. (2)
Especie hospedadora	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Akodon montensis</i>	<i>Thaptomys nigrita</i>	<i>Phyllotis bonariensis</i>	<i>Sooretamys angouya</i>
Tribu hospedadora	Phyllotini	Akodontini	Akodontini	Phyllotini	Oryzomyini
Áreas	Sierras de Córdoba, Córdoba	Reserva Moconá, Misiones	Reserva Moconá, Misiones	Sierra de la Ventana, Buenos Aires	Reserva Moconá, Misiones-Estación Guaycolec, Formosa
Caracteres					
Macho					
Largo cloaca proximal	2,14-3,47 mm	0,75-1,5 mm	0,95-1,0 mm	2,2-3,4 mm	1,19-2,11 mm
Largo cloaca distal	3,1-4,81 mm	1-1,9 mm	1,5-1,9 mm	3,5-4,2 mm	1,15-1,9 mm
Largo de la espícula	4,30-5,2 mm	1,3-2,1 mm	1,4-2,0 mm	4,6-4,9 mm	1,93-2,3 mm
Espinas del cirro	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas y grandes en porción distal
Hembra					
Tipo de vulva	No protusiva	No protusiva	No protusiva	No protusiva	Protusiva
Largo huevo	0,06 mm	0,05 mm	0,05 mm	0,06 mm	0,05 mm
Ancho huevo	0,03 mm	0,02 mm	0,02 mm	0,03 mm	0,25mm

- a. ¿Considera que los ejemplares *Trichuris* sp. (1) y *Trichuris* sp. (2) podrían pertenecer a alguna de las especies identificadas presentadas en la Tabla 3.4?, ¿a cuál/es? Justifique su respuesta.
- b. ¿Qué concepto de especie consideró para responder la pregunta anterior?
- c. La especie denominada como *Trichuris* sp. (1) ¿podría tratarse de una especie gemela de otra?, ¿qué estudios propondría para determinarlo?

Estudios previos emplearon ADN ribosómico para apoyar el análisis morfológico y delimitar e identificar especies. En este estudio se secuenció el ITS2, espaciador transcribible interno (ADNr) para observar las distancias genéticas entre especies.

Tabla 3.5. Se observan los porcentajes de similitud intraespecífica (*) e interespecífica de secuencias de ITS2 entre poblaciones de las especies de *Trichuris* estudiadas.

Especies	<i>Trichuris</i> sp. (1) (Buenos Aires)	<i>T. pardinasi</i> (Córdoba)	<i>T. navonae</i> (Misiones)	<i>Trichuris</i> sp. (2) (Misiones)	<i>Trichuris</i> sp. (2) (Formosa)
<i>Trichuris</i> sp. (1) (Buenos Aires)	97,6%*				
<i>T. pardinasi</i> (Córdoba)	97,4%	98%*			
<i>T. navonae</i> (Misiones)	89,3%	90,6%	100%*		
<i>Trichuris</i> sp. (2) (Misiones)	88,3%	89,8%	94,3%	100%*	
<i>Trichuris</i> sp. (2) (Formosa)	89,7%	90,1%	94,5%	99,2%	98,1%*

Contemple que en este caso los porcentajes de similitud intraespecífica deben ser mayores a 95,5% para ser considerados pertenecientes a la misma entidad específica y responda:

- d. Los valores de similitud interespecífica obtenidos con el estudio de diferentes especímenes de *Trichuris* sp. (1), ¿son congruentes con los datos morfológicos? Justifique su respuesta.
- e. Observe los valores de similitud interespecífica de *Trichuris* sp. (2) de Misiones y Formosa respecto de las otras especies. ¿Los resultados respaldan los observados a nivel morfológico? Justifique su respuesta.
- f. ¿Qué concepto de especie consideró?

Ejercicio 8

Las especies de gorgojos *Mimographus micaceus* Hustache 1947 y *Mimographus villosipennis* Hustache 1947 (Coleoptera, Curculionidae) fueron descritas en la misma publicación. Lanteri (1985) advirtió que dichas especies nominales se diferencian exclusivamente por el patrón de su revestimiento tegumentario: aquellos individuos cubiertos completamente por escamas plateadas podían ser asignados a la especie *M. micaceus*, y los individuos con áreas escamosas formando un dibujo característico sobre un fondo desnudo de escamas, corresponden a *M. villosipennis*. La autora comprobó que las diferencias correspondían al dimorfismo sexual, y no observó otros caracteres que permitieran separar dichas especies. Por otra parte, Lanteri (1985) describió una nueva especie de *Mimographus* a la cual denominó *Mimographus ocellatus*, cuyas diferencias morfológicas con las anteriores se evidenciaban en numerosos caracteres morfológicos externos y del aparato reproductor, y en cuyas muestras poblacionales aparecían también dos tipos de individuos, con el cuerpo completamente recubierto por escamas, y con áreas escamosas y desnudas.

- ¿Considera que hay razones para suponer que *M. micaceus* y *M. villosipennis* pertenecen a una misma entidad específica? Justifique su respuesta.
- ¿Cómo definiría la variación intrapoblacional observada en *Mimographus ocellatus*? En este contexto, ¿cómo definiría a la especie?
- ¿Qué decisiones nomenclaturales se deberían adoptar?

Ejercicio 9

El género *Dicerataspis* Ashmead 1896 (Insecta, Hymenoptera) está representado por dos especies neotropicales: *D. grenadensis* Ashmead 1896 y *D. flavipes* (Kieffer 1909), las cuales presentan una amplia distribución geográfica con patrón simpátrico. Gallardo *et al.* (2010), estudiaron el material tipo y una gran cantidad de individuos de cada especie. El análisis demostró que la diferencia en color, tamaño del cuerpo y alas de los ejemplares de ambas especies no es de valor diagnóstico y se debe a variaciones individuales. Teniendo en cuenta esta información:

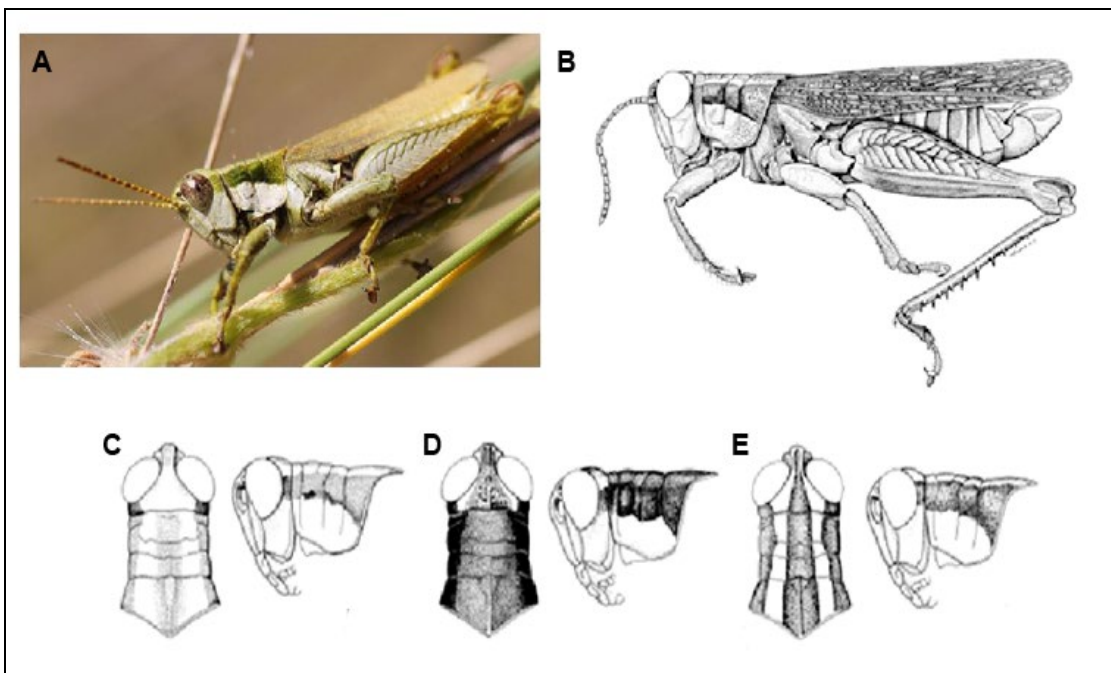
- ¿Cómo se denomina la variación observada?
- ¿Qué decisión taxonómica y nomenclatural adoptaría?
- ¿Cuál debería ser el nombre válido del o de los taxones reconocidos? Realice la cita completa.

Ejercicio 10

Cigliano (1997) describió al género *Ronderosia* (Orthoptera; Acridoidea) y asignó a dicho taxón nueve especies previamente asignadas a *Dichroplus* Stål 1878. Estas especies se diferencian entre sí por varios caracteres morfológicos y, en especial, por estructuras del sistema reproductor del macho que permiten realizar la cópula. Cuatro de estas especies: *D. bergi* Stål 1878, *D. distinguendus* Giglio Tos 1894, *D. brasiliensis* Bruner 1906, y *D. bicolor* Giglio Tos 1894, se diferencian entre sí en caracteres morfológicos de la coloración, los cuales varían tanto a nivel intra como interpoblacional, pero no se registraron diferencias en el sistema reproductor masculino (Figura 3.3).

- ¿Qué decisiones taxonómicas y nomenclaturales adoptaría?
- ¿Cuál debería ser el nombre válido del o de los taxones especie reconocidos?
- ¿En qué clase de carácter se basó para considerar su decisión taxonómica?
- ¿Qué concepto de especie consideró? Justifique su respuesta.

Figura 3.3. Variación en los patrones de coloración observados en las especies nominales de *Ronderosia* (Orthoptera: Acridoidea).



Nota. Adaptado de *Ronderosia bergi* (Stal), de Cigliano, 1997. A) Foto del macho vista lateral. B) Macho en vista lateral. C-D) Macho, cabeza y pronoto, vistas dorsal y lateral.

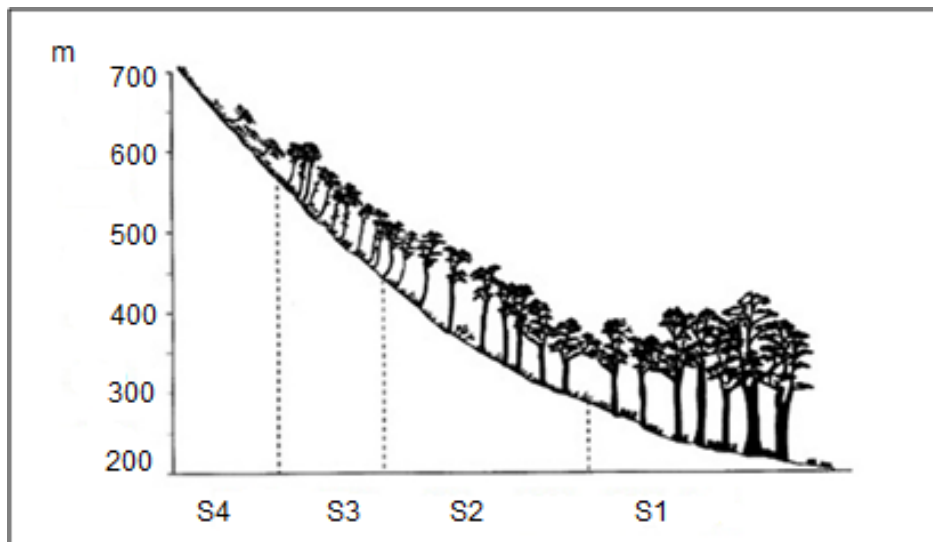
Ejercicio 11

Nothofagus pumilio (Poepp. y Endl 1838), comúnmente conocida como la lenga, se distribuye en los bosques andino-patagónicos de Argentina y Chile. Barrera *et al.* (2000) evaluaron la variación morfológica de una población de *N. pumilio* en relación con la latitud, altitud, temperatura y precipitación (Tabla 3.6). Algunos grupos de individuos con varios años de desarrollo, aunque se encuentran separados por pocos metros, mantienen evidentes diferencias fenotípicas como se observa en la Figura 3.4.

Tabla 3.6. Variables ambientales en los 4 sitios estudiados en Tierra del Fuego.

SITIOS	VARIABLES AMBIENTALES		
	Altitud (m)	Temperatura del suelo (°C)	Precipitaciones (mm)
S1	220	5-7	660-720
S2	440	3-4	750-1100
S3	540	3-4	1200-1400
S4	640	0-2	1400-1600

Figura 3.4. Tipos de crecimiento de *Nothofagus pumilio*, a lo largo de un gradiente altitudinal.



Nota. Adaptado de Profile of *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, de Barrera *et al.*, 2000. S1–S4 corresponde a los 4 sitios estudiados indicados en la Tabla 3.6.

Tabla 3.7. Variables morfológicas analizadas en los individuos estudiados.

SITIOS	VARIABLES MORFOLÓGICAS		
	Altura (m)	DAP* (cm)	Tamaño de las hojas (cm ²)
S1	26	53	3,5
S2	18	33	2,5
S3	8	15	2,5
S4	2	10	1,5

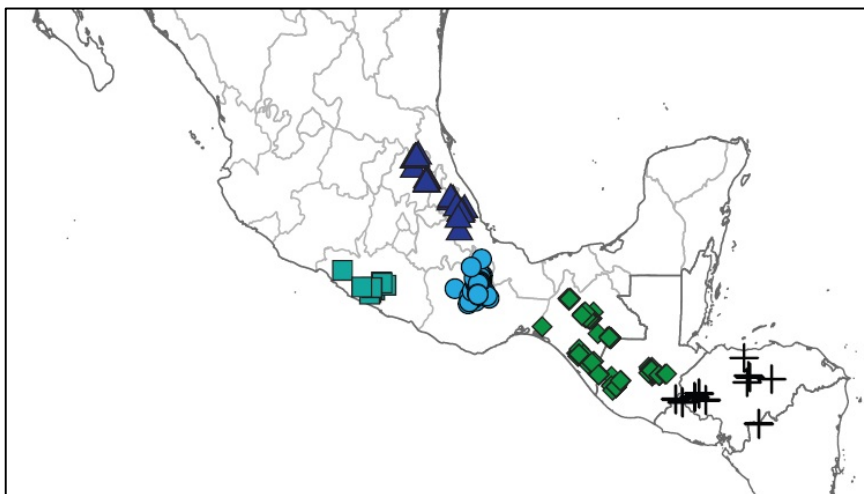
* DAP: diámetro a la altura del pecho (carácter muy utilizado en árboles de gran tamaño).

- ¿Cómo definiría a la especie en cuanto a la variación intraespecífica? Justifique su respuesta.
- ¿Los individuos con fenotipos distintos podrían ser considerados subespecies? Justifique su respuesta.

Ejercicio 12

Las tierras altas de Mesoamérica, especialmente los bosques nublados, albergan una gran biodiversidad. Aquí se distribuye una especie emblemática de ave (orden Passeriformes), el arrendajo unicolor, *Aphelocoma unicolor* Du Bus de Gisignies 1847, con 5 subespecies, *A. unicolor guerrerensis* Nelson 1903; *A. unicolor concolor* (Cassin 1848); *A. unicolor oaxacae* Pitelka 1946; *A. unicolor unicolor* (Du Bus de Gisignies 1847) y *A. unicolor griscomi* Van Rossem 1928 (Figura 3.5).

Figura 3.5. Distribución geográfica de las subespecies.



Nota. Adaptado de distribution map of *A. unicolor* subspecies drawn from eBird observations, de Venkatraman et al., 2019. Triángulos: *A. u. concolor*. Cuadrados turquesa: *A. u. guerrerensis*. Círculos: *A. u. oaxacae*. Cuadrados verdes: *A. u. unicolor*. Cruces: *A. u. griscomi*.

Venkatraman *et al.* (2019) estudiaron a *A. unicolor* a partir de múltiples evidencias, basándose en nuevas tecnologías para re-evaluar el rango subespecífico adjudicado a las cinco poblaciones. Los autores observaron que tres de las subespecies presentan diferentes caracteres morfológicos: *A. u. guerrerensis*, es la que más se diferencia del resto, presentando cola larga y plumaje violáceo, *A. u. concolor* tiene cola de longitud intermedia y un plumaje azul pálido, *A. u. oaxacae* tiene menor longitud de cola y plumaje azul oscuro. En cambio, las otras dos subespecies, *A. u. unicolor* y *A. u. griscomi* son muy similares entre sí.

- ¿Cuál sería su propuesta taxonómica sobre la base de los resultados obtenidos a partir de la evidencia morfológica? ¿Podría sugerir alguna otra propuesta taxonómica alternativa?
- ¿Podría proponer cambiar el rango de alguna/s de la/s subespecie/s analizadas? Justifique. En ese caso, ¿qué cambios nomenclaturales realizaría?
- Si determinara el nuevo rango de especie para una o varias de las subespecies estudiadas ¿qué concepto de especie consideraría para justificarlo?

Estudios realizados con aloenzimas (Peterson, 1992) y ADN mitocondrial (McCormack *et al.*, 2011) revelaron que las cinco subespecies están genéticamente diferenciadas. Venkatraman *et al.* (2019) realizaron análisis filogenéticos con dos marcadores, citocromo b y ADNr, y observaron los mismos resultados, sugiriendo que las divergencias observadas entre éstas se originaron hace varios millones de años.

Además, estos autores analizaron los nichos ecológicos de cada subespecie, indicando que existen preferencias por cada microambiente que ocupan en cada una de las áreas en las cuales se distribuyen.

- ¿Llega a la misma conclusión a partir de la evidencia morfológica y molecular? ¿Qué concepto de especie consideró al analizar la evidencia molecular?
- ¿Qué aporta a sus conclusiones los resultados sobre nicho ecológico?, ¿considera que es necesario sumar otra fuente de evidencia para la delimitación de la/s especie/s? Explique.
- ¿Con cuál de los procesos de especiación vincularía el conocimiento actual de estos taxones?

Referencias

- Angulo, M. B. y Dematteis, M. (2010). La identidad de *Vernonia setosquamosa* (Asteraceae, Vernonieae): evidencias cromosómicas y palinológicas. *Darwiniana*, 48(1), 17-24.
- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C. y Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology*, 79(2), 161-179.

- Baker, R. J. y Bradley, R. D. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of mammalogy*, 87(4), 643-662.
- Barrera, M. D., Frangi, J. L., Richter, L. L., Perdomo, M. H., y Pinedo, L. B. (2000). Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 11(2), 179-188.
- Cabrera, A. L. (1944). Vernoneias Argentinas (Compositae). *Darwiniana*, 6, 265-379.
- Cain, A. J. (1954). *Animal species and their evolution*. London: Hutchinson.
- Cigliano, M. M. (1997). *Ronderosia*, a new genus of south American Melanoplinae (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Orthoptera Research*, 6, 1-18.
- Cigliano, M. M., Pocco, M. E. y Pereira, H. L. (2014). Avances tecnológicos y sus aplicaciones en la cibertaxonomía. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73(1-2), 3-15.
- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. En R. F. Johnson (Ed), *Current Ornithology*, (159-187). New York: Springer.
- Cracraft, J. (1987). Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and philosophy*, 2(3), 329-346.
- Cristóbal, C. L. y Dematteis, M. (2003). Asteraceae. XVIII. Tribu I. Vernonieae. *Flora Fanerogámica Argentina*, 83, 3-53.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 407-415.
- del Río, M. G. y Lanteri, A. (2003). Revision of the genus *Briarius* [Fischer de Waldheim] (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Systematics & Evolution*, 34(3), 281-294.
- de Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879-886.
- Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, 2(3), 344-355.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. *The American Naturalist*, 84(819), 401-418.
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia Univ. Press.
- Faivovich, J., Ferraro, D. P., Basso, N. G., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., Wheeler, W. C. y Lavilla, E. O. (2012). A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. *Cladistics*, 28(5), 460-482.
- Ferraro, D. P. (2009). *Relaciones filogenéticas y biogeográficas de las especies del género Pleurodema (Amphibia: Anura: Leiuperidae) (Tesis Doctoral)*. Recuperado de <http://sedici.unlp.edu.ar>
- Fujita, M. K., Leaché, A. D., Burbrink, F. T., McGuire, J. A. y Moritz, C. (2012). Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(9), 480-488.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates.
- Futuyma D. J. (2005). *Evolution*. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates.

- Gallardo, F. E., Díaz, N. B. y Guimarães, J. A. (2010). Contribution to the Systematics of *Dicerataspis* Ashmead, 1896 (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Entomological News*, 121(1), 23-30.
- González, F. (2018). El problema de la especie a 150 años de El origen. En P.C Abrantes (Ed.), *Filosofía de la Biología* (122-162). Río de Janeiro: PPGFIL-UFRRJ, Seropedica.
- Herron, J. C. y Freeman, S. (2015). *Evolutionary Analysis*. Essex: Pearson Education.
- Hey, J., Waples, R. S., Arnold, M. L., Butlin, R. K. y Harrison, R. G. (2003). Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11), 597-603.
- Huxley, J. S. (1940). *Towards the new synthesis*. London: George Allen & Unwin.
- Lanteri, A. A. (1985). Revisión de las especies argentinas del género *Macrostylus* Boheman, subgénero *Mimographus* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *CIPE-CED Orione Contribuciones Biológicas*, Montevideo, 12, 1-6.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones* (3ª Edición). La Plata: Editorial de la Universidad de La Plata.
- Lynch, J. D. (1978). A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72, 1-57.
- Mayr, E. (1942). *Systematic and the origin of species*. New York: Columbia Univ. Press.
- Mayr, E. (1968). *Especies animales y evolución*. Barcelona: Editorial Ariel, Universidad de Chile.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. London: Harvard University Press.
- McCormack, J. E., Heled, J., Delaney, K. S., Peterson, A. T. y Knowles, L. L. (2011). Calibrating divergence times on species trees versus gene trees: implications for speciation history of *Aphelocoma jays*. *Evolution*, 65, 184-202.
- Mishler, B. D. y Theriot, E. C. (2000). The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En Q. D. Wheeler y R Meier (Eds), *Species concepts and phylogenetic theory a debate* (pp. 44-55). New York: Columbia University Press.
- Mishler, B. D. y Brandon, R. N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*, 2(4), 397-414.
- Nixon, K. H y Wheeler, W. D. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistic*, 6, 211-223.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I. y Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 1-14.
- Pante, E., Puillandre, N., Viricel, A., Arnaud-Haond, S., Aurelle, D., Castelin, M., Chenuil, A., Destombe, C., Forcioli, D., Valero, M., Viard, F. y Samadi, S. (2015). Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, 24(3), 525-544.
- Patterson, H. E. H. (1973). Animal species studies. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 36, 31-36.
- Peterson, A. T. (1992). Phylogeny and rates of molecular evolution in the *Aphelocoma jays* (Corvidae). *The Auk*, 109, 133-147.

- Reig, O. A. (1979). Propositiones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. (Propositions pour une solution du problème de la réalité des espèces biologiques). *Revista Venezolana de Filosofía Caracas*, 11, 79-106.
- Reig, O. A. (octubre de 1983). Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. *Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, pp. 37-57.
- Robinson, H. (1999). Generic and subtribal classification of American Vernonieae. *Smithsonian Contributions to Botany*, 89, 1-116.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. y Crozier, R. H. (2010). Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55(1), 421-438.
- Simpson, G. G. (1943). Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 44(2), 145-178.
- Simpson, G. G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia, University Press.
- Sites Jr, J. W. y Marshall, J. C. (2004). Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 199-227.
- Sober, E. (1984) Sets, species, and evolution: comments on Philip Kitcher's "species". *Philosophy of Science*, 51, 334-341.
- Schwentner, M., Clavier, S., Fritsch, M., Olesen, J., Padhye, S., Timms, B. V. y Richter, S. (2013). *Cyclestheria hislopi* (Crustacea: Branchiopoda): a group of morphologically cryptic species with origins in the Cretaceous. *Molecular phylogenetics and evolution*, 66(3), 800-810.
- Superlano, Y., Lizano, E., Galíndez, I. y Aldana, E. (2006). Aislamiento reproductivo postcigótico entre *Rhodnius prolixus* Stal 1859 y *R. robustus* Larrousse 1927 (Heteroptera, Triatominae). *Parasitología latinoamericana*, 61(1-2), 23-31.
- Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25, 233-239.
- Velasco, M. A., Kacoliris, F. P., Berkunsky, I., Quiroga, S. y Williams, J. D. (2016). Current distributional status of the Critically Endangered Valcheta frog: implications for conservation. *Neotropical Biology and Conservation*, 11(2), 110-113.
- Venkatraman, M. X., Deraad, D. A., Tsai, W. L., Zarza, E., Zellmer, A. J., Maley, J. M. y McCormack, J. E. (2019). Cloudy with a chance of speciation: integrative taxonomy reveals extraordinary divergence within a Mesoamerican cloud forest bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(1), 1-15.
- Wiley, E. O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic zoology*, 27(1), 17-26.
- Yeates, D. K., Seago, A., Nelson, L., Cameron, S. L., Joseph, L. y Trueman, J. W. H. (2011). Integrative taxonomy, or iterative taxonomy? *Systematic entomology*, 36(2), 209-217.
- Zachos, F. E. (2016). *Species concepts in biology*. Switzerland, Cham: Springer.

CAPÍTULO 4

Taxonomía numérica en el estudio de las especies

Luciana Lugones, María del Rosario Robles, Joaquín Cochero y Javier Ricardo Garcia de Souza

Introducción

La consideración de diferentes evidencias como morfología, datos ecológicos, marcadores moleculares, etc, en forma independiente o en simultáneo, permite la delimitación de unidades taxonómicas. Cada fuente de datos proporciona información relevante y pueden ser exploradas a partir de diferentes herramientas estadísticas descriptivas (Lanteri y Cigliano, 2006; Palacio *et al.*, 2020).

Cuando la fuente de evidencia es solo morfológica, los estudios morfométricos que comprenden la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y del cambio morfológico, suelen ser muy útiles (Rohlf, 1990; Rohlf y Marcus, 1993). Tradicionalmente se obtiene información de las estructuras anatómicas desde el análisis de conjuntos de medidas lineales (*e.g.* distancias, proporciones) y desde coordenadas en el espacio anatómico (definidas como *landmarks* y *semi-landmarks* en el marco de estudios de morfometría geométrica) (Bookstein, 1991; Toro Ibacache *et al.*, 2010).

Otros datos como los obtenidos desde fuentes ecológicas y fisiológicas pueden ser considerados para sumar a la exploración de la delimitación de los taxones, traducidos en datos cualitativos o cuantitativos (Nei y Li, 1979; Palacio *et al.*, 2020).

Los datos sobre diversidad genética pueden recuperarse del ADN, ARN y de las proteínas. La interpretación de las variaciones genéticas para la delimitación de taxones puede valerse de diferentes datos cualitativos o cuantitativos. La mayoría de estos estudios presuponen modelos evolutivos de sustitución nucleotídica y son abordados en un contexto filogenético (*e.g.* Tamura *et al.*, 2007), pero también algunas propuestas sugieren considerar a estos datos en el marco de análisis estadísticos descriptivos que reflejan similitud (Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011; Konishi *et al.*, 2019).

La [Microtaxonomía](#) se define como una rama de la taxonomía cuyo objetivo es identificar, describir y delimitar a las especies, considerando la presencia de variaciones infraespecíficas. Al

enfoque **feneticista** de la taxonomía se lo denomina **taxonomía numérica**, ya que emplea operaciones matemáticas que permiten establecer relaciones de **similitud global** (o fenéticas) entre unidades de estudio, sobre la base de la evidencia que brindan sus caracteres (e.g. morfológicos, ecológicos, moleculares) (Sneath y Sokal, 1973; Sokal y Rohlf, 1986), es decir, agrupa a los organismos sin tener en cuenta sus relaciones filogenéticas. Dado que cada organismo está caracterizado por múltiples atributos o caracteres (cuantitativos y cualitativos codificados), son los análisis multivariados (o también llamadas técnicas multivariadas) los que proveen las principales herramientas para estudios taxonómicos de tipo numérico (Arce *et al.*, 2009).

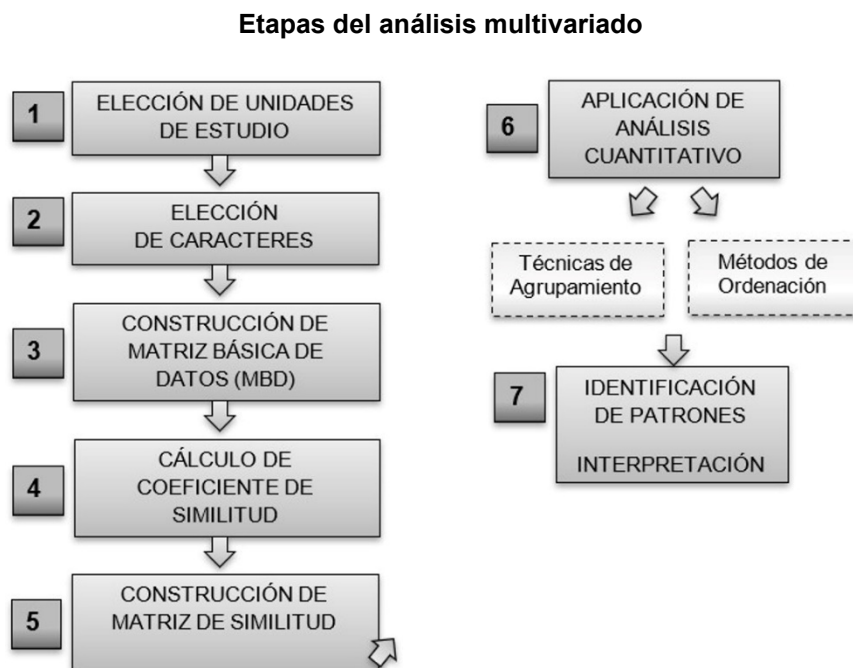
Técnicas multivariadas

Las técnicas y métodos, incluidos en estos análisis, se emplean tanto de forma exploratoria para describir tendencias y principales fuentes de variación en los datos; como de modo confirmatorio, para responder a hipótesis referidas a la variabilidad de las unidades de estudio y sus causas de variación (James y McChulloch, 1990; Palacio *et al.*, 2020).

A partir de los resultados obtenidos (e.g. un fenograma), se pueden adoptar decisiones taxonómicas con respecto a la delimitación de especies y las variaciones dentro de las mismas.

Los principales análisis son técnicas de agrupamiento y métodos de ordenación. La elección del tipo de análisis dependerá de la pregunta de el/la investigador/a y del tipo de datos. Ambos análisis cuantitativos tienen una serie de pasos en común (Figura 4.1).

Figura 4.1. Etapas comunes para la mayoría de los estudios que emplean técnicas multivariadas.



Descripción de cada etapa:

1. Elección de las unidades de estudio u *Operational Taxonomic Units (OTU)*

- Por lo general las *OTUs* son individuos, poblaciones, o linajes genéticos de una misma especie, subespecies o especies próximas dependiendo del problema a resolver.

2. Elección de los caracteres o variables

- Pueden ser de diferente tipo según su fuente (morfológicos, ecológicos, genéticos) y se registran como valores (datos) para cada *OTU*. Si bien se emplean caracteres cualitativos, la mayor parte de los caracteres utilizados en este tipo de estudio son variables cuantitativas continuas (datos morfométricos, frecuencias de alelos dominantes, frecuencias alélicas de loci polimórficos para sistemas enzimáticos, frecuencias cromosómicas, secuencias de ADN, etc.).

3. Construcción de una matriz básica de datos (MBD) (Tabla 4.1a y b).

- Se construye una MBD en la cual se colocan los valores de cada carácter correspondientes a cada *OTU*.

Tabla 4.1a. MBD de 3 *OTUs* y 7 caracteres discretos doble estado.

	1	2	3	4	5	6	7
A	1	1	0	1	0	1	1
B	1	0	1	1	0	0	1
C	0	1	1	0	1	1	0

Tabla 4.1b. MBD de 3 *OTUs*, 2 caracteres discretos multiestado y 5 caracteres continuos (matriz mixta).

	1	2	3	4	5	6	7
A	3	1	0,45	1,6	10,0	20,5	40,4
B	1	2	0,49	1,8	12,5	25,6	45,8
C	2	3	0,61	1,6	13,5	28,9	44,7

4. Cálculo de un coeficiente de similitud a partir de la MBD para cada par posible de *OTU* (Tabla 4.2 y 4.3).

- Para la elección de un coeficiente se debe tomar en cuenta el tipo de datos que conforman la matriz (e.g. fuente y tipo de caracteres doble estado, multiestado, cuantitativos), como así también, otros aspectos relacionados con los objetivos del trabajo a realizar.

Tabla 4.2. Ejemplos de coeficientes de similitud.

Tipo de coeficiente	Nombre	Fórmula	Datos sobre los que se aplica	Máxima similitud	Mínima similitud
Distancia	<i>Manhattan distance</i>	$\sum_{i=1}^n [X_{ij} - X_{ik}]$	Doble estado	0	∞
	<i>Mean character difference</i>	$1/n \sum_{i=1}^n [X_{ij} - X_{ik}]$	Multiestado Mixtos		
Correlación	<i>Momento producto de Pearson</i>	$\sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j) \cdot (X_{ik} - \bar{X}_k)$	Multiestado cuantitativos	1	-1
		$\sum_{i=1}^n (X_{ij} - \bar{X}_j)^2 - \sum_{i=1}^n (X_{ik} - \bar{X}_k)^2$	Mixtos (con mayoría de multiestado cuantitativos)		
Asociación	<i>Simple Matching</i>	$\frac{a + d}{a + b + c + d}$	Doble estado	1	0
	<i>Jaccard</i>	$\frac{a}{a + b + c}$			

Nota. Adaptado de Coeficiente de similitud de uso más frecuente en análisis de agrupamiento, de Lanteri y Cigliano, 2006. En las fórmulas de los coeficientes de distancia y correlación, los términos X_{ij} y X_{ik} , indican el valor del carácter "i" en la OTU "j", y el valor del carácter "i" en la OTU "k", respectivamente. En las fórmulas de los coeficientes de asociación se emplean los términos: a= presencias compartidas; b= carácter presente en una de las OTU comparadas y ausente en la otra; c= inversa de b; d= ausencias compartidas,

- Los **coeficientes de similitud** más utilizados pueden dividirse en tres grupos: coeficientes de distancia, de correlación y de asociación. Un mayor detalle sobre los coeficientes puede consultarse en Sneath y Sokal (1973) y Palacio *et al.* (2020). Algunos de los coeficientes de uso frecuente para datos morfológicos son ejemplificados en la Tabla 4.2.

Ejemplo de cálculo de coeficientes de distancia y asociación a partir de la MBD (Tabla 1a)

Manhattan Distance: A, B= 3; A, C= 5; B, C= 6

Jaccard:
 A, B= $3 / (3+2+1) = 3/6 = 0,50$
 A, C= $2 / (2+3+2) = 2/ 7 = 0,28$
 B, C= $1 / (1+3+3) = 1/7 = 0,14$

Momento producto de Pearson (mediante el uso de software estadístico):

A, B= 0,94; A, C= 0,96; B, C= 0,98

- Cuando se analizan datos basados en morfometría geométrica o aquellos expresados en el marco de estudios moleculares (e.g. cromosómicos, alozímicos, de alelos dominantes, etc),

se aplican generalmente otros coeficientes (Tabla 4.3). En relación con la morfometría geométrica se emplea, por ejemplo, un coeficiente de distancia generalizada o de Mahalanobis D2 que considera las varianzas y covarianzas de los datos (*landmarks*) y su aplicación requiere análisis estadísticos previos (ver detalles sobre Morfometría geométrica al final de la introducción, Marcus *et al.*, 1996; Lanteri y Cigliano, 2006; Palacio *et al.*, 2020).

Tabla 4.3. Índices utilizados en morfometría geométrica y estudios sobre distancias genéticas.

Tipo de coeficiente	Nombre	Fórmula	Tipo de datos sobre los que se aplica
Distancia	Mahalanobis D2*	$\sqrt{(\bar{X}_{11} - \bar{X}_{12} / \sigma_1)^2 + \bar{X}_{21} - \bar{X}_{22} / \sigma_2)^2}$	Cuantitativos continuos y discretos (<i>landmarks</i>)
	Nei**	$-\ln [J_{xy} / (J_x J_y)^{1/2}]$	Cuantitativos continuos y discretos (bases nitrogenadas, isoenzimas, etc)

Nota. Donde * \bar{X} = media, σ = desvío estándar y ** \ln es el logaritmo natural, "x" es la frecuencia del alelo "i", en un locus particular de la unidad "x", e "y" es la frecuencia de ese mismo alelo "i", en la unidad "y". J_x , J_y , y J_{xy} son medias aritméticas de $\sum x^2$, $\sum y^2$, $\sum xy$

- Las variaciones en el ADN observadas en diferentes taxones o poblaciones son mutaciones resultantes de la sustitución, inserción, delección, duplicación o inversión de fragmentos de bases nitrogenadas (desde uno a varios miles de nucleótidos) (Ver capítulo 1). Los análisis de distancias genéticas que evalúan las mutaciones pueden ser divididos en dos grandes grupos (a) los que reflejan la similitud entre poblaciones sin considerar *a priori* modelos evolutivos (distancias geométricas) (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Rogers, 1972; Nei *et al.*, 1983), y (b) los que presuponen modelos evolutivos *a priori* de sustitución nucleotídica (Tamura y Nei, 1993; Takezaki y Nei, 1996). En el primer caso (a), por ejemplo, si lo que se analiza son matrices de presencia/ausencia de bandas de ADN o de proteínas, obtenidas por electroforesis, el coeficiente más adecuado es el desarrollado por Dice en 1945, entre otros (Nei y Li, 1979; Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011). En el segundo caso (b), uno de los coeficientes utilizados con mayor frecuencia es el de distancia de Nei (1972), que considera una tasa de mutación constante e igual para todos los *loci*, poblaciones con tamaños efectivos iguales y constantes a través de las generaciones y poblaciones en equilibrio mutación-deriva (Takezaki y Nei, 1996).

5. Construcción de una matriz de similitud (MS) (Tablas 4.4a, b, c).

Se construye una MS a partir de los valores de similitud calculados en el paso anterior. La diagonal principal incluye los valores de máxima similitud (0 en el caso de coeficientes de distan-

cia y 1 en los de correlación y asociación) y los restantes casilleros contienen los valores registrados para cada par de OTU. Solo se completa una mitad de la matriz, dado que la otra es su imagen especular.

Tabla 4.4a. *Matriz de similitud basada en coeficiente de distancia Manhattan Distance.*

	A	B	C
A	0		
B	3	0	
C	5	6	0

Nota. (Matriz de Tabla 4.1a)

Tabla 4.4b. *Matriz de similitud basada en coeficiente de asociación Jaccard.*

	A	B	C
A	1		
B	0,50	1	
C	0,28	0,14	1

Nota. (Matriz de Tabla 4.1a)

Tabla 4.4c. *Matriz de similitud basada en coeficiente de correlación.*

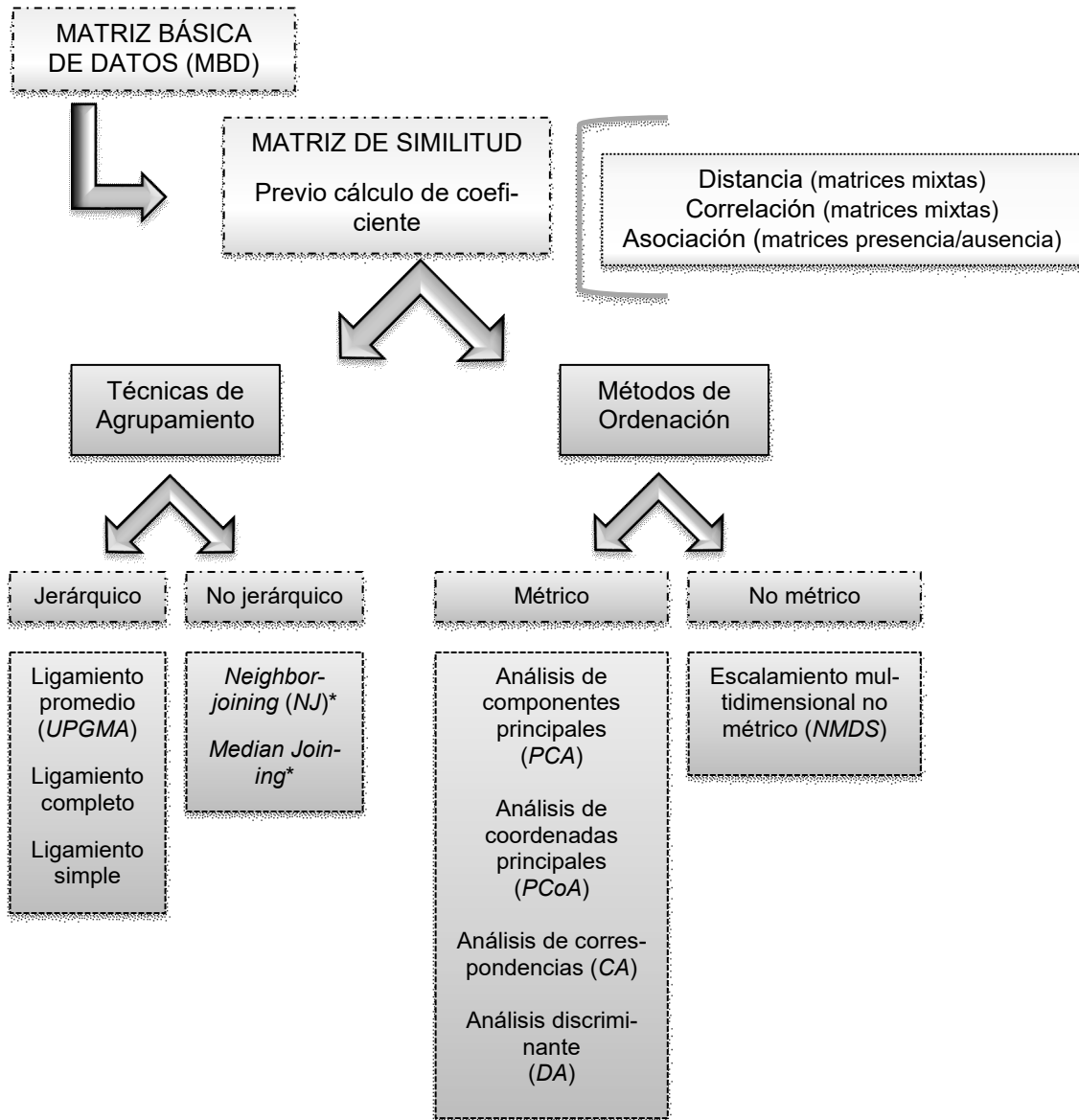
	A	B	C
A	1		
B	0,94	1	
C	0,96	0,98	1

Nota. (Matriz de Tabla 4.1b)

- Si bien en matrices pequeñas es posible hacer el cálculo manual de los índices, diferentes *softwares* permiten su cálculo generando las MS correspondientes (e.g. PAST, R.) (Palacio *et al.*, 2020).

6. Aplicación de un análisis multivariado mediante Técnicas de agrupamiento y Métodos de ordenación (Figura 4.2).

Figura 4.2. Técnicas de agrupamiento y métodos de ordenación.



*Análisis que presuponen modelos evolutivos y una interpretación filogenética.

Una MBD puede ser estudiada desde dos puntos de vista (Cattell, 1952; Legendre y Legendre, 1998): el de asociación de las OTUs (**técnica o modo Q**) o el de asociación de las variables (**técnica o modo R**). A veces no resulta obvio si un análisis fue realizado mediante el modo Q o R dado que la representación de los resultados expresa relaciones de similitud entre OTUs. El resultado del análisis de agrupamientos suele construirse mediante el modo Q y el análisis de ordenación generalmente mediante el modo Q (en el caso de CoPA) o R (en el caso de PCA) (Palacio *et al.*, 2020).

Descripción de análisis multivariados:

Técnicas de agrupamiento

Este tipo de análisis permite representar a las unidades de estudio (individuos, muestras, especies, etc.) como grupos asociados por su grado de similitud (Palacio *et al.*, 2020).

1. Fenograma (por método de UPGMA)

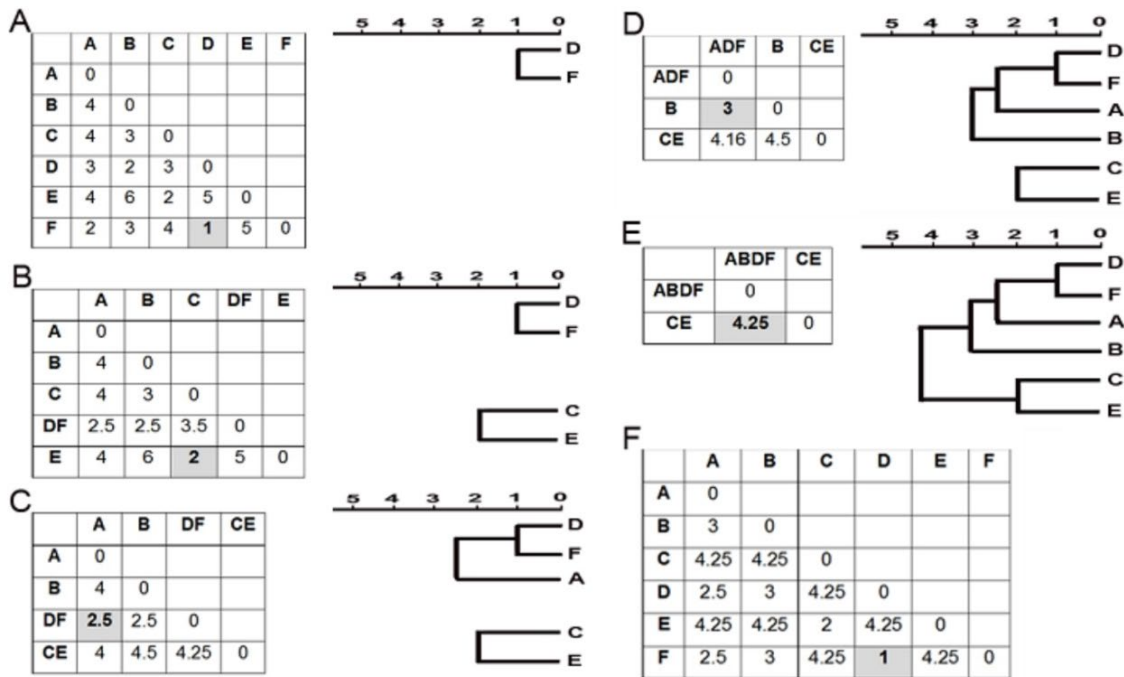
Las técnicas más utilizadas son jerárquicas, aglomerativas y secuenciales. Estas técnicas dan como resultado un fenograma (también llamado dendrograma ó cluster) (Figura 4.3), que es una representación gráfica en forma de árbol que muestra las relaciones jerárquicas entre las OTUs según sus valores de similitud. El método más sencillo es el del “grupo par” (*pair group*), en el cual solo puede ser admitida una OTU o un grupo de OTUs por nivel (Palacio *et al.*, 2020).

A continuación, se describe el método general (Figura 4.3):

- Se identifica el mayor valor de similitud en la MS, descartando la diagonal principal. Se identifican las dos OTUs que formarán el primer núcleo (grupo de dos OTUs) (Figura 4.3A). En algunos casos puede haber más de un par de OTUs con un valor máximo de similitud; en ese caso se elige uno, o se construyen los dos grupos por separado (Palacio *et al.*, 2020). Los valores de similitud se expresan en una escala ubicada generalmente sobre el fenograma que comenzará en 1 (si se está utilizando un coeficiente de correlación o de asociación) o en 0 (si se está utilizando un coeficiente de distancia) (Figura 4.3).
- Se construye una nueva MS derivada de la original, que al menos puede obtenerse por tres métodos diferentes: ligamiento simple, completo y promedio. En los ejemplos de este capítulo se utiliza el algoritmo UPGMA o técnica de ligamiento promedio no ponderado, que es la más utilizada, dado que produce una menor distorsión del fenograma con respecto a los valores de la matriz original. La MS derivada, presenta una columna y fila menos que la MS original, en la cual el núcleo ya ingresado al fenograma ocupará una sola fila y columna, y el valor correspondiente al casillero se calcula por UPGMA, siendo el promedio de los valores originales (Figura 4.3B).
- Luego se busca el próximo valor de mayor similitud o menor de distancia (Figura 4.3B) en la MS derivada. En las primeras etapas del proceso de agrupamiento, el hallazgo de este nuevo valor puede llevar a: (i) la formación de nuevos grupos (Figura 4.3B), (ii) la incorporación de una OTU a un grupo ya existente, o (iii) la fusión de los grupos preexistentes. Siempre se vuelve a la MS original para calcular los valores promedios que se incorporan a las siguientes MS derivadas (Figura 4.3C-E). Se repite el proceso hasta que todos los grupos estén unidos y se incluya la totalidad de las OTUs (Figura 4.3E).
- Al finalizar, se puede realizar una matriz cofenética que indica la distorsión del fenograma. Se construye una matriz derivada a partir de los valores de similitud de cada OTU observados en el fenograma (Figura 4.3F), y luego se aplica el coeficiente de correlación del Momento-Producto de Pearson, para comparar las matrices de similitud original y la cofenética. Si el valor

resultante se halla próximo a 1 indica una escasa distorsión, y si se acerca a 0 aumenta la distorsión (Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López Armengol, 1983; Lanteri y Cigliano, 2006).

Figura 4.3. Pasos para la construcción de un fenograma de seis OTU, UPGMA.



Nota. Adaptado de Pasos para la construcción de un fenograma de seis OTU, de Lanteri y Cigliano 2006. (A-E) pasos según técnica de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA); (F) Matriz cofenética.

2. Árboles basados en distancias genéticas

Estas técnicas dan como resultado un árbol sin raíz (aunque la misma puede ser incorporada a posteriori, ver capítulo 7). Y el método de construcción es similar al que se utiliza para construir fenogramas (Takezaki y Nei, 1993; Lemey *et al.*, 2009; Roch, 2010).

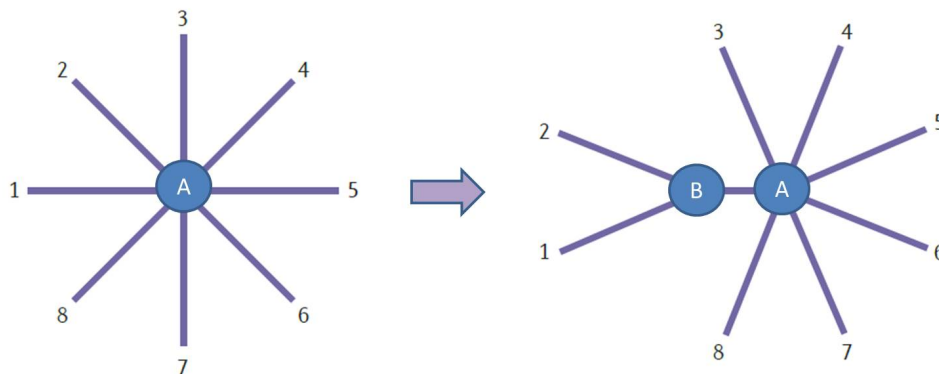
Uno de los métodos clásicos es el de **Neighbor-Joining (NJ)** que representa un árbol con longitudes de rama diferentes que reflejan las distancias evolutivas calculadas utilizando un modelo de sustitución nucleotídica *a priori* (e.g. Tamura *et al.*, 2004) (Figura 4.4).

Para construir el árbol hay que transformar la matriz de datos alineada en una matriz de distancias, aplicando un coeficiente de distancia genética, como el de Nei (1972). Luego *NJ* actúa como un método de agrupamiento o *clustering* en donde la distancia que existe entre el único nodo (punto) y cada *OTUs* comienza siendo igual (se representa a las *OTUs* unidas a un nodo en un árbol conocido como árbol estrella) (Figura 4.4A). Las *OTUs* que tengan menor distancia genética entre ellos se unirán en un nuevo nodo y surgirá una nueva rama entre este nodo y el resto del árbol estrella (Figura 4.4). Este proceso se repite secuencialmente, siempre de acuerdo con sus mínimas distancias, hasta incorporar a todas las *OTUs* y todas las distancias calculadas en la matriz de distancias. Las distancias genéticas se observan en el largo de las ramas y las

unidades correspondientes en una escala que representa el número acumulado de sustituciones de bases por sitio (Saitou y Nei, 1987).

Otra técnica utilizada para tratar datos de ADN es el método **Median-Joining** (un tipo de árbol de distancia), que agrupa de manera secuencial los taxones más similares (Bandelt *et al.*, 1999). El resultado de este análisis es un árbol no enraizado y aditivo.

Figura 4.4. Esquema de construcción del árbol de Neighbor Joining.



Nota. Adaptado de *The neighbour joining (NJ) algorithm*, de Yang y Rannala, 2012. El árbol ubicado a la izquierda es el árbol estrella con ocho taxones terminales (números). A partir de este árbol se construye un primer nodo con las OTUs que presentan menor distancia (1 y 2) surgiendo así una nueva rama (A-B) en el árbol ubicado a la derecha. Este proceso se itera hasta resolver todas las relaciones.

Estos árboles son empleados para estudios de naturaleza fenética (Cheema y Dicks, 2009), aunque también suelen ser utilizados para resolver aspectos filogenéticos (ver Capítulo 7).

Similitudes y diferencias entre las técnicas de agrupamiento descriptas

Los resultados obtenidos por el método UPGMA y por los métodos de árboles basados en distancia genética como *NJ* se representan como árboles. El método UPGMA no considera la tasa de evolución (la velocidad a la que una población adquiere y fija mutaciones) y el *NJ* la considera durante la construcción del árbol. El método UPGMA no presenta ramas con diferentes longitudes y el de *NJ* muestra diferentes longitudes de ramas indicando el número acumulado de sustituciones de pares de base (pb) por sitio.

Métodos de ordenación

Estos métodos permiten proyectar y representar las unidades de estudio (individuos, muestras, especies, etc.) como puntos en un espacio bi o tridimensional, donde cada dimensión representa un carácter (James y McCulloch, 1990). Asimismo, estos métodos reducen, sin gran pérdida de información, el número total de dimensiones (p), facilitando la representación de las OTUs y sus relaciones en función de los caracteres empleados (Palacio *et al.*, 2020).

1. Análisis de componentes principales (PCA, del inglés *Principal Component Analysis*)

Representa, según un modelo lineal, un conjunto de variables (caracteres) mediante un número reducido de variables hipotéticas denominadas componentes principales (*PC* del inglés *principal component*). Los *PC* no están correlacionados entre sí y, por lo tanto, se interpretan independientemente unos de otros. La contribución individual de cada carácter a cada *PC* esta expresada por el eigen-vector, aquellos caracteres que más contribuyan tendrán *eigen-vectores* con valores absolutos más elevados (Tabla 4.5). La sumatoria de las varianzas de todos los caracteres para un determinado *PC* se conoce como eigen-valor. La suma de todos los *eigen-valores* constituye la varianza total de la MBD original (Lanteri y Cigliano, 2006; Palacio *et al.*, 2020) (Tabla 4.6).

El primer *PC* (*PC1*) es el que contiene la mayor variabilidad, y de la variabilidad restante, el segundo (*PC2*) es el que incluye más información (Tabla 4.6). El tercer *PC* (*PC3*) posee la mayor variabilidad no contenida en los componentes anteriores. Así se continúa hasta que toda la variabilidad haya sido distribuida diferencialmente entre los componentes. Cada componente contiene información de todos los caracteres, pero en diferentes proporciones. Se reconocen tantos componentes como caracteres se consideren en el estudio. Los caracteres que están más correlacionados con los primeros componentes son los más importantes para explicar la variabilidad total de la MBD y presentan los *eigen-vectores* con valores absolutos más elevados (Kas-sambara, 2017). Las combinaciones más comunes para la elaboración de los gráficos bidimensionales son: *PC1* vs. *PC2*, *PC1* vs. *PC3* y *PC2* vs. *PC3*. Los gráficos tridimensionales se basan en los tres primeros componentes (Palacio *et al.*, 2020).

Tabla 4.5. *Eigen-vectores correspondientes a los tres primeros PC.*

	<i>Eigen-vector</i> : contribución individual de cada carácter a cada componente		
	PC1	PC2	PC3
Carácter 1	0,717	-0,482	0,262
Carácter 2	0,551	0,195	0,562
Carácter 3	0,007	0,462	0,759
Carácter 4	0,947	0,059	-0,132
Carácter 5	0,933	-0,128	-0,099
Carácter 6	0,840	-0,246	-0,193
Carácter 7	0,371	0,611	-0,261

Tabla 4.6. *Eigen-valores correspondientes a los PC I a III (= i), indicando porcentaje de variación explicada y porcentaje acumulado.*

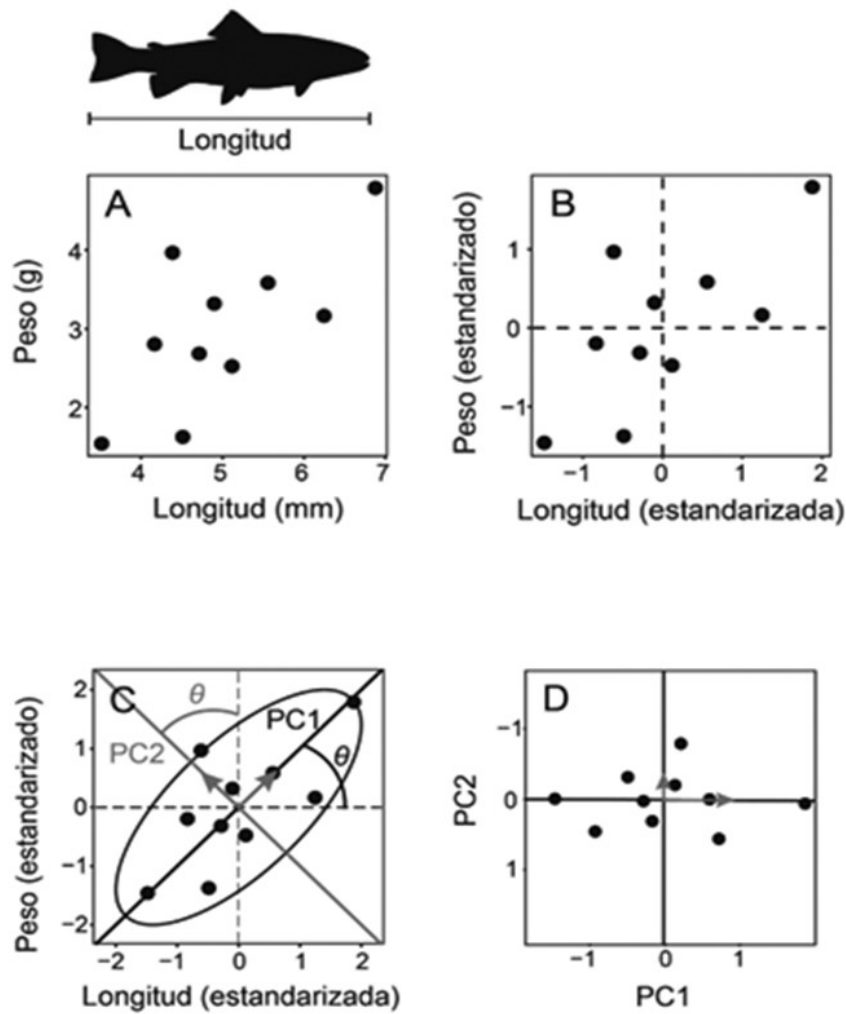
	<i>Eigen-valor</i>	% var. explicada	% acumulado
I	18,73	45,68	45,68
II	8,62	21,02	66,71
III	5,55	13,53	80,24

Nota. Adaptado de Tabla resumen del PCA para la MBD de especies de Bulnesia, de Palacio et al., 2020.

Se indican a continuación en términos generales los principios básicos de esta técnica. Para más detalles ver Jolliffe y Cadima (2016) y Husson *et al.*, (2017).

A modo de ejemplo, en la Figura 4.5 se observan a diez *OTUs* en el espacio bidimensional originado por dos caracteres (longitud y peso corporal), con una correlación positiva, a medida que aumenta la longitud también aumenta el peso (Figura 4.5A). Es necesario que ambos caracteres estén expresados en la misma unidad de medida, así es que es conveniente estandarizarlos. La consecuencia de la estandarización es que las *OTUs* están referidas ahora a un nuevo par de ejes ortogonales (perpendiculares entre sí) (Figura 4.5B). Cada *OTU* tendrá un nuevo par de coordenadas definidas en función de unidades de desvío estándar. Geométricamente, la disposición espacial de las *OTUs* para dos caracteres correlacionados es la de una nube elíptica. El eje de mayor variación coincide con el eje mayor de la elipse y corresponde al primer componente principal (Figura 4.5C). Para determinar la máxima variación entre las *OTUs* en una segunda dimensión perpendicular a la primera, el eje buscado coincidirá con el eje menor de la elipse. Este eje corresponde al segundo componente principal. Ambos componentes corresponden a una rotación de la ordenada y la abscisa un cierto ángulo θ . Los vectores que definen la ubicación y la dirección de los ejes mayor y menor son los *eigen-vectores* (Figura 4.5C). Por otra parte, los *eigen-valores*, reflejan la varianza de cada componente principal (mayor en el primero, menor en el segundo, y así sucesivamente). Si se analizaran tres caracteres, la elipse se transformaría en un elipsoide y el tercer componente principal estaría representado por el tercer eje del elipsoide, perpendicular a los dos primeros. Si el estudio incluye más de tres caracteres, se necesitarán dimensiones adicionales cuya representación geométrica no puede ser visualizada, pero de igual forma podrá aplicarse el tratamiento matemático. La contribución relativa de los primeros componentes principales representan el mayor porcentaje de variación total de la MBD. Se resuelve el análisis y se observan las *OTUs* en dos dimensiones (Figura 4.5D) (Palacio *et al.*, 2020).

Figura 4.5. Representación de OTUs en el espacio bidimensional.

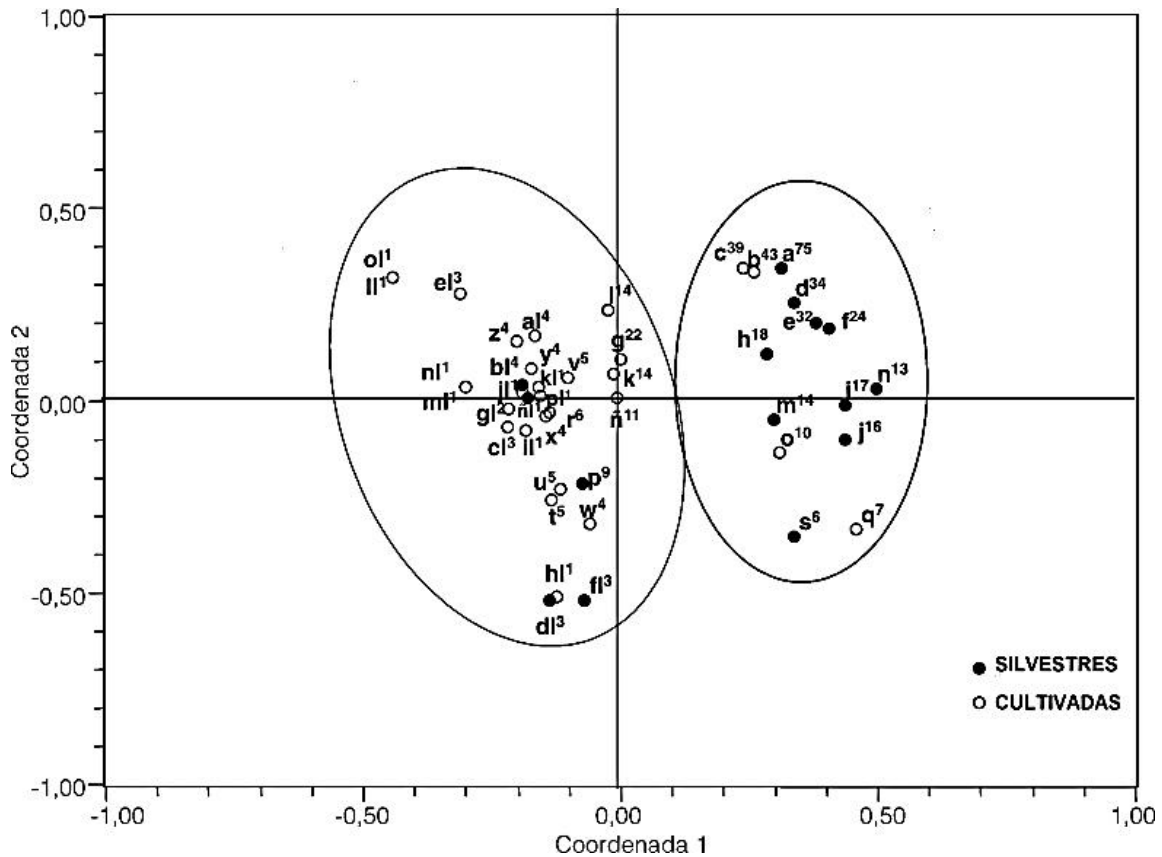


Nota. Adaptado de PCA, de Palacio et al., 2020. (A) Gráfico de dispersión de 10 individuos de una especie de pez y dos variables (longitud y peso); (B) estandarización de las variables a media 0 y varianza 1; (C) elipse que engloba las OTUs y componentes principales (PC) 1 y 2, que corresponden a la rotación de la ordenada y la abscisa un cierto ángulo θ , los vectores (flechas grises) representan los eigen-vectores del PCA; (D) resultado del PCA en dos dimensiones.

2. [Análisis de Coordenadas Principales \(PcoA del inglés Principal Coordinate Analysis\)](#)

También se trata de un análisis cuyo resultado se proyecta en un gráfico bidimensional (Figura 4.6). La dimensionalidad del espacio de coordenadas principales depende del número de caracteres y del coeficiente de distancia utilizado (Legendre y Legendre, 1998).

Figura 4.6. Ejemplo de grafico bidimensional de PCoA de especies silvestres y cultivadas de plantas de uso medicinal.



Nota. Adaptado de *Análisis de coordenadas principales de las especies utilizadas con respecto a la frecuencia de mención*, de Hernández et al., 2005.

3. Escalado Multidimensional No Métrico (NMDS del inglés *Nonmetric MultiDimensional Scaling*)

El objetivo del NMDS es explicar la información de la MBD original en unas pocas dimensiones, de manera de poder visualizarla e interpretarla. Esta técnica es recomendable cuando se trabaja con datos de distribución no normal o bien en escalas arbitrarias o discontinuas (McCune, 1991). Al ser no métrico, tiene la ventaja de poder aplicarse a una MS basada en diferentes tipos de coeficiente (Sneath y Sokal, 1973). El NMDS es un método iterativo de búsqueda para la ordenación y ubicación de OTUs con un mínimo *stress* en la configuración final. *Stress* es un concepto que se refiere a la magnitud de la desviación entre las distancias existentes entre los puntos en la matriz de distancia original y las distancias en el espacio reducido de ordenación (Palacio et al., 2020).

Similitudes y diferencias entre los métodos de ordenación descriptos

Todos los métodos de ordenación producen una representación de las *OTUs* en el espacio euclideo, preservando las distancias originales de la mejor forma posible. En todos los casos, cada dimensión representa un carácter, y se consideran tantas dimensiones como caracteres se encuentren en la MBD. Cada método emplea diferentes coeficientes y construyen diferentes matrices de similitud. En los tres métodos descriptos, las similitudes entre las *OTUs* están reflejadas en la posición en que se disponen en ese espacio, cuanto más próximas más similares

Dependiendo del tipo de datos, puede recomendarse uno u otro tipo de análisis. El *PCoA* no brinda información sobre la contribución de los caracteres a cada coordenada principal, para lo cual el *PCA* resulta de gran utilidad identificando los caracteres más discriminativos. A diferencia del *PCA* o *PCoA* que son métodos basados en *eigen-valores* y *eigen-vectores*, el *NMDS* no busca maximizar la variabilidad asociada a los ejes principales y posee la propiedad de preservar con mayor fidelidad las distancias pequeñas. En *NMDS* los ejes son arbitrarios, por lo que pueden ser rotados, centrados o invertidos.

7. Identificación de patrones de relaciones y grupos entre las *OTUs*, y elección de variables discriminatorias. Interpretación de los resultados.

En un [fenograma](#), las *OTUs* se relacionan entre sí formando grupos cada vez más inclusivos, cuyos valores de similitud se expresan en una escala ubicada generalmente en su parte superior. En el ejemplo de la figura 4.3 la escala comienza en 0, lo cual indica que se ha utilizado un coeficiente de distancia, representando el 0 la mayor similitud. En el caso de haberse empleado coeficientes de correlación o asociación, la escala comenzaría en 1. Así, cuanto más cerca al inicio de la escala se encuentre la unión entre las *OTUs*, mayor será su similitud o menor su distancia.

En la interpretación del fenograma se reconocen visualmente los grandes grupos, es decir los que se han originado a bajos niveles de similitud (ver figura 4.3, grupo DFAB y CE). Luego, se analizan dichos grupos separándolos en subgrupos hasta llegar a los grupos que presentan la máxima similitud entre las *OTUs*. En general se describen como núcleos cuando los grupos están formados por dos *OTUs*.

Los resultados de un [árbol basado en distancias genéticas](#) indican la distancia entre *OTUs* (largo de ramas) como reflejo de las mutaciones entre estas. En este sentido, mayor recorrido en las ramas de una *OTU* a la otra, indica mayor distancia genética. La escala indica la cantidad de cambios (mutaciones) entre las *OTUs*.

Los resultados del [PCA](#) se grafican sobre ejes cartesianos ortogonales que representan los *PC*, y delimitan un espacio bi o tridimensional según se utilicen dos o tres ejes, respectivamente. Las *OTUs* se sitúan dentro del espacio delimitado por los *PC* según los valores de sus coordenadas. Las relaciones entre las *OTUs* se establecen por su proximidad en el espacio delimitado por los *PC*, mayor proximidad, mayor similitud. Sin embargo, es válida la interpretación si la representación en el espacio de menor dimensión captura relativamente bien la información contenida en la MBD original (alto porcentaje de variación explicada).

Además, las *OTUs* y los caracteres pueden visualizarse simultáneamente en un gráfico denominado *biplot*. Las reglas de interpretación de un *biplot* son las siguientes: (1) las *OTUs* cercanas en el espacio tienen características similares; (2) una *OTU* que está cercana a un carácter tiene un alto valor para ese carácter; y (3) una *OTU* que se encuentra opuesta a un carácter tiene un bajo valor para ese carácter.

En el caso del *PCoA* también se observan las *OTUs* sobre ejes cartesianos ortogonales que representan las coordenadas principales, y delimitan un espacio bidimensional. Del mismo modo que en el *PCA*, las relaciones entre las *OTUs* se establecen por su proximidad en el espacio delimitado por las coordenadas, mayor proximidad, mayor similitud.

Para la interpretación de valores de *eigen-vectores* y *eigen-valores*, y porcentajes de variabilidad explicada en cada *PC* se da un ejemplo en las Tablas 4.5 y 4.6. En la tabla 4.5 se observa que el carácter que contribuye en mayor proporción al *PC1* es el 4, seguido por el 5 (mayores valores, correlacionado positivamente), y al *PC2* es el 7, seguido por el 1 (mayores valores, correlacionado positiva y negativamente). También se puede observar en la tabla 4.6 que el *PC1* es el que reúne el mayor porcentaje de variación (45,68%) y en los restantes componentes la variabilidad decrece en forma progresiva. Los *PC1* y *PC2* expresan un total del 66,71% de la variación total. Los tres primeros componentes un 80%, por lo cual son indicados para realizar el análisis, la gráfica y realizar las interpretaciones.

La interpretación de las *OTUs* en el espacio desde el análisis de *NMDS* es similar al *PCA* y *PCoA*, las relaciones entre las *OTUs* se establecen por su proximidad en el espacio delimitado por las coordenadas, mayor proximidad, mayor similitud.

Ventajas y desventajas de las técnicas multivariadas:

Las técnicas multivariadas se dividen en *análisis de agrupamiento* (permiten la búsqueda de grupos similares lo más homogéneos posible) y *métodos de ordenación* (buscan explicar la mayor parte de la variabilidad total existente en la muestra, en un número reducido de dimensiones).

Las técnicas de agrupamiento constituyen herramientas útiles para el análisis de datos continuos frecuentemente utilizados para el estudio de la variación infraespecífica y para resolver problemas a nivel de especie (Lanteri y Cigliano, 2006). Una desventaja de los fenogramas (*UPGMA*) es que en los resultados siempre aparecen grupos delimitados, aun cuando éstos no se ajusten a la estructura de los datos.

La ventaja del *PCA* y del *PCoA* es que representan gráficamente a las *OTUs* (*modo Q*) y/o a los caracteres (*modo R*) en simultáneo. A diferencia de los análisis de agrupamiento, la mayoría de los métodos de ordenación no trazan límites en el espacio que separen a los grupos, esta tarea corresponde al investigador.

La aplicación de diferentes técnicas puede conducir a decisiones taxonómicas distintas. Así es que estudios donde se aplican, por ejemplo, componentes principales, coordenadas principales o escalas multidimensionales no métricas a los mismos datos pueden producir distintos resultados (Moss, 1968; Arce *et al.*, 2009).

Morfometría Geométrica

La geometría de la estructura se puede capturar siguiendo distintos métodos de análisis: coordenadas de Landmarks (puntos de referencia) y coordenadas de contornos (Bookstein, 1991; Rohlf, 1996; Marcus *et al.*, 1996; Cardini, 2019) que básicamente, siguen tres pasos esenciales resumidos en la Figura 4.7: 1) obtención de los datos, 2) obtención de la información que describe la forma y 3) análisis exploratorios y confirmatorios de covariación de la forma con factores causales (Toro Ibacache *et al.*, 2010). Estos datos de coordenadas pueden ser obtenidos con diferentes procedimientos, como cámaras digitales, tabletas de digitalización, *scanners*, etc. y permiten estudiar la forma de los organismos independientemente del tamaño en dos o tres dimensiones (Bookstein, 1991). Para conocer más detalle de estos procedimientos remitirse a Bookstein (1991), Lanteri y Cigliano (2006) y Toro Ibacache *et al.* (2010).

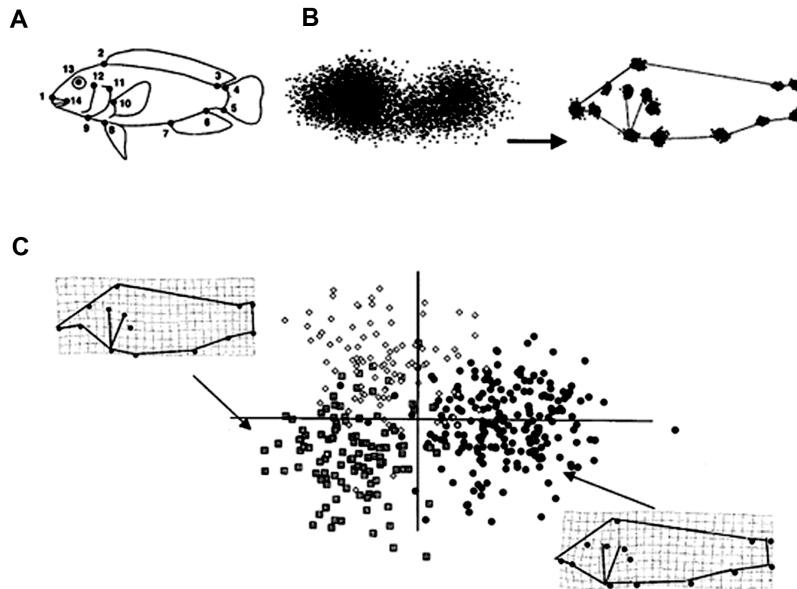
1) Obtención de datos (Figura 4.7A). Se reconocen tres tipos de landmarks: (a) yuxtaposición de tejidos que corresponden a puntos homólogos; (b) máxima curvatura o procesos morfológicos locales; y (c) puntos extremos o de inflexión que corresponden a *landmarks* geométricos o funcionales. La elección de los *landmarks* depende del tipo de objetivo planteado, y pueden estar definidos por dos coordenadas, en un espacio bidimensional (2D), o por tres coordenadas en un espacio tridimensional (3D) (Lanteri y Cigliano, 2006). Representar un organismo únicamente por landmarks deja de lado algunos aspectos de la curvatura, así es que el término *semi-landmarks* fue utilizado por Bookstein (1997) para referirse a una serie de puntos que se encuentran a lo largo de una curva (coordenadas de contornos).

2) Obtención de la información que describe la forma (Figura 4.7B). Se realizan una serie de procedimientos geométricos y estadísticos basados en la forma de una estructura, definida por su configuración de *landmarks*. Los mismos, analizan la forma, libre del efecto de tamaño, rotación y translación, considerando distintos “espacios morfométricos”, constructos geométricos y matriciales que permiten la obtención de los elementos que, finalmente, diferencian una forma de otra. Los procedimientos estadísticos incluyen medias y varianzas, coordenadas de la forma, métodos de superposición (*procrustes*), *thin plate spline* (TPS) y análisis de Fourier que permiten obtener resultados preliminares como tablas, gráficos y coeficientes (Lanteri y Cigliano, 2006; Toro Ibacache *et al.*, 2010).

3) Análisis exploratorios y confirmatorios de covariación, aplicación de método de ordenación (Figura 4.7C). La información que describe la forma en estudio puede ser estudiada de diversas maneras: *e.g.* PCA, CVA (del inglés *canonical variant analysis*), análisis de deformación relativa (*relative warps análisis*), MANDEVA (análisis multivariado de la varianza) y varios test no paramétricos. Así, las coordenadas permiten probar las diferencias entre formas promedio, el grado de correlación y covariación de la forma con el tamaño, la covariación de la forma con factores externos, la covariación entre distintas formas a través del análisis parcial de cuadrados mínimos

(*partial least squares analysis*), el estudio de la variación de formas simétricas y pruebas de la presencia de los distintos tipos de asimetría (Toro Ibacache *et al.*, 2010).

Figura 4.7. Representación gráfica resumida de las etapas de un estudio de morfometría geométrica.

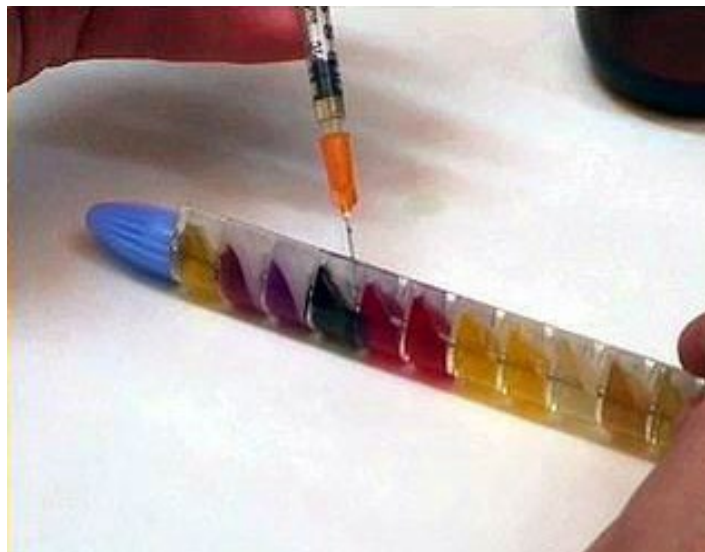


Nota. Adaptado de *Graphical representation of the four-step morphometric protocol*, de Adams *et al.*, 2004. A. Obtención de datos. B. Ejemplo de Métodos de superposición (antes y después del empleo de un Análisis Procrustes Generalizado). C. Aplicación del método de ordenación (CVA).

Ejercitaciones

Ejercicio 1

Figura 4.8. SEQ Ilustración * ARABIC Cultivo de bacterias.



Para la identificación de microorganismos se utilizan pruebas bioquímicas que determinan la actividad de una vía metabólica a partir de un sustrato que se incorpora en un medio de cultivo y que las bacterias al crecer incorporan o no (Figura 4.8). A partir de los resultados de las reacciones se pueden identificar los distintos organismos presentes. Estas variables cualitativas consideran la presencia o ausencia de un determinado carácter; por ejemplo, si una bacteria fermenta o no un determinado hidrato de carbono. Con el objetivo de evaluar la similitud entre distintos grupos de organismos, se establecen coeficientes que dan cuenta de los grados de similitud entre las unidades taxonómicas, en este caso cepas de microorganismos.

Se desea analizar dos cepas de *Escherichia coli* (I y II) aisladas de una muestra de carne de un frigorífico con el objetivo de evaluar si alguna de ellas corresponde a una cepa enterohemorrágica, cuyas toxinas pueden ocasionar síndrome urémico hemolítico. Para esto se realiza un análisis de agrupamiento utilizando dos cepas de referencia (*E. coli* 1- cepa no patógena y *E. coli* 2- cepa enterohemorrágica). Utilizando un sistema de identificación comercial, y se obtienen los siguientes resultados:

Tabla 4.7. Matriz básica de datos.

Pruebas realizadas	Fermentación de										VP	RM	Leci	DNasa	Catalasa	COX	Red. de NO ₃ ⁻
	Glu	Sac	Lac	FruC	Man	Ara	Gal	Ram	Cel								
Cepas (OTUs)	I	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-
	II	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-
	<i>E. coli</i> 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
	<i>E. coli</i> 2	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+

- Construya la matriz de similitud utilizando el coeficiente *Simple Matching*.
- A partir de la matriz obtenida en el inciso anterior, construya un fenograma, utilizando el método del ligamiento promedio (*UPGMA*).
- ¿Considera que las cepas halladas en la muestra puedan llegar a ser perjudiciales para el consumidor? ¿Por qué?
- Construya una matriz presencia/ ausencia en Excel (reemplazando los símbolos – y + por 0 y 1 respectivamente), y mediante el uso del *software* Past (ver tutorial [Anexo 1](#)) realice los puntos a y b utilizando otro coeficiente de similitud (*Jaccard o Manhattan Distance*).
- Compare los resultados con aquellos obtenidos mediante el método manual. ¿Cuáles son las similitudes y diferencias observadas?
-

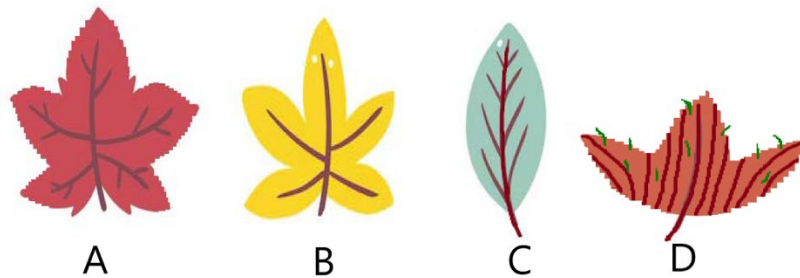
Ejercicio 2

Con el objetivo de realizar un análisis exploratorio en relación con la similitud morfológica entre cuatro especies hipotéticas de plantas vasculares (*OTUs*-Figura 4.9) se consideraron ocho caracteres morfológicos doble estado de la hoja: 1. lámina (simple/compuesta), 2. forma (palmada/ lanceolada), 3. tipo de margen (dentado/liso), 4. tamaño del peciolo ($\leq 1\text{cm}/>1,1\text{cm}$), 5. patrón de coloración (variegado/uniforme), 6. relación largo/ancho de la lámina (dos veces más largo que ancho/ menos de dos veces más largo que ancho), 7. venación (reticulada/paralela), 8. pelos glandulares (ausente/presente) y se generó la siguiente matriz de datos (Tabla 4.8).

Tabla 4.8. Matriz de *OTUs* x caracteres de plantas vasculares hipotéticas.

	1	2	3	4	5	6	7	8
A	0	0	0	0	1	0	0	0
B	0	0	1	0	1	0	0	0
C	0	1	1	1	1	0	0	0
D	0	0	0	1	1	1	1	1

Figura 4.9. Hojas pertenecientes a cuatro especies de plantas vasculares hipotéticas.



A partir de la matriz de datos (Tabla 4.8).

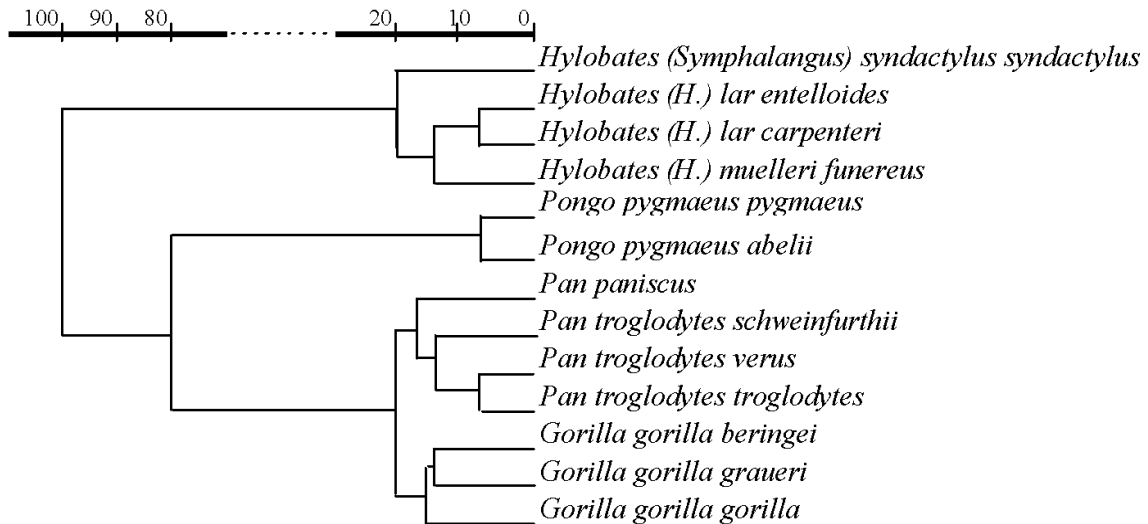
- Obtenga una matriz de similitud, aplicando un coeficiente de distancia y otro de asociación.
- A partir de alguna de las matrices obtenidas en el punto anterior, construya un fenograma entre *OTUs* mediante el método de ligamiento *UPGMA*.
- Describa el fenograma obtenido.

Ejercicio 3

El fenograma de la Figura 4.10 pertenece a 13 taxones específicos y subespecíficos de hominoideos no humanos vivientes. *Hylobates* (gibón) y *Pongo* (orangután) son asiáticos, *Gorilla* (gorila) y *Pan* (chimpancé) son africanos. La matriz de datos que dio origen al fenograma fue

obtenida a partir de 19 *landmarks* del complejo maxilo-facial, analizados por el método de *relative warps* (= deformaciones relativas).

Figura 4.10. Fenograma obtenido para 13 taxones de hominoideos no humanos vivientes



Nota. Adaptado de UPGMA phenogram, de Guy et al., 2003.

- Describe las relaciones de similitud expresadas en el fenograma.
- ¿Qué tipo de coeficiente de similitud se usó para construir el fenograma? Justifique.
- ¿Existe correlación entre los principales agrupamientos y la distribución de los hominoideos asiáticos y africanos? Explique

A partir de nuevas fuentes de evidencia se generó la siguiente matriz de datos, con 15 caracteres adicionales relevados para los mismos 13 taxones (Tabla 4.9).

- Copie en Excel la matriz (Tabla 4.9) y empleando el PAST (ver tutorial [Anexo 1](#)), realice un análisis para obtener un fenograma (Análisis de *Cluster*, utilizando UPGMA y empleando un coeficiente de asociación -Jaccard- y uno de distancia -Manhattan Distance). Describa los resultados de estos nuevos análisis, explicando si son congruentes con los observados en la Figura 4.10.

Realice un PCA (ver tutorial [Anexo 1](#)) considerando la misma matriz y responda:

- ¿Se observan grupos similares a los conformados por las OTUs en el fenograma?
- Mencione cuáles son los 3 caracteres que contribuyen en mayor medida a la variabilidad de los tres primeros componentes.

Tabla 4.9. Matriz de OTUS x caracteres de los hominoideos estudiados.

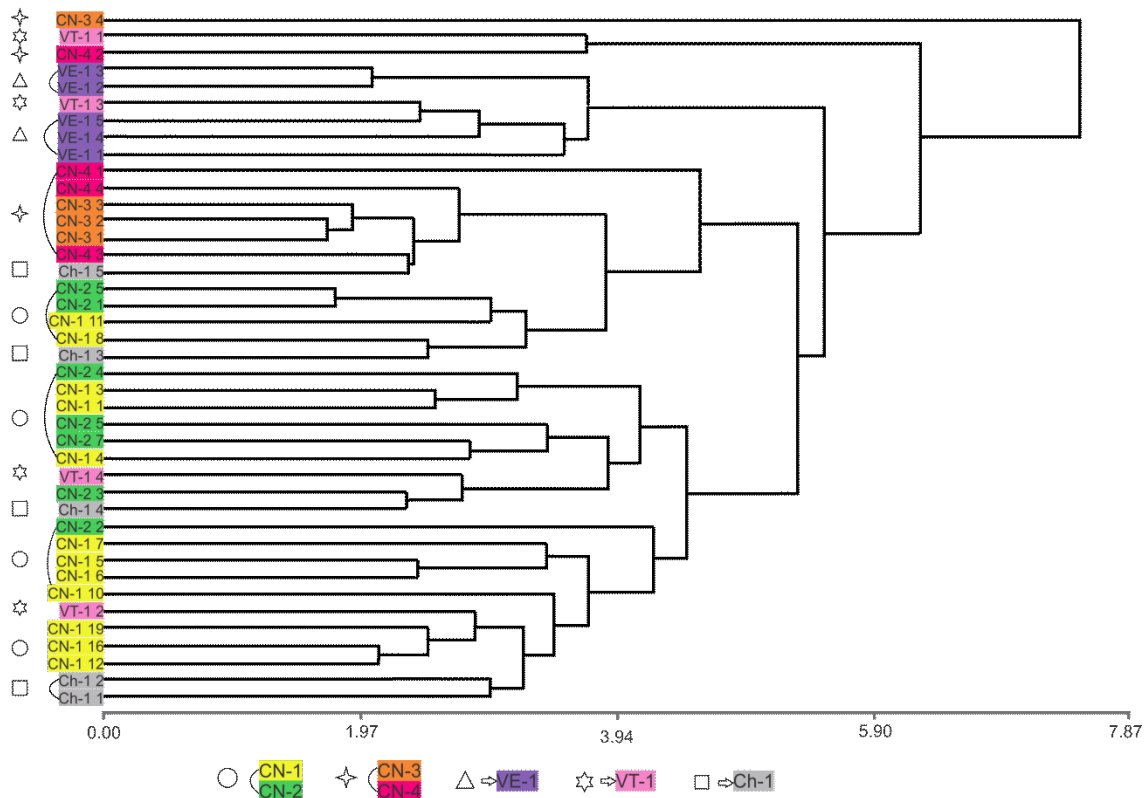
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o
<i>H. syndactylus syndactylus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. entelloides</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. carpenteri</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>H. muelleri funereus</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. pygmaeus pygmaeus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. abelti</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. paniscus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>P. troglodytes schweinfurthii</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>P. troglodytes verus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>P. troglodytes troglodytes</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0
<i>G. gorilla beringei</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>G. gorilla graueri</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>G. gorilla gorilla</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0

Ejercicio 4

El uso de especies que son parientes silvestres de cultivos (PSC) ayuda a asegurar la existencia de una adecuada diversidad en el patrimonio genético de un cultivo en particular, dado que se relacionan genéticamente con especies de importancia socioeconómica, alimentos, cultivos forrajeros, plantas medicinales, condimentos y especies forestales. Así, los PSC son recursos fundamentales para abordar las necesidades de seguridad alimentaria, proporcionando diversidad genética para el mejoramiento de la productividad y la sostenibilidad de los sistemas agrícolas (Jansky *et al.*, 2012). La especie *Solanum brevicaule* Bitter se distribuye al oeste de Sudamérica, desde el sur de Perú y Bolivia hasta el noroeste de Argentina y es una PSC de *Solanum tuberosum* L. (papa cultivada).

Se analizaron los genotipos de siete poblaciones de *S. brevicaule* (CN1, CN2, CN3, CN4, VE, VT y Ch) halladas en cinco unidades de vegetación diferentes (Cerro Negro (CN), Valle Encantado (VE), Valle de Tronco (VT) y Churcal (CH)) emplazadas desde los 2819 a 3926 m.s.n.m, obteniendo el siguiente fenograma.

Figura 4.11. Fenograma de genotipos de *Solanum brevicaule*.



Unidades de vegetación: CN=Cerro Negro (1 y 2 Arbustal de transición Monte-Puna, ○), CN= Cerro Negro (3 y 4 Arbustal Puneño con vegas de altura, ☆), VE=Valle Encantado (Pastizal de neblina yungueño, △), VT=Valle de Tonco (Arbustal de transición Monte-Puna, ☆), Ch=Churcal (Bosque de *Prosopis ferox*, □)

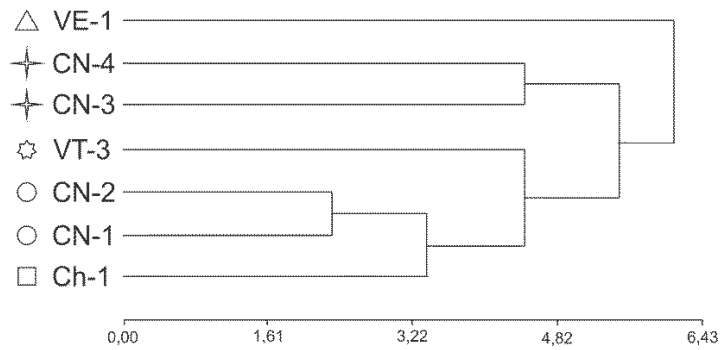
Nota. Adaptado de Fenograma de genotipos de *Solanum brevicaule* aplicando la técnica de agrupamiento UPGMA y la distancia Euclidiana Promedio, indicando con símbolos, acrónimos y colores las poblaciones a las que pertenecen y las unidades de vegetación en las que se hallan como sigue en cuadro, de Peña Cervera, 2020.

A partir de la Figura 4.11.

- ¿Observa agrupamientos de las OTUs (genotipos) en correspondencia con cada unidad de vegetación?
- A partir de los resultados observados ¿Es posible inferir la existencia de variabilidad intrapoblacional?

Por otro lado, se realizó un análisis de la variabilidad morfológica de las 7 poblaciones de *Solanum brevicaule* (Figura 4.12).

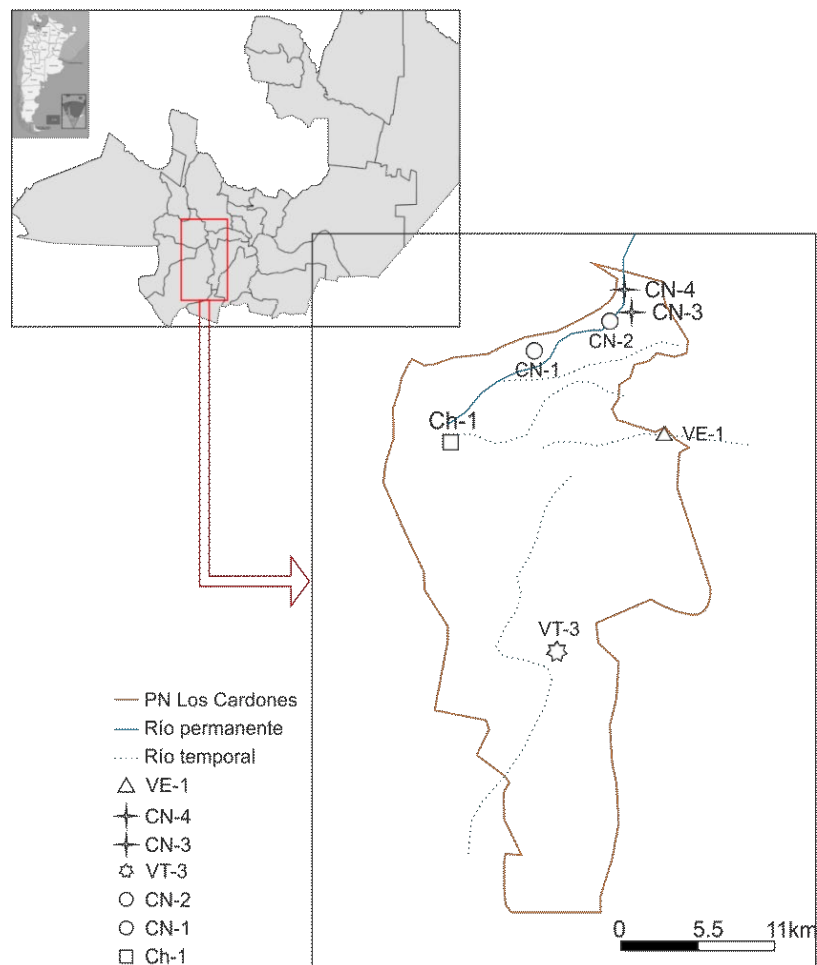
Figura 4.12. Fenograma de variabilidad morfológica de poblaciones de *Solanum brevicaulle* aplicando la técnica de agrupamiento UPGMA y la distancia Euclidiana Promedio.



Nota. Adaptado de Variabilidad morfológica en poblaciones de *Solanum brevicaulle* del Parque Nacional Los Cardones, de Peña Cervera, 2020.

c. Describa el fenograma y explique que indica la escala que aparece en la Figura 4.12. ¿Encuentra una relación entre los grupos/núcleos y las unidades de vegetación (ver en la zona inferior de la figura 4.11 la descripción de estas unidades)?

Figura 4.13. Distribución geográfica de *Solanum brevicaulle*.



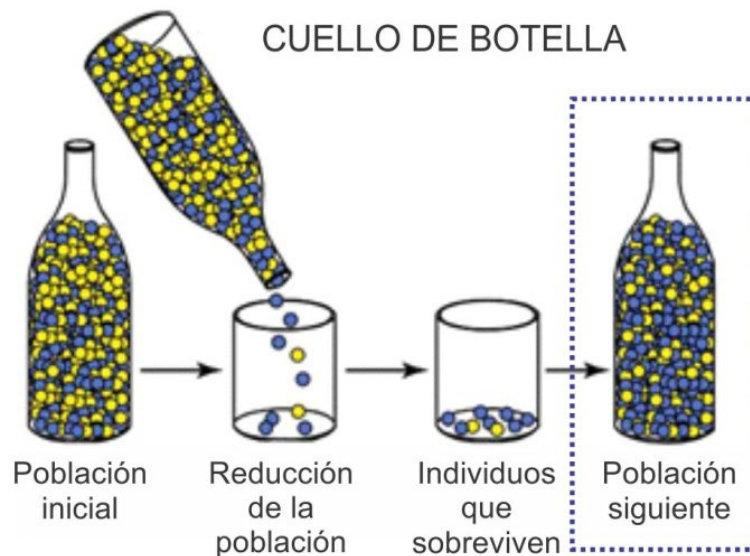
Nota. Adaptado de Distribución geográfica de las poblaciones de *Solanum brevicaulle* en el Parque Nacional Los Cardones, Salta, de Peña Cervera, 2020.

- d. ¿Encuentra una asociación entre los grupos/núcleos de la Figura 4.12 y la distribución geográfica de la Figura 4.13?
- e. Con el fin de establecer el ajuste de los datos, se calculó el coeficiente de correlación cofenético, el cual resultó ser de 0,826. ¿Qué indica el valor obtenido?

Ejercicio 5

Las planarias terrestres (Platyhelminthes, Tricladida) se consideran un buen modelo para estudios paleoclimáticos ya que, por su baja capacidad de dispersión y alta dependencia del bosque que habitan, los cambios producidos en el ambiente dejan huellas en su carga genética. Álvarez-Presas *et al.* (2011) examinaron poblaciones de dos especies de planarias, que habitan en el Bosque Atlántico en el sur de Brasil, a fin de contrastar si dichas poblaciones fueron afectadas por las glaciaciones mostrando huellas de “efecto cuello de botella” (Figura 4.14).

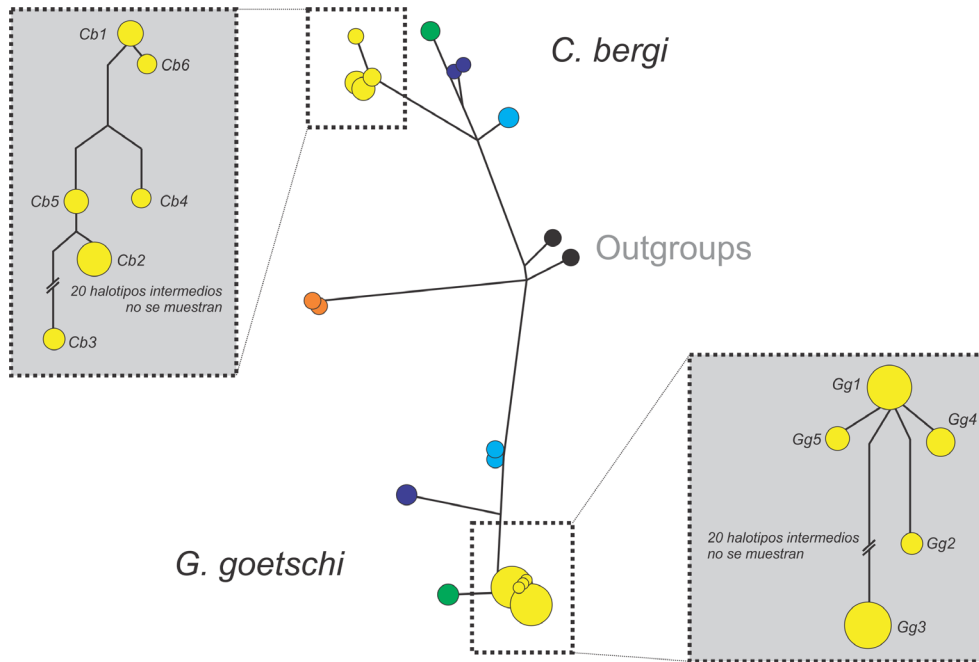
Figura 4.14. Esquema representativo de una población resultante del efecto cuello de botella.



Nota. Adaptado de Anjile, Public domain, via Wikimedia Commons.

El supuesto básico sobre el que trabajaron es que las poblaciones afectadas por las glaciaciones quedaron restringidas a refugios y muestran huellas de “cuello de botella” y por lo tanto baja diversidad nucleotídica, mientras que las que no se vieron afectadas muestran una alta diversidad genética. Para ello analizaron, entre otros genes, el mitocondrial COI de *Cephaloflexa bergi* Graff, 1899 y *Geoplana goetschi* Riester, 1938 principalmente del parque *Serra da Bocaina*. Entre otros resultados obtuvieron un árbol de *median joining* (Figura 4.15).

Figura 4.15



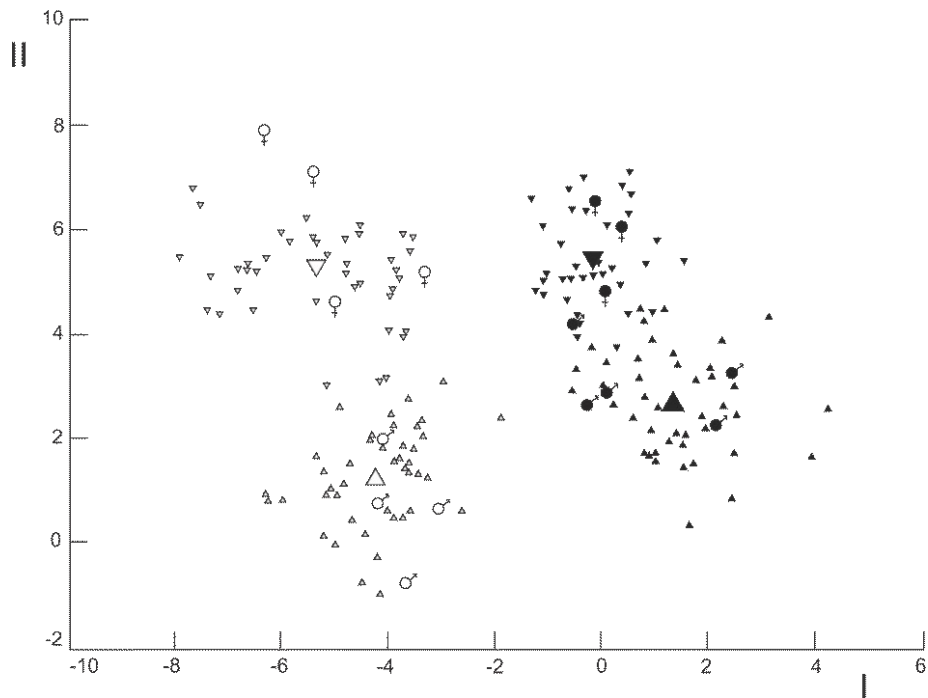
Nota. Adaptado de Median joining network based on COI sequences, de Álvarez-Presas et al., 2011. Cada círculo representa un haplotipo y el tamaño de cada círculo su frecuencia relativa. Los colores de los círculos representan las distintas localidades, de norte a sur: amarillo (dentro de los recuadros): Serra da Bocaina; verde: Estación Biológica de Boracéia; celeste: Parque Estadual de Intervales; azul: Parque Nacional de Saint-Hilaire/Lange.

- Realice la descripción del árbol sin raíz.
- ¿Considera que las poblaciones de *Serra da Bocaina* fueron afectadas por las glaciaciones del pleistoceno?, ¿por qué?

Ejercicio 6

Campbell y Mahon (1974) utilizaron un análisis multivariado para estudiar la morfología de dos especies de cangrejos (cangrejo azul y cangrejo naranja) del género *Leptograpsus*. Se colectaron individuos machos y hembras de ambas especies. De cada individuo se midieron los siguientes caracteres: ancho de la región frontal del caparazón, ancho de la región posterior del caparazón, largo del caparazón, ancho máximo del caparazón y alto total del cuerpo (Tabla 4.10). A partir de estos datos se realizó un PCA, obteniendo el siguiente resultado (Figura 4.16).

Figura 4.16. Análisis multivariado del género *Leptograpsus*.



Nota. Adaptado de *Discriminación de cangrejos*, de Campbell y Mahon, 1974. Triángulos claros= cangrejo azul; triángulos negros= cangrejo naranja; triángulos hacia arriba = machos; triángulos hacia abajo= hembras. Porcentaje de la varianza explicada: I = 69%, II = 29%.

Tabla 4.10. Eigen vectores calculados para cada carácter para los PC I y II.

CARACTERES	I	II
Ancho de la región frontal del caparazón	0,58	0,31
Ancho de la región posterior del caparazón	0,17	0,81
Largo del caparazón	0,06	0,65
Ancho máximo del caparazón	0,12	0,22
Alto total del cuerpo	0,76	-0,12

Observando los resultados obtenidos en la Figura 4.16 y la Tabla 4.10.

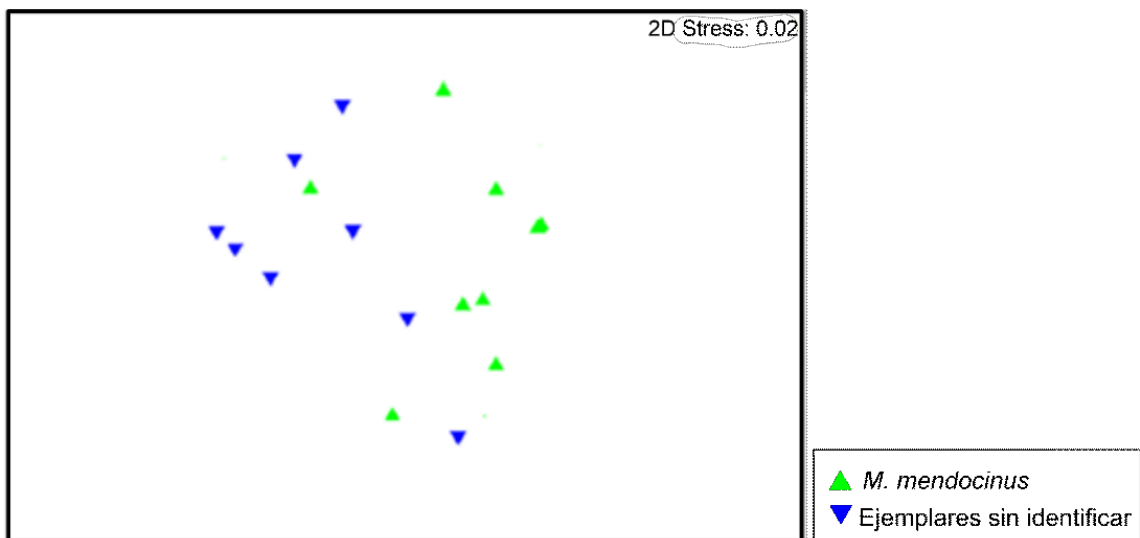
- ¿Se pueden distinguir ambas especies? Justifique.
- ¿Se pueden distinguir machos de hembras? Justifique.
- ¿Qué caracteres son los que más contribuyen para diferenciar a las dos especies? ¿Y a los sexos?
- ¿Cuál es la variabilidad total explicada por ambos componentes?

Ejercicio 7

En las lagunas asociadas a la cuenca del Río Salado (Provincia de Buenos Aires) existen al menos tres especies de copépodos del Orden Cyclopoida. Recientemente se han encontrado en una de estas lagunas (La Salada de Monasterio, partido de Lezama), numerosos ejemplares de estos microcrustáceos que inicialmente no han podido ser identificados a nivel específico, pero que coinciden en muchas características diagnósticas con la especie *Metacyclops mendocinus*.

En un análisis exploratorio de caracteres fisiológicos y de comportamiento empleando un *NMDS* (Escalado multidimensional no métrico), se observa la siguiente distribución de especímenes macho de *M. mendocinus* y especímenes macho de los copépodos no identificados a nivel específico, procedentes de la misma laguna (Figura 4.17).

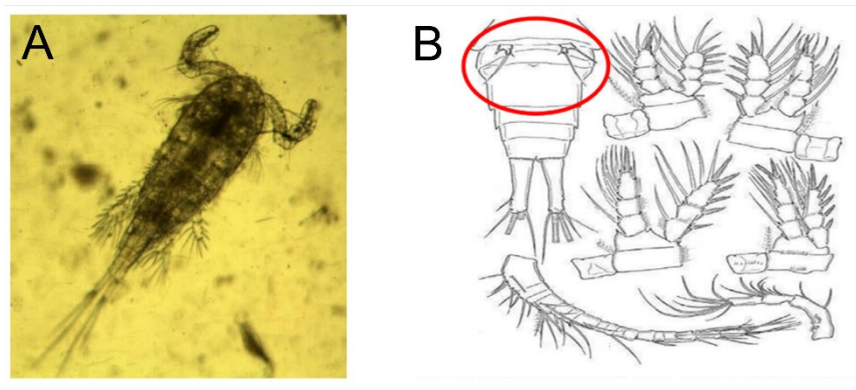
Figura 4.17. *NMDS* realizado utilizando caracteres fisiológicos y de comportamiento de especímenes macho de *M. mendocinus* y copépodos no identificados procedentes de La Salada de Monasterio.



- Describe la figura considerando los agrupamientos que se observan en la misma.
- ¿Considera que los ejemplares sin identificación pertenecen a *M. mendocinus*? Justifique.

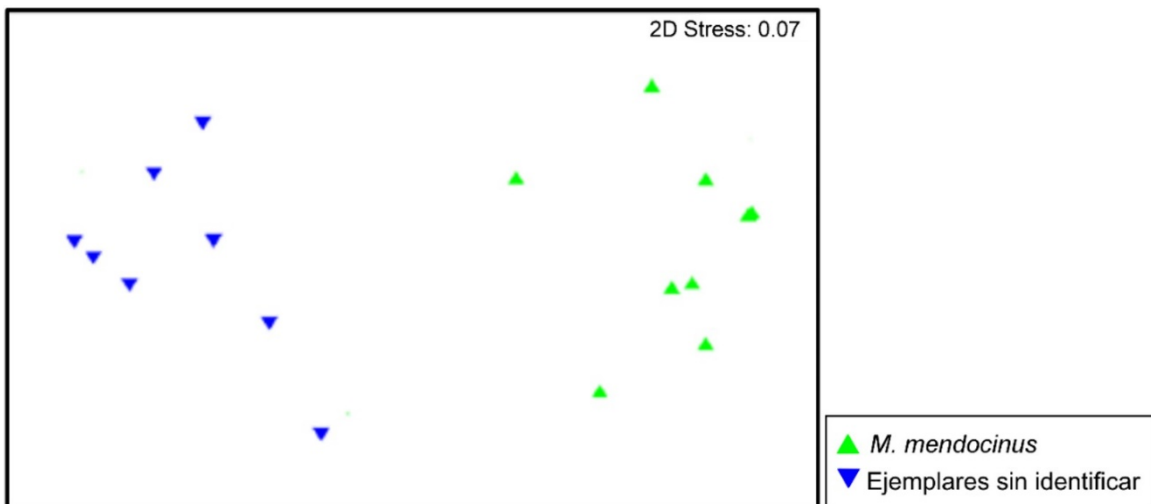
En otro análisis de *NMDS*, se consideraron sólo caracteres morfológicos externos, entre éstos, la distribución de las espinas en las patas nadadoras y en la quinta pata torácica (caracteres diagnósticos a nivel específico) (Figuras 4.18 y 4.19).

Figura 4.18. Copépedo *Cyclopoida*.



Nota. A) Fotografía de un copépedo *Cyclopoida* tomada por García de Souza. B) Adaptado de Ilustración que indica el detalle de la ubicación de las quintas patas torácicas, de Mercado-Salas y Suárez-Morales, 2012.

Figura 4.19. NMDS realizado utilizando caracteres morfológicos de especímenes macho de *M. mendocinus* y copépidos no identificados procedentes de La Salada de Monasterio.

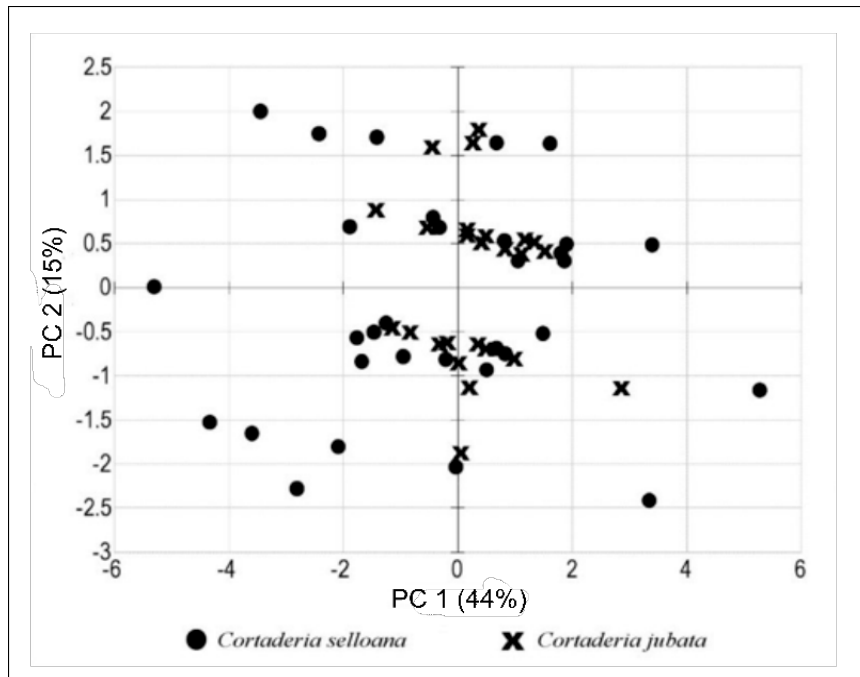


- c. Considerando esta nueva evidencia, ¿se modifica la decisión taxonómica tomada en el punto b. Justifique.

Ejercicio 8

El género *Cortaderia* (Poaceae) incluye 19 especies sudamericanas separadas en cuatro secciones. Se estudiaron 2 especies incluidas en la sección *Cortaderia* sect. *Cortaderia*: *Cortaderia selloana* (Schult. y Schult.f. 1827) Asch. y Graebn 1900 y *Cortaderia jubata* (Lemoine 1878) Stapf. 1898. A partir de caracteres tradicionalmente utilizados para delimitar las especies (morfológicos de estructuras reproductivas), se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA) (Figura 4.20).

Figura 4.20. Resultado del análisis de coordenadas principales (PCoA) que incluye 27 ejemplares de *Cortaderia jubata* y 32 de *C. selloana*.



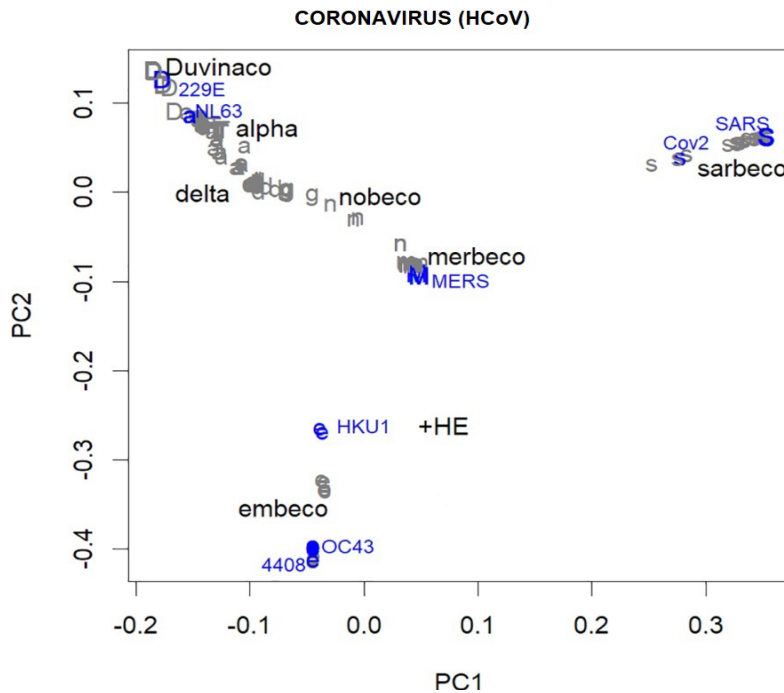
Nota. Adaptado de Análisis de componentes principales (ACP), representación en los ejes I y II del ordenamiento de ejemplares de *Cortaderia jubata* y de *C. selloana*, de Testoni y Villamil, 2014.

- ¿Cuál es la variabilidad total explicada por ambos componentes de la Figura 4.20?
- En relación con los resultados obtenidos ¿cuál es el estatus taxonómico de *C. selloana* y *C. jubata*?
- Considerando las conclusiones a las que llego en el inciso anterior ¿debería realizar alguna otra acción en su rol como taxónomo?

Ejercicio 9

Los coronavirus (HCoV) causan epidemias y pandemias anuales, y difieren en cuanto a hospedadores, infectividad, capacidad de propagación y sintomatología. Diferentes investigaciones involucran estudios de hospedadores originales (grupos animales) y su transmisión a humanos (zoonosis). Con el fin de explorar algunas similitudes entre sus características, se examinaron las secuencias de ARN del genoma de diferentes subclases de HCoV, mediante un PCA (Figura 4.21).

Figura 4.21. PCoA de diferentes subclases de HCoV, con sus hospedadores.



Nota. Adaptado de *Classes of coronaviruses separated into PC1 and 2*, de Konishi, 2020. Alpha: alfacoronavirus (murciélagos); delta: coronavirus delta (aves); Duvinaco: Duvinacovirus (humano) resfrío común; embeco (Embecovirus (mamíferos)); merbeco (Merbecovirus (murciélagos)); nobeco (Nobecovirus (murciélagos)); sarbeco (sarbecovirus (murciélagos y otros mamíferos)); Azul: muestras humanas representadas con distintos códigos.

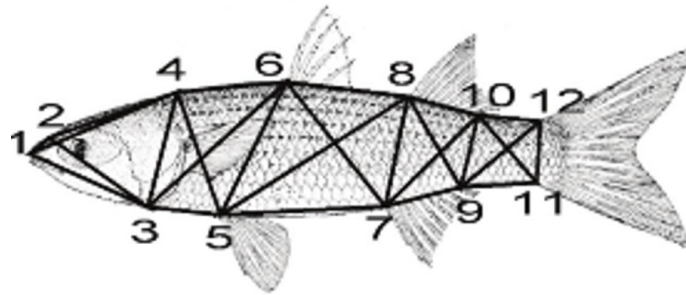
- ¿Cuántos grupos de HCoV puede distinguir en la Figura 4.21?
- ¿Cuántos de esos grupos presentan coronavirus como posibles causantes de zoonosis?
- Considerando que algunas de las cepas de coronavirus pueden tener una alta infectividad y causar brotes, como el síndrome respiratorio agudo severo (SARS) -CoV, el síndrome respiratorio de Oriente Medio (MERS) y el SARS-CoV-2 (SCoV2), ¿Desde cuales posibles hospedadores sugeriría sus orígenes a partir de los resultados del PCA?

Ejercicio 10

El estatus taxonómico de la lisa del Atlántico Sudoccidental, *Mugil cephalus* (Linnaeus 1758), se encuentra actualmente en discusión, ya que es considerada por Thomson (1997) y Harrison (2002) como sinónimo de la lisa, *Mugil liza* Valenciennes, 1836.

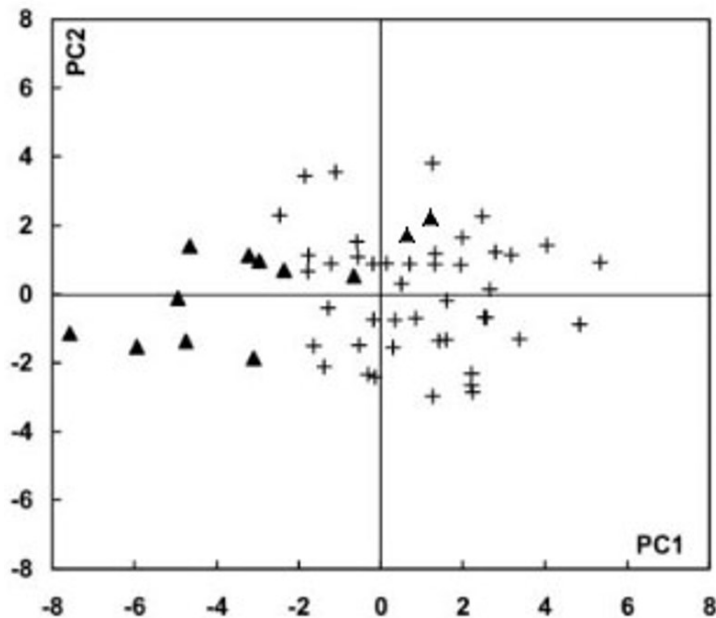
A fin de obtener más evidencia y resolver el conflicto se realizó un análisis multidisciplinario (taxonomía integrativa), empleando secuencias del gen mitocondrial Citocromo b, datos merísticos y morfometría basada en *landmarks* (Figura 4.22) de ambas especies.

Figura 4.22. Landmarks obtenidos para los distintos análisis morfométricos de especies de la familia Mugilidae.



Nota. Adaptado de Landmarks obtained using truss network for morphometric analysis, de González Castro et al., 2008.

Figura 4.23. PCA basado en datos morfométricos.



Nota. Adaptado de Principal components analysis based on morphometric data, de González Castro et al., 2008. Triángulos: *Mugil cephalus*, Cruces: *M. liza*.

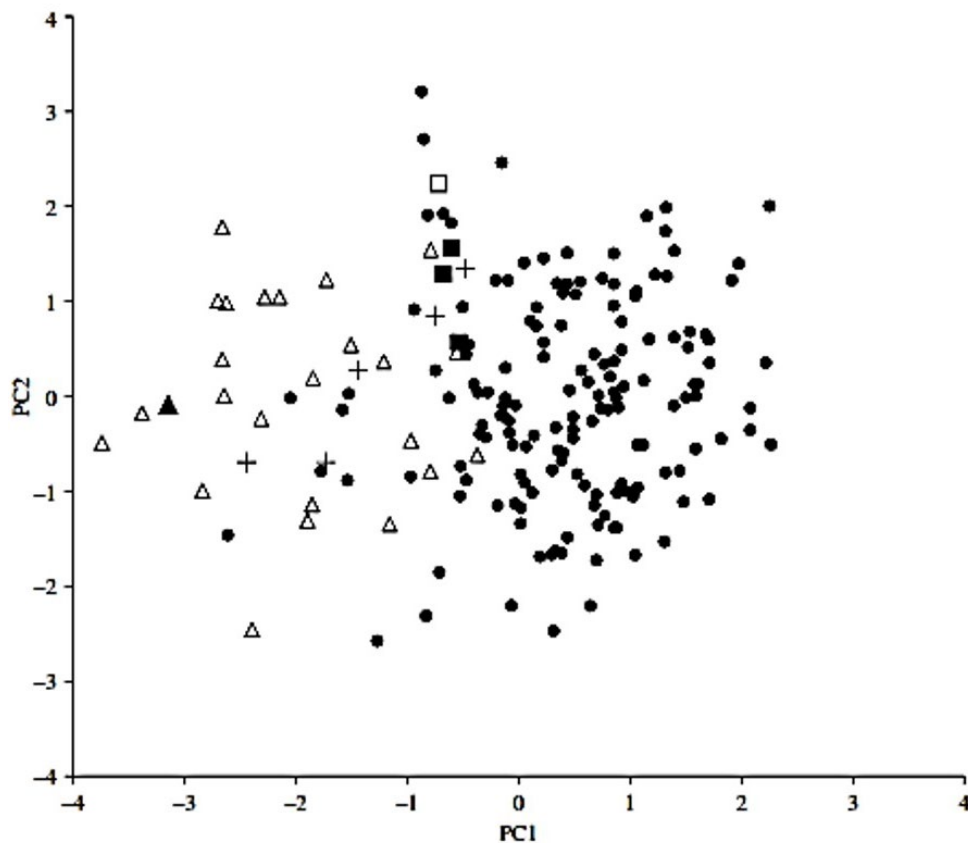
- a. A partir del gráfico de PCA (PC I y II acumularon el 60% de la varianza) basado en datos morfométricos (Figura 4.23), ¿cuántos grupos distingue?
- b. Dado que las variables obtenidas para el análisis de landmarks mostraron que *M. liza* presenta mayor robustez en los segmentos medios y caudales del cuerpo, con relación a *M. cephalus*, sumados a las diferencias en los rangos de las escamas de la serie lateral (merística) entre las dos especies, y que las distancias genéticas revelaron una clara separación de ambos taxa. ¿Qué decisión taxonómica adoptaría? ¿Coincide con lo concluido en el punto a? Explique.

- c. Considerando las distribuciones geográficas de *Mugil cephalus* y *Mugil liza* (disponibles en la base de datos Fishbase, <https://www.fishbase.se/search.php>) ¿Qué tipos de especies representan?

Ejercicio 11

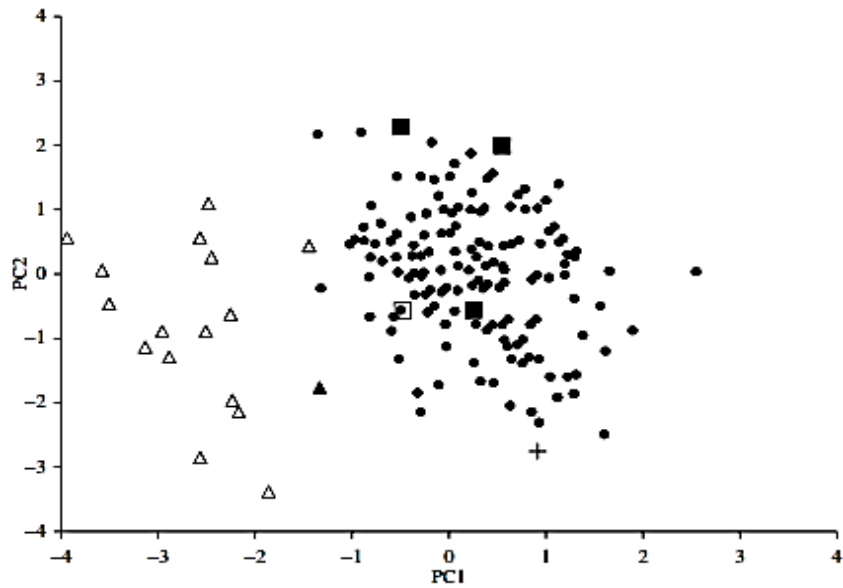
Con el fin de evaluar el estatus taxonómico de 3 especies del género *Merluccius* (*M. hubbsi* Marini 1933, *M. australis* (Hutton 1872) y *M. patagonicus* Lloris y Matallanas 2003), se realizó un análisis de variables morfométricas lineales (Figura 4.24), datos merísticos (Figura 4.25) y distancias entre puntos homólogos (*landmarks*) (Figura 4.26) de 241 especímenes colectados en diferentes regiones, junto a la reexaminación de los ejemplares tipo disponibles.

Figura 4.24. PCA basado en datos morfométricos.



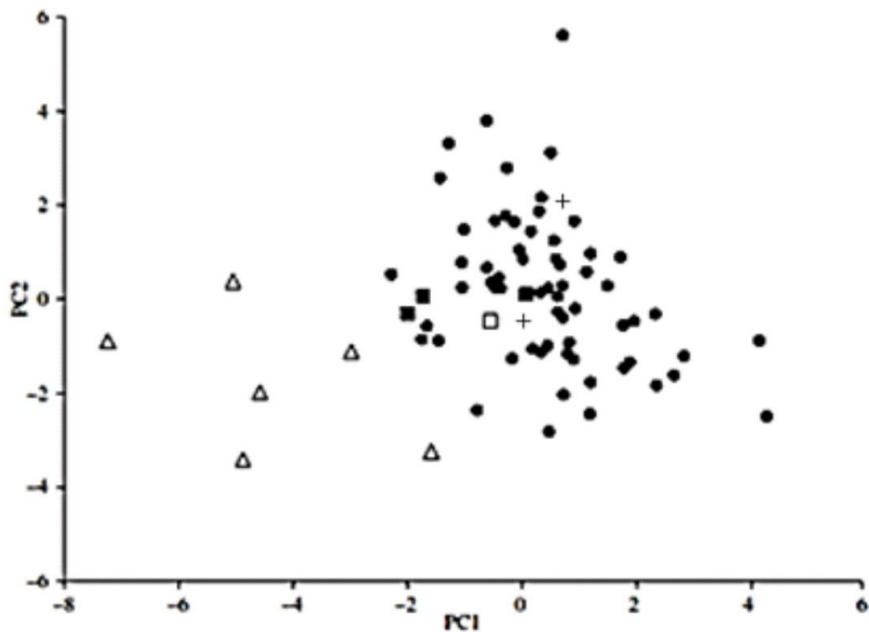
Nota. Adaptado de Morphological, morphometric, meristic and osteological evidence for two species of hake (Actinopterygii: Gadiformes: *Merluccius*) in Argentinean Waters, de Díaz de Astarloa et al., 2011. *Merluccius hubbsi* (circulo negro), *M. hubbsi* sintipos (cruz), *M. australis* (triangulo blanco), *M. australis* sintipo (triangulo negro), *M. patagonicus* holotipo (cuadrado negro) y paratipos (cuadrado negro).

Figura 4.25. PCA basado en datos merísticos.



Nota. Adaptado de *Principal component (PC) analysis based on meristic data*, de Díaz de Astarloa et al., 2011. *Merluccius hubbsi* (circulo negro), *M. hubbsi* sintipo (cruz), *M. australis* (triangulo blanco), *M. australis* sintipo (triangulo negro), *M. patagonicus* holotipo (cuadrado blanco) y paratipos (cuadrado negro).

Figura 4.26. PCA basado en landmarks.



Nota. Adaptado de *Principal components (PC) analysis based on interlandmark distance data*, de Díaz de Astarloa et al., 2011. *Merluccius hubbsi* (circulo negro), *M. hubbsi* sintipos (cruz), *M. australis* (triangulo blanco), *M. patagonicus* holotipo (cuadrado blanco) y paratipo (cuadrado negro).

A partir de los gráficos obtenidos de cada una de las fuentes de datos empleadas (Figuras 4.24–26)

- ¿Cuántas especies considera que se reconocen desde los agrupamientos de especímenes en cada caso?
- ¿Tomaría alguna decisión taxonómica-nomenclatural diferente a la planteada en el enunciado? Explique.
- ¿Cuál sería su decisión taxonómica y nomenclatural si se concluye que los datos basados en morfometría (Figura 4.24) resultaran más relevantes y de valor diagnóstico para delimitar especies que el resto de los datos considerados?

Ejercicio 12

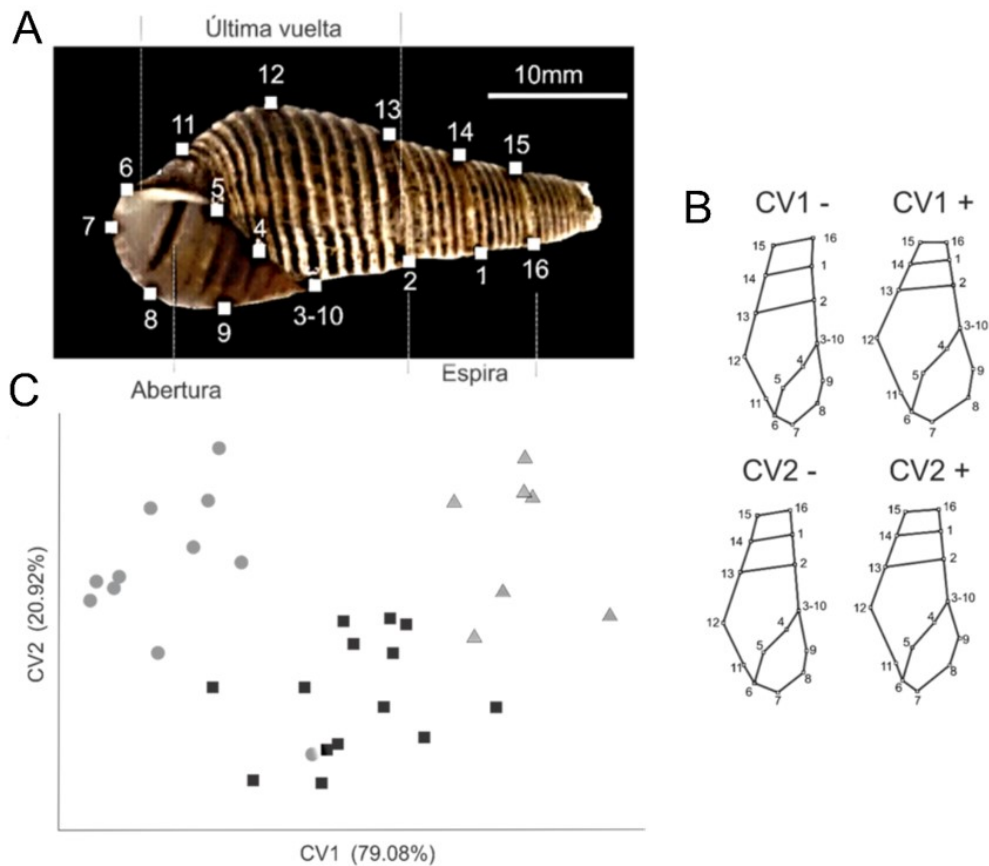
Las especies del género *Aylacostoma* (Mollusca: Gastropoda) son gasterópodos de agua dulce, vivíparos, que se reproducen por partenogénesis. Se conocen tres especies endémicas de Paraguay y Argentina: *A. guaraniticum* (Hylton-Scott 1953), *A. chloroticum* Hylton-Scott 1954 y *A. stigmaticum* Hylton Scott 1954. Las tres especies fueron descritas de ambientes altamente oxigenados (rápidos de Yacyretá-Apipé). A partir de 1978, el hábitat de estas especies sufrió importantes modificaciones debido a la construcción de la Represa de Yacyretá. Al llenarse el lago del embalse los rápidos desaparecieron. Actualmente sólo *A. chloroticum* puede encontrarse en la naturaleza, habiéndose extinguido las otras dos especies. Teniendo en cuenta que la morfología de la conchilla puede reflejar adaptaciones a las características ambientales, Vogler *et al.* (2012) realizaron un análisis de morfometría geométrica a fin de caracterizar la forma de la conchilla de cada una de las especies.

En la Figura 4.27 se ilustran los gráficos resultantes del análisis realizado a partir de 16 *landmarks*.

- ¿Considera que las tres especies de *Aylacostoma* pueden ser discriminadas sobre la base de la morfología de la conchilla? Explique por qué.
- ¿Cuál es la variabilidad total expresada en el gráfico del análisis canónico de la varianza?
- Considerando la Figura 4.27 A y B, analice las retículas extremas de deformación a lo largo de los dos ejes canónicos. Indique cuáles son las deformaciones más importantes para el eje 1 y para el eje 2 considerando la abertura (*landmarks* 3-10), espira (*landmarks* 1, 2, 13-16) y última vuelta (*landmarks* 11-12).
- El desarrollo de aberturas grandes en gasterópodos puede indicar la presencia de un pie –estructura que se utiliza para el desplazamiento del animal y su sujeción al sustrato– de mayor tamaño, brindando una mejor capacidad de mantener al espécimen adherido en

ambientes de corriente. A partir de los resultados de este análisis (Figura 4.27C) y considerando las características de la única especie viviente, ¿considera que las variaciones morfológicas en las especies pueden explicar diferencias en el hábitat preferido por ellas? Explique.

Figura 4. 27. Resultado del análisis de morfometría geométrica de tres especies endémicas de Aylacostoma.

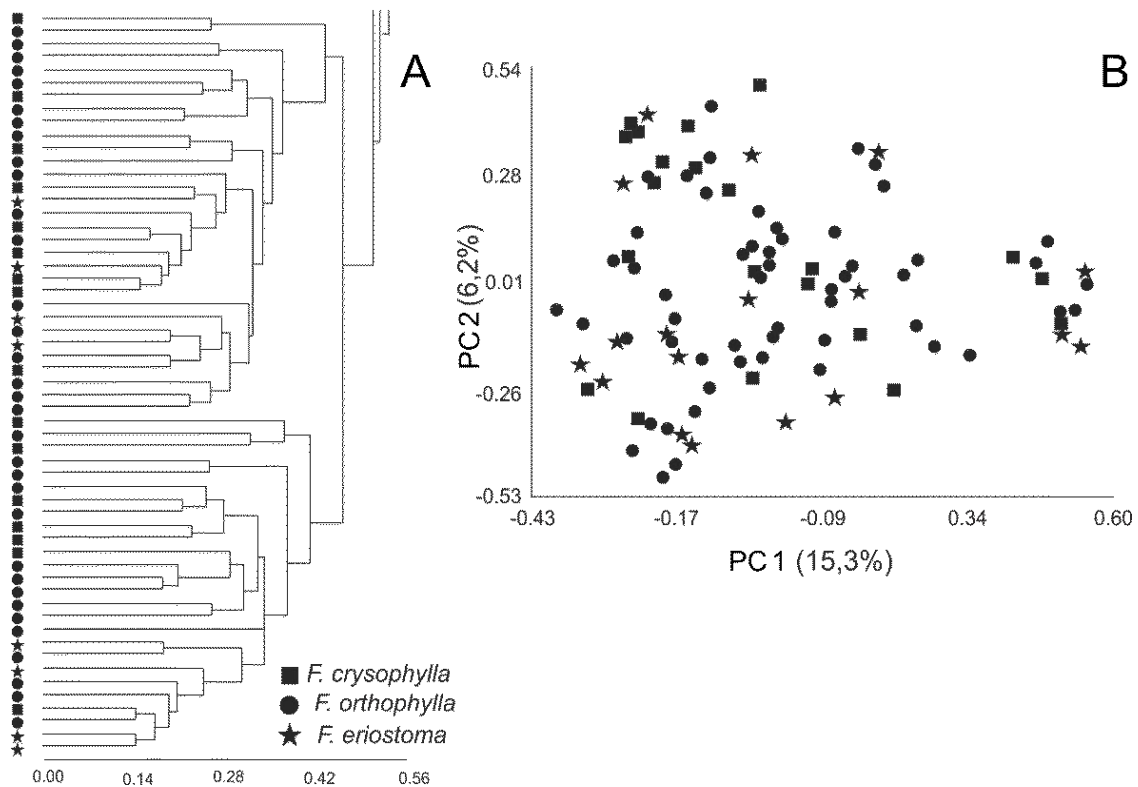


Nota. Adaptado de Figuras 2-4, de Vogler et al., 2012. A) posición de los landmarks seleccionados en las conchillas. B) retículas de deformación a lo largo de dos ejes canónicos. C) Diagrama de dispersión de los puntos individuales (Análisis Canónico de Varianza) de las tres especies, A. choloticum (círculo gris), A. guaraniticum (cuadrado negro) y A. stigmaticum (triángulo gris).

Ejercicio 13

Ospina González et al. (2013) analizaron la variación morfológica de tres especies de poáceas o gramíneas, morfológicamente muy similares *Festuca orthophylla* Pilg. 1898, *F. chrysophylla* Phil. 1891 y *F. eriostoma* Hack. 1903. Mediante análisis multivariado, se estudiaron 100 ejemplares y 10 caracteres morfológicos de valor diagnóstico para la identificación de las unidades taxonómicas. Los resultados obtenidos a partir del análisis se muestran en la Figura 28.

Figura 4.28. Análisis multivariado de 100 ejemplares basado en datos morfológicos de tres especies de *Festuca*.



Nota. Adaptado de Análisis estadísticos multivariados, de Ospina González et al., 2013. A) sección del Fenograma obtenido. B) PCoA.

Sobre la base de la figura 4.28A y B responda:

- ¿Qué técnicas numéricas se aplicaron en cada caso?
- ¿Las agrupaciones resultantes en los análisis se corresponden con las tres especies consideradas previamente? Justifique.
- ¿Existe congruencia entre los resultados de las dos técnicas? Explique.
- ¿Qué indica la escala en la Figura 4.28A?
- Explique que representan los ejes del gráfico en la figura 4.28B. ¿Cuál es la variabilidad total expresada en el gráfico?
- En virtud de los resultados, ¿qué decisión taxonómica adoptaría? ¿debería tomar alguna decisión nomenclatural? Justifique.

Ejercicio 14

En un estudio se abordó la problemática taxonómica de *Opuntia anacantha* Speg. (Opuntioideae, Cactaceae), en la Región Chaqueña Argentina, ya que su identificación es difícil.

Tomando en cuenta la variación morfológica, tanto vegetativa como reproductiva se analizaron 80 ejemplares (*OTUs*) y 70 caracteres, de los cuales diez son cualitativos (tres vegetativos, siete reproductivos), 17 son cuantitativos discretos (doce vegetativos, cinco reproductivos) y 43 cuantitativos continuos (21 vegetativos, 22 reproductivos). La tabla 4.11 muestra algunos ejemplos de dichos caracteres. Se realizó un *PCA* sobre 80 individuos con caracteres morfológicos cuantitativos vegetativas solamente y con cuantitativos vegetativos y reproductivos en conjunto (Figuras 4.29 y 4.30). Además, sobre 80 individuos, se realizó un análisis de agrupamiento (empleando el algoritmo *UPGMA*) utilizando caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos cualitativos, y otro análisis con caracteres cualitativos y cuantitativos (Figuras 4.31 y 4.32).

Tabla 4.11. Valores de los eigen-vectores en las *PC1* y *PC2* de 14 caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos cuantitativos, usados en el *PCA* (considerando 80 *OTUs*)

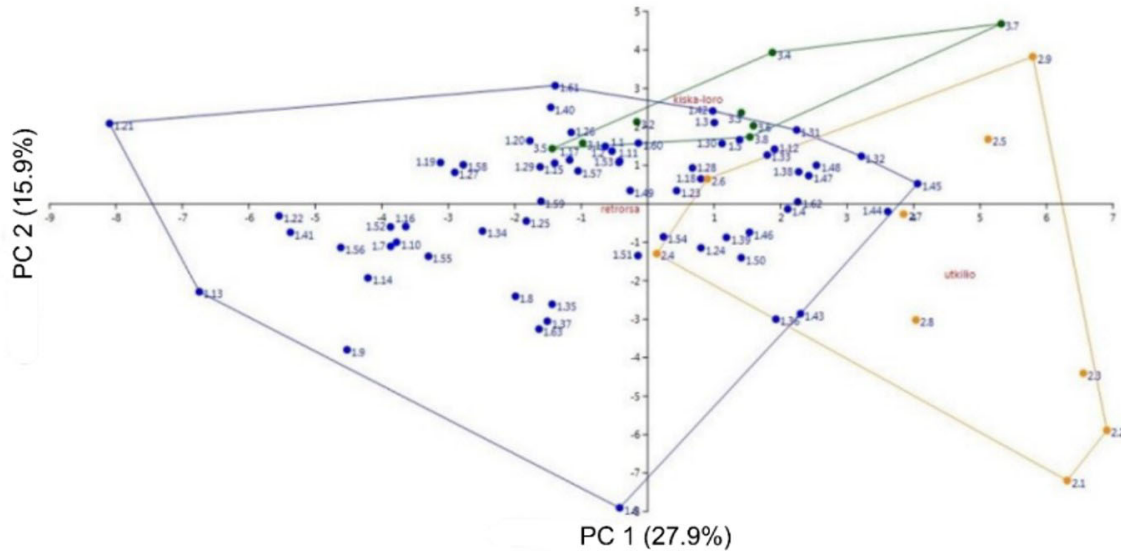
Variable o carácter	CP 1	CP 2
Número de areolas con espinas en artejo proximal (NaAPe)	0,60528	-0,57579
Número mínimo de espinas por areola en artejo proximal (NmeaAP)	0,28592	-0,63057
Número máximo de espinas por areola en artejo proximal (NMeaAP)	0,27715	-0,78644
Número de areolas con espinas en artejo medio (NaAMe)	0,5608	-0,54072
Número mínimo de espinas por areola en artejo medio (NmeaAM)	0,20594	-0,66633
Número máximo de espinas por areola en artejo medio (NMeaAM)	0,21384	-0,75578
Número mínimo de espinas por areola en artejo distal (NmeaAD)	0,25644	-0,5785
Número máximo de espinas por areola en artejo distal (NMeaAD)	0,2304	-0,70039
Número de semillas por fruto (NSF)	0,031492	0,55569
Ancho del artejo proximal (cm) AAP	0,83256	0,17474
Ancho del artejo medio (cm) AAM	0,82704	0,18139
Ancho del artejo distal (cm) AAD	0,78287	0,10856
Longitud del pericarpelo (mm) LP	0,32471	0,51698
Longitud del fruto (mm) LF	0,31826	0,57862

Sobre la base de la tabla 4.11 y figuras 4.29-32, responda:

- ¿Qué caracteres aportan más al *PC1* y al *PC2*?
- Observando las figuras 4.29 y 4.30 ¿Qué tipo de caracteres aportan a una mejor separación de los grupos, los que contemplan caracteres cuantitativos vegetativos solamente o caracteres cuantitativos vegetativos y reproductivos en conjunto? Explique.

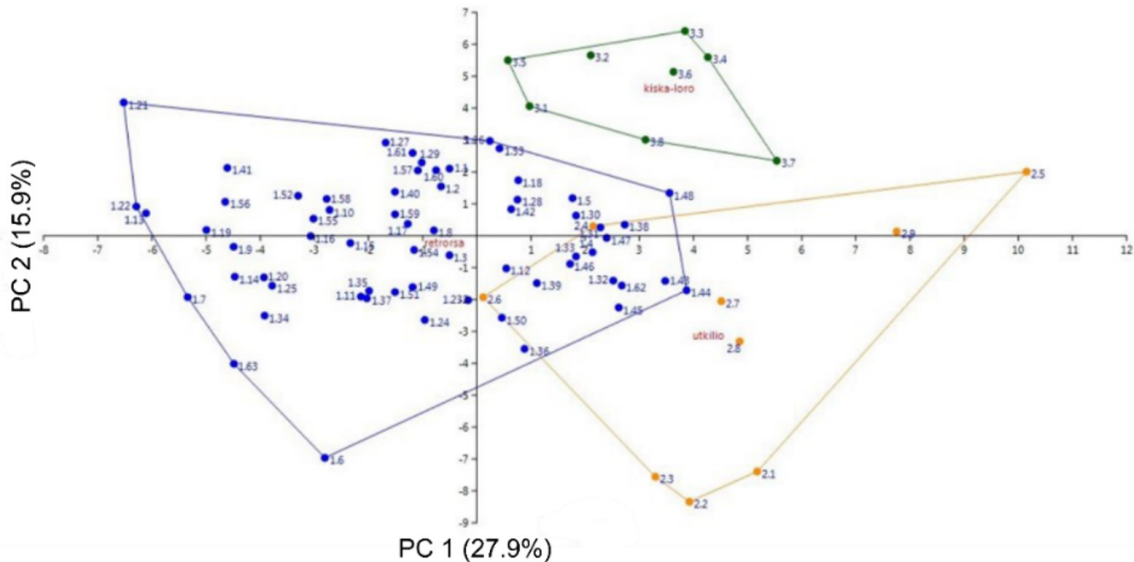
- c. ¿Las agrupaciones resultantes en las Figuras 4.31 y 4.32 se corresponden con las tres especies consideradas hasta el momento?
- d. ¿Existe congruencia entre los resultados de las dos técnicas empleadas? Explique.

Figura 4.29. ACP de 33 variables vegetativas cuantitativas.



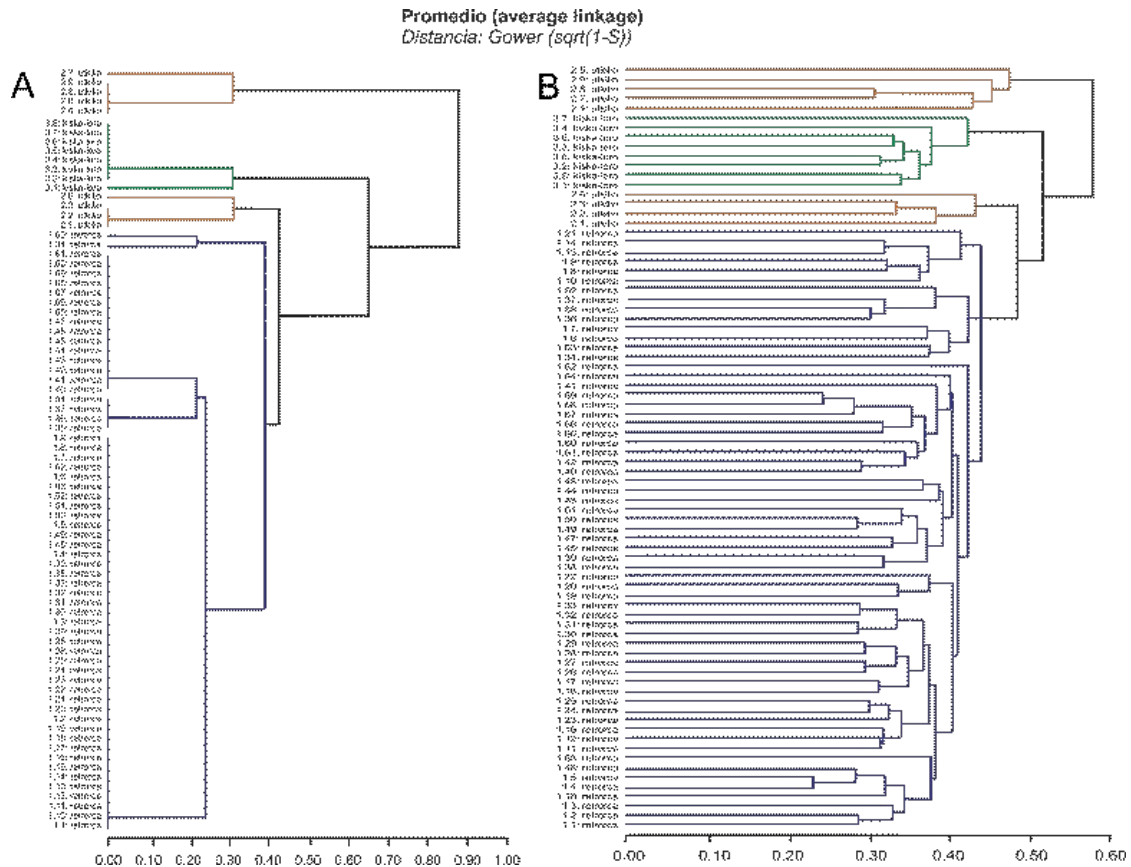
Nota. Adaptado de *Proyección de los individuos estudiados en relación a las componentes principales 1 y 2, resultado del ACP de 33 variables vegetativas cuantitativas sobre 80 individuos, de Oakley, 2019.* En azul: *Opuntia anacantha* var. *retrorsa*; naranja: *O. anacantha* var. *utkilio*; verde: *O. anacantha* var. *kiska-loro*, según la identificación previa de los especímenes. Las observaciones (individuos) se indican con puntos y número de OTU.

Figura 4.30. ACP de 60 variables morfológicas vegetativas y reproductivas cuantitativas.



Nota. Adaptado de *Proyección de los individuos estudiados en relación a las componentes principales 1 y 2, resultado del ACP de 60 variables morfológicas vegetativas y reproductivas cuantitativas sobre 80 individuos, de Oakley, 2019.* En azul: *Opuntia anacantha* var. *retrorsa*; naranja: *O. anacantha* var. *utkilio*; verde: *O. anacantha* var. *kiska-loro*, según la identificación previa de los especímenes. Las observaciones (individuos) se indican con puntos y número de OTU.

Figura 4.31. Análisis con caracteres cualitativos y cuantitativos.



Nota. Adaptado de UPGMA, de Oakley, 2019. Colores representan las especies y las observaciones (individuos) se indican con número de OTU e identificación previa de los especímenes: *Opuntia anacantha* var. *retrorsa* (azul), *O. anacantha* var. *utkilio* (naranja) y *O. anacantha* var. *kiska-loro* (verde). A) Análisis con caracteres morfológicos vegetativos y reproductivos cualitativos. B) Análisis con caracteres cualitativos y cuantitativos.

Sobre la base de la tabla 4.11 y figuras 4.29-31, responda:

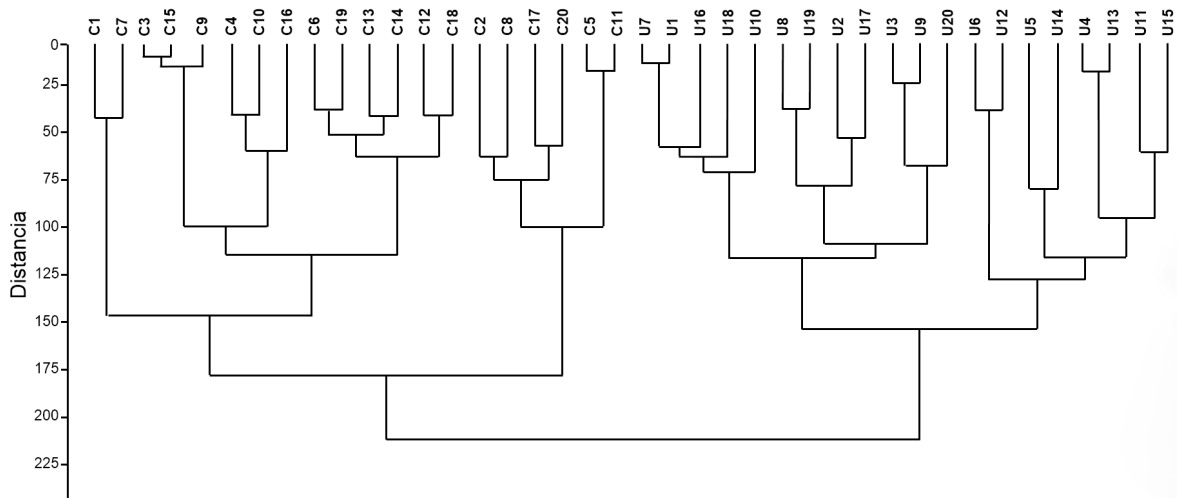
- ¿Qué caracteres aportan más al PC1 y al PC2?
- Observando las figuras 4.29 y 4.30 ¿Qué tipo de caracteres aportan a una mejor separación de los grupos, los que contemplan caracteres cuantitativos vegetativos solamente o caracteres cuantitativos vegetativos y reproductivos en conjunto? Explique.
- ¿Las agrupaciones resultantes en la figura 4.31 (A y B) se corresponden con las tres especies consideradas hasta el momento?
- ¿Existe congruencia entre los resultados de las dos técnicas empleadas? Explique.

Ejercicio 15

Las macroalgas *Crassiphycus corneus* (J. Agardh) Gurgel, J.N. Norris y Fredericq y *C. usneoides* (Mertens ex C. Agardh) Gurgel, J.N. Norris y Fredericq, se encuentran dentro de las Rhodophyta y presentan una considerable similitud morfológica y áreas de distribución solapadas, que hacen que la separación entre ambas especies resulte complicada. En este marco, se consideró hacer una evaluación morfométrica de algunos caracteres anatómicos para determinar una

posible discriminación entre las especies. Los resultados obtenidos se muestran a continuación en las Figuras 4.32 y 4.33 y Tabla 4.12.

Figura 4.32. Dendrograma

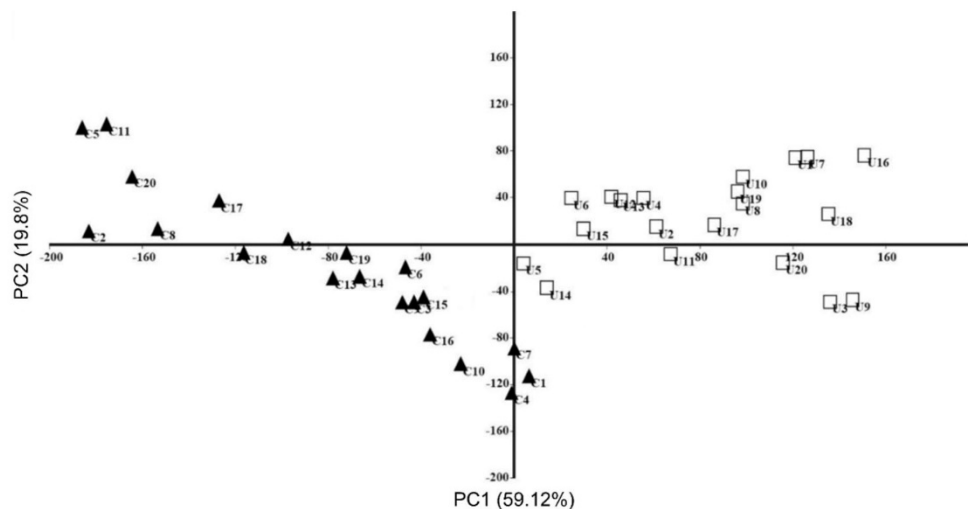


Nota. Adaptado de Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento bajo el índice de disimilitud de distancia euclidiana y el algoritmo UPGMA, de Vilchis et al., 2020. Basado en 24 caracteres tomados de 40 ejemplares de: *Crassiphycus corneus* (OTUs representadas con la letra c + número); y *C. usneoides* (OTUs representadas con la letra u + número).

A partir de los resultados observados en dicho análisis (Figuras 4.32 y 4.33 y Tabla 4.12) y teniendo en cuenta conceptos abordados en trabajos prácticos anteriores responda.

- ¿En qué categoría taxonómica se ubica el grupo Rhodophyta?
- ¿Cómo denominaría a las especies considerando el tipo de distribución geográfica?
- A partir de los resultados obtenidos en las figuras 4.32 y 4.33. ¿Considera que el análisis realizado fue de utilidad para discriminar a las especies estudiadas? Justifique
- ¿Alguno/s de los caracteres analizados podrían resultar más relevantes? Justifique.

Figura 4.33. PCA.



Nota. Adaptado Diagrama de los dos primeros componentes principales, obtenidos a partir de 24 variables morfométricas, de Vilchis et al., 2020. *Crassiphycus corneus* (□) y *C. usneoides* (▲).

Tabla 4.12. Caracteres, su ubicación en el talo del alga y los eigen valores obtenidos del PCA.

VARIABLES O CARACTERES DE LOS FRAGMENTOS DEL TALO MEDIDOS	Porción del talo	CP1	CP2	CP3
Diámetro mayor del talo	Apical	0,335	0,407	0,545
Diámetro menor del talo	Apical	0,337	-0,723	0,340
Diámetro mayor del talo	Media	0,615	0,090	-0,349
Diámetro menor del talo	Media	0,370	0,004	-0,355
Diámetro mayor del talo	Basal	0,256	0,422	0,342
Diámetro menor del talo	Basal	0,436	-0,350	0,194
Largo células corticales	Apical	0,006	0,012	0,004
Ancho células corticales	Apical	0,006	0,011	0,005
Largo células subcorticales	Apical	0,009	0,016	0,009
Ancho células subcorticales	Apical	0,008	0,013	0,018
Largo células medulares	Apical	-0,001	-0,013	0,040
Ancho células subcorticales	Media	0,017	0,023	0,014
Largo células medulares	Media	0,005	0,003	-0,038
Largo células corticales	Basal	0,018	0,027	0,012
Ancho células corticales	Basal	0,013	0,021	0,012
Largo células subcorticales	Basal	0,011	-0,008	-0,005
Ancho células subcorticales	Basal	0,007	0,000	0,000
Largo células medulares	Basal	0,013	0,006	-0,025
Ancho células medulares	Basal	0,023	0,009	-0,001

Nota. Adaptado de Eigenvalores obtenidos del análisis de componentes principales (CP) a partir de 24 medidas lineales de las especies *Crassiphycus corneus* y *C.*, de Vilchis et al., 2020.

Referencias

- Adams, D. C., Rohlf, F. J. y Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *The Italian Journal of Zoology*, 71, 5-16.
- Álvarez-Presas, M., Carbayo, F., Rozas, J. y Riutort, M. (2011). Land planarians (Platyhelminthes) as a model organism for fine-scale phylogeographic studies: understanding patterns of biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest hotspot. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 887-896.
- Arce, O. E., De Marco, N. E. y Santillán, M. R. (2009). Componentes principales y coordenadas principales: estudio comparativo basado en una aplicación a la taxonomía numérica. *Lilloa*, 46, 10-33.
- Bandelt, H. J., Forster, P. y Röhl, A. (1999). Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16(1), 37-48.
- Bookstein, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L. (1997). Landmark methods for forms without landmarks: Localizing group differences in outline shape. *Medical Image Anal*, 1, 225-243.

- Campbell, N. A. y Mahon, R. J. (1974). A multivariate study of variation in two species of rock crab of genus *Leptograpsus*. *Australian Journal of Zoology*, 22, 417-425.
- Cardini, A. (2019). Integration and modularity in procrustes shape data: Is there a risk of spurious results? *Evolutionary Biology*, 303, 2747-2765.
- Cattell, R. B. (1952). *Factor analysis: an introduction and manual for the psychologist and social scientist*. Harper: Oxford.
- Cavalli-Sforza L. L. y Edwards, A. W. (1967). Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American journal of human genetics*, 19, 233-257.
- Cheema, J. y Dicks, J. (2009). Computational approaches and software tools for genetic linkage map estimation in plants. *Briefings in Bioinformatics*, 10(6), 595-608.
- Crisci, J. V. y López Armengol, M. E. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Washington: Organización de los Estados Americanos.
- Díaz de Astarloa, J. M., Bezzi, S. I., González Castro, M., Mabrugaña, E., Hernández, D., Delpiani, S. M., Figueroa, D. E., Cousseau, M. B., Deli Antoni, M. Y. y Tringali, L. (2011). Morphological, morphometric, meristic and osteological evidence for two species of hake (Actinopterygii: Gadiformes: *Merluccius*) in Argentinean Waters. *Journal of Fish Biology*, 78(5), 1336-58.
- González Castro, M., Heras, S., Cousseau, M. B. y Roldán, M. I. (2008). Assessing species validity of *Mugil platanus* Günther, 1880 in relation to *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 (Actinopterygii). *Italian Journal of Zoology*, 75, 319-325.
- Guy, F., Brunet, M., Schmittbuhl, M. y Viriot, L. (2003). New approaches in Hominid Taxonomy: Morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 21, 198-218.
- Harrison, I. J. (2002). Mugilidae: mullets. En: K. Carpenter (Ed)., *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Vol. 2. Bony fishes part 1 (Acipenseridae to Grammatidae)*. FAO Species identification Guide for Fisheries purposes (pp. 1071-1085). Rome: FAO.
- Hernández, T., Canales, M., Caballero, J., Durán, A. y Lira, R. (2005) Análisis cuantitativo del conocimiento tradicional sobre plantas utilizadas para el tratamiento de enfermedades gastrointestinales en Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. Inci [online], 30(9), 17-27.
- Husson, F, Lê, S. y Pagès, J. (2017). *Exploratory multivariate analysis by example using R. and Hall/CRC. Boca Raton: CRC press*.
- James, F. C y McCulloch, C. E. (1990). Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or Pandora's box? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 129-166.
- Jansky S. H., Dempewolf H., Camadro E. L., Simon R., Zimnoch-Guzowska E., Bisognin D. A. y Bonierbale M. (2012). A Case for Crop Wild Relative Preservation and Utilization in Potato (*S. tuberosum* L.). *Crop Science*, 53, 746-754.
- Jolliffe. I. T. y Cadima, J. (2016). Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2065), 20150202.
- Kassambara, A. (2017). *Practical guide to principal component methods*. Marsella: STHDA.

- Konishi, T. (2020) Principal component analysis of coronaviruses reveals their diversity and seasonal and pandemic potential. *PLoS ONE*, 15(12), e0242954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242954>
- Konishi, T., Matsukuma, S., Fuji, H., Nakamura, D., Satou, N. y Okano, K. (2019). Principal Component Analysis applied directly to Sequence Matrix. *Scientific Reports*, 9(1), 1-13.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*. (3ª Edición). La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical ecology: developments in environmental modeling*. Amsterdam: Elsevier.
- Lemey, P., Salemi, M. y Vandamme, A. M. (2009). *The phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Marcus, L. F., Corti, M., Loy, A., Naylor, G. J. P. y Slice, D. E. (1996). *Advances in morphometrics*. New York: Springer Science & Business Media.
- McCune, J. M. (1991). Epstein-Barr virus associated lymphoproliferative disease in mice and men. *Laboratory investigation; a journal of technical methods and pathology*, 65(4), 377-380.
- Mercado-Salas, N. y Suárez-Morales, E. (2012). Morfología, diversidad y distribución de los Cyclopoida (Copepoda) de las zonas áridas del centro-norte de México. II. Eucyclopiniae y análisis biogeográfico. *Hidrobiológica: revista del Departamento de Hidrobiología*, 22, 99-124.
- Moss, W. (1968). Experiments with various techniques of numerical taxonomy. *Systematic Zoology*, 17(1), 31-47.
- Nei, M. (1972). Genetic Distance between Populations. *American Naturalist*, 106, 283-292.
- Nei, M. y Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 76(10), 5269-5273.
- Nei, M., Tajima, F. y Tatenno, Y. (1983). Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. *Journal of molecular evolution*, 19, 153-170.
- Núñez-Colín, C. A. y Escobedo-López, D. (2011). Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía Mesoamericana*, 22(2), 415-427.
- Oakley, L. (2019). Análisis de la variabilidad intraespecífica y de distribución de *Opuntia anacantha* Speng. (Cactaceae-Opuntioideae) en la Región Chaqueña Argentina (Tesis de maestría) UNR.
- Ospina González, J. C., Aliscioni, S. S. y Denham, S. S. (2013). Estudios taxonómicos en el género *Festuca* L. (Poaceae) de Argentina y Chile. Universidad de Concepción. *Gayana Botánica*, 70(1), 01-15.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Peña Cervera, M. A. (2020) Caracterización Morfológica y Comportamiento Reproductivo de Poblaciones de *Solanum brevicaule* del Parque Nacional Los Cardones, Salta, Argentina (Tesina de Grado). Universidad Nacional de Cuyo.

- Roch, S. (2010). Toward extracting all phylogenetic information from matrices of evolutionary distances. *Science*, 327(5971), 1376-1379.
- Rogers, J. S. (1972). Measures of genetic similarity and genetic distances. *Studies in Genet VII* 7213, 145-153.
- Rohlf, F. J. (1990). *Numerical taxonomy system of multivariate statistical programs*. Version 1.8. New York: State University at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. (1996). Morphometric spaces, shape components, and the effects of linear transformations. En L. F. Marcus, M., A. Corti, A. Loy y G. J. Naylor (Eds), *Advances in morphometrics* (pp. 117-129). New York: Plenum.
- Rohlf, F. J. y Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution*, 8(4), 129-132.
- Saitou, N. y Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4(4), 406-425.
- Sneath, P. H. y Sokal, R. R. (1973). *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. (1st Edition). San Francisco: W. H. Freeman.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. (1986). *Introducción a la bioestadística*. Barcelona: Reverte.
- Takezaki, N. y Nei, M. (1996). Genetic distances and reconstruction of phylogenetic trees from microsatellite DNA. *Genetics*, 144, 389-399.
- Tamura, K. y Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular biology and evolution*, 10, 512-526.
- Tamura, K., Nei, M. y Kumar, S. (2004). Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101, 11030-11035.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. y Kumar, S. (2007). MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24, 1596-1599.
- Testoni, D., y Villamil, C. (2014). Estudios en el género *Cortaderia* (Poaceae). I. Sistemática y nomenclatura de la sect. *Cortaderia*. *Darwiniana, Nueva Serie*, 2(2), 260-276.
- Thomson J. M. (1997). The Mugilidae of the world. *Memoirs of the Queensland Museum*, 41, 457-562.
- Toro Ibacache, M. V., Manriquez Soto, G. y Suazo Galdames, I. (2010). Morfometría Geométrica y el Estudio de las Formas Biológicas: De la Morfología Descriptiva a la Morfología Cuantitativa. *International Journal of Morphology*, 28(4), 977-990.
- Vogler, R. E., Beltramino, A. A., Gutiérrez-Gregoric, D. E., Peso, J. G., Griffin, M. y Rumi, A. (2012). Threatened Neotropical mollusks: analysis of shape differences in three endemic snails from High Paraná River by geometric morphometrics. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4), 1045-1052.

- Vilchis, M. I., Dreckmann, K. M., Quintanar, A. y Senties, A. (2020). Análisis morfométrico de las especies simpátricas del complejo *Crassiphycus corneus*-*C. usneoides* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. *Acta Botánica Mexicana*, 127, e1596.
- Yang, Z. y Rannala, B. (2012). Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, 13(5), 303-314.

CAPÍTULO 5

Sistemática Filogenética

Franco Barrile y Marina Lenguas Francavilla

Introducción

La sistemática biológica es la disciplina encargada del estudio de la diversidad de organismos y sus relaciones filogenéticas (Hennig, 1968), entendiendo por relaciones filogenéticas o cladísticas a aquellas entre grupos de taxones de acuerdo con un ancestro común. Estas relaciones de ancestralidad común se reflejan en la naturaleza en patrones jerárquicos de los taxones, los cuales pueden representarse mediante diagramas ramificados denominados **cladogramas** (Morone, 2013).

Términos y topología del cladograma

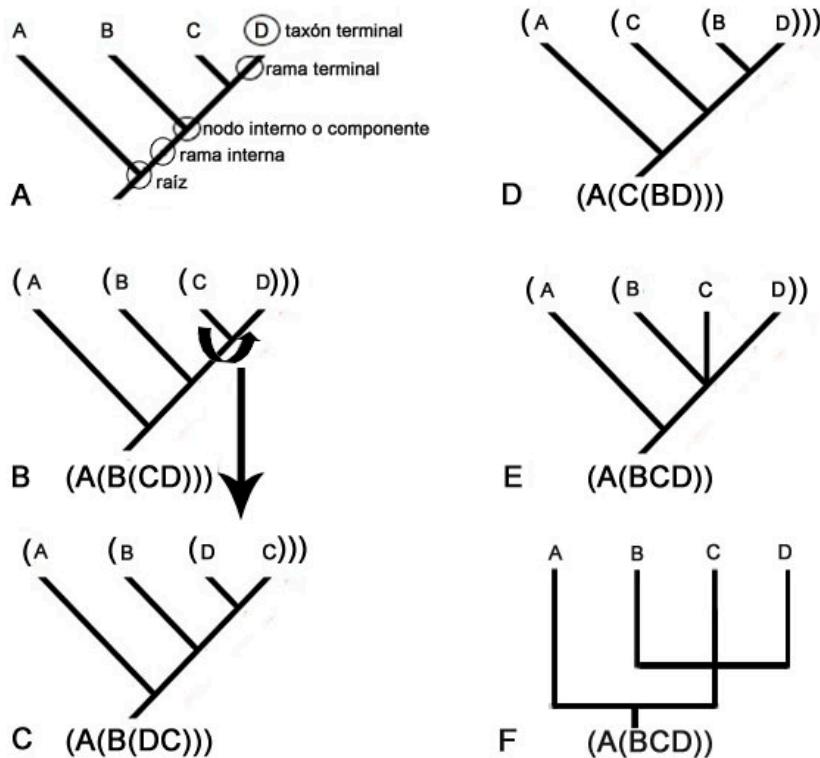
Para describir un cladograma se utilizan los siguientes términos (Figura 5.1 A): 1) **raíz** o nodo basal: base del cladograma; 2) **nodo interno** o componente: sitio de ramificación en el cual se conectan dos o más nodos internos o taxones terminales, y representan los ancestros hipotéticos, éstos pueden rotar sobre su eje sin alteración de la relación entre grupos (Figura 5.1 B y C); 3) **rama interna**: segmento que articula dos nodos internos; 4) **rama terminal o externa**: segmento que une nodos internos y taxones terminales; y 5) **taxón terminal**: unidades del análisis que contactan con un nodo interno o con la raíz, situándose en el extremo de una rama terminal.

Los cladogramas que poseen las mismas relaciones entre los taxones presentan igual **topología** (Figura 5.1 B y C), que es la forma en la que se ramifica un cladograma. Las ramificaciones a partir del ancestro común hipotético (nodo) pueden ser dicotómicas, es decir que surjan dos ramas (Figura 5.1 A-D) o politómicas con 3 o más ramas surgiendo a partir de un nodo en las cuales las relaciones entre los taxones terminales no se encuentran resueltas (Figura 5.1 E y F). Otra forma para expresar los cladogramas es la notación parentética en la cual se deben indicar cada grupo **monofilético** entre paréntesis (Figura 5.1 B-F).

Tipos de grupos y caracteres

Los patrones jerárquicos de relaciones entre los taxones pueden expresarse en clasificaciones biológicas donde cada taxón debe ser **monofilético** o **natural** (Figura 5.2). Los grupos monofiléticos incluyen al antecesor común al grupo y a todos sus descendientes, y están soportados por **sinapomorfias** las cuales son estados de carácter derivados compartidos debido

Figura 5.1. Cladogramas y sus partes.



A) Esquema de un cladograma y sus partes. (B-C) Cladogramas que presentan igual topología que el cladograma A, indicado con flecha curva la rotación del nodo sobre su eje. D) Cladograma con diferente topología respecto de B-C. E-F) Cladogramas con relaciones no resueltas (politomías). F) Otra forma gráfica de representar un árbol con igual topología que el E. La notación parentética se indica en cada uno de los árboles B a D.

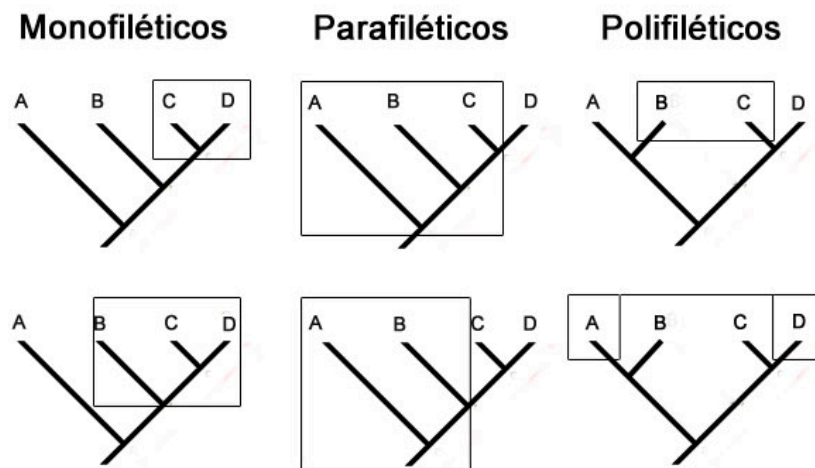
a una ancestralidad común (**similitud homóloga**). Dos o más grupos monofiléticos que evolucionan a partir de un ancestro común se denominan **grupos hermanos** (Hennig, 1966).

Los grupos **parafiléticos** (Figura 5.2) incluyen al ancestro común más próximo y algunos de sus descendientes. Los grupos parafiléticos están soportados por **simplesiomorfias** las cuales son estados de carácter primitivos compartidos por dos o más taxones de un mismo grupo. Los grupos **polifiléticos** incluyen taxones que tienen sus ancestros más próximos diferentes y están agrupados por **paralelismos** (caracteres homoplásicos) (Figura 5.2) (Kitching *et al.*, 1998). Los paralelismos son caracteres similares que evolucionan de manera independiente dentro de un grupo.

Homología

Para establecer relaciones de parentesco entre los organismos es necesario que los caracteres que se usen sean homólogos. Los estados de carácter homólogos se pueden rastrear en el ancestro común al grupo de taxones que lo poseen (Kitching *et al.*, 1998) o considerarse como una serie de transformación del estado de carácter. En este contexto es importante distinguir entre homología primaria y secundaria.

Figura 5.2. Ejemplos de grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos.



Homología primaria

La **homología primaria** se establece antes de realizar el análisis filogenético (similitud homóloga *a priori* del análisis) y se utilizan los siguientes criterios: 1) **similitud**, el cual asume que los estados homólogos presentan semejanza estructural, embriológica y topográfica (Wiley, 1981) y 2) **conjunción o no coexistencia**, el cual establece que dos estados homólogos no pueden encontrarse en el mismo organismo (Patterson, 1982).

En el caso particular de los datos moleculares la homología primaria se trata de una homología posicional. Se utiliza el criterio de similitud que se infiere a partir de un alineamiento en el cual se comparan dos o más secuencias del mismo o diferentes taxones, estableciéndose así la **homología posicional**. Cuando se comparan dos o más secuencias podemos hallar sitios **invariantes** y **variantes** (con sustituciones de bases y mutaciones de tipo *indel*). Las secuencias a alinear generalmente tienen diferente longitud y pueden existir distintos alineamientos dependiendo, del algoritmo que se use para alinear, la base de datos que se utiliza y del número de **gaps** que permitamos introducir, un **gap** puede corresponder tanto a una inserción como a una delección. El objetivo del alineamiento es conseguir alinear las posiciones homólogas minimizando el número de **gaps** y de sustituciones de bases. Es por ello que a las sustituciones y a los **gaps** se le asignan costos o penalizaciones. Si bien no existe un criterio único para establecer un costo para cada tipo de cambio los **gaps** reciben usualmente costos mayores ya que podrían

alinear cualquier tipo de secuencia y se trata de minimizarlos. Los distintos tipos de sustituciones pueden considerarse equitativamente asignándole un único costo, o debido a que las transiciones son más comunes que las transversiones, se podría asignar un costo diferencial para cada tipo. A continuación, se brinda un ejemplo de alineamientos alternativos entre un par de secuencias y el cálculo de costos asignados a cada tipo de cambio en cada alineamiento alternativo (modificado de Morrone, 2013):

Secuencia 1	TTCCGAATTTGGCT
Secuencia 2	TCGATTGCT
Alternativa 1	TTCCGAATTTGGCT T - - CGA- - TT- GCT
Alternativa 2	TTCCGAATTTGGCT TC - - - GATT- - GCT
Alternativa 3	TTCCGAATTTGGCT TC - - GA -TT----GCT

Cálculo para cada alternativa asignado un costo de 1 para las sustituciones y 2 para los *gaps*:

Alternativa 1	Sustituciones $0 \times 1 = 0$ <i>Gaps</i> $3 \times 2 = 6$ Costo final $0 + 6 = 6$
Alternativa 2	Sustituciones $2 \times 1 = 2$ <i>Gaps</i> $2 \times 2 = 4$ Costo final $2 + 4 = 6$
Alternativa 3	Sustituciones $2 \times 1 = 2$ <i>Gaps</i> $3 \times 2 = 6$ Costo final $2 + 6 = 8$

Homología secundaria

Para identificar la [homología secundaria](#) se requiere la realización de un análisis filogenético o [test de congruencia de los caracteres](#) (Kitching *et al.*, 1998). Una vez obtenidos el o los cladogramas de mayor simplicidad los caracteres que se expresan como sinapomorfías son considerados secundariamente homólogos. Si no superan el *test* de homología secundaria se expresan como paralelismos o reversiones.

En el caso de datos moleculares las secuencias que superan el *test* de homología secundaria se denominan [ortólogas](#), son resultantes de un evento de especiación y son las que se utilizan en sistemática filogenética. Las secuencias que no superan el *test* de homología secundaria se denominan [xenólogas](#), son producto de eventos de transferencia horizontal de genes, y reflejan parcialmente su historia.

Definiciones relativas a los caracteres en sistemática filogenética

Otros conceptos filogenéticos básicos a tener en cuenta al referirse a los estados de carácter son: 1) **estados homólogos** son aquellos que han superado los *test* de similitud, conjunción y congruencia (Kitching *et al.*, 1998); 2) **estados derivados o apomórficos** son los estados homólogos derivados de un estado anterior y entre los cuales se pueden distinguir las **sinapomorfias** y **autapomorfias**, éstas últimas a diferencia de las primeras, son estados de carácter derivados presentes en un único taxón; 3) **estados de carácter primitivos o plesiomórficos** son homólogos que se originan tempranamente y a partir de los cuales se originan los estados apomórficos. Las **simplesiomorfias** son estados de carácter plesiomórficos compartidos por dos o más taxones y 4) **estados no homólogos u homoplásicos** los cuales no superan el *test* de congruencia de caracteres. Dentro de estos se pueden diferenciar los **paralelismos** las cuáles son caracteres similares que evolucionan independientemente dentro de un taxón y las **reversiones**, apomorfias que se pierden secundariamente o revierten al estado plesiomórfico en uno o más taxones dentro de un clado.

Pasos de un **análisis filogenético**

Para realizar un análisis filogenético se deben seguir los siguientes pasos: 1- seleccionar el grupo a estudiar, **grupo interno o ingroup** y el **grupo externo u outgroup**; 2- seleccionar los caracteres, definir sus estados y establecer su homología; 3- enunciar y codificar los caracteres; 4- construir una matriz de datos de taxones (filas) por caracteres (columnas); 5- realizar la búsqueda de la o las hipótesis filogenéticas (los “árboles”) de acuerdo a la metodología seleccionada (*test* de homologías secundarias).

En un contexto histórico, la sistemática filogenética fue formulada por un entomólogo alemán (Willi Hennig, 1913-1976). El método propuesto por Hennig no incluía al grupo externo en el análisis y este solo era utilizado para polarizar los caracteres *a priori* del análisis. Actualmente, con las metodologías desarrolladas en la sistemática cuantitativa, el establecimiento de la polaridad *a priori* no es necesario y el grupo externo se analiza en conjunto con el grupo interno.

Determinar la **polaridad** de un carácter es identificar su estado plesiomórfico y su o sus estados derivados (para caracteres binarios o multiestado respectivamente), es decir establecer una dirección del cambio. Cuando la polaridad se establece *a priori* uno de los criterios utilizados es el de comparación con el grupo externo, otro criterio es el ontogenético (para mayor desarrollo ver Lanteri y Cigliano, 2006). Por convención los estados de carácter plesiomórficos se codificarán con 0 y él o los restantes estados con 1, 2 ,3 (Figura 5.3).

Figura 5.3. Matriz de datos de 6 taxones (A-F) y 5 caracteres binarios codificados y polarizados utilizando el criterio del grupo externo.

	1	2	3	4	5
OG	0	0	0	0	0
A	1	1	0	0	0
B	1	1	0	0	0
C	1	0	0	0	1
D	1	0	0	1	1
E	1	0	1	1	1
F	1	0	1	1	1

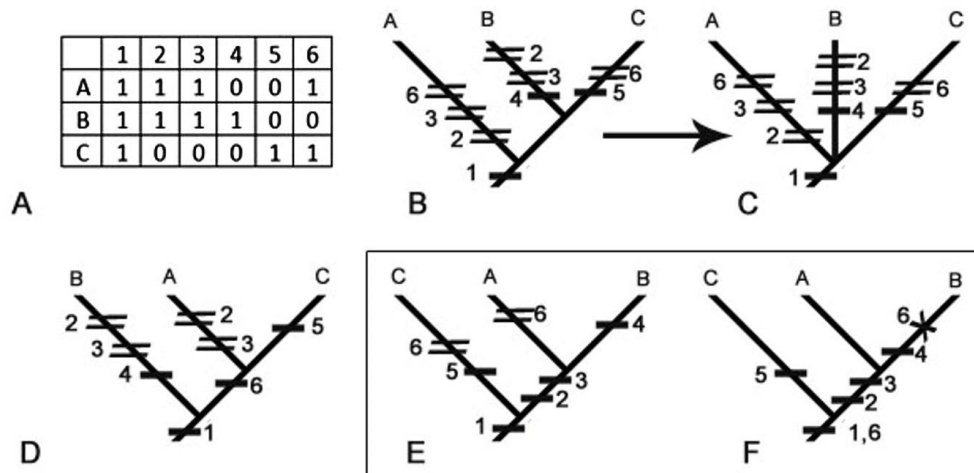
Principio de elección de hipótesis y métodos de construcción manual de cladogramas

El [principio de parsimonia](#) es un criterio general para la elección de hipótesis que compiten entre sí, plantea que la explicación más sencilla, la que tiene menor número de supuestos suele ser la correcta. Por lo tanto, el o los árbol/es que describen la evolución de un conjunto de caracteres utilizando la menor cantidad de cambios evolutivos o pasos es la o las hipótesis más probable.

Previo al desarrollo de las herramientas bioinformáticas actuales, los cladogramas se construían manualmente. Entre los métodos de construcción manual se incluían la enumeración implícita y la regla de inclusión/exclusión (Forey *et al.*, 1992). Cuando la construcción manual del cladograma se realizaba por [enumeración implícita](#) se buscaban todos los cladogramas resueltos posibles seleccionándose el más corto (Figura 5.4). El procedimiento solo se podía hacer con matrices muy chicas ya que, por ejemplo, para una matriz conformada por 5 a 7 taxones existen 150 y 10.395 cladogramas posibles respectivamente (Felsenstein, 1978).

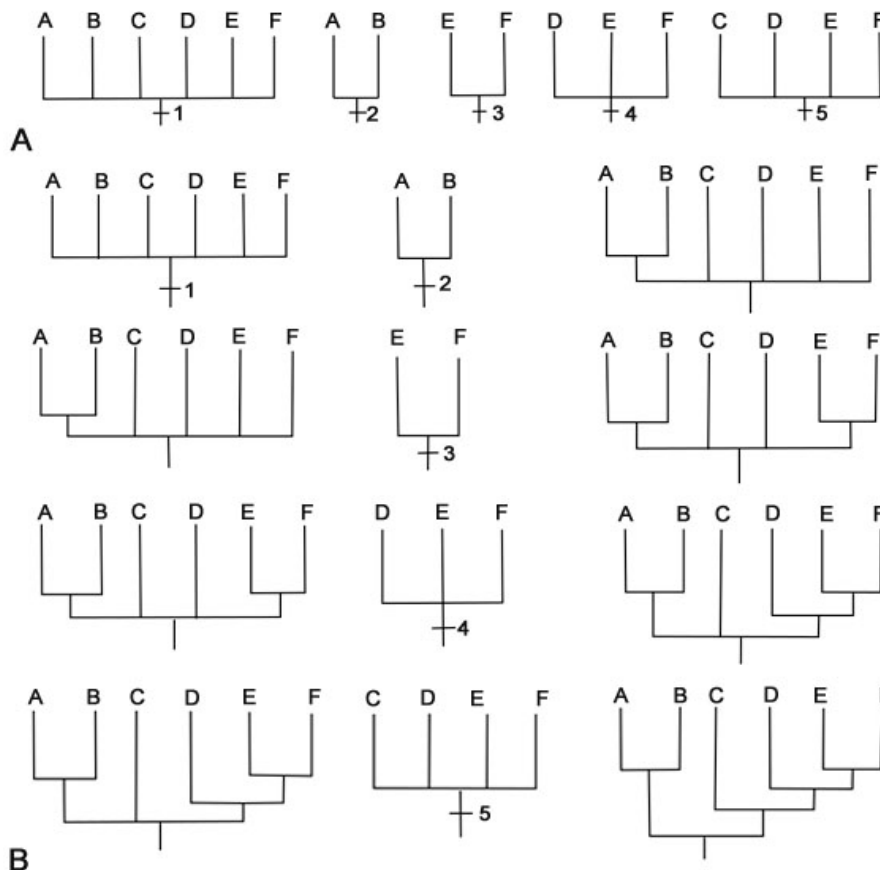
Cuando la construcción manual del cladograma se realizaba por [inclusión exclusión](#) a partir de la matriz de datos (Figura 5.3) se construían cladogramas para cada uno de los caracteres sinapomórficos compartidos por los taxones (Figura 5.5A). Luego se combinaban los cladogramas de caracteres con el objetivo de obtener la/las hipótesis filogenéticas más cortas. (Figura 5.5). En caso de que la información brindada por los cladogramas de caracteres sea conflictiva, es decir, propongan diferentes relaciones entre los taxones, se deben plantear todas las soluciones posibles y luego seleccionar, por el principio de parsimonia, la más simple o con menor número de homoplasias.

Figura 5.4. Enumeración implícita.



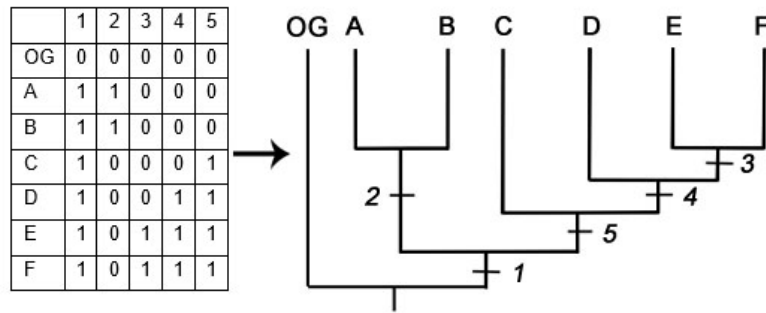
A) Matriz de datos de taxones A, B y C y seis caracteres. B, D, E) Tres cladogramas que expresan las diferentes relaciones entre los taxones. C) Forma correcta de expresar el árbol B (politomía) ya que no existe sinapomorfía del grupo BC. F) Cladograma con igual topología que E pero interpretando la evolución del carácter 6 de otro modo. Caracteres apomórficos —, paralelismos = y reversiones X. El recuadro indica los cladogramas de menor longitud.

Figura 5.5. Inclusión exclusión.



Nota. Adaptado de *Combinación de la información que aporta cada uno de los caracteres, para la obtención del cladograma óptimo o más "parsimonioso"*, donde se postulan patrones de relaciones congruentes, de Lanteri y Cigliano, 2006. A) Cladogramas de los cinco caracteres de la Figura 5.3 y B) Suma o combinación de los cladogramas de caracteres para obtener el cladograma óptimo o más parsimonioso.

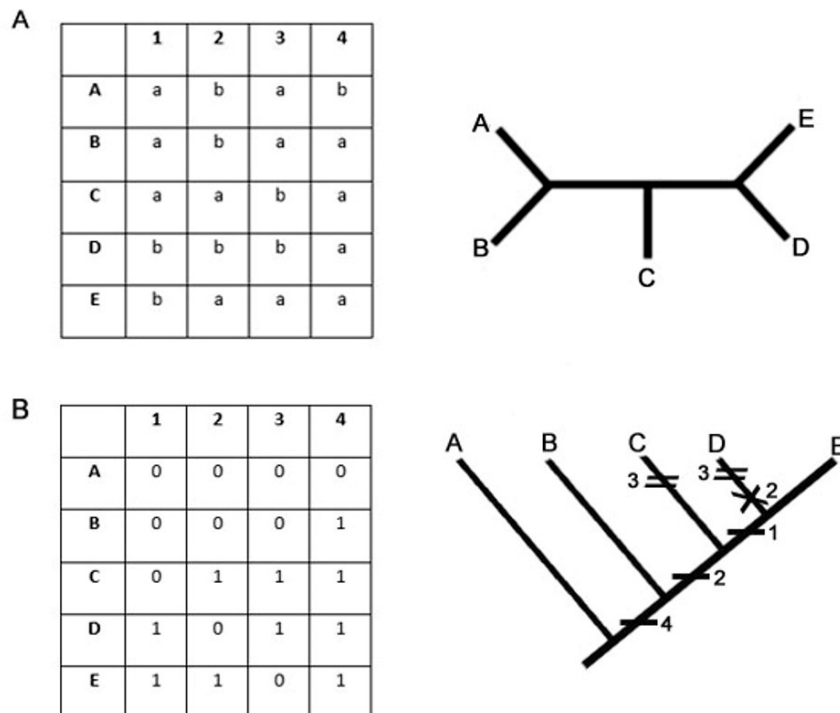
Figura 5.6. Matriz de datos de 6 taxones (A-F) y cladograma óptimo o más parsimonioso con el mapeo de los caracteres correspondientes.



Criterios de optimalidad o [modelos de parsimonia](#)

Existen algoritmos que consideran distintos esquemas para la transformación de los estados de caracteres, dentro de los cuales los más comunes son: 1) Parsimonia de Wagner o Farris o aditiva; 2) Parsimonia de Fitch o no-aditiva y 3) Parsimonia generalizada que permite combinar diferentes tipos de parsimonia en un mismo análisis (Schuh y Brower, 2009; Wiley y Lieberman, 2011). A diferencia de la argumentación hennigiana estos criterios no requieren información acerca de la polaridad de los caracteres ya que la mayoría de estos algoritmos construyen primero árboles no enraizados o *networks* (Figura 5.7A) y la polaridad se establece *a posteriori* al ubicar la raíz entre el grupo externo y el grupo interno (Nixon y Carpenter, 1993) (Figura 5.7B).

Figura 5.7. Criterio de optimalidad *a posteriori*.



A) A la izquierda matriz de datos de los taxones A-E por 4 caracteres y a la derecha *network* de los 5 taxones. B) Matriz de datos indicando el estado plesiomórfico (0) y el estado apomórfico (1) cuando se establece la raíz en el taxon A. Los caracteres apomórficos señalados con guion, los paralelismos con dos guiones y reversiones con cruz.

Los programas computacionales permiten tratar los caracteres como no ordenados o no aditivos o como ordenados o aditivos. En los primeros los estados del carácter no son ordenados en una secuencia (e.g. las bases nitrogenadas del ADN, o caracteres morfológicos), en cambio en los segundos los estados se ordenan en una secuencia determinada de cambio que puede ser lineal o ramificada. La decisión de tratar a los caracteres multiestado como ordenados o desordenados tiene impacto directo en los resultados y dicta la elección de un criterio de optimalidad o modelo de parsimonia.

Tipos de búsquedas de árboles

Existen diferentes tipos de algoritmos para calcular el o los cladogramas que reflejen las relaciones filogenéticas entre los taxones y se dividen principalmente en dos clases denominadas [búsquedas exactas](#) y [búsquedas heurísticas](#). El método de búsqueda a implementar depende del tamaño de la matriz, hasta 20-25 taxones y más de 20-25 respectivamente. Las búsquedas exactas aseguran hallar el o los árboles más cortos y existen dos algoritmos de búsqueda denominados [búsqueda exhaustiva o enumeración implícita](#) (para set de datos de hasta 11 taxones) y [branch and bound](#) (para set de datos que no superen los 20-25 taxones). La enumeración implícita consiste en encontrar todos los cladogramas posibles totalmente resueltos y luego seleccionar el más corto (Figura 5.7). El *branch and bound* parte de un árbol construido mediante el algoritmo de Wagner considerando su longitud como límite superior y luego incorpora taxones secuencialmente generando árboles parciales evaluando su longitud, descartando aquellos que superen la longitud del árbol de referencia y recuperando aquellos de menor longitud. Los algoritmos de búsqueda heurística se utilizan para matrices de mayor tamaño, no aseguran encontrar el cladograma de menor longitud y brindan soluciones aproximadas. Estos algoritmos están basados en un método de permutación de ramas a partir de un árbol inicial denominado *branch swapping*. Los más comunes son *Nearest Neighbor Interchange* (NNI), *Subtree Pruning and Re-grafting* (SPR) y *Tree Bisection Reconnection* (TBR). Varios programas computacionales permiten el uso de estos algoritmos para la construcción de cladogramas (e.g. PAUP, TNT, MEGA).

Ejercitaciones

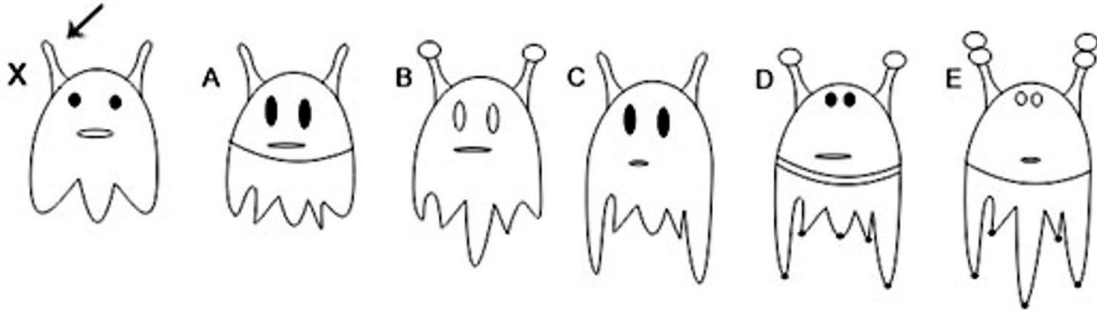
Ejercicio 1

En las profundidades del mar argentino se colectaron seis especies hipotéticas las cuales se ilustran en la figura 5.8. Con el objetivo de realizar un análisis filogenético se hizo un relevamiento de los caracteres y se consideró como grupo externo a la especie X.

- Para codificar correctamente los estados de los caracteres se debe primero establecer su homología ¿Qué criterios seguiría para establecer la homología primaria?

- b. Uno de los caracteres seleccionados es el tipo de antena. ¿Qué estados de carácter podría reconocer para el tipo de antena? ¿Qué tipo de carácter es?

Figura 5.8. Seis especies hipotéticas X-E (X corresponde al grupo externo).



La flecha indica las antenas.

En una reciente expedición se colectó un conjunto de ejemplares adultos, donde algunos individuos (Figura 5.9) exhibían una condición diferente a la hasta ahora conocida. Tras este hallazgo se mantuvieron vivos a los ejemplares en laboratorio y se realizó un estudio del desarrollo embrionario observando que las antenas filiformes y las antenas capitadas tienen orígenes embrionarios distintos.

Figura 5.9. Nueva especie F.



La flecha indica los dos tipos de antenas presentes en la especie.

- c. La evidencia aportada por la nueva especie, ¿modifica las conclusiones a las que se había llegado en relación con los estados de carácter de la antena? ¿Considera que la homología primaria del carácter estaba correctamente establecida? Justifique.

Ejercicio 2

A partir de las siguientes secuencias de nucleótidos:

Taxon 1 TGGATTGACAACCATGAA

Taxon 2 TGGTTGACAACCATGAA

Taxon 3 T G G A T T G A C A A C C G T A
 Taxon 4 T T G A C A A C C G T
 Taxon 5 T C G A C T C A A T T G T G

- Proponga dos alineamientos alternativos de las secuencias correspondientes a los taxones 2 al 5, con respecto a la secuencia del taxón 1 de manera de establecer la homología primaria entre dichas secuencias.
- Aplice distintos criterios para la asignación de costos a las sustituciones y *gaps* y elija una de las opciones de alineamiento. Justifique su elección. Las posiciones que se encuentran sin bases al final de las secuencias luego de alinear dos o más de ellas no deben considerarse como *gaps* sino como datos faltantes producto del proceso de secuenciación.

Ejercicio 3

Entre las formas más comunes de parásitos que afectan al hombre y a los animales domésticos se encuentran las especies de Cestodea (Platyhelminthes) del género *Taenia* L. 1758.

- Ingrese a GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y descargue las secuencias en formato FASTA del gen de la subunidad I de la citocromo c oxidasa de las siguientes especies del género: *Taenia arctos* (JF261319), *Taenia crassiceps* (AB033411), *Taenia hydatigena* (AB033410), *Taenia serialis* (AM503319), *Taenia solium* (DQ202385), *Taenia taeniaeformis* (AB221484) y *Taenia saginata* (AB033409).
- Genere un alineamiento múltiple de las secuencias del gen utilizando el programa MEGA-X ([Anexo 2](#)). ¿Al alinear las secuencias está estableciendo algún tipo de homología?, si es así de qué tipo.
- Compare e indique teniendo en cuenta como secuencia de referencia a la especie *Taenia saginata* los sitios invariantes, variantes y dentro de estos últimos indicar tipo de sustitución de bases entre la posición 467 a la 504. ¿Algún tipo de sustitución es más frecuente? Justifique. Para hallar el número de las posiciones en el alineamiento se debe realizar un click sobre una base determinada y observar el recuadro en el margen inferior izquierdo denominado Site.

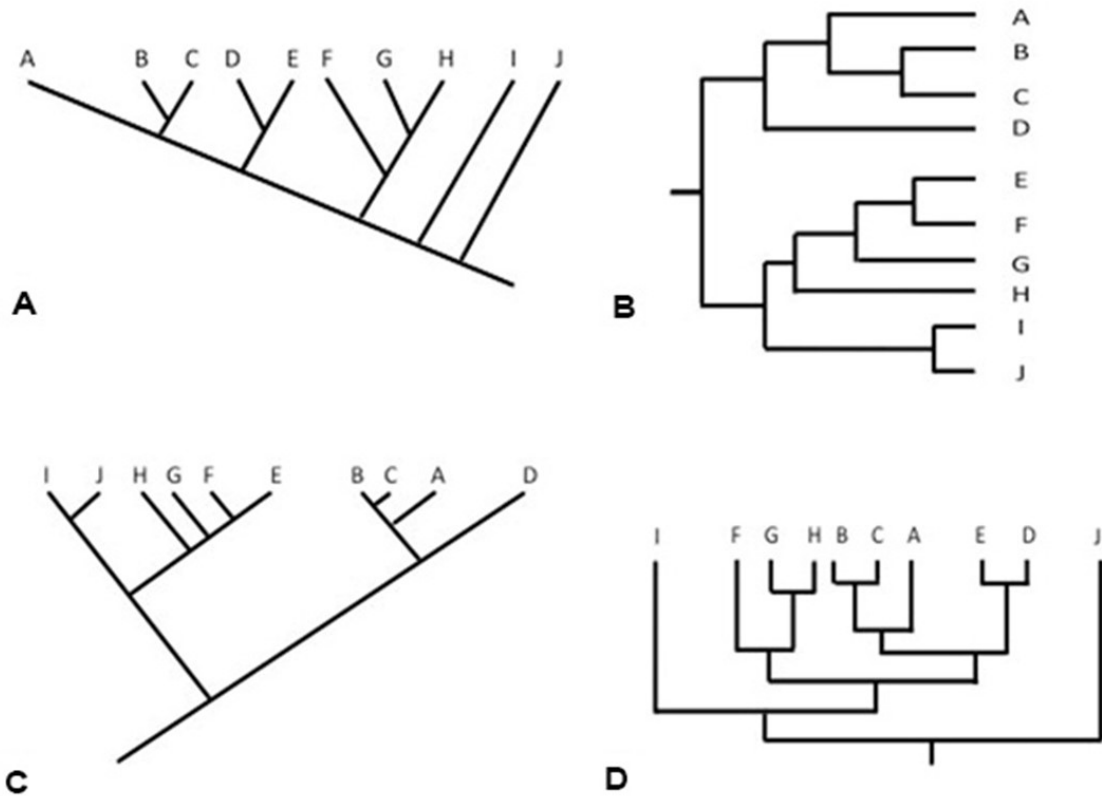
Ejercicio 4

A partir de los cladogramas A al D representados en la figura 5.10:

- Identifique cuales muestran las mismas relaciones filogenéticas entre los taxones y represente dichas relaciones en forma de notación parentética.

- b. ¿Cuál es el grupo hermano de F en cada uno de los cladogramas? ¿Y cuál es el grupo hermano del clado formado por los taxones BC? ¿Es posible identificar el grupo hermano del clado formado por los taxones ED en todos los cladogramas? Justifique su respuesta.
- c. Señale la raíz en cada uno de los cladogramas.
- d. Los taxones G y H comparten, de modo exclusivo, el estado 1 del carácter binario X. Mapee el estado 1 en todos los cladogramas e indique si dicho carácter supera el *test* de congruencia en cada caso. En caso de comportarse como una homoplasia, indique de qué tipo se trata.

Figura 5.10. Cladogramas de diez taxones hipotéticos A-J.

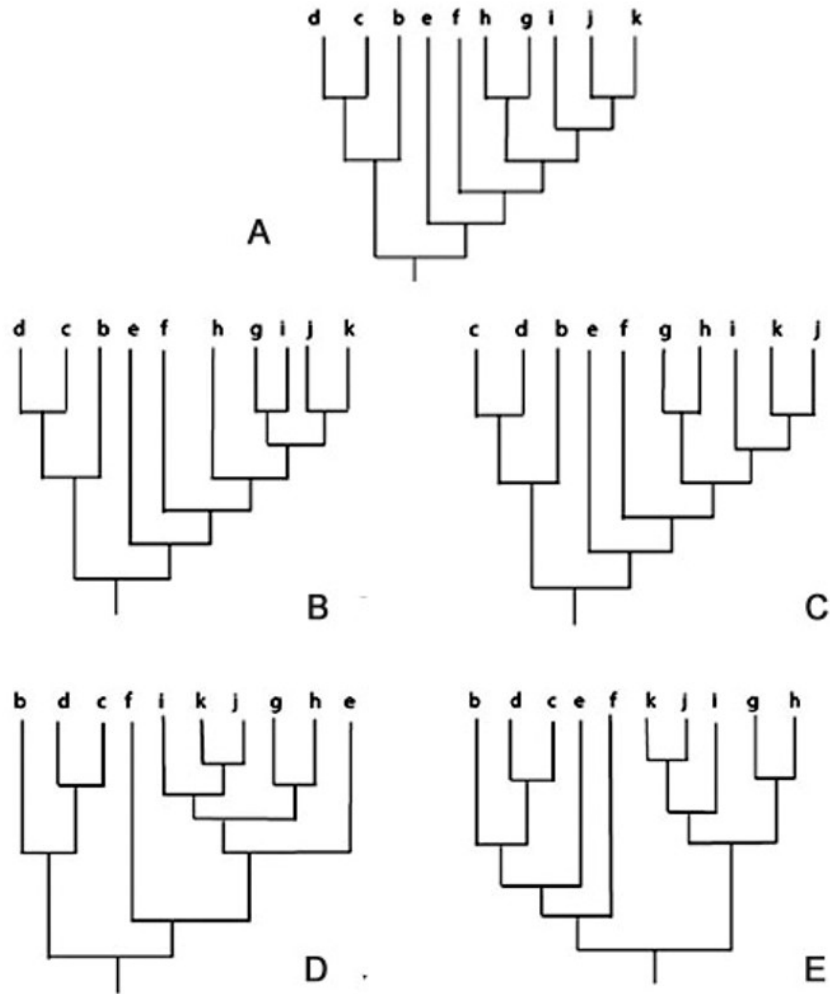


Ejercicio 5

Considerando el árbol A de la Figura 5.11:

- a. ¿Cuál/es de los árboles (B-E) tiene/n igual topología que A?
- b. Haga clic aquí para escribir texto. ¿Cuáles serían los cambios mínimos necesarios en cada uno de los cladogramas para que sus topologías sean congruentes con las del A?
- c. ¿Alguno de los árboles de la figura 5.11, diferentes a A, puede hacerse idéntico a él mediante un cambio en la posición de la raíz?, ¿cuál/es?, ¿qué cambio/s?

Figura 5.11. *Hipótesis filogenéticas de diez taxones hipotéticos (b-k).*

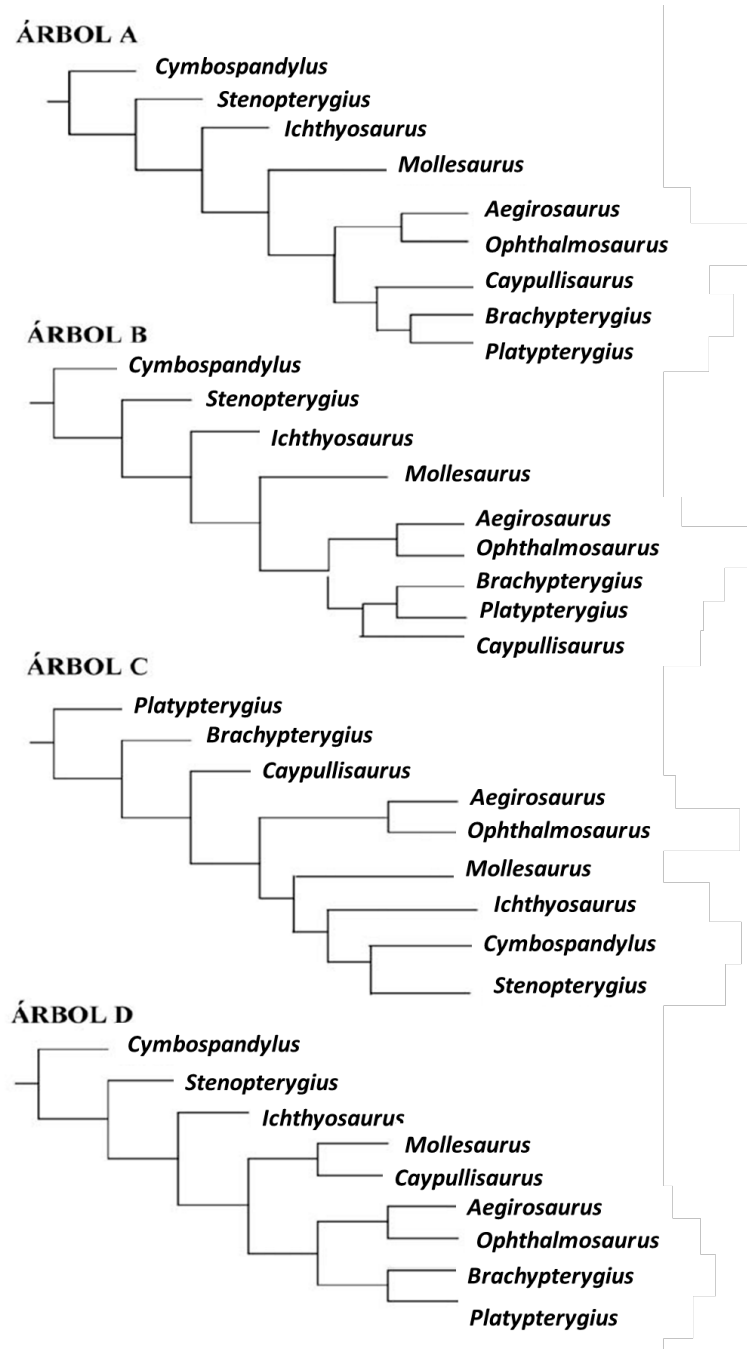


Ejercicio 6

Sobre la base de un análisis cladístico de nueve taxones de ictiosaurios se obtuvo el árbol A (Figura 5.12). Tres análisis cladísticos sobre el mismo grupo de reptiles habían sido publicados anteriormente y sus resultados se resumen en los árboles B, C y D (Figura 5.4).

- Compare los resultados (topologías) de estos cuatro estudios e indique si existen o no coincidencias entre ellos, señalando los grupos monofiléticos compartidos entre el árbol A y los árboles B, C y D.
- Indique sobre los dibujos los cambios mínimos necesarios para que los árboles B, C y D, coincidan con el árbol A. ¿Algunos de estos cambios implican un cambio de raíz?

Figura 5.12. Diferentes hipótesis filogenéticas de nueve taxones de ictiosaurios.

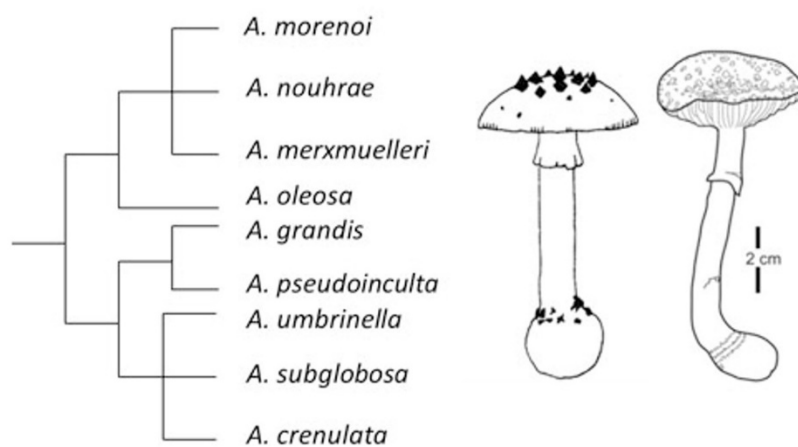


Ejercicio 7

El cladograma de la figura 5.13 muestra las relaciones filogenéticas entre nueve especies de hongos basidiomicetes pertenecientes al género *Amanita* Persoon 1797.

- Dibuje todos los cladogramas posibles resolviendo solo la politomía del clado formado por *A. umbrinella*, *A. subglobosa* y *A. crenulata*. Escriba en notación parentética el cladograma original y los que tienen las politomías resueltas.
- Amanita umbrinella* y *A. crenulata* comparten el estado 1 del carácter binario X. Mapee dicho estado en todos los cladogramas obtenidos en el punto 1 e indique su estatus, es decir si el carácter es homólogo y homoplásico.
- ¿Las especies *A. umbrinella*, *A. subglobosa* y *A. crenulata* conforman un grupo monofilético? Justificar.
- ¿Cuál es el grupo hermano de *A. oleosa*?

Figura 5.13. Hipótesis filogenética de nueve especies de *Amanita*.

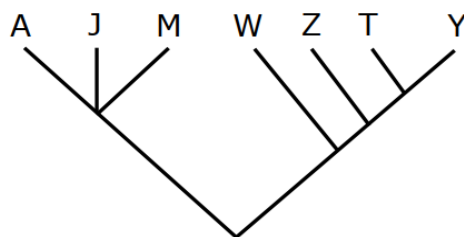


Nota. Adaptado de *Filogenia del género Amanita*, de Sanmee et al., 2008. A la derecha se muestran ilustraciones de los cuerpos fructíferos de *A. crenulata* y *A. subglobosa*.

Ejercicio 8

A partir del cladograma de la figura 5.14 dibuje todos los cladogramas completamente resueltos, e indíquelos en notación parentética. Los taxones J y M comparten el estado 1, de modo exclusivo, para el carácter binario X, mapee dicho estado en cada hipótesis, mencione el estatus del mismo y como puede interpretarlo.

Figura 5.14. Cladograma de 7 taxones hipotéticos.



Ejercicio 9

- a. Mapee los estados apomórficos de los seis caracteres de la siguiente matriz en las hipótesis filogenéticas I a V que se presentan en notación parentética.
- b. Señale que caracteres se mapean como homoplasias y elija la hipótesis de mayor simplicidad. Recuerde colapsar las ramas que no estén soportadas por ningún carácter.

- I. ((A(BC))((DE)F)) II. (((AB)C)(D(EF)))
 III. (((((AB)C)D)E)F) IV. (((BA)(CD))(EF))
 V. (((AB)C)((DE)F))

	1	2	3	4	5	6
A	0	1	0	1	0	0
B	0	1	0	1	1	0
C	0	0	1	1	1	0
D	1	0	1	0	0	1
E	1	0	0	0	0	1
F	1	0	0	0	0	0

Ejercicio 10

Sobre la base de la siguiente matriz de datos de tres taxones (A, B y C) por seis caracteres:

	1	2	3	4	5	6
A	1	1	1	1	0	1
B	1	1	0	0	1	0
C	1	0	0	1	0	1

- a. Plantee todas las hipótesis de relaciones genealógicas posibles.
- b. Vuelque los caracteres en las mismas.
- c. Señale qué caracteres producen homoplasias y elija la hipótesis de mayor simplicidad.

Ejercicio 11

En la figura 5.15 se ilustran ocho especies hipotéticas de turbelarios comensales (Platyhelminthes). Las especies constituyen un grupo monofilético.

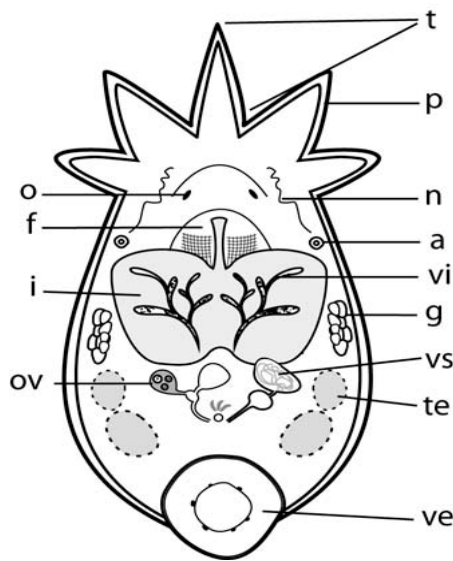
Figura 5.15. *Turbelarios hipotéticos.*



Nota. Reproducido de *Turbelarios hipotéticos comensales de crustáceos dulciacuícolas*, de Fernández et al., 2013. Se trata de organismos hermafroditas, con un intestino en forma de bolsa.

- a. Utilizando las figuras 5.15 y 5.16 como referencia, codifique los caracteres con sus estados de la siguiente lista. Utilice el taxón A (grupo externo) para establecer la polaridad de los caracteres a “*priori*”. Vuelque la información en una matriz de taxones por caracteres.

Figura 5.16. Estructuras características de los turbelarios hipotéticos.



REFERENCIAS

- a: ampolla excretora
- f: faringe
- g: glándulas
- i: intestino
- n: nefridio
- o: ojo
- ov: ovario
- p: pared del cuerpo
- t: tentáculo
- te: testículo
- ve: ventosa
- vi: vitelarios
- vs: vesícula seminal

Nota. Reproducido de Diagrama explicativo de algunas estructuras características de los turbelarios hipotéticos, de Fernández et al., 2013.

Lista de caracteres y estados

1. PRESENCIA DE AMPOLLA EXCRETORA

- Ausente
- Presente

2. MUSCULATURA DE LA FARINGE

- Angosta (sin musculatura)
- Ancha (con musculatura)

3. PRESENCIA DE GLÁNDULAS

- Ausente
- Presente

4. PRESENCIA DE NEFRIDIOS

- Ausente
- Presente

5. PRESENCIA DE OJOS

- Presente
- Ausente

6. COMPLEJIDAD DEL OVARIO

- Simple
- Multiloculado

7. ESTRUCTURA DE LA PARED DEL CUERPO

- Simple
- Doble

8. NÚMERO DE TENTÁCULOS

- Cinco
- Siete

9. NÚMERO DE TESTÍCULOS

- Dos
- Tres
- Cuatro

10. PRESENCIA DE VENTOSA

- Ausente
- Presente

11. PRESENCIA DE VITELARIOS

- Ausentes
- Presentes

12. PRESENCIA DE VESÍCULA SEMINAL

- Presente en contacto con el intestino
- Presente no en contacto con el intestino
- Ausente

- b. Obtenga un cladograma aplicando la regla de inclusión/exclusión.
- c. Describa el cladograma, reconozca los grupos monofiléticos y escribirlo en notación parentética.
- d. Señale las homoplasias, autapomorfías y sinapomorfías del cladograma.

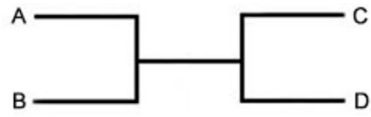
Ejercicio 12

En la figura 5.17 se ilustra un árbol no enraizado de cuatro taxones (A-D) y la matriz de datos correspondiente. Dicha matriz incluye cuatro caracteres doble estado, cuya polaridad no ha sido establecida a “*priori*”, de modo que los estados “a” y “b” representarán los códigos “0” (estado plesiomórfico) y “1” (estado apomórfico) o viceversa, dependiendo de la posición de la raíz.

- a. Construya todos los árboles con raíz posibles, utilizando para ello cada uno de los taxones terminales del árbol no enraizado (*network*) de la figura 5.17 y mapee en cada uno los caracteres.
- b. ¿Algunos de estos árboles presentan ramas no soportadas por caracteres? En este caso, ¿cómo representaría las relaciones entre dichos taxones?
- c. Entre todas las opciones de enraizamiento posibles, ¿cuál es la hipótesis más óptima de acuerdo con la evidencia que brindan los caracteres?

Figura 5.17. Matriz de datos y árbol no enraizado de cuatro taxones (A-D).

	1	2	3	4
A	a	a	a	b
B	a	b	a	a
C	a	b	b	a
D	b	b	b	a



Ejercicio 13

Taxones mono, para y polifiléticos

Sobre la base de los siguientes árboles escritos en notación parentética

A - (A (((B C) D) (E (F (G H))))))

B - (A ((((B G) D) (E (F (C H)))))))

C - (A (((((B C) D) E) (F (G H)))))

a. Dibuje los cladogramas.

b. Complete el siguiente cuadro:

Grupo	Monofilético	Parafilético	Polifilético
BD			
BCD			
HGF			
BG			
EF			
CHF			
BGH			
BDEFG			

Ejercicio 14

Topología y tipos de grupos

Dado el siguiente cladograma: ((c(ab))(d((ef)(gh))))

- Dibuje el cladograma.
- Indique cuáles de los siguientes grupos son monofiléticos: defgh; efgh; fgh; ef; abc y abcd.
- ¿Cuáles de los grupos mencionados en el inciso 2 son monofiléticos si el árbol se enraíza en el taxón c?
- ¿Cuáles de los grupos mencionados en el inciso 2 son monofiléticos si el árbol se enraíza en el taxón g?
- ¿Cuáles de los grupos mencionados en el inciso 2 son monofiléticos si el árbol se enraíza en el taxón e?

Referencias

- Felsenstein, J. (1978). The number of evolutionary trees. *Systematic Zoology*, 27, 27-33.
- Fernández, M. S., Brusa, F., Damborenea, M. C., Dellapé, P. M. y Gallardo, F. E. (2013). *Introducción a la Taxonomía. Manual de ejercitaciones. (1ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Forey, P. L., Humphries, C. J., Kitching, I. J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. y Williams, D. M. (Eds.). (1992). *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford: Clarendon Press.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois.
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una Sistemática Filogenética*. Buenos Aires: Editorial Universitaria de Buenos Aires.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J. y Williams, D. M. (1998). *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. The Systematics Association Publication No. 11. New York: Oxford University Press Inc.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones. (3ª Edición)*. La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones. (1ª Edición)*. México D.F.: UNAM, Facultad de Ciencias.
- Nixon, K. C. y Carpenter, J. M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9, 413-426.
- Patterson, C. (1982). Morphological characters and homology. En: K.A. Joysey (Ed.), *Problems of Phylogenetic Reconstruction* (pp. 21-74). London: Academic Press.
- Sanmee, R., Tulloss, R. E., Lumyong, P., Dell, B. y Lumyong, S. (2008). Studies on *Amanita* (Basidiomycetes: Amanitaceae) in Northern Thailand. *Fungal Diversity*, 32, 97-123.
- Schuh, R. T. y Brower, A. B. Z. (2009). *Biological systematics: Principles and Applications. (2nd. Edition)*. Ithaca: Cornell University Press.

Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. New York: John Wiley & Sons.

Wiley, E. O. y Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics* (2nd Edition). Hoboken: Wiley-Blackwell.

CAPÍTULO 6

Parámetros del árbol. Optimización. Consenso. Medidas de soporte

Eugenia Minghetti y Martina Eugenia Pocco

Parámetros del árbol

Una vez que se obtuvo el/ los árbol/es más parsimonioso/s se suele calcular algún tipo de medida que permita evaluar el ajuste de los caracteres a dicho/s árbol/es, y que a su vez permita compararlo con otras posibles hipótesis. Este conjunto de medidas se denomina **parámetros del árbol**, y entre ellos se destacan: **longitud del árbol**, **índice de consistencia** e **índice de retención**.

1. Longitud del árbol

Se define como la cantidad total de pasos del árbol (Farris, 1970) y se calcula **sumando el número de transformaciones de todos los caracteres**. Este parámetro es el más sencillo y rápido para evaluar de forma general el ajuste de los caracteres a un árbol dado. A mejor ajuste de los caracteres, menor número de homoplasias se requerirán.

2. Índice de consistencia (ic)

Fue propuesto por Kluge y Farris (1969) como un índice para medir el grado en que los **árboles son consistentes con los datos usados en su construcción**. Su valor **varía entre 0 y 1**, acercándose a 1 cuando no hay transformaciones “extras” en los caracteres, y tendiendo a 0 al aumentar el número de homoplasias.

Debido a que es afectado por las autapomorfías y los caracteres invariantes (Forey *et al.*, 1992) conviene excluirlos al calcular este índice.

Se puede calcular para cada carácter independientemente:

$$ic = m/s$$

siendo **m** la cantidad mínima de cambios posibles para cada carácter, y **s** el número de cambios de cada carácter registrado en el árbol dado.

También se puede calcular para todo el árbol:

$$IC = M/S$$

donde **M** es la sumatoria de **m** de todos los caracteres, y **S** es la sumatoria de **s** (equivalente a la longitud del árbol).

3. Índice de retención (ir)

Fue propuesto por Farris (1989) con el objetivo de **diferenciar entre similitudes debidas a homologías de similitudes generadas por homoplasias**, es decir, **sinapomorfías reales de sinapomorfías aparentes** respectivamente. Estas últimas corresponden a estados de carácter expresados como homoplasias en un árbol que justifican grupos monofiléticos.

Cuando todas las similitudes se deben a homologías el valor de este índice es igual a 1, decreciendo a medida que las similitudes por homoplasias aumentan. En el caso de caracteres no informativos (autapomorfías o sinapomorfías basales⁸), el valor del ir es indeterminado.

Al igual que el índice de consistencia se puede calcular para cada carácter independientemente:

$$ir = \frac{(g - s)}{(g - m)}$$

donde **g** es el número máximo de transformaciones posibles de un carácter.

Y también para el árbol:

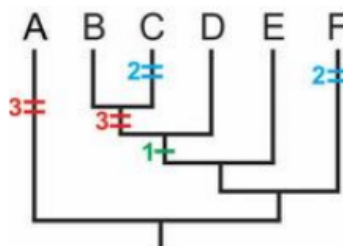
$$IR = \frac{(G - S)}{(G - M)}$$

siendo **G** la sumatoria de **g** de todos los caracteres.

De un modo práctico, el valor de **g** para cada carácter se puede obtener a partir de la matriz identificando el estado que menos veces aparece, y el número de veces que ese estado se encuentra presente será el valor de **g**.

Ejemplo cálculo de ic e ir para tres caracteres:

	1	2	3
A	0	0	1
B	1	0	1
C	1	1	1
D	1	0	0
E	0	0	0
F	0	1	0



Carácter 1:
-ci: 1/1 = 1
-ri: (3-1)/(3-1) = 2/2 = 1

Carácter 2:
-ci: 1/2 = 0.5
-ri: (2-2)/(2-1) = 0/1 = 0

Carácter 3:
-ci: 1/2 = 0.5
-ri: (3-2)/(3-1) = 1/2 = 0.5

⁸ Son aquellas sinapomorfías de todo el grupo en estudio.

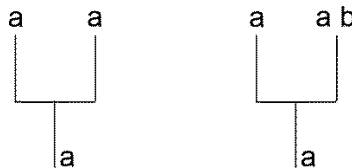
Optimización de caracteres

Consiste en **asignar un estado definitivo de carácter a cada nodo interno/ancestro hipotético** en el/los árbol/es más parsimonioso/s, lo que permite comprender la evolución de los caracteres (Wiley y Lieberman, 2011). La optimización de caracteres permite, por ejemplo, analizar el origen de caracteres adaptativos, es decir, estudiar la secuencia de transformación de un carácter adaptativo y los cambios ambientales que habrían acompañado esta transformación (Wenzel y Carpenter, 1994). También es un procedimiento muy utilizado para analizar la evolución de patrones de comportamiento en animales (caracteres etológicos), siendo posible determinar por ejemplo, si la aparición de determinados caracteres morfológicos facilitó la evolución de cierto tipo de comportamiento.

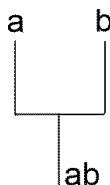
El **procedimiento de optimización** de los caracteres sobre un cladograma, es decir la asignación de los estados de caracteres a los nodos del cladograma, se realiza de acuerdo con un criterio de simplicidad previamente establecido, por ejemplo Parsimonia de Wagner (ver ejemplo en la Figura 6.1).

Básicamente consiste en dos pasos:

1. **Lectura hacia abajo:** desde los taxa terminales hacia la raíz del cladograma. A cada nodo interno se le asigna el/los estado/s compartido/s por los taxones hermanos:
 - Si ambos comparten el mismo estado o uno de ellos, el nodo tendrá dicho estado.



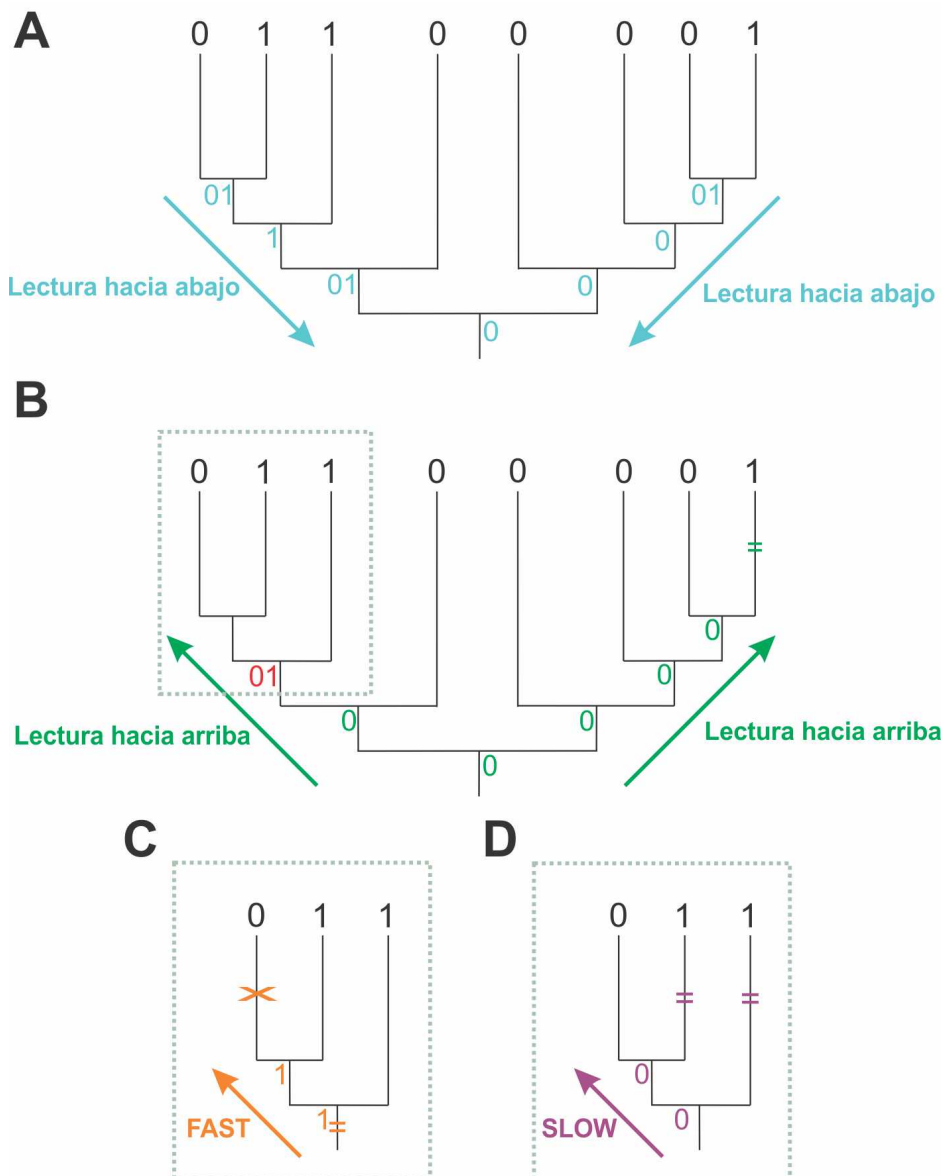
- Si ambos tienen estados diferentes, el nodo tendrá los dos estados de carácter, y esta ambigüedad se resolverá en la **lectura hacia arriba**.



2. **Lectura hacia arriba:** procedimiento inverso, desde la raíz del cladograma hacia los taxa terminales, asignándole a cada nodo interno el estado que genere el menor número de transformaciones, considerando el estado del nodo interno anterior y los estados de los dos nodos siguientes. En caso de no ser posible asignar un único estado al nodo, es decir, que existe una ambigüedad, el carácter se puede optimizar de dos formas igualmente parsimoniosas si se emplea el criterio de parsimonia de Wagner o Fitch (que permiten los paralelismos y reversiones):

- **ACCTTRAN** (*Accelerated Transformation*) o **FAST** (Forey *et al.*, 1992): los cambios aparecen antes en el árbol, más cerca de la raíz, favoreciendo las reversiones por sobre los paralelismos. Por ejemplo, el carácter se puede mapear como una sinapomorfía de un grupo que luego revierte en un taxón terminal.
- **DELTRAN** (*Delayed Transformation*) o **SLOW** (Swofford y Maddison, 1987): los cambios aparecen posteriormente en el árbol, más cerca de las terminales, favoreciendo los paralelismos por sobre las reversiones. Por ejemplo, el carácter se puede mapear como un paralelismo entre dos taxones.

Figura 6.1. Optimización de un carácter doble estado.



Nota. Adaptado de *Optimización de un carácter doble estado, según parsimonia de Wagner (en este caso igual a Fitch)*, de Lanteri y Cigliano, 2006. A) lectura hacia abajo, lo que determina ambigüedad en la asignación de estados a algunos nodos. B-D) resolución de dichas ambigüedades mediante la lectura hacia arriba, y bajo las opciones FAST (prioriza reversiones) y SLOW (prioriza paralelismos).

En los programas de análisis mediante parsimonia, la optimización de caracteres también puede realizarse bajo la opción UNAMBIGUOUS (por *default* en TNT). Dado que es posible que aparezcan clados soportados por un solo tipo de optimización, y si ésta cambia, dichos clados colapsan, bajo la opción UNAMBIGUOUS sólo estarán representados los clados soportados bajo ambos tipos de optimización (FAST y SLOW).

Consenso de árboles

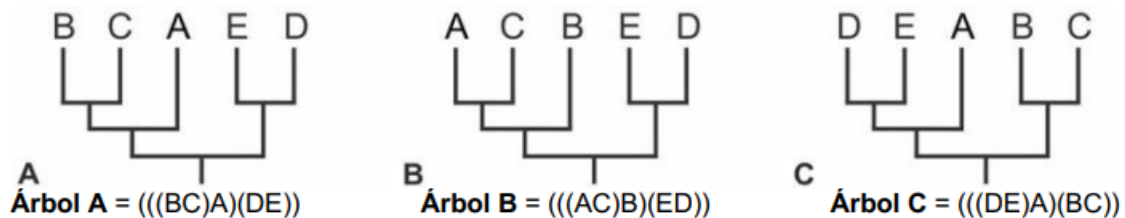
Existen situaciones en las que es necesario resumir la información resultante presente en varios árboles, por ejemplo, cuando se obtiene más de un árbol igualmente parsimonioso. En estos casos se pueden **combinar las diversas topologías para construir un árbol de consenso** que **conserva las relaciones** entre las mismas, es decir que combine la información contenida en los distintos árboles comparados.

Hay métodos variados de árboles de consenso, pero los más utilizados son:

-**Consenso estricto**: los grupos monofiléticos incluidos en el árbol de consenso son aquellos presentes en todos los cladogramas comparados.

-**Consenso de mayoría**: sólo están presentes los clados repetidos en más del 50% de los árboles comparados.

Ejemplo árboles de consenso estricto y de mayoría con notación parentética:



Consenso estricto: grupos DE y ABCDE
 ((DE)ACB)

Consenso de mayoría: grupos DE, BC, ABC, ABCDE
 ((A(BC))(DE))

Medidas de soporte de grupos/clados

A lo largo de los años se han propuesto distintas pruebas estadísticas que permiten medir cuán confiables son los grupos monofiléticos de un cladograma (Palacio *et al.*, 2020). Entre ellas se destacan:

Bootstrap: este método fue aplicado por primera vez por Felsenstein (1985), es uno de los más ampliamente utilizados y se basa en una **técnica de remuestreo con reposición de las columnas de la matriz de datos**, es decir, se extraen aleatoriamente algunas columnas (caracteres) y se replican otras, generando una matriz o pseudoréplica del mismo tamaño que la matriz original, de modo que un carácter puede aparecer varias veces o bien faltar en la pseudoréplica (Lanteri y Cigliano, 2006; Palacio *et al.*, 2020). El proceso se repite como mínimo unas 100 veces, por cada pseudoréplica se genera un cladograma, y el porcentaje de aparición de un determinado grupo en todos los árboles reconstruidos se considera como una medida de soporte (Palacio *et al.*, 2020). Un valor mayor al 70% se puede considerar un buen soporte para el clado en cuestión.

Jackknife: al igual que el método anterior se basa en una **técnica de remuestreo**, pero en este caso **sin reposición**. De esta manera, las pseudoréplicas se crean eliminando caracteres o taxones aleatoriamente, por lo que su tamaño será menor al de la matriz original. El valor de Jackknife indica el porcentaje de aparición de los clados en los cladogramas obtenidos de las pseudoréplicas (Lanteri y Cigliano, 2006).

Soporte de Bremer (Bremer, 1994) o "**Decay index**": a diferencia de las dos técnicas anteriores, el soporte de Bremer es un **valor absoluto que indica el número de pasos extras que se necesitan para que una rama colapse** (se pierda) en el consenso de los árboles subóptimos (con más pasos que el óptimo). Cuanto más alto es el valor de soporte de Bremer, más estable es ese clado.

Estrategias de análisis de datos: simultáneo vs. congruencia

Cuando para un mismo grupo se dispone de conjuntos de datos (caracteres) de diferentes fuentes, el análisis puede realizarse aplicando distintas estrategias. Es posible considerar la evidencia en forma conjunta, combinando todos los datos en una misma matriz y analizarlos en forma simultánea, permitiendo así evaluar el acuerdo global entre todos los datos (Schuh, 2000). Alternativamente, se pueden analizar los distintos conjuntos de datos en forma independiente, exponiendo así los puntos de conflicto entre los distintos conjuntos de datos o grupos conflictivos, y evaluar el grado de correspondencia entre los diferentes agrupamientos o clasificaciones (congruencia taxonómica).

Se plantean tres estrategias principales de análisis:

-**Análisis separado, de consenso o de congruencia taxonómica** (Miyamoto y Fitch, 1995): los conjuntos o sets de datos se analizan por separado, y luego se calcula un árbol de consenso.

-**Análisis simultáneo o combinado** (Kluge y Wolf, 1993; Nixon y Carpenter, 1996; Kluge 1998): los conjuntos de datos se incluyen en una sola matriz y se analizan conjuntamente.

-**Análisis combinado condicionado**: se realiza primero un análisis separado, y se evalúa el grado de congruencia. En caso de un alto grado de incongruencia, no sería recomendable combinar los datos, y se debería indagar sobre las causas de esas incongruencias, que podrían ser biológicas o metodológicas.

Ejercitaciones

Ejercicio 1. Cálculo de parámetros del árbol

La siguiente hipótesis de relaciones filogenéticas de un grupo de escarabajos (Insecta, Coleoptera) neotropicales se obtuvo a partir de una matriz de datos (Tabla 6.1) compuesta por siete taxones (seis géneros que conforman el grupo de estudio o grupo interno y uno que corresponde al grupo externo) por 11 caracteres de la morfología externa:

Hipótesis filogenética: (grupo externo (A ((B C) ((D E) F))))

- Dibuje el cladograma y marque las autapomorfías, sinapomorfías y homoplasias (paralelismos y reversiones).
- Calcule el índice de consistencia (ic) y de retención (ir) para cada uno de los caracteres. **Recuerde que en el caso de los caracteres invariantes y autapomorfías el ir da un valor indefinido.**
- Calcule la longitud (L), índice de consistencia (IC) e índice de retención (IR) para el árbol.
- ¿A qué se deben las diferencias halladas en los índices de consistencia y de retención de los caracteres 2 y 3?
- Los caracteres 6 y 11 son homoplásicos y ambos tienen el mismo valor de ic. ¿A qué se debe la diferencia hallada en el valor de ir?

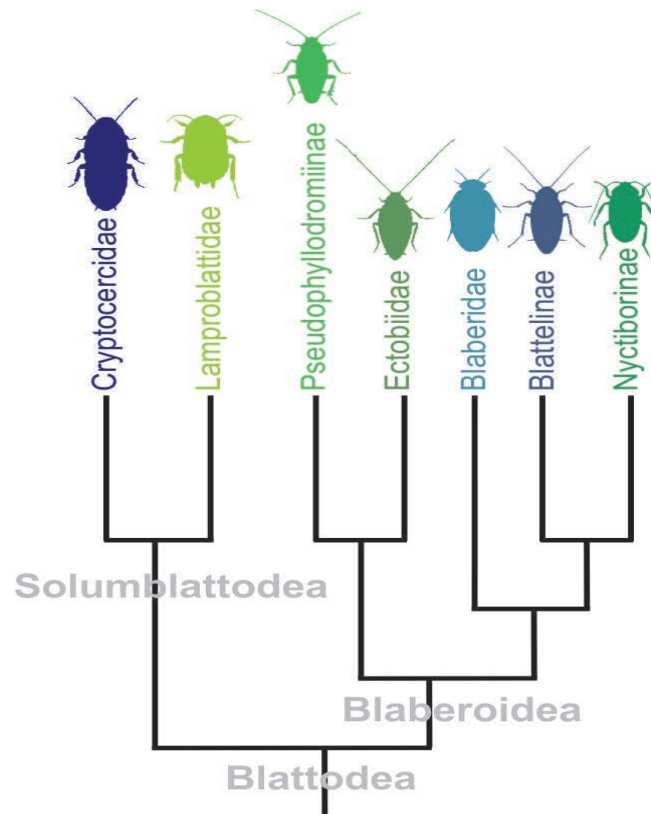
Tabla 6.1. Matriz de taxones por caracteres usada para la obtención de la hipótesis filogenética.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Grupo externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
C	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
D	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
E	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0
F	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1

Ejercicio 2. Optimización de caracteres/biología evolutiva

Las relaciones filogenéticas de los Blattodea (Insecta), grupo que incluye entre sus miembros más conocidos a las cucarachas y termitas, aún no se encuentran totalmente resueltas. La monofilia de las superfamilias dentro de este clado está ampliamente soportada pero las relaciones entre sus miembros quedan aún por comprenderse, y debido a esto la evolución de caracteres destacados en estos taxones como la endosimbiosis, los cuidados parentales de las crías y el comportamiento social son desconocidos. Evangelista *et al.* (2019) combinaron una gran cantidad de caracteres moleculares junto con rasgos relacionados con la endosimbiosis y el comportamiento social y obtuvieron como resultado la siguiente hipótesis filogenética:

Figura 6.2. Árbol filogenético de Blattodea.



Nota. Adaptado de Arbol filogenético de Blattodea, de Evangelista *et al.*, 2019. Árbol filogenético de Blattodea, simplificado y modificado a los fines prácticos.

Ya que uno de los objetivos de dicho estudio fue evaluar la evolución del cuidado parental de las crías en distintos grupos de cucarachas, y teniendo en cuenta que:

- Las especies de la familia Cryptocercidae presentan cuidado biparental de las crías.
- Las familias Lamproblattidae y Ectobiidae, y las subfamilias Nyctiborinae, Pseudophyllodromiinae y Blattellinae no presentan ningún cuidado parental; y
- Los miembros de la familia Blaberidae presentan cuidado uniparental.

- a. Optimice este carácter en el árbol, codificando previamente sus estados.
- b. De acuerdo a los resultados obtenidos del inciso anterior:
 - b1. ¿Existe ambigüedad en algún nodo?
 - b2. ¿Cuál es el estado hipotético de los Blattodea?

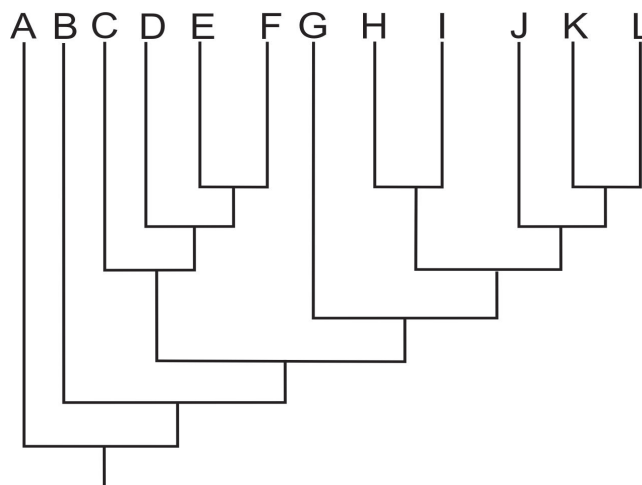
Ejercicio 3. Optimización de caracteres/biología evolutiva

El cladograma de la figura 6.3 representa las relaciones entre 10 especies de aves Ptilonorhynchidae o pergoleros de Nueva Guinea y Australia, y dos especies, una endémica de Nueva Guinea y otra del suroeste australiano, representantes de otra familia que fueron usados como grupo externo. Ericson *et al.* (2020) estudiaron la evolución del comportamiento de cortejo por parte de los machos de distintas especies de la familia que se caracteriza por la construcción de una estructura que luego decoran con distintos objetos coloridos y material vegetal teniendo cada especie sus objetos y colores preferidos.

Para alcanzar este objetivo realizaron un análisis cladístico para obtener una hipótesis de relaciones entre las especies, y optimizaron el carácter de interés en el cladograma obtenido. Los taxones C, F, I, J, K y L presentan este comportamiento de construcción de pérgolas mientras que en los restantes taxones está ausente.

- a. Dado el cladograma obtenido, optimice el carácter mediante Parsimonia de Wagner previa codificación del mismo, utilizando en caso de ser necesario las opciones ACCTRAN o FAST y DELTRAN o SLOW.
- b. De acuerdo a esta hipótesis de relaciones entre las especies, ¿en qué ancestro habría aparecido el carácter optimizado según FAST? ¿Y en el ancestro de qué agrupamiento según SLOW?

Figura 6.3. *Filogenia de Ptilonorhynchidae.*



Nota. Adaptado de Filogenia de Ptilonorhynchidae, de Ericson et al., 2020.

Ejercicio 4. Árboles de consenso

Pantherinae es una subfamilia de mamíferos carnívoros de la familia Felidae. Dentro de los mismos, el género *Panthera* incluye al león (*P. leo*), el jaguar (*P. onca*), el tigre (*P. tigris*) y el leopardo (*P. pardus*), y el género *Uncia* incluye al leopardo de las nieves (*U. uncia*). Christiansen (2008) realizó un análisis cladístico de los panterinos, basado en 45 caracteres osteológicos y dentales del cráneo y mandíbulas, y 13 caracteres de tejidos blandos, combinados con caracteres de comportamiento. Se obtuvieron los siguientes dos árboles más parsimoniosos indicados en notación parentética:

Árbol 1: (*Leopardus pardalis* (*Puma concolor* (*Neofelis nebulosa* (*Uncia uncia* ((*Panthera onca* *Panthera tigris*) (*Panthera leo* *Panthera pardus*))))))

Árbol 2: (*Leopardus pardalis* (*Puma concolor* (*Neofelis nebulosa* (*Uncia uncia* (*Panthera tigris* (*Panthera onca* (*Panthera leo* *Panthera pardus*))))))

- Dibuje los cladogramas.
- ¿Qué diferencias en las relaciones plantean las dos hipótesis?
- Construya el árbol de consenso estricto y escríbalo en notación parentética.

Posteriormente se realizó un nuevo análisis filogenético y se obtuvo el siguiente árbol:

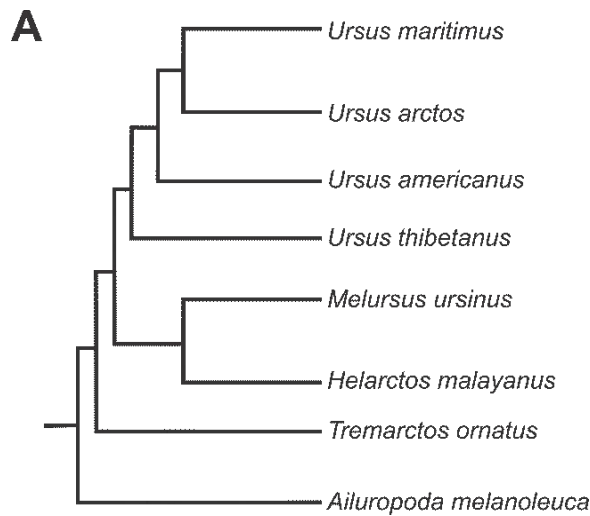
(*Leopardus pardalis* (*Puma concolor* (*Neofelis nebulosa* (*Uncia uncia* *Panthera tigris*) (*Panthera onca* (*Panthera leo* *Panthera pardus*))))

- Teniendo en cuenta las hipótesis árbol 1 y árbol 2, y esta última, construya el árbol de consenso estricto y de mayoría. Describa los árboles.
- De acuerdo a estos resultados, ¿cuál es la especie más estrechamente relacionada al león?
- ¿Ambas hipótesis (consenso estricto y de mayoría) concuerdan en que el jaguar es el grupo hermano del clado (*P. leo* *P. pardus*)? Justifique su respuesta.

Ejercicio 5. Árboles de consenso

Dentro del orden Carnivora, la familia Ursidae está integrada por ocho especies actuales: *Ailuropoda melanoleuca* (panda gigante), *Tremarctos ornatus* (oso de anteojos), *Ursus maritimus* (oso polar), *Ursus arctos* (oso pardo) (especie tipo), *Ursus americanus* (oso negro), *Ursus thibetanus* (oso tibetano), *Helarctos malayanus* (oso malayo) y *Melursus ursinus* (oso labiado). Debido a que las relaciones filogenéticas entre estos taxones aún no están completamente resueltas, usted ha decidido abordar este tema y realizar un estudio molecular con genes nucleares. Como resultado de su trabajo obtuvo la siguiente hipótesis de relaciones filogenéticas:

Figura 6.4. Filogenia A.



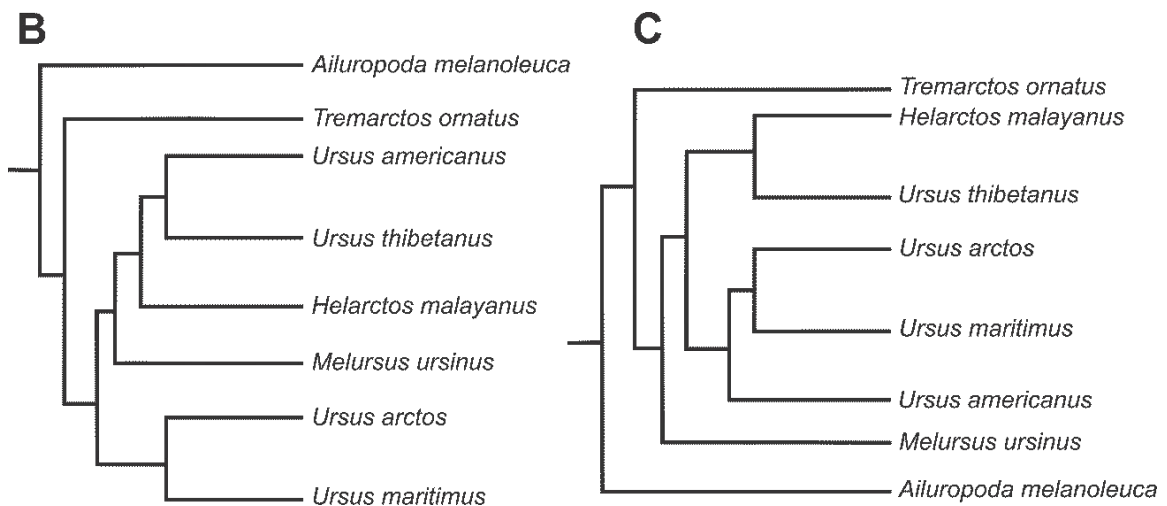
Nota. Adaptado de Filogenia de Ursidae, de Pagès et al., 2008. Filogenia modificada a los fines de este ejercicio.

En la siguiente etapa comparó sus resultados con hipótesis previas basadas en otras secuencias genéticas y fuentes de caracteres:

Hipótesis B: relaciones filogenéticas basadas en el análisis de genes mitocondriales y de ARN.

Hipótesis C: relaciones filogenéticas basadas en el análisis de caracteres morfológicos externos, esqueléticos y de partes blandas.

Figura 6.5. Filogenias B y C.



Nota. Adaptado de Filogenias de Ursidae, de Pagès et al., 2008. Filogenias modificadas a los fines de este ejercicio.

Finalmente, decidió realizar un consenso estricto y otro de mayoría que incluyera a las tres hipótesis, por lo que deberá:

- Construir dichos árboles y representarlos en notación parentética.
- A modo de resumen también indique las tres hipótesis (A, B y C) en notación parentética.

Considerando los árboles de consenso obtenidos, responda:

- c. ¿Qué diferencias hay entre ambos árboles de consenso? ¿Las relaciones filogenéticas entre los taxones se encuentran resueltas?
- d. ¿Qué especies están incluidas en el género *Ursus* según cada árbol de consenso?
- e. ¿Qué especie es la más relacionada con el oso pardo en el consenso estricto? ¿Y en el de mayoría?
- f. ¿Qué especie es la más relacionada con el oso negro en el consenso de mayoría?

Ejercicio 6. Medidas de soporte y congruencia

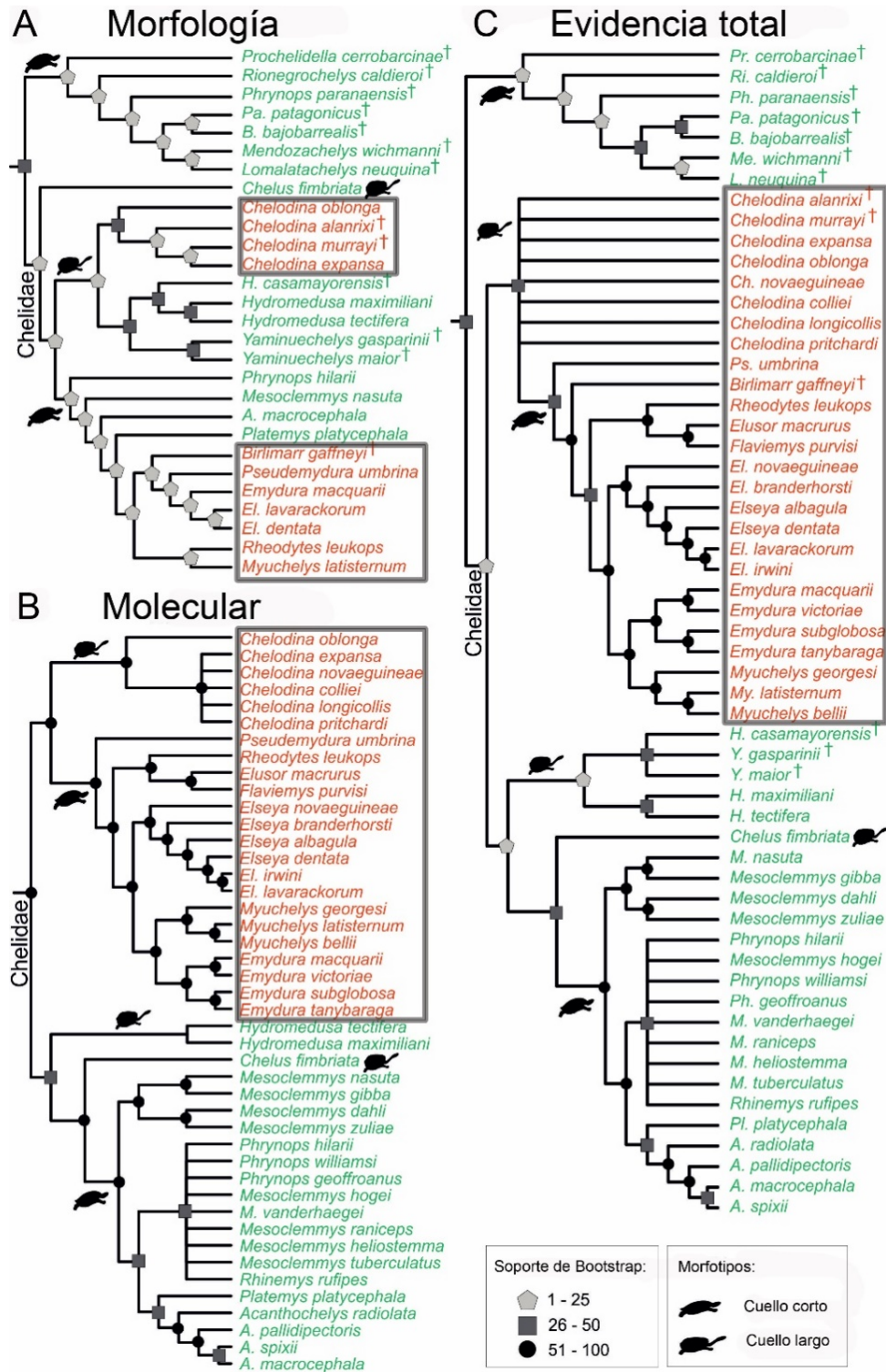
Holley *et al.* (2020) llevaron a cabo un estudio filogenético basado en datos morfológicos y moleculares de los Chelidae (Testudines, Pleurodira). Este grupo de tortugas (conocidas como tortugas de cuello de serpiente) presenta una distribución disyunta en Sudamérica y Australasia y se caracterizan por presentar dos morfotipos: tortugas de cuello largo y de cuello corto. Los autores realizaron un análisis de Máxima Parsimonia en TNT. Los resultados del análisis de evidencia total (obtenidos a partir de una matriz combinada de datos morfológicos y moleculares) recuperaron la monofilia del clado Chelidae, y sería el grupo hermano del clado de tortugas extintas de Sudamérica.

Observe las figuras 6.6 A y B:

- a. Compare los resultados e indique cuál de las hipótesis brinda un mejor soporte de los principales clados.
- b. ¿Alguna de las dos hipótesis (morfológica y molecular) brinda una mejor resolución de las relaciones? ¿Ambos árboles están completamente resueltos? Si no es así, mencione qué grupos presentan relaciones no resueltas.
- c. ¿La relación del género *Chelus* con respecto a los demás taxones es congruente en ambas hipótesis? Describa su ubicación filogenética en cada una, indicando los soportes. Teniendo en cuenta los resultados obtenidos a partir de la evidencia total (Figura 6.6C), ¿qué puede concluir con respecto a su posición filogenética?
- d. Indique cuál es el grupo hermano de *Chelodina* para cada una de las resoluciones y cuál es su soporte.
- e. Estas tortugas (Chelidae) se caracterizan por presentar dos morfotipos: tortugas de cuello largo y de cuello corto. De acuerdo a la evidencia morfológica, ¿las tortugas de cuello largo forman un grupo monofilético? Justifique.
- f. ¿De acuerdo con la evidencia molecular se recupera el grupo de tortugas de cuello largo como monofilético? Además, dentro de cada uno de los clados (que reúne a los sudamericanos y el otro a los de Australasia), ¿qué ocurre con las tortugas de cuello largo?

g. Teniendo en cuenta las respuestas del punto anterior, indique los soportes de los grupos de tortugas de cuello largo y corto en cada una de las hipótesis.

Figura 6.6. Análisis de Máxima Parsimonia.



Nota. Adaptado de Análisis de Máxima Parsimonia de Chelidae, de Holley et al., 2020. A) morfológico. B) molecular. C) evidencia total. Especies de Australasia (rojo) y de Sudamérica (verde). †, taxones extintos. Abreviaturas: A, *Acant-hochelys*; B, *Bonapartemys*; Ch, *Chelodina*; El, *Elseya*; H, *Hydromedusa*; L, *Lomalatachelys*; M, *Mesoclemmys*; Me, *Mendozachelys*; My, *Myuchelys*; Pa, *Palaeophrynops*; Ph, *Phrynops*; Pl, *Platemys*; Pr, *Prochelidella*; Ps, *Pseudemydura*; Ri, *Rionegrochelys*; Y, *Yaminuechelys*.

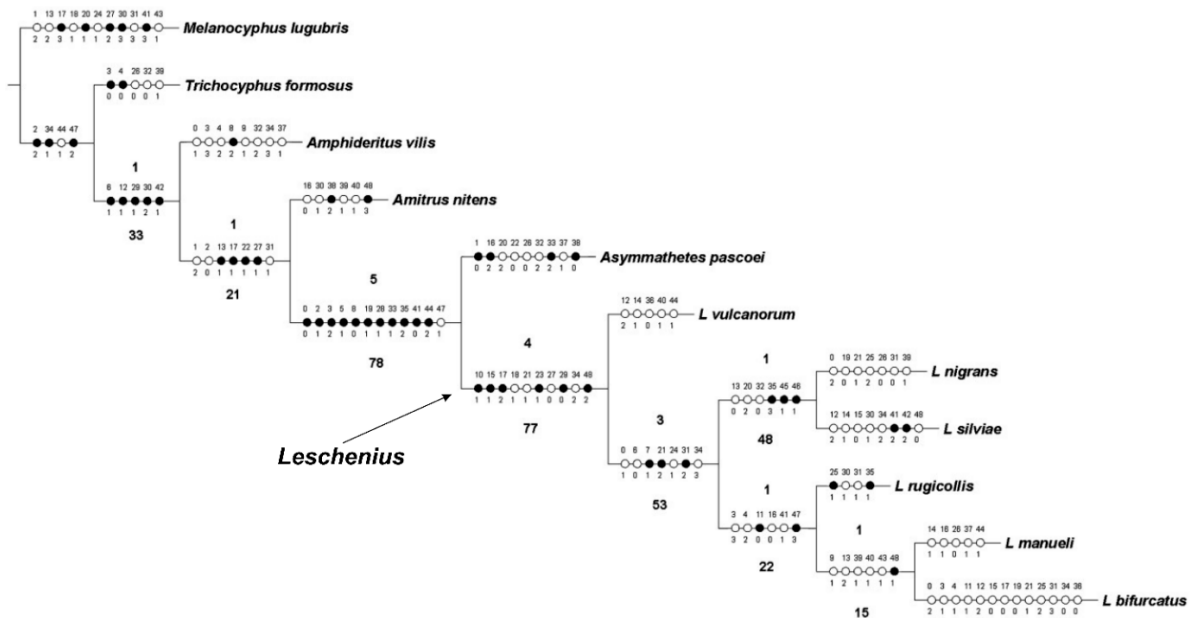
Observe la figura 6.6C

- h. ¿Cuál es el soporte de la familia Chelidae? ¿Cuál es el soporte de los dos clados principales de la familia? ¿Qué puede decir sobre esta hipótesis teniendo en cuenta la distribución geográfica de los taxones?
- i. Proponga un grupo parafilético y polifilético. ¿Tienen soportes estos grupos?

Ejercicio 7

El nuevo género *Leschenius* de la tribu de gorgojos Naupactini (Coleoptera: Curculionidae) de los Andes de Colombia y Ecuador ha sido descrito por del Río *et al.* (2012), incluyendo tres nuevas especies y tres especies que fueron transferidas del género *Asymmathetes* Wibmer y O'Brien 1986. Las autoras realizaron un análisis cladístico de las seis especies de *Leschenius*, y cinco especies seleccionadas como grupo externo de los géneros *Amitrus* Schoenherr 1840, *Amphideritus* Schoenherr 1840, *Asymmathetes* Wibmer y O'Brien 1986, *Melanocyphus* Jekel 1875, y *Trichocyphus* Heller 1921. El análisis de Máxima Parsimonia de la matriz de datos, que incluyó 49 caracteres morfológicos, fue realizado en TNT (Goloboff *et al.*, 2003). Los caracteres fueron considerados no ordenados, y se aplicó una estrategia de búsqueda heurística, (*traditional search*) con 100 réplicas usando el algoritmo TBR (*tree bisection and reconnection*). Como resultado, se obtuvo el siguiente cladograma (Figura 6.7):

Figura 6.7. Cladograma del género *Leschenius*.



Nota. Adaptado de *Filogenia de Leschenius*, del Río *et al.*, 2012. Árbol más parsimonioso (L: 144; CI: 0,58; RI: 0,52) de seis especies de gorgojos del género *Leschenius* y cinco grupos externos. Círculos blancos en las ramas indican caracteres homoplásicos, círculos negros indican apomorfias. Los valores del soporte de Bremer se indican encima de las ramas y los valores de Jackknife por debajo.

Teniendo en cuenta la hipótesis filogenética obtenida:

- a. Describa el cladograma, enfocándose en el nuevo género *Leschenius*, indicando los grupos monofiléticos dentro de este clado, y sus soportes (Bremer y Jackknife).
- b. ¿Cuántos caracteres soportan el grupo monofilético de *Leschenius*? Discrimine las homoplasias y las sinapomorfías.
- c. Una de las nuevas especies es *L. silviae*. ¿Cuál es la especie más estrechamente relacionada según la hipótesis obtenida?
- d. Las otras dos nuevas especies son *L. manuli* y *L. bifurcatus*. ¿Cómo se resolvieron en el cladograma? ¿Qué puede decir sobre los caracteres que justifican este clado?
- e. ¿Cuál es el grupo hermano de *Leschenius*? ¿Cuántos caracteres justifican esta relación? ¿Cuál es el soporte de ese nodo?
- f. Proponga un grupo parafilético y un grupo polifilético. ¿Sobre la base de qué caracteres se definen los grupos?

Ejercicio 8. Análisis de Parsimonia. Uso de TNT ([Anexo 3](#))**Filogenia de Nyctibiidae**

Los potoos o “pájaros estaca” (Nyctibiidae: Caprimulgiformes) conforman una familia de aves exclusivamente neotropical y nocturna distribuida en América Central y del Sur, con su mayor diversidad en el Amazonas. Está integrada por dos géneros de aves actuales caracterizados por ser prácticamente invisibles en las ramas de los árboles debido a su plumaje críptico y a su comportamiento de inmovilidad, por ejemplo: *Nyctibius grandis* (<https://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?lang=EN&avibaseid=EBEFFDBF2E7B41B9&sec=flickr>), *Nyctibius griseus* (<https://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?lang=EN&avibaseid=7333ADB3332EB885&sec=flickr>) y *Nyctibius leucopterus* (<https://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?lang=EN&avibaseid=46E2FA4948BD063E&sec=flickr>).

Además, cuenta con registros fósiles que demuestran que el rango distribucional de esta familia habría sido mucho más amplio en el pasado.

Estudios moleculares han planteado hipótesis sobre las relaciones de las especies en el género. En uno de los trabajos con mejores soportes para los nodos, *Phyllaemulor bracteatus* (Gould 1846) se halló como el grupo hermano de las especies de *Nyctibius*, con *N. grandis* (Gmelin 1789) y *N. aethereus* (Wied 1820) como ramas sucesivas y el resto de las especies formando un grupo.

Usted ha decidido llevar a cabo un análisis filogenético a partir de 37 caracteres morfológicos osteológicos relevados para 12 taxones que incluyen un género fósil y todas las especies actuales de la familia exceptuando una ([Matriz 1](#)). Se realizará una búsqueda heurística en el software TNT usando el algoritmo TBR, con 100 réplicas y considerando a todos los caracteres multiestados (14, 18 y 36) como desordenados menos el 24 para el que se asume una secuencia de transformación.

- a. ¿Cuántos árboles obtuvo?
- b. Indique los parámetros del/los árbol/es obtenido/s.
- c. Calcule los valores de Bootstrap.
- d. Calcule el consenso estricto.
- e. La hipótesis que obtuvo (consenso estricto), ¿es concordante con la hipótesis de relación previa? ¿Por qué?
- f. ¿Qué clado/s es el grupo hermano del género fósil (*Paraprefica* Mayr 1999) usado en este análisis?

Ejercicio 9. Uso de TNT ([Anexo 3](#))

Análisis de parsimonia. Análisis filogenético del género *Dichroplus*

El género neotropical *Dichroplus* (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae: Dichroplini) es el taxón dominante en las comunidades de tucuras de la Argentina, tanto en número de especies como en abundancia de individuos, y las especies de este género producen importantes daños en los cultivos. La delimitación de las especies de este género es dificultosa debido a la homogeneidad de la morfología externa y a la divergencia en las estructuras genitales de los machos. A partir de especies originalmente asignadas a *Dichroplus* recientemente se describieron o redescubrieron algunos géneros (e.g. *Ponderacris*, *Baeacris*, *Ronderosia*). Estos hechos indican que el taxón *Dichroplus* no está bien diferenciado de los restantes géneros. Con el objetivo de testear la monofilia del género, Colombo *et al.* (2005) realizaron un análisis morfológico y molecular de *Dichroplus* y géneros afines, que incluyó 27 especies de Melanoplinae: once del género *Dichroplus* y las restantes actualmente pertenecientes a *Atrachelacris*, *Leiotettix*, *Ronderosia*, *Baeacris* y *Scottussa*. Cuatro especies pertenecientes a los géneros *Pseudoscopas*, *Neopedies* y *Apacris* fueron seleccionados como grupos externos.

A partir de las matrices obtenidas del estudio morfológico y molecular (Matrices 2, 3 y 4):

- a. Realice una búsqueda heurística a partir de la [Matriz 2](#) de datos morfológicos (22 caracteres), considerando ordenados los caracteres 0, 1, 5 y 17; y los demás caracteres como desordenados.
 - a1. ¿Cuántos árboles obtuvo?
 - a2. Indique los parámetros del/los árboles obtenidos.
 - a3. Calcule los valores de Bootstrap.
 - a4. Los resultados obtenidos, ¿confirman la monofilia de los distintos géneros incluidos en el análisis?, ¿se confirma la monofilia del género *Dichroplus*?

- b. Realice una búsqueda heurística a partir de la [Matriz 3](#) de datos moleculares (1007 caracteres, de los cuales 291 son informativos).
 - b1. ¿Cuántos árboles obtuvo?
 - b2. Indique los parámetros de los árboles obtenidos.
 - b3. Calcule el consenso estricto.
 - b4. Calcule los valores de Bootstrap.
- c. Realice una búsqueda usando *New Technologies* (seteo por *default*) a partir de la [Matriz 4](#) de datos combinados (1007 caracteres moleculares, 22 caracteres morfológicos y 2 de cariotipo).
 - c1. ¿Cuántos árboles obtuvo?
 - c2. Indique los parámetros de los árboles obtenidos.
 - c3. En caso de haber obtenido más de un árbol, calcule el consenso estricto.
 - c4. Calcule los valores de Bootstrap.
- d. ¿Cuál de los tres análisis realizados brinda mejor resolución de las relaciones entre los taxones bajo estudio y mejor soporte de los clados?
- e. Indique las semejanzas y diferencias entre:
 - e1. la solución obtenida a partir de datos morfológicos y de datos moleculares
 - e2. la solución obtenida a partir de datos morfológicos y de datos morfológicos y moleculares combinados.

Análisis de parsimonia. Análisis filogenético del género *Eurotettix*

Eurotettix (Insecta: Orthoptera) es un género sudamericano distribuido en el noreste de Argentina, sur de Brasil y este de Paraguay, en las provincias biogeográficas Paranense y Cerrado. Hasta el presente se conocen 10 especies. Sobre la base de diferentes mecanismos de la determinación sexual (caracteres cariológicos), se considera que cuatro de estas especies (*E. corupa*, *E. montanus*, *E. sttrokyi* y *E. lilloanus*) tienen un origen común. El mecanismo de determinación sexual de estas cuatro especies no es conocido en las restantes especies del género. Con el objeto de testear la monofilia del género y las relaciones entre sus especies, Cigliano (2007) realizó un estudio morfológico basado en ejemplares colectados recientemente y de especímenes de colecciones. Se analizó la totalidad de especies descriptas hasta la fecha (10 especies) y se hallaron seis especies que, por sus características, no fue posible asignar a ninguna de las especies conocidas. A partir de este análisis se generó una matriz de 30 caracteres morfológicos (los caracteres 0 al 16 corresponden a características de la cabeza y tórax; del 17 al 27 de las estructuras genitales de los machos, el 28 de las estructuras genitales de las hembras y el 29 correspondiente al cariotipo) por 20 taxones (10 especies conocidas de *Eurotettix*; seis especies nuevas del género; y cuatro especies del género *Chlorus*, pertenecientes a la misma tribu y grupo de géneros, incluidas para testear la monofilia del género *Eurotettix*).

A partir de esta matriz ([Matriz 5](#)), utilizando el programa TNT, realice un análisis filogenético

- a. Seleccione y aplique una estrategia de búsqueda y justifique la utilización de la misma.
- b. ¿Cuántos árboles óptimos obtuvo?
- c. Indique los parámetros del o los árboles resultantes (longitud, índice de consistencia e índice de retención).
- d. Describa el resultado obtenido, indicando los grupos monofiléticos y sus sinapomorfías.
- e. Calcule el soporte de las ramas a través de Bootstrap. ¿Cuáles son los clados mejor soportados?
- f. De acuerdo con los resultados obtenidos: el género *Eurotettix*, ¿es un grupo monofilético?, ¿es un grupo bien soportado?
- g. ¿Tomaría alguna decisión taxonómica con respecto a la delimitación de dicho género? Si es así, ¿cuál?
- h. Carbonell y Mesa hipotetizaron un origen común de las especies *E. corupa*, *E. montanus*, *E. sttrokyi* y *E. lilloanus*. ¿Considera que los resultados alcanzados apoyan esta hipótesis? Justifique su respuesta.

Referencias

- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 235-304.
- Cigliano, M. M. (2007). Review of the South American genus *Eurotettix* Bruner (Orthoptera, Acridoidea, Melanoplinae). *Systematic Entomology*, 32, 176-195.
- Colombo, P., Cigliano, M. M., Sequeira, A. S., Lange, C. E., Vilardi, J. C. y Confalonieri, V. A. (2005). Phylogenetic relationships in *Dichroplus* Stål (Orthoptera: Acrididae: Melanoplinae) inferred from molecular and morphological data: testing karyotype diversification. *Cladistics*, 21, 375-389.
- Christiansen, P. (2008). Phylogeny of the great cats (Felidae: Pantherinae), and the influence of fossil taxa and missing characters. *Cladistics*, 24, 1-16.
- del Río, M. G., Malvardi, A. y Lanteri, A. (2012). Systematics and cladistics of a new Naupactini genus (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from the Andes of Colombia and Ecuador. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166, 54-71.
- Ericson, P. G., Irestedt, M., Nylander, J. A., Christidis, L., Joseph, L. y Qu, Y. (2020). Parallel evolution of bower-building behavior in two groups of bowerbirds suggested by phylogenomics. *Systematic biology*, 69(5), 820-829.
- Evangelista, D. A., Wipfler, B., Béthoux, O., Donath, A., Fujita, M., Kohli, M. K., Legendre, F., Liu, S., Machida, R., Misof, B., Peters, R. S., Podsiadlowski, L., Rust, R., Schuette, K., Tollenaar, W., Ware, J. L., Wappler, T., Zhou, X., Meusemann, K., y Simon, S. (2019). An integrative

- phylogenomic approach illuminates the evolutionary history of cockroaches and termites (Blattodea). *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 1-9.
- Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Biology*, 19(1), 83-92.
- Farris, J. S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5(4), 417-419.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783-791.
- Forey P. L., Humphries, C. J., Kitching, I. J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. y Williams, D. M. (Eds.). (1992). *Cladistics. A practical course in systematics*. Nueva York: Oxford University Press.
- Goloboff, P. A., Farris, S. y Nixon, K. (2003) *Tree Analysis Using New Technology*. <http://www.cladistics.com/aboutTNT.html>
- Holley, J. A., Sterli, J. y Basso, N. G. (2020). Dating the origin and diversification of Pan-Chelidae (Testudines, Pleurodira) under multiple molecular clock approaches. *Contributions to Zoology*, 89, 146-174.
- Kluge, A. G. (1998). Total evidence or taxonomic congruence: Cladistics or consensus classification. *Cladistics*, 14, 151-158.
- Kluge, A. G. y Farris, J. S. (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18, 1-32.
- Kluge, A. G. y Wolf, A. J. (1993). Cladistics: What's in a word? *Cladistics*, 9, 183-199.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: Fundamentos teóricos y ejercitaciones*. (3ª Edición). La Plata: Editorial de la Universidad de la Plata.
- Miyamoto, M. M. y Fitch, W. M. (1995). Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology*, 44, 64-76.
- Nixon, K. C. y Carpenter, J. M. (1996). On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics*, 12, 305-321.
- Pagès, M., Calvignac, S., Klein, C., Paris, M., Hughes, S. y Hänni, C. (2008) Combined analysis of fourteen nuclear genes refines the Ursidae phylogeny. *Molecular and Phylogenetics and Evolution*, 47, 73-83.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Schuh, R. T. (2000). Biological systematics. Principles and applications. Ithaca: Cornell Univ. Press.
- Swofford D. L. y Maddison, W. P. (1987). Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences*, 87, 199-229.
- Wenzel, J. W. y Carpenter, J. M. (1994). Comparing methods: Adaptive traits and test of adaptation. pp. 77–101. En P. Eggleton y R. I. Vane-Wright (Eds.), *Phylogenetics and Ecology. Linnean Society Symposium Series 17*. London: Academic Press.
- Wiley, E. O. y Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. Hoboken: John Wiley & Sons.

CAPÍTULO 7

Filogenias Moleculares

Franco Barrile y Marina Lenguas Francavilla

Introducción

El aumento de las herramientas bioinformáticas para el análisis de grandes volúmenes de datos a partir de la década de 1980 propició la aparición de nuevas metodologías para el análisis de datos moleculares. Tanto las zonas codificantes, exones, como las no codificantes, intrones, del ADN se utilizan en estudios filogenéticos, pero no las denominadas hipervariantes o ADN altamente repetitivo, las cuales son utilizadas para otros tipos de estudios. La selección de los genes que se van a estudiar depende del objetivo del estudio. Si el objeto de estudio son taxones superiores se usan genes ribosomales y de cloroplastos que tienen bajas tasas de mutación. En cambio, si el estudio emplea taxones inferiores, como por ejemplo especies próximas, se estudiarán genes con tasas de mutación más alta, menos conservados, por ejemplo los mitocondriales como la Citocromo Oxidasa I y II (COI y COII, respectivamente).

Los análisis que incluyen datos moleculares para la construcción de hipótesis filogenéticas puede llevarse a cabo aplicando los métodos de la parsimonia, por ejemplo utilizando el TNT como se ha visto en el capítulo anterior, pero también se pueden aplicar técnicas que surgen de la estadística. Estas técnicas para el análisis de datos moleculares tienen una fuerte raíz en métodos probabilísticos y entre ellas se destacan: **Máxima Verosimilitud**, [Inferencia Bayesiana](#) y métodos de distancia como el **Neighbor-Joining**. Una característica común entre estas metodologías es que comienzan trabajando con secuencias alineadas. Estos alineamientos, como se explicó en el capítulo 4, sirven para inferir que sitios o posiciones son primariamente homólogos entre los taxones analizados. Existen dos grandes aproximaciones: los alineamientos de a pares de secuencias y los alineamientos múltiples. Los alineamientos de a pares fueron los primeros en desarrollarse y permiten alinear de a dos secuencias por vez. Los algoritmos usados para este tipo de alineamiento son simples pero no se pueden utilizar si se pretende alinear muchas secuencias. En cambio, los alineamientos múltiples (MSA por sus siglas en inglés de *multiple sequence analysis*) permiten alinear más de dos secuencias al mismo tiempo, lo cual es ideal al momento de construir filogenias donde hay gran cantidad de taxones. Los MSA son los más usados en la actualidad y utilizan sus propios algoritmos para producir los alineamientos. Estos algoritmos fueron complejizándose con el tiempo siendo *CLUSTAL* el más usado durante la década de 1990 y *MAFFT* y *MUSCLE* a partir de la década de los 2000.

Máxima Verosimilitud

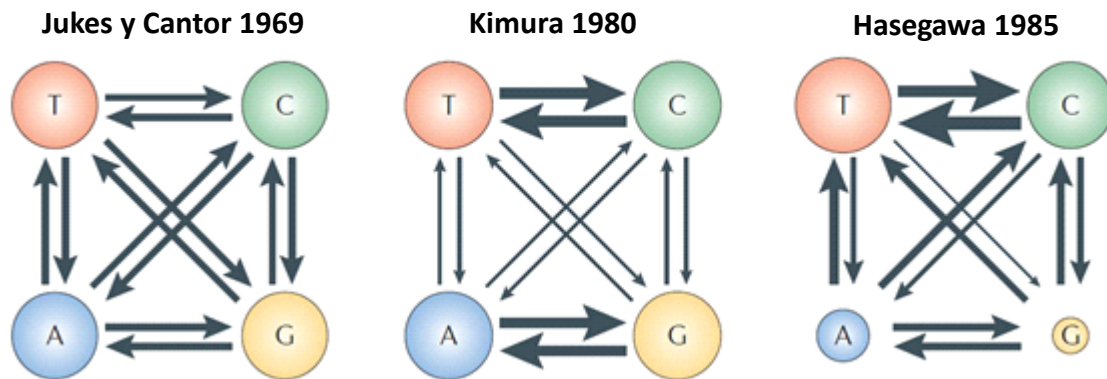
Podemos pensar a la verosimilitud como una estrategia para explicar adecuadamente una serie de datos. Esta explicación incluye modelos e hipótesis de cómo se comportan esos datos, los cuales se deciden previo al análisis.

En el contexto de la sistemática filogenética, las técnicas de **Máxima Verosimilitud (MV)** buscan encontrar el árbol que hace más verosímil obtener una serie de datos (por ejemplo: matrices de secuencias de ADN alineadas) bajo un modelo evolutivo explícito (Morrone, 2013; Yang, 2014). Pero ¿a qué nos referimos cuando decimos “serie de datos” y “modelo evolutivo explícito”? Resumidamente, “**serie de datos**” se refiere a la matriz de taxones por caracteres con la que se está trabajando (e.g. secuencias alineadas de nucleótidos o de aminoácidos). Por otro lado, “**modelo evolutivo explícito**” hace referencia a una serie de parámetros para tener en cuenta entre los que se incluyen el modelo de sustitución de nucleótidos elegido, y las longitudes de las ramas. Con los valores que tomen estos parámetros podremos calcular la probabilidad que tienen nuestros datos de “comportarse” de una determinada manera y así elegir la hipótesis que mejor explique los datos o, dicho de otra manera, la hipótesis en donde “mejor se comporten” los datos.

Los modelos de sustitución de nucleótidos son herramientas para inferir el cambio acumulado en el genoma a lo largo del tiempo. Estos modelos usan distribuciones estadísticas para representar lo que sucedió a nivel molecular en la evolución de los linajes y es por eso que tienen en cuenta sus propios parámetros (Yang, 2014). Entre ellos existe el tipo y frecuencia de variación de las bases nitrogenadas a lo largo del tiempo, que sitios o posiciones del genoma tienen mayor probabilidad de variar, cuáles son las regiones invariantes, etc. A continuación, describiremos brevemente algunos de estos modelos, y para una revisión más extensa acerca del tema recomendamos Yang (2014).

El primer modelo propuesto fue el de **Jukes y Cantor de 1969 (JC69)** el cual asume que toda sustitución es igualmente probable, es decir, que cada tipo de nucleótido tiene la misma tasa instantánea de mutación a cualquier otro nucleótido y por esto se lo conoce como modelo de un solo parámetro (Yang, 2014). Por otro lado, el modelo de **Kimura de 1980 (K80)** considera que transiciones y transversiones tienen distinta probabilidad de suceder, por lo que es un modelo de dos parámetros. Es importante resaltar que este modelo solo asume que dicha probabilidad de sustitución es diferente, pero no indica necesariamente que las transiciones sean más frecuentes que las transversiones o viceversa, sino que esto lo determinarán los propios datos del alineamiento (Wiley y Lieberman, 2011). Para algunos autores es más realista considerar las proporciones diferenciales de las bases en el ADN dentro del modelado. En este caso el K80 se transforma en el modelo de **Hasegawa et al. 1985 (HKY85)**. En el otro extremo de los modelos se encuentran los modelos de seis parámetros en donde cada tipo de cambio tiene una probabilidad distinta de suceder, como el modelo **General de Tiempo Reversible (GTR)**. En la Figura 7.1 se esquematizan algunos de los modelos mencionados.

El otro parámetro a tener en cuenta son las longitudes de las ramas. Estos valores indican la cantidad de cambio acumulado en las secuencias estudiadas a lo largo del tiempo.

Figura 7.1. Esquema de tres Modelos de Sustitución Nucleotídica.

Nota. Adaptado de Esquema de sustitución nucleotídica, de Yang y Rannala, 2012. El ancho de cada flecha indica la probabilidad relativa de cada tipo de cambio mientras que el tamaño de cada círculo indica la frecuencia relativa de cada nucleótido en el ADN.

Inferencia Bayesiana

La **Inferencia Bayesiana** (IB) fue de las últimas metodologías en llegar al campo de la sistemática filogenética. Esta técnica combina la probabilidad previa de los árboles con la verosimilitud para calcular una probabilidad posterior. La mejor hipótesis (es decir el mejor árbol) será aquella que maximice dicha probabilidad (Holder y Lewis, 2003).

La probabilidad previa indica la probabilidad de los árboles posibles antes de que se observen los datos. Usualmente todos los árboles tienen una probabilidad previa similar por lo que la probabilidad posterior está principalmente compuesta por la verosimilitud (Huelsenbeck *et al.*, 2001). Esta probabilidad posterior es calculada no solo para el árbol generado sino para cada nodo también (Yang y Rannala, 2012).

La probabilidad posterior en la IB se calcula con cadenas de Markov Montecarlo (MCMC), herramientas estadísticas similares a las usadas para las búsquedas de los árboles más parsimoniosos (Holder y Lewis, 2003). Las MCMC parten de un árbol inicial al azar y luego construyen un nuevo árbol a partir del primero. Se calcula la probabilidad posterior de este árbol y se compara esa probabilidad con la del árbol generado inmediatamente antes. Si la probabilidad del segundo árbol es mayor que la del primero se acepta y las MCMC siguen avanzando en nuevos ciclos de cambios del árbol (ciclos también llamados generaciones) hasta obtener el árbol con mayor probabilidad posterior (Yang y Rannala, 2012). Si la probabilidad es menor se hace un doble chequeo que puede resultar en que el árbol sea aceptado o rechazado; en caso de ser rechazado se continúa con el árbol inmediatamente anterior y se comienza con un nuevo ciclo.

Las probabilidades posteriores suelen mapearse en los árboles sobre las ramas y es importante tener en cuenta que no son indicadores de la cantidad de evidencia que sostiene un nodo en la matriz, como sí lo son los valores de soporte en parsimonia (García-Sandoval, 2014).

Métodos de Distancia: Neighbor Joining

Los árboles basados en distancias genéticas, por ejemplo **Neighbor-Joining** (NJ), se construyen como fue descrito en el capítulo 4. Suelen ser utilizados en estudios evolutivos sobre taxones inferiores, aunque más que proponer hipótesis filogenéticas, como lo hacen las técnicas de MV e IB, los árboles de NJ reflejan el grado de similitud de los terminales ya que las secuencias de ADN se convierten en una matriz de distancia a partir de la cual se construye el árbol mediante un análisis multivariado (método de agrupamiento) (Saitou y Nei, 1987).

Esta metodología construye árboles, no los busca como sí lo hacen la MV, IB y la Parsimonia. Esto implica que por medio del NJ se obtiene un único árbol, a diferencia de los métodos de búsqueda que pueden llegar a un solo árbol o a un grupo de árboles óptimos. Es por esta razón que las metodologías de distancia se suelen clasificar aparte del resto de las técnicas de inferencia filogenética (Yang, 2014).

Los árboles de NJ se presentan en general como no enraizados, aunque se les puede incorporar una raíz a posteriori del análisis considerando una serie de supuestos y modelos evolutivos. El método de NJ se caracteriza por su alta velocidad de cómputo y gran eficacia para analizar secuencias que divergieron hace relativamente poco. Por el contrario, no es un método confiable para analizar secuencias que divergieron mucho tiempo atrás.

Existen otros métodos de distancia genética entre los cuales se destacan el de Evolución Mínima y de los Mínimos Cuadrados (para más detalle ver Abascal *et al.*, 2014).

Los métodos mencionados son los más comúnmente utilizados para estudios evolutivos moleculares, cada uno de ellos tiene ventajas y desventajas. A continuación, se resumen brevemente algunas de ellas.

Método	Ventajas	Desventajas
Máxima Verosimilitud MV	La verosimilitud “captura” la información que los datos brindan sobre la filogenia bajo un modelo dado.	Lleva mucho tiempo procesar la información y se necesitan recursos informáticos con mucha capacidad.
Inferencia Bayesiana IB	Íntimamente relacionado con la MV, es una manera más rápida de obtener filogenias. Demanda menos poder computacional.	Se debe especificar una distribución a priori para los parámetros; es difícil determinar si la aproximación MCMC ha corrido lo suficiente.
<i>Neighbor-Joining</i> NJ	Muy Rápido.	Se pierde información al transformar las secuencias en distancias. No refleja relaciones evolutivas.

Filogenómica

La filogenómica es el estudio de las relaciones evolutivas entre los organismos a partir del uso de datos provenientes de los genomas, es decir, de la secuencia completa del ADN (Bleidorn, 2017; DeSalle *et al.*, 2020). Las técnicas bioinformáticas desarrolladas a partir de la primera década del siglo XXI permiten realizar comparaciones de genomas completos entre una gran cantidad de taxones. Estos análisis posibilitan dos grandes tipos de estudios: inferir la función de un determinado péptido o proteína a partir de la filogenia de las secuencias, o usar los genomas para inferir la filogenia de los organismos (DeSalle *et al.*, 2020; Philippe *et al.*, 2005). Este último tipo de aproximación es de especial interés para la sistemática filogenética.

A diferencia de las filogenias moleculares de “pequeña escala” (que incluyen pocas o pequeñas regiones del genoma), la filogenómica permite incorporar toda la secuencia del ADN a la filogenia, incluyendo todos los genes y regiones no codificantes (Chan y Ragan, 2013). Esto disminuye la probabilidad de que haya un muestreo no representativo de la variabilidad genética de los organismos y permite mejorar la resolución de las ramas cuando se compara la filogenia de datos genómicos respecto a la generada con datos de pocos marcadores moleculares, produciendo así también medidas de soporte altas.

Ejercitaciones

Ejercicio 1

La familia de gimnospermas Araucariaceae está distribuida principalmente en el Hemisferio Sur y consta de tres géneros: *Araucaria*, *Wollemia* y *Agathis*. Con el objetivo de testear la monofilia de la familia se realizó un estudio filogenético a partir de secuencias del gen 16S provenientes del cloroplasto, utilizando ocho especies pertenecientes a la familia Araucariaceae y cuatro pertenecientes a las familias Podocarpaceae y Cupressaceae.

A partir de los códigos de acceso brindados en la Tabla 7.1 ingrese al *GenBank* (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y descargue las secuencias de los genes provenientes de las 12 especies en formato FASTA ([ver Anexo 4](#)). Identifique y luego realice un alineamiento de las mismas haciendo uso del software MEGA-X ([ver Anexo 2](#)) y posteriormente construya la filogenia de dichas especies a partir del método de *Neighbor-Joining* ([ver Anexo 2](#)). Mantenga las opciones que aparecen por default en los parámetros a elegir a excepción del Test de Filogenia en donde deberá seleccionar el “*Bootstrap method*” con 500 réplicas.

Tabla 7.1. Códigos de acceso de GenBank correspondientes a ocho especies de la familia Araucariaceae y cuatro taxones utilizados como grupo externo.

ESPECIES	CÓDIGOS DE ACCESO DEL GENBANK
<i>Araucaria brasiliensis</i>	EU164994
<i>Araucaria bidwillii</i>	EU164993
<i>Wollemia nobilis</i>	EU164992
<i>Araucaria heterophylla</i>	EU164991
<i>Araucaria cunninghamii</i>	EU164990
<i>Agathis alba</i>	EU164989
<i>Agathis robusta</i>	EU164988
<i>Agathis dammara</i>	EU164987
<i>Nageia nagi</i> (grupo externo)	DQ478786
<i>Podocarpus neriifolius</i> (grupo externo)	DQ478787
<i>Cryptomeria fortunei</i> (grupo externo)	DQ478788
<i>Juniperus virginiana</i> (grupo externo)	U24586

A partir de los resultados obtenidos conteste las siguientes preguntas:

- ¿La familia Araucariaceae es monofilética? ¿Y el género *Araucaria*?
- Indique los clados que poseen mejor soporte de Bootstrap.
- Si utiliza el método de Máxima Verosimilitud (*Maximum Likelihood*) en lugar del *Neighbor-Joining* en el análisis ¿Se mantienen las mismas relaciones filogenéticas?

Ejercicio 2

En un estudio sobre la diversidad de planarias (Platyhelminthes: Dugesidae) de la patagonia norte, se analizaron ejemplares del arroyo Valcheta (Río Negro, Argentina). El uso de técnicas de histología clásica permitió la identificación de dos especies desconocidas hasta el momento pertenecientes al género *Girardia* Ball, 1974. Con el objetivo de contrastar las hipótesis morfológicas se extrajo y amplificó un fragmento del gen citocromo c oxidasa I (mADN) y se lo comparó con secuencias del mismo gen presentes en GenBank de especies de varios géneros dentro de la familia: *Recurva postrema*, *Dugesia damoae*, *D. etrusca*, *D. sagitta*, *Schmidtea nova*, *S. mediterranea*, *Girardia dorocephala*, *G. tigrina*, *G. sinensis*, y de *Polycelis coronata* (Planariidea). El alineamiento de las secuencias se realizó utilizando el programa MEGA-X ([Anexo 2](#)) obteniéndose una matriz de 428 bases nitrogenadas ([Matriz 1](#)).

A partir de dicho alineamiento lleve a cabo un análisis filogenético aplicando el método de Máxima Verosimilitud (*Maximum Likelihood*) con el programa MEGA-X, estableciendo como parámetros para las réplicas de Bootstrap: nro=100, el modelo evolutivo de sustitución nucleotídica:

General Time Reversible model (GTR) y tasas entre los sitios: Gamma Distributed (G). Utilice el taxón *Polycelis coronata* para enraizar el árbol obtenido.

A partir de los resultados que obtuvo responda las siguientes preguntas:

- ¿Los resultados son congruentes con la hipótesis morfológica previa?
- ¿Todos los ejemplares colectados en el arroyo Valcheta (G0075-G0078, G0127, G0130) pertenecen a la misma especie?

Justifique su respuesta

- ¿A qué género de DugesIIDae asignaría a los ejemplares del arroyo Valcheta? ¿Conforman un grupo monofilético? ¿Presenta un buen soporte de Bootstrap?
- ¿Cuál es el grupo hermano del género *Girardia*?

Ejercicio 3

Con el fin de poner a prueba los resultados obtenidos en el ejercicio 2, llevará a cabo un análisis filogenético utilizando la misma matriz de datos aplicando el método de Inferencia Bayesiana con el software MrBayes ([Anexo 5](#)). Para ello deberá utilizar el archivo en formato NEXUS denominado "[Matriz 2](#)" en el cual ya están escritos los comandos para los parámetros necesarios para ejecutar el análisis.⁹

A partir de los resultados obtenidos del análisis responda las siguientes preguntas:

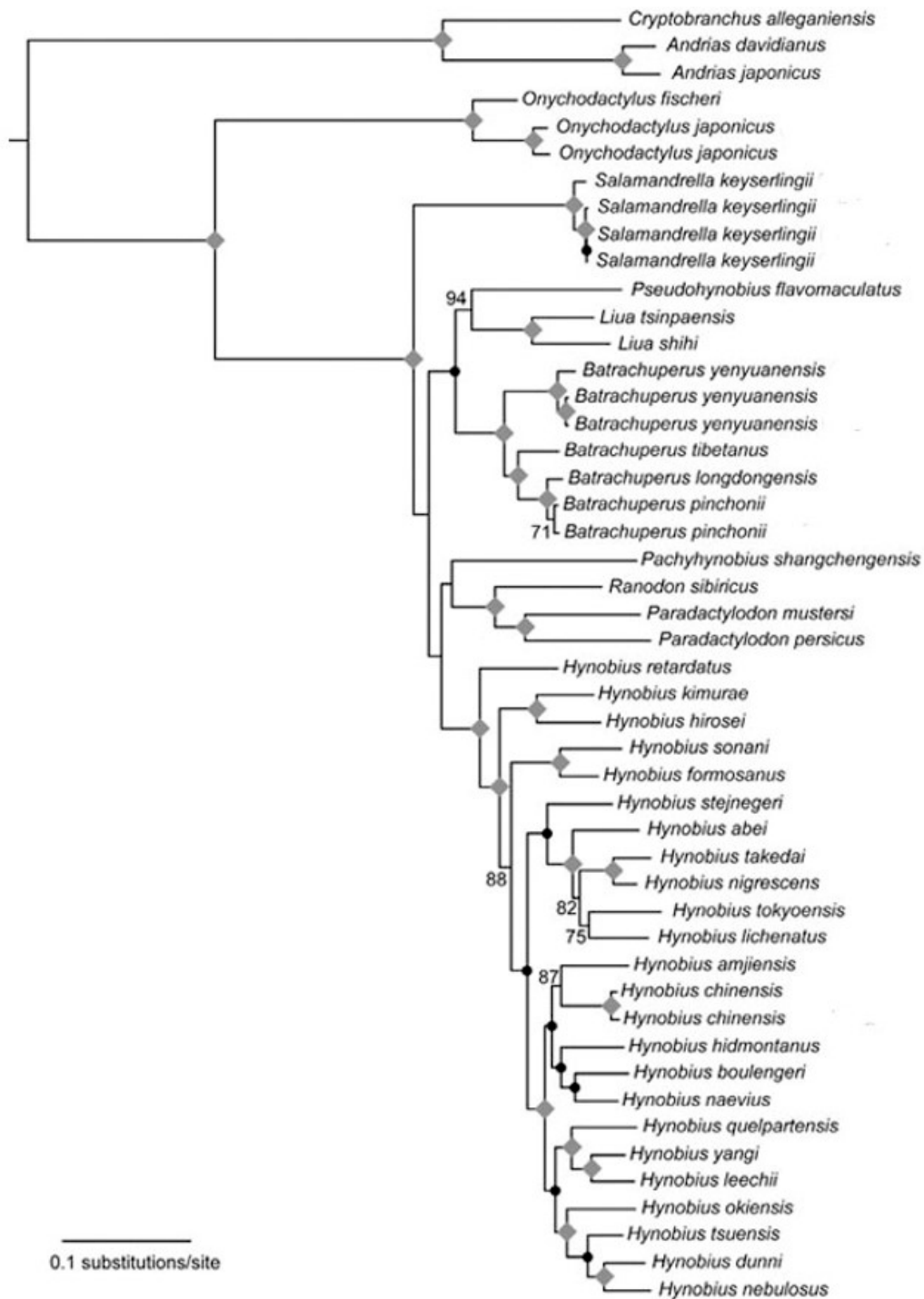
- Represente el árbol obtenido mediante notación parentética e indique cuales son los grupos que se recuperan como monofiléticos. Indique los valores de probabilidad posterior para cada uno de ellos.
- ¿Los ejemplares colectados en el arroyo Valcheta conforman una misma entidad específica? Proponga clasificaciones alternativas para dichos ejemplares.
- Comparando los resultados de IB con los obtenidos en el ejercicio 2 (MV) ¿las topologías de los árboles obtenidos a partir de ambos análisis son iguales? En caso de no ser así explique brevemente la diferencia entre ambas hipótesis.

Ejercicio 4

Con el objetivo de estudiar la historia filogenética de salamandras asiáticas de la familia Hynobiidae (Amphibia, Caudata), Weisrock *et al.* (2013) realizaron un análisis de máxima verosimilitud a partir de regiones de los genes mitocondriales 12S-16S y ND2-COI obteniendo como resultado el árbol de la Figura 7.2.

⁹ Para llevar a cabo este ejercicio deberán valerse del tutorial adjunto para la ejecución del programa, así como también de la breve explicación de la planilla que utilizará para realizar el análisis

Figura 7.2. Filogenia de Hynobiidae.



Nota. Adaptado de *Filogenia de Hynobiidae*, de Weisrock et al., 2013. Árbol obtenido a partir del análisis de máxima verosimilitud de los genes mitocondriales 12S-16S y ND2-COI.

- a. A partir de la matriz alineada ([Matriz 3](#)) utilizando sólo los genes mitocondriales 12S-16S realice un análisis de máxima verosimilitud con el software MEGA-X ([Anexo 2](#)) estableciendo como parámetros para las réplicas de Bootstrap: nro=100, el modelo evolutivo de sustitución nucleotídica: *General Time Reversible model (GTR)* y tasas entre los sitios: *Gamma Distributed (G)*. Utilice como grupo externo al grupo *Cryptobranchus alleganiensis*, *Andrias davidianus* y *Andrias japonicus*.

- b. Describa brevemente el árbol obtenido. ¿Los resultados obtenidos son coincidentes con la hipótesis obtenida por Weisrock *et al.* (2013)? En caso de no coincidir indique las diferencias y proponga posibles causas.

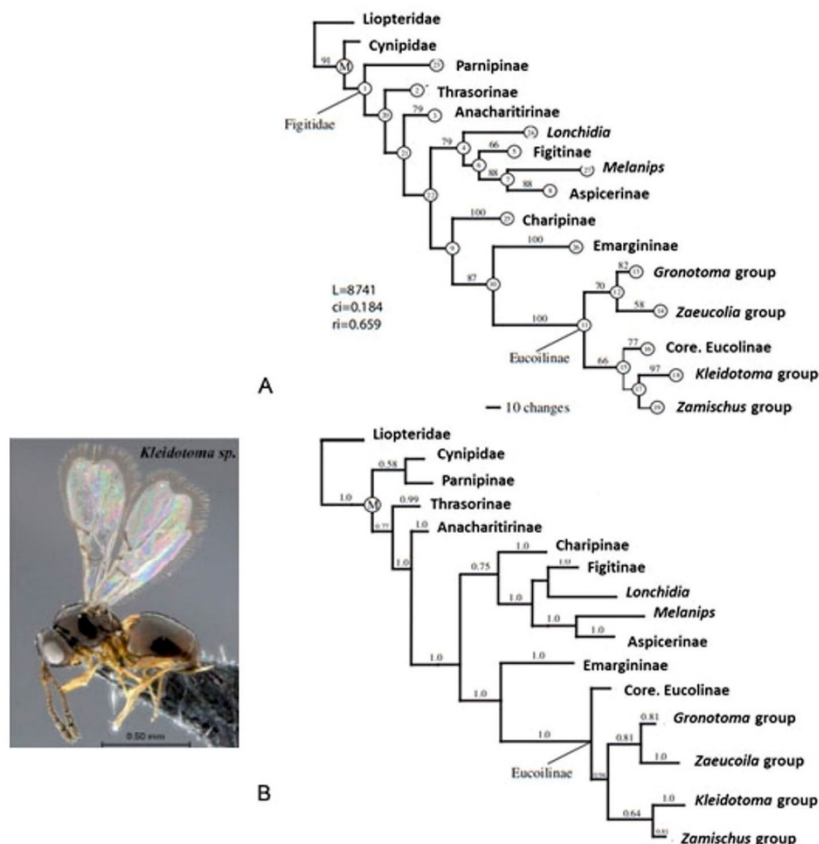
Ejercicio 5

Los himenópteros de la familia Figitidae son, en su mayoría, parasitoides de dípteros. Buffington *et al.* (2007) realizaron un estudio para esclarecer las relaciones filogenéticas de los taxones incluidos en la familia utilizando secuencias ribosómicas de la subunidad 28S y datos morfológicos combinados. El estudio se realizó aplicando parsimonia e inferencia Bayesiana.

A partir de los resultados:

- Analice los valores de *Bootstrap* en el árbol A, e indique los soportes de los clados correspondientes a la familia Figitidae y la subfamilia Eucolinae.
- Compare las observaciones del punto a, con los resultados de la inferencia Bayesiana. ¿Concuerdan ambas hipótesis en los taxones que integran la familia?
- ¿Por qué cree que los resultados de ambos análisis son diferentes?

Figura 7.3. Representación de las relaciones en Figitidae basadas en análisis combinados (morfológico y molecular).



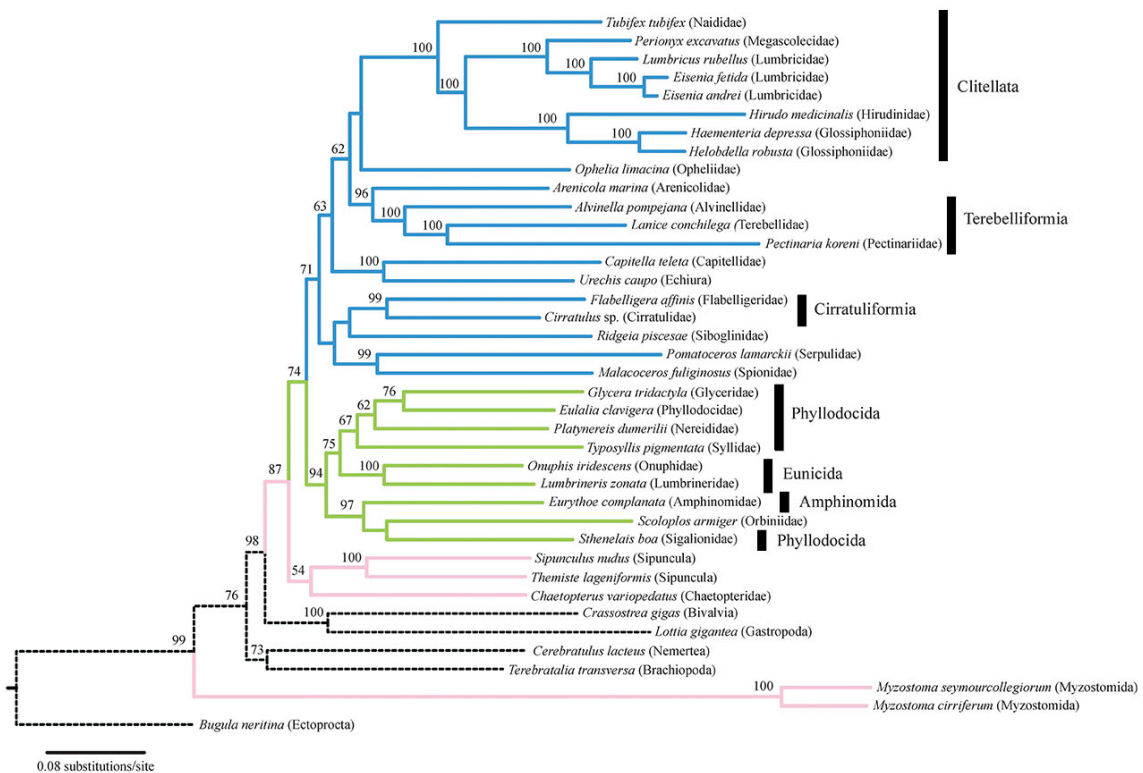
Nota. Adaptado de *Filogenia de Figitidae*, de Buffington *et al.*, 2007. A) Parsimonia. B) Inferencia Bayesiana. Los números sobre las ramas indican los valores de soporte de *Bootstrap* (en A, >50%) o *probabilidad posterior* (en B, >0,5). El nodo señalado con "M" hace referencia al clado *Microcynipoidea*.

Ejercicio 6

Existen numerosos estudios sobre las relaciones filogenéticas de los anélidos. Sin embargo, los resultados de varios autores basados en diferentes conjuntos de datos, no son coincidentes pues, en la mayoría de ellos, no se recuperan los “Sedentaria” y “Errantia” como grupos monofiléticos. Kvist y Siddall (2013) realizaron un estudio basado en caracteres moleculares aplicando un análisis de Máxima Verosimilitud. A partir de los resultados presentados en la Figura 7.4:

- Realice una descripción de los resultados, considerando especialmente los taxones considerados anélidos “Errantia”, “Sedentaria”, “Clitellata” y “Phyllodocida”. Recuerde que en dicha descripción se deben indicar las relaciones entre los grupos sin necesidad de detallar las relaciones entre cada una de las especies.
- Indique los soportes correspondientes para los grupos naturales descritos en el punto a.
- ¿Qué taxones son los que presentan mayor cantidad de cambios? Explique dichos cambios.

Figura 7.4. *Árbol de Máxima Verosimilitud.*



Nota. Adaptado de *Arbol de máxima verosimilitud de anelidos*, de Kvist y Siddall, 2013. Los valores de Bootstrap se muestran sobre los nodos. Azul, “Sedentaria”; verde, “Errantia”, rojo otros taxones no considerados como Errantia o Sedentaria; líneas punteadas, taxones no anélidos y barras grises otra información taxonómica.

Ejercicio 7

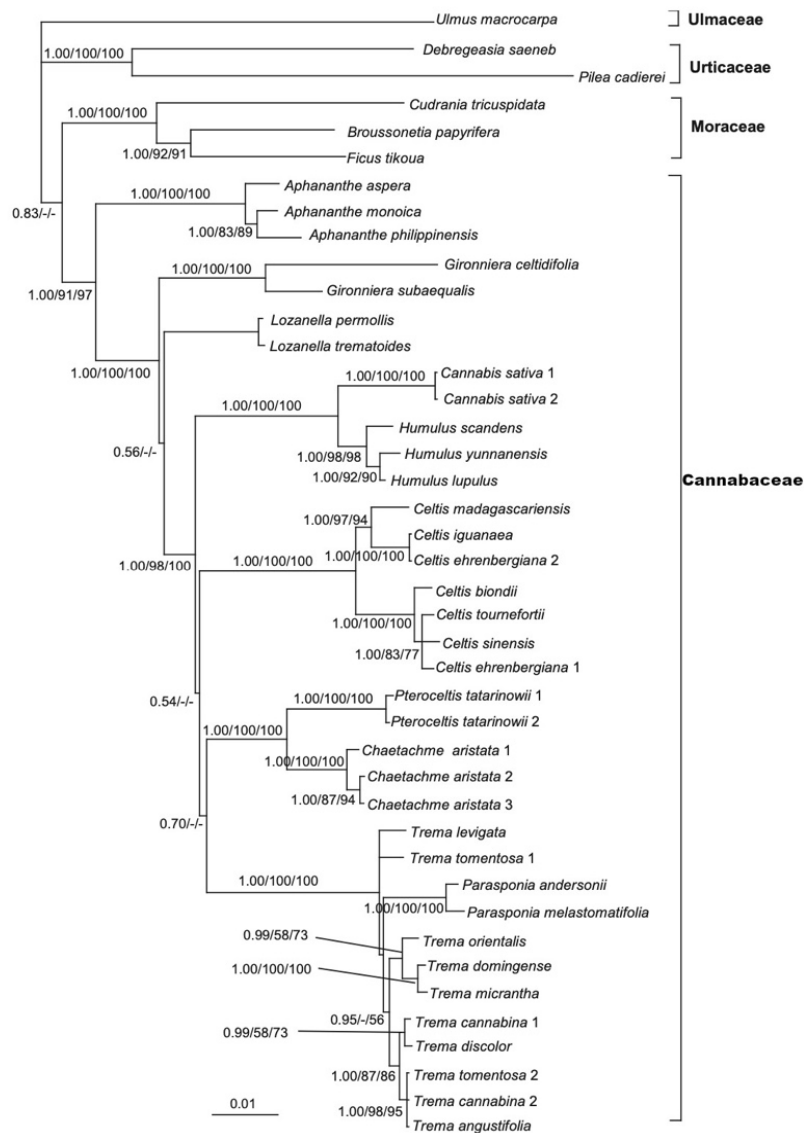
La familia Cannabaceae es un grupo de Angiospermas conformada por 10 géneros y alrededor de 109 especies. Las relaciones filogenéticas dentro de la familia están poco esclarecidas, por lo que en 2013 Yang y colaboradores publicaron un trabajo proponiendo una nueva filogenia para el grupo.

Para esto utilizaron secuencias de cuatro genes provenientes del cloroplasto. Para los análisis filogenéticos aplicaron Parsimonia, Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB). En la Figura 7.5 se presenta el árbol filogenético de las Cannabaceae obtenido por IB. Debido a que los resultados del análisis por Parsimonia y MV son similares a la IB, solo se presenta este último.

- a. Considerando la Figura 7.5, ¿la familia Cannabaceae es monofilética? ¿Y lo son los géneros que la conforman?

Indique el soporte de la familia Cannabaceae. A su criterio ¿qué nodos tienen el peor soporte? ¿Qué nodo/s presenta/n la mayor cantidad de cambio evolutivo desde su antecesor común más cercano?

Figura 7.5. Árbol filogenético de la familia Cannabaceae obtenido por Inferencia Bayesiana (IB) con datos combinados de cuatro genes del cloroplasto

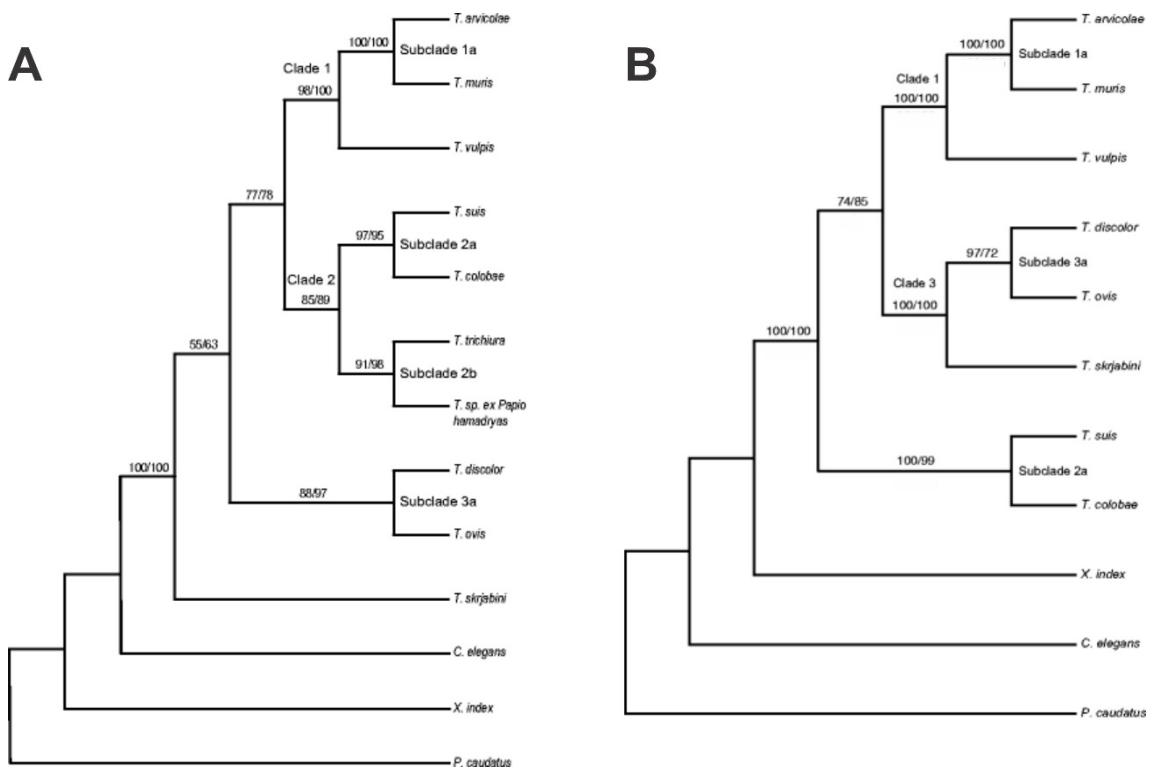


Nota. Adaptado de Árbol filogenético de la familia Cannabaceae obtenido por Inferencia Bayesiana (IB) con datos combinados de cuatro genes del cloroplasto, de Yang et al., 2013. Las Probabilidades Posteriores (PP) de la IB, los valores de Bootstrap (%) de la Parsimonia (PB-B) y de la Máxima Verosimilitud (MV-B) se indican en los nodos (PP/PB-B/MV-B). Los guiones indican soportes menores al 50%.

Ejercicio 8

Las especies del género *Trichuris* Roederer 1761 son parásitos que habitan el intestino ciego de mamíferos (e.g. primates, roedores). Este grupo presenta particular interés ya que algunas especies afectan al ser humano (e.g. *Trichuris trichiura*). Hasta hace unos años el estudio de este grupo se basaba principalmente en caracteres morfológicos, que en muchos casos no son suficientes para la delimitación de las especies dentro del género. En 2015 Callejón y colaboradores utilizaron dos grupos de datos concatenados, cada uno compuesto por dos genes nucleares y otro por dos genes mitocondriales. Con el objetivo de inferir la filogenia del género aplicaron a los datos métodos probabilísticos de inferencia filogenética (Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana). En la figura 7.6 se muestran los resultados obtenidos a partir de los análisis llevados a cabo.

Figura 7.6. *Filogenias de Trichuris.*



Nota. Adaptado de *Filogenias de Trichuris*, de Callejón et al., 2015. A) Árbol filogenético obtenido del análisis combinado de genes mitocondriales utilizando MV. El árbol consenso a partir de IB presenta la misma topología para el grupo interno. B) Árbol filogenético obtenido del análisis combinado de genes nucleares utilizando MV. Los árboles obtenidos con MV e IB presentan la misma topología. Los valores de probabilidad posterior (%) se listan seguidos de los valores de Bootstrap. * Indica el grupo externo.

- ¿El género *Trichuris* es un grupo natural?
- Compare los resultados obtenidos a partir de los datos de genes mitocondriales (A) y los obtenidos a partir de genes nucleares (B), ¿Concuerdan ambas hipótesis en los taxones que integran el género? En caso de no concordar describa brevemente las discrepancias.
- ¿Por qué los resultados de ambos análisis son diferentes?
- ¿Cuáles nodos tienen el peor soporte?

Referencias

- Abascal, F., Irisarri, I. y Zardoya, R. (2014). Capítulo 9. Filogenia y evolución molecular. En A. Sebastián y A. Pascual-García (Eds./Coords.), *Bioinformática con Ñ. Volumen I: Principios de Bioinformática*. (pp. 231-259). Autoeditado e impreso por CreateSpace (<http://www.create-space.com>).
- Bleidorn, C. (2017). *Phylogenomics*. Cham: Springer International Publishing.
- Buffington, M. L., Nylander, J. A. A. y Heraty, J. M. (2007). The phylogeny and evolution of Figitidae (Hymenoptera: Cynipoidea). *Cladistics*, 23, 403-431.
- Callejón, R., Cutillas, C. y Nadler, S. A. (2015). Nuclear and mitochondrial genes for inferring Trichuris phylogeny. *Parasitology Research*, 114(12), 4591-4599.
- Chan, C. X. y Ragan, M. A. (2013). Next-generation phylogenomics. *Biology Direct*, 8(1), 1-6.
- DeSalle, R., Tessler, M. y Rosenfeld, J. (2020). *Phylogenomics: a primer*. CRC Press.
- García-Sandoval, R. (2014). Why some clades have low bootstrap frequencies and high Bayesian posterior probabilities. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 60, 41-44.
- Holder, M. y Lewis, P. O. (2003). Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature Reviews Genetics*, 4(4), 275-284.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R. y Bollback, J. P. (2001). Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science*, 294(5550), 2310-2314.
- Kvist, S. y Siddall, M. E. (2013). Phylogenomics of Annelida revisited: a cladistic approach using genome-wide expressed sequence tag data mining and examining the effects of missing data. *Cladistics*, 29(4), 435-448.
- Morrone, J. J. (2013). *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. México D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Philippe, H., Delsuc, F., Brinkmann, H. y Lartillot, N. (2005). Phylogenomics. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematic*, 36, 541-562.
- Saitou, N. y Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4(4), 406-425.
- Weisrock, D. W., Macey, J. R., Matsui, M. y Milcahy, D. G. (2013). Molecular phylogenetic reconstruction of the endemic Asian salamander family Hynobiidae (Amphibia, Caudata). *Zootaxa*, 3626(1), 77-93.
- Wiley, E. O. y Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Yang, M. Q., van Velzen, R., Bakker, F. T., Sattarian, A., Li, D.-Z. y Yi, T. S. (2013). Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*, 62(3), 473-485.
- Yang, Z. (2014). *Molecular evolution: a statistical approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Yang, Z. y Rannala, B. (2012). Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, 13(5), 303-314.

CAPÍTULO 8

Clasificaciones Biológicas y Aplicaciones

Martina Eugenia Pocco y Eugenia Minghetti

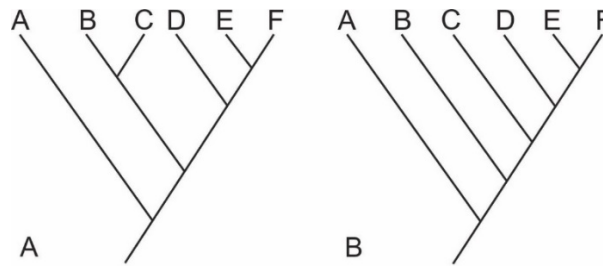
Clasificaciones biológicas

Uno de los objetivos principales de la Sistemática es producir **clasificaciones biológicas formales** para las especies y taxones superiores, cuyo propósito es actuar como un sistema general de referencia para organizar la diversidad orgánica (Wiley, 1981) o como un sistema de comunicación (Mayr y Ashlock, 1991).

Según la Cladística, las clasificaciones biológicas constituyen **hipótesis científicas** con respecto a las **relaciones ancestro-descendientes** entre los taxones. Una buena clasificación biológica debe proporcionar información sobre las características de los organismos y la distribución de sus caracteres, y reflejar la historia evolutiva de los taxones. Asimismo, debe ser robusta, es decir debe estar sustentada en numerosas evidencias, debe ser estable aunque flexible y debe estar basada en procedimientos y fundamentos claramente explicitados. Las clasificaciones son predictivas, ya que permiten realizar predicciones sobre el origen y evolución de los taxones y los caracteres; como también servir de fundamento para realizar estudios en otras áreas de la Biología Comparada (Lipscomb, 1998; Lanteri y Cigliano, 2006).

Las principales convenciones para transformar un cladograma en una clasificación (Wiley, 1979; 1981; Ax, 1987; Forey *et al.*, 1992; Morrone, 2000) son la **subordinación** y la **secuenciación** (Wiley, 1981; Schuh, 2000) que se relacionan, en gran medida, con la topología del cladograma obtenido, si es simétrico o asimétrico respectivamente (Figura 8.1). En las clasificaciones cladísticas en general se aplica un procedimiento combinado de subordinación (para las ramas simétricas del árbol) y de secuenciación (para las ramas asimétricas), dado que, si se aplicara el procedimiento de subordinación exclusivamente, se reconocerían muchas categorías, lo cual sería poco práctico. Se recomienda no emplear categorías innecesarias, y modificar las clasificaciones previas lo mínimo posible.

Figura 8.1. Topología de cladogramas hipotéticos de cinco géneros correspondientes a una superfamilia (B-F) y el grupo externo (A).



A) Simétrico. B) Asimétrico.

Ejemplo de aplicación de subordinación y secuenciación en las clasificaciones de los cladogramas de la Figura 8.1:

Simétrico

- a. Por subordinación:
 - Familia B-C:
 - Género B
 - Género C
 - Familia D-F:
 - Subfamilia D:
 - Género D
 - Subfamilia E-F:
 - Género E
 - Género F
- b. Por subordinación-secuenciación:
 - Familia B-C:
 - Género B
 - Género C
 - Familia D-F:
 - Género D
 - Género E
 - Género F

Asimétrico

- c. Por secuenciación:
 - Familia B-F:
 - Género B
 - Género C
 - Género D
 - Género E
 - Género F
- d. Por subordinación:
 - Familia B:
 - Género B
 - Familia C-F:
 - Subfamilia C:
 - Género C
 - Subfamilia D, E, F:
 - Tribu D:
 - Género D
 - Tribu E-F:
 - Género E
 - Género F

Aplicaciones de la sistemática filogenética

Los métodos filogenéticos contribuyen a poner en evidencia patrones que subyacen a la estructura jerárquica de la naturaleza, por lo que constituyen una herramienta fundamental para el desarrollo de diversas disciplinas como la biología evolutiva, la biogeografía histórica y también en estudios sobre adaptación, especiación, coevolución, etología y biología de la conservación, entre otros. Estas disciplinas intentan recuperar patrones congruentes, ya sea entre diferentes conjuntos de caracteres de un mismo grupo de organismos (sistemática filogenética), entre áreas de distribución de distintos taxones (biogeografía histórica) o entre relaciones filogenéticas de hospedadores y sus asociados (coevolución) (Lanteri y Cigliano, 2006).

Los cladogramas permiten explicar, en un contexto histórico, los posibles procesos biológicos que dieron origen a los patrones expresados en los mismos (Carpenter, 1989). Por ejemplo, se pueden explicar procesos de especiación, evolución de ciertos caracteres, surgimiento de adaptaciones, diversificación de determinados grupos de organismos, etc. La independencia entre la obtención de los

patrones (= cladogramas) y la explicación de los procesos que los originaron es fundamental para la contrastación de teorías biológicas (Carpenter, 1989; Brooks y McLennan, 1991).

En los últimos años, el avance en las técnicas de secuenciación masiva ha permitido obtener genomas y transcriptomas completos de cualquier especie, posibilitando la reconstrucción de filogenias robustas en un marco evolutivo. De esta manera, la filogenómica proporciona el marco necesario para testear hipótesis sobre el efecto de los procesos adaptativos a nivel genómico y su papel en la generación de la biodiversidad (Zardoya *et al.*, 2017).

Áreas de la biología en las que los métodos filogenéticos han tenido un gran impacto

1. Adaptación

La sistemática filogenética contribuye al estudio del origen y la diversificación de los caracteres adaptativos, los cuales les confieren a los organismos alguna ventaja funcional o utilidad para vivir en un determinado ambiente, y que han sido generados históricamente como resultado de la selección natural (Gould y Vrba, 1982). El proceso de la adaptación tiene tres componentes: el origen, la diversificación y el mantenimiento o conservación de los caracteres (Brooks y McLennan, 1991). Para analizar el origen y la historia de transformación de ciertos caracteres supuestamente adaptativos, es necesario identificar los linajes donde estos cambios ocurrieron, determinar la secuencia de transformación de dichos caracteres y los cambios ambientales que habrían acompañado esta transformación (Wenzel y Carpenter, 1994). Para el estudio del origen de caracteres adaptativos dentro de un marco filogenético, es necesario optimizar el o los caracteres en estudio, es decir, asignar sus estados de carácter a los nodos del cladograma. En caso que la función y el carácter morfológico asociado aparezcan al mismo tiempo, o que el carácter morfológico aparezca antes que la función, entonces es posible que el carácter sea adaptativo y será necesario evaluar si hay correlación con el cambio ambiental. Por el contrario, si la función aparece con anterioridad al carácter morfológico, entonces se interpreta que no es relevante en términos de adaptación.

2. Etología

La sistemática filogenética contribuye al estudio de la evolución de los patrones de comportamiento en animales. A fin de determinar si existe correlación entre la evolución de dos o más caracteres etológicos, o entre un carácter morfológico y otro etológico, se suelen llevar a cabo procedimientos de mapeo y optimización de caracteres de comportamiento sobre cladogramas obtenidos en base a datos morfológicos y/o moleculares (optimización de caracteres) (Brooks y McLennan, 1991).

En la actualidad, además de los métodos basados en Parsimonia, es muy frecuente el uso de métodos probabilísticos (Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana) de reconstrucción de estados ancestrales para analizar la evolución de caracteres etológicos, así como también adapta-

tivos. En términos generales, a diferencia de la Parsimonia, la utilización de métodos probabilísticos permite usar un modelo explícito de evolución de caracteres, considerar la longitud de las ramas, y estimar la probabilidad relativa de cada estado de carácter en todos los nodos. Existen diversos softwares o paquetes de programas que implementan métodos de reconstrucción de estados ancestrales que varían en el tipo de carácter y/o método, como ser BMM ('*Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures*') y BMMtools (en R), Mesquite (que implementa Parsimonia, Máxima Verosimilitud y métodos Bayesianos), Bayes Traits (Máxima Verosimilitud y métodos Bayesianos), paquetes en R 'phytools', APE, 'Diversitree', entre otros.

3. Paleontología

La distribución de los caracteres en los taxones y la distribución temporal de estos últimos en el registro fósil son dos de las fuentes principales de datos en estudios de paleontología. Los árboles evolutivos se construyen combinando los cladogramas basados en evidencia morfológica (relaciones atemporales entre taxones hermanos), con los datos de ocurrencia estratigráfica de los taxones. El grado de congruencia entre los datos estratigráficos y las hipótesis filogenéticas (=cladogramas) puede evaluarse a través de diferentes índices (Benton *et al.*, 1999). También pueden evaluarse patrones evolutivos mapeando un cladograma sobre el registro fósil (Smith, 1994), de modo que los rangos geológicos de los taxones terminales se dibujan sobre la columna estratigráfica, y los grupos hermanos se unen de forma tal que la longitud de las ramas del árbol evolutivo sea mínima.

Dos conceptos básicos en la calibración de un cladograma con el registro fósil son: las extensiones de rangos (supuestos ad-hoc sobre hiatos del registro o gaps que ajustan la información del cladograma a la bioestratigrafía) y los linajes fantasmas (ramas del árbol evolutivo sin registro fósil que se crean hipotéticamente cuando se combina el cladograma con los datos bioestratigráficos). La extensión temporal (= rango estratigráfico) del linaje fantasma se establece convencionalmente, de modo tal que sea mínima (Smith, 1994). De esta forma, se pueden realizar predicciones sobre la extensión temporal mínima de ciertos taxones y evaluar cuán completo podría resultar el registro fósil.

4. Biogeografía

Los métodos filogenéticos han sido ampliamente aplicados en el campo de la biogeografía. En sus inicios, los **métodos basados en patrones** se usaron para establecer relaciones entre las distribuciones de los taxones y los procesos evolutivos a partir de los resultados obtenidos. Posteriormente, los **métodos de parsimonia basados en eventos** se centraron en la aplicación del principio de simplicidad, identificando eventos en los modelos biogeográficos y asignándoles costos para luego buscar las soluciones con costos mínimos. Sin embargo, el rápido desarrollo de las **técnicas probabilísticas** (Máxima Verosimilitud -MV- e Inferencia Bayesiana -IB-) ha generado un cambio en los biogeógrafos, quienes emplean cada vez más estos métodos en sus análisis debido a su flexibilidad para la incorporación de procesos y la disponibilidad de herramientas computacionales (Ronquist y Sanmartín, 2011). Programas específicos, como BioGeoBEARS en R (Matzke, 2013) y RASP 4, (Yu *et al.*, 2020), han permitido llevar a cabo la reconstrucción de rangos geográficos ancestrales considerando la información filogenética o filogenómica y distribucional.

Actualmente, los biogeógrafos buscan incorporar información proveniente de otras disciplinas, por lo que nuevas oportunidades han cobrado importancia. Entre ellas se destacan el **Modelado de Nicho Ecológico** que evalúa los requerimientos ecológicos de diversas variables ambientales de las especies (generalmente climatológicas) y según sus distribuciones conocidas se construyen modelos que identifican regiones adecuadas para los taxones (Peterson *et al.*, 2011), los **mapas paleogeográficos** (reconstrucciones de la paleogeografía y el paleoclima) y las **investigaciones climáticas para producir capas ambientales de alta resolución** (compendian datos sobre diferentes variables climáticas) (Ronquist y Sanmartín, 2011).

5. Coevolución

La coevolución es definida como el cambio evolutivo recíproco entre especies que interactúan (Thompson, 1994). En su estudio, se emplean las filogenias principalmente de dos maneras: examinando las historias evolutivas de los taxones que interactúan independientemente y comparando el patrón de ramificación de sus filogenias, y/o analizando cómo los rasgos coevolucionados se han modificado a lo largo del tiempo, siendo los datos moleculares los más comúnmente usados en esta tarea. Los procesos de coevolución pueden analizarse a distintos niveles taxonómicos utilizando los mismos métodos filogenéticos, considerando categorías por encima del nivel de especie para evaluar la historia evolutiva en mayor profundidad, hasta analizar grupos dentro de las especies para estudiar los procesos que llevan al surgimiento de nuevas especies o grupos taxonómicos (filogeografía) (Segraves, 2010).

6. Biología de la conservación

En las últimas cuatro décadas los hábitats naturales han sido destruidos en niveles nunca vistos. La pérdida y la vulnerabilidad de especies se incrementaron considerablemente por la expansión de los cultivos y las ciudades que llevaron a la destrucción y la fragmentación del hábitat, la contaminación, la sobrexplotación de los recursos naturales, las especies invasoras y los cambios climáticos producidos por las emisiones humanas de gases de efecto invernadero. Para definir estrategias de conservación es necesario establecer criterios de prioridad, y las filogenias proveen información sobre las relaciones de las especies y la evolución de los caracteres, centrando la atención en la necesidad de proteger las distintas características resultantes de la evolución (Pellens y Grandcolas, 2016).

Ejercitaciones

Ejercicio 1. Filogenia y patrones biogeográficos

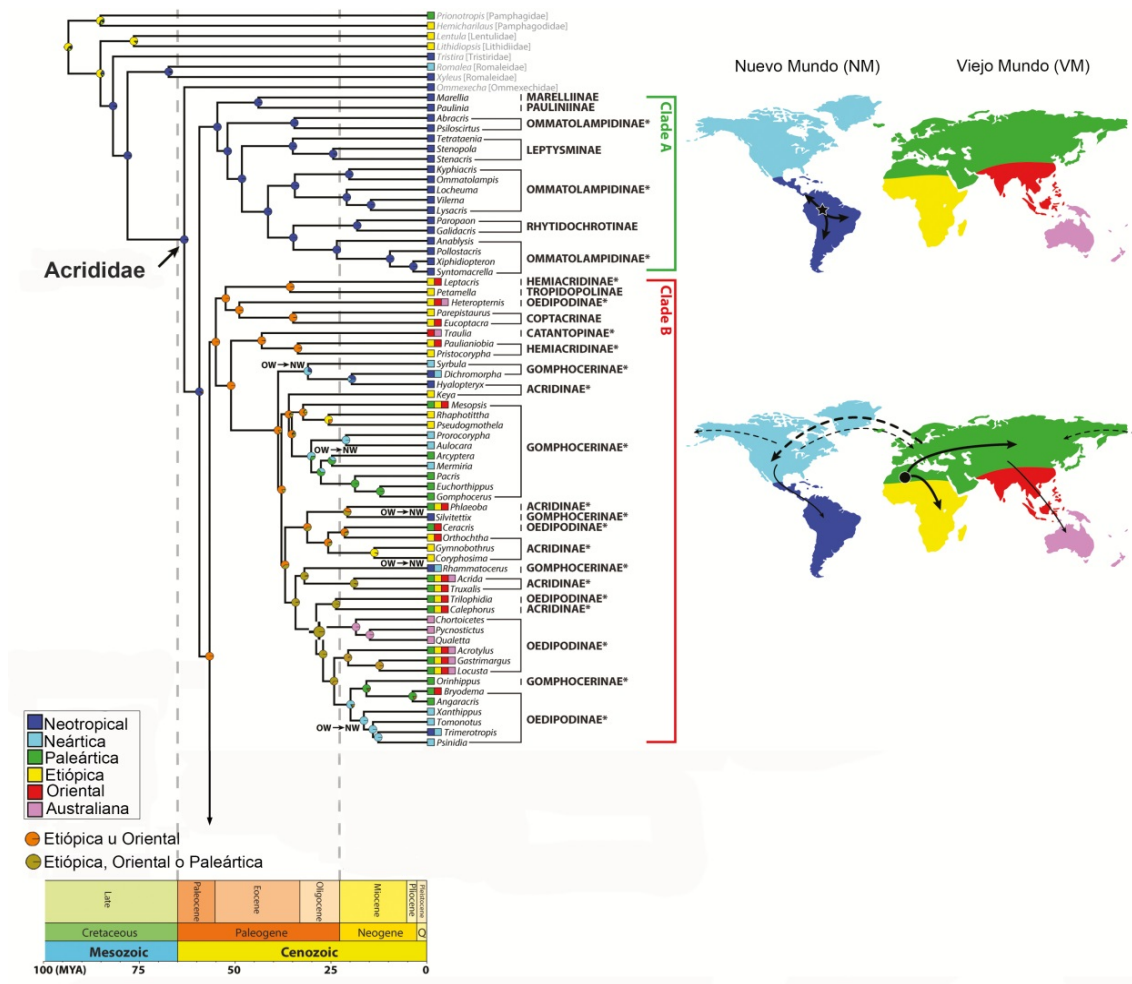
a. Familia Acrididae. La filogenia más completa de la familia de tucuras y langostas, Acrididae (Insecta, Orthoptera), fue propuesta por Song *et al.* (2018), basada en información genómica mitocondrial y genes nucleares de 134 taxones del grupo interno y ocho del grupo externo.

Esta familia tiene una distribución cosmopolita, e históricamente se ha asumido que su origen se habría producido en África debido a la gran diversidad de familias relacionadas. A fin de inferir los patrones de diversificación de los linajes de Acrididae, y testear la hipótesis sobre el origen de esta familia en el Viejo Mundo, los autores realizaron un análisis biogeográfico usando el paquete BioGeoBEARS (*Biogeography with Bayesian [and Likelihood] Evolutionary Analysis in R Scripts*) (Matzke, 2013). Se usó la filogenia datada y los rangos geográficos (presencia/ausencia de cada taxón en cada área) para la reconstrucción de las áreas ancestrales.

De acuerdo con los resultados de la Figura 8.2 que muestra la historia biogeográfica de diferentes linajes de Acrididae, responde:

- a1. ¿Cuándo y dónde (en qué reino biogeográfico) se estima que se habría originado la familia Acrididae? ¿Los resultados coinciden con la hipótesis tradicional sobre su origen?
- a2. ¿Cuándo se habría producido la colonización al Viejo Mundo?

Figura 8.2. Filogenia datada y los rangos geográficos.



Nota. Adaptado de Filogenia datada y rangos geográficos de Acrididae, de Song et al., 2018. Color de cuadrados indica distribución actual; color de círculos posible rango geográfico antes y después del evento de especiación. Círculos naranjas representan tanto la región Etiópica como Oriental y verde-oliva, Etiópica, Oriental o Paleártica. Mapas muestran eventos de dispersión/colonización. Círculos negros representan el área probable de origen del antecesor común más reciente y flechas probables rutas de colonización.

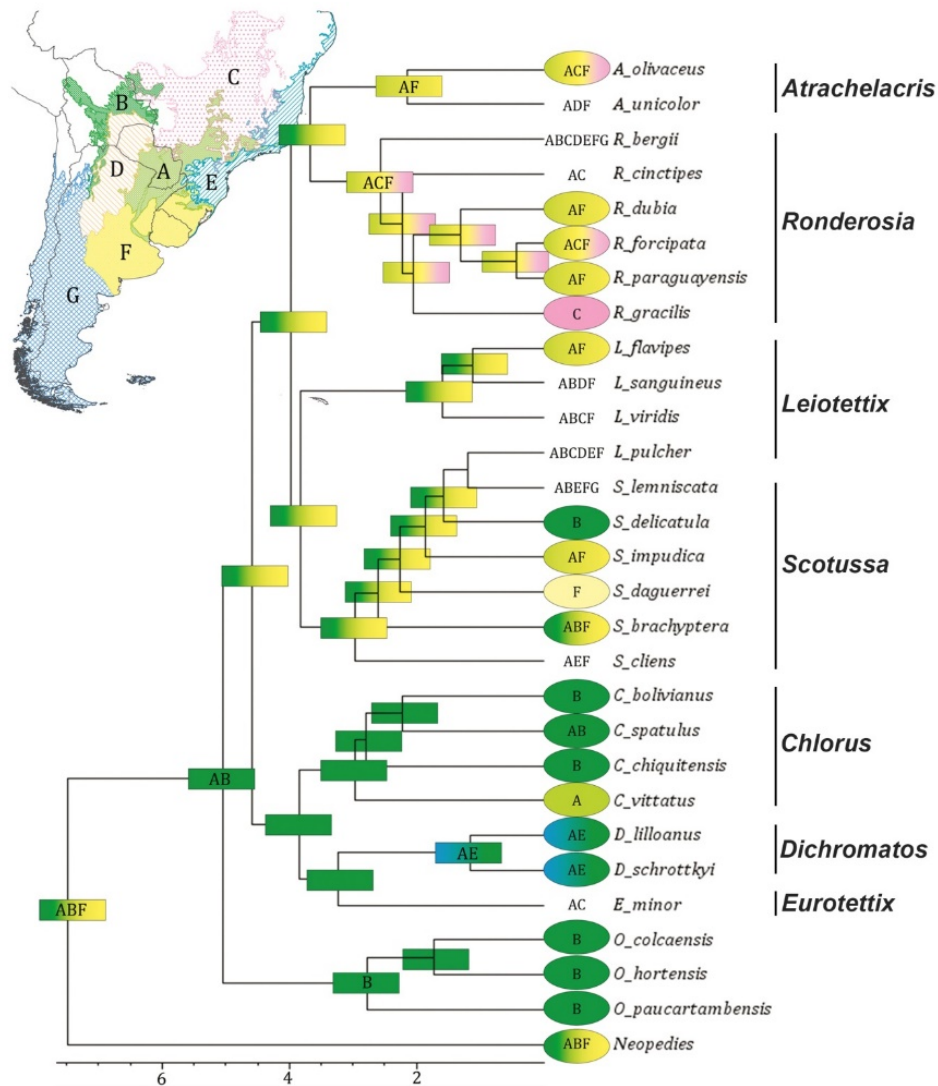
- a3. ¿Cuántos eventos de re-colonización al Nuevo Mundo se habrían producido en el clado B? Indique cuándo ocurrieron y qué linajes realizaron estos eventos.
- a4. Observe el Clado A. ¿Dónde y cuándo se estima su origen? ¿Qué subfamilias incluye? ¿Son todas monofiléticas? En caso negativo indique qué tipo de grupo constituyen.

b. Grupo de géneros Scotussae (Melanoplinae, Acrididae). En Sudamérica, la Cuenca del Plata alberga la mayor riqueza de especies de tucuras de la subfamilia Melanoplinae, y se caracteriza por presentar igual proporción de especies ápteras (sin alas) o braquípteras (alas cortas) y de especies macrópteras (alas largas). Un ejemplo de esta variación se encuentra en el Grupo de géneros Scotussae, endémico de la región subtropical templada de la Cuenca del Plata y representado por 48 especies en siete géneros, que habitan pastizales abiertos y ecotonos de bosques dentro de esta región. Scattolini *et al.* (2020) llevaron a cabo un estudio biogeográfico de Scotussae dentro de un contexto filogenético para testear si la reducción de las alas está vinculado con los procesos evolutivos y ecológicos dentro de este clado. La Figura 8.3 muestra el resultado del análisis biogeográfico usando BioGeoBEARS realizado a partir de la hipótesis filogenética obtenida del Análisis Bayesiano de la matriz de evidencia total (genes COI, ND2, H3; y 30 caracteres morfológicos) que incluyó 25 especies del Grupo Scotussae y cuatro grupos externos.

Observe la figura 8.3 y responda:

- b1. ¿El Grupo de géneros Scotussae es monofilético? ¿Cuándo y en qué región se estima que se habría diferenciado?
- b2. ¿Los géneros *Leiotettix* Bruner 1906 (especie tipo *L. viridis*) y *Scotussa* Giglio-Tos 1894 (especie tipo *S. impudica*) se recuperaron como grupos monofiléticos? En caso negativo, explique qué decisiones taxonómicas y nomenclaturales deberían realizarse para considerar ambos géneros como grupos naturales.
- b3. Los resultados muestran dos clados principales dentro del Grupo de géneros Scotussae. Teniendo en cuenta que los géneros que incluyen exclusivamente especies braquípteras son *Chlorus*, *Eurotettix* y *Dichromatos*, y aquellos que incluyen mayormente especies macrópteras son *Leiotettix*, *Ronderosia*, *Scotussa* y *Atrachelacris*, ¿considera que existe congruencia entre los principales clados obtenidos y el desarrollo de las alas?
- b4. Considerando el rango de distribución de las especies dentro de los dos clados principales de Scotussae, ¿cree que existe relación entre la capacidad de dispersión y el desarrollo de las alas? Justifique.
- b5. Con respecto al clado de especies braquípteras, ¿cuándo se habría diferenciado y en qué región habría habitado el ancestro común de este grupo? ¿En qué región se habría producido la mayor diversificación?

Figura 8.3. Resultado del análisis biogeográfico a partir de la hipótesis filogenética.



Nota. Adaptado de Análisis biogeográfico de Scotussae, de Scattolini et al., 2020. En el mapa se indican las áreas biogeográficas con colores y letras: Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (A y B); Cerrado (C); Chaco Seco (D); Mata Atlántica (E); Pampeana (F) y Biomas del Sur (G). Colores en nodos representan posibles rangos geográficos antes y después eventos de especiación, combinaciones de colores representan dos o más áreas. Escala indica el tiempo en millones de años.

Ejercicio 2. Filogenia de los primeros amniotas y evolución de la fenestra temporal del cráneo

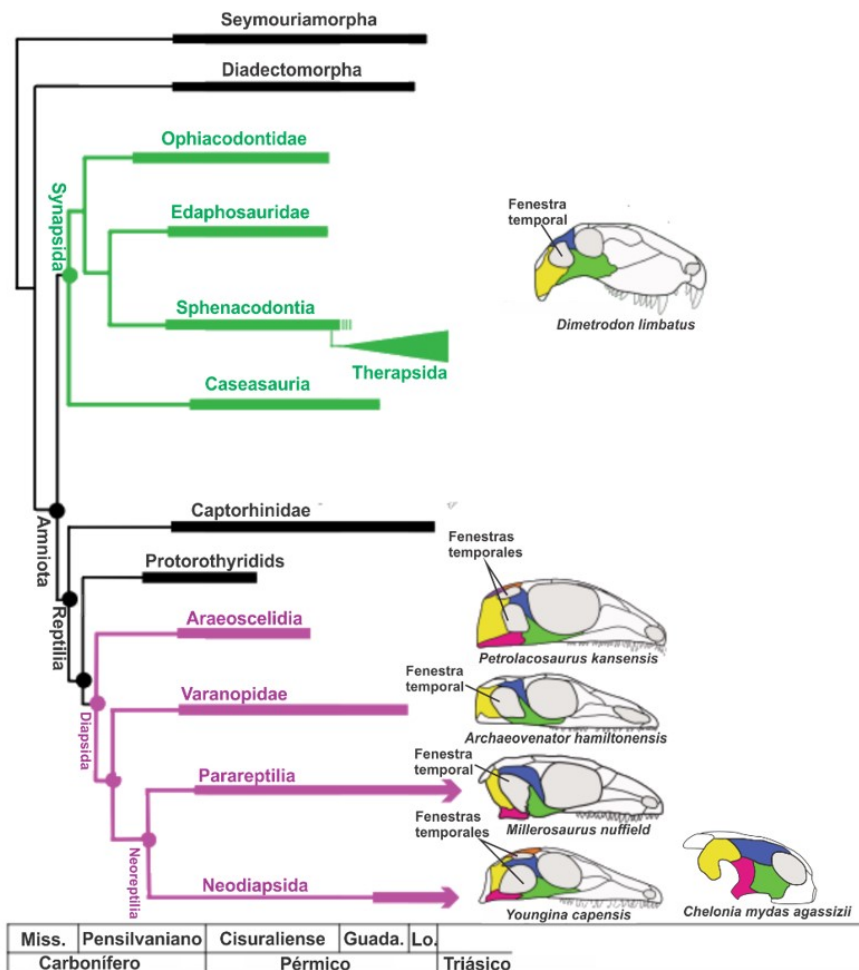
El grupo de los amniotas incluye a mamíferos, reptiles y aves, y se estima que se originaron hace 318 millones de años, a principios del Carbonífero Tardío (Pensilvaniano). Un estudio llevado a cabo por Ford y Benson (2020) propone una nueva visión sobre la evolución de los primeros amniotas. Estos autores, a partir de un nuevo conjunto de datos morfológicos, analizaron la evolución de la fenestra temporal (Figura 8.4), la cual es una estructura clave con importancia funcional en el cráneo de estos organismos, cuyo origen estaría relacionado con la diversificación de los estilos de alimentación durante la invasión a ecosistemas terrestres.

Según el paradigma tradicional de evolución de los primeros amniotas establecido en el siglo XX, este grupo incluiría una dicotomía basal entre los Synapsida (mamíferos, con una sola fenestra temporal ubicada inferiormente) y los Reptilia (reptiles, incluyendo las aves, que carecen de fenestras, o que poseen dos: una superior y otra inferior). A su vez los Reptilia presentan una divergencia temprana en Parareptilia (reptiles basales y tortugas, sin fenestras temporales) y Eureptilia (Captorhinidae y Protorothyridids carentes de fenestras, y Diapsida integrado por Araeoscelidia y Neodiapsida con dos fenestras temporales). Sin embargo, estudios posteriores han mostrado que muchos Parareptilia poseen una fenestra temporal, localizada lateralmente, y además, diversos estudios moleculares y morfológicos han recuperado a las tortugas como diápsidos muy derivados, implicando una pérdida secundaria de ambas fenestras.

El grupo estudiado por Ford y Benson (2020) incluyó 66 taxones extintos de los primeros amniotas y cuatro taxones más derivados. Se realizaron análisis de parsimonia e inferencia Bayesiana aplicando dos modelos diferentes de calibración de cladogramas.

- a. ¿Qué diferencias plantea la nueva evidencia con respecto a la clasificación de los Parareptilia, y de los Eureptilia?

Figura 8.4. Filogenia de los principales clados de los primeros amniotas.



Nota. Adaptado de Filogenia de los principales clados de los primeros amniotas, de Ford y Benson, 2020. Filogenia de los principales clados de los primeros amniotas, donde se indican los orígenes de las fenestras temporales en sinápsidos (color verde) y reptiles (color magenta), modificado a los fines prácticos.

- b. Según las hipótesis tradicionales, la fenestra temporal habría surgido independientemente en sinápsidos, pararreptiles y diápsidos. De acuerdo con los resultados de Ford y Benson (2020) (Figura 8.4), ¿cuántas veces se infiere que se habría adquirido independientemente la fenestra temporal dentro del grupo de primeros amniotas?
- c. Teniendo en cuenta que los Varanopidae han sido considerados clásicamente como sinápsidos, y de acuerdo a los resultados de este estudio, ¿qué podría decir de su condición de tener una sola fenestra temporal?

Ejercicio 3. Filogenia de mariposas “hairstreak” y evolución de caracteres sexuales secundarios.

Las mariposas del Grupo Atlides (*Atlides* Hübner 1819, *Theritas* Hübner 1818, *Pseudolycaena* Wallengren 1858 y *Arcas* Swainson 1832) de la tribu Eumaeini (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae) son grandes y de colores brillantes, se distribuyen en el neotrópico, y los machos presentan una amplia diversidad de órganos sexuales secundarios. Existen dos hipótesis sobre la funcionalidad de estas estructuras. Por un lado, la hipótesis de reconocimiento de especies postula que las hembras usan estos órganos para discernir entre machos de su misma especie de machos de otras especies, mientras que la hipótesis de selección sexual plantea que son usados por las hembras para elegir entre machos de su misma especie.

Según la hipótesis de reconocimiento de especies sería esperable que los machos de especies simpátricas, filogenéticamente muy próximas, presenten órganos sexuales secundarios promoviendo el aislamiento reproductivo. Robbins *et al.* (2012), en un estudio filogenético de un pequeño género del Grupo Atlides (género *Arcas* caracterizado por tener colas largas, de color azul iridiscente en los bordes superiores y verde esmeralda en los bordes inferiores), mostraron que la pérdida evolutiva de estos órganos ocurrió más frecuentemente en clados alopátricos/parapátricos con su linaje hermano que lo esperado por azar. Sobre la base de este antecedente, Pereira Martins *et al.* (2019) testearon en todo el Grupo Atlides la hipótesis que plantea que la adquisición o pérdida evolutiva de órganos sexuales secundarios masculinos ocurre primariamente en linajes que son simpátricos o alopátricos/parapátricos, respectivamente, con su grupo hermano. Para ello realizaron un análisis filogenético a partir de una matriz de datos de 77 caracteres morfológicos y 44 especies terminales (39 especies del grupo Atlides, dos especies del grupo Brangas y tres grupos externos: *Annamaria draudti* (Lathy), *Evenus regalis* (Cramer) y *Paiwarria telemus* (Cramer)).

A partir de esta matriz de datos ([Matriz 1](#)):

Realice una búsqueda heurística en TNT (Goloboff *et al.*, 2008) ([Anexo 3](#)), con 100 réplicas considerando todos los caracteres de igual peso y los multiestados como desordenados. Calcule el soporte de *Bootstrap* para el árbol.

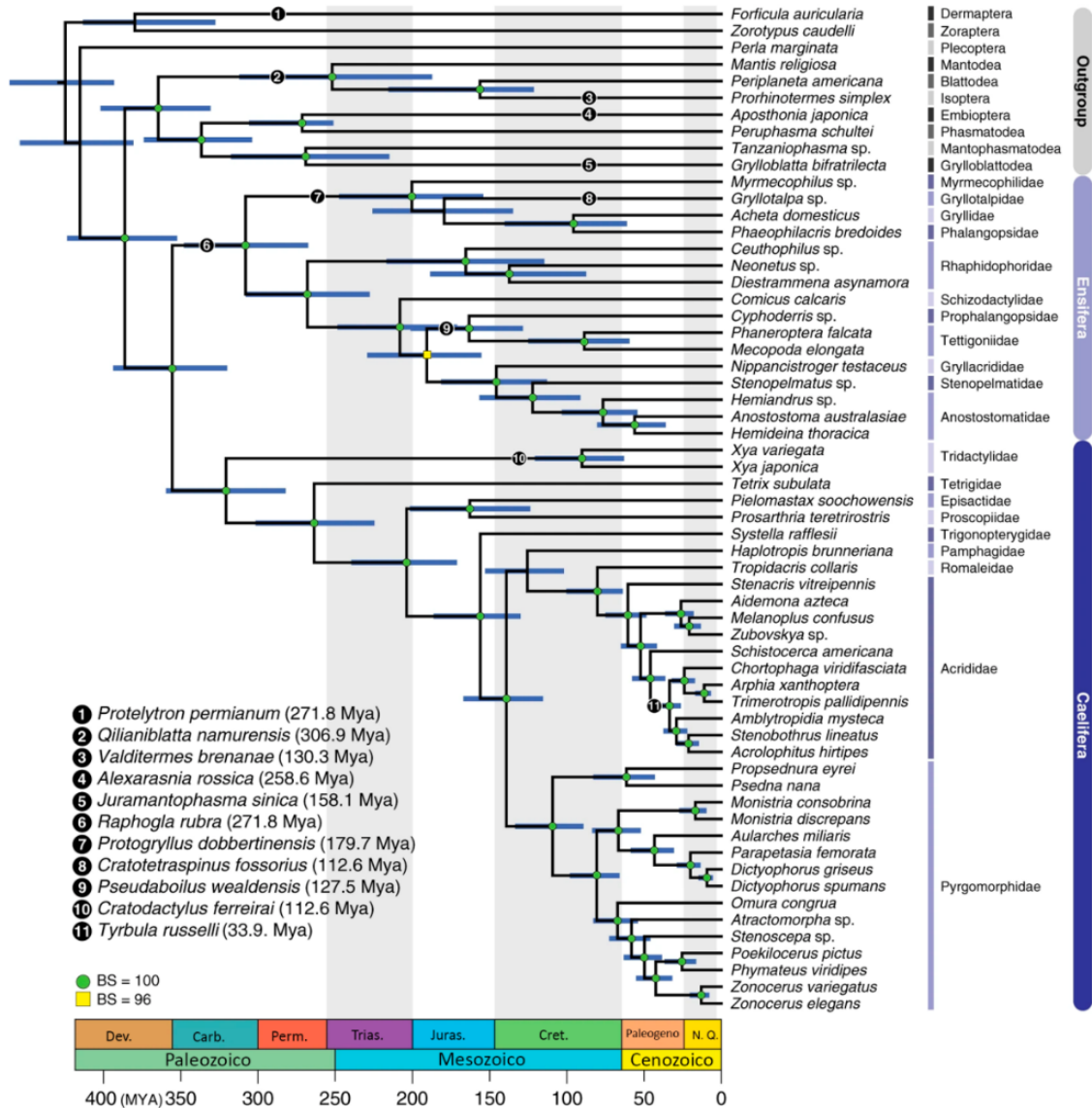
- a. ¿Se recupera la monofilia del Grupo Atlides? En caso contrario, ¿qué tipo de grupo forma?
- b. Con respecto a los géneros que integran al Grupo Atlides, indique si se recupera la monofilia de cada uno de ellos y en ese caso, su soporte.
- c. Optimice los cambios en el carácter 8, el cual se refiere a la presencia (1) o ausencia (0) de un parche olfativo distal en el ala anterior. Este carácter es uno de los cinco referidos a los órganos sexuales secundarios masculinos usados por los autores para determinar aquellos clados (y sus grupos hermanos) en donde se perdió o se adquirió un órgano sexual secundario masculino. ¿Cuál es el estado ancestral de este carácter? ¿Cuántos cambios ha tenido este carácter? ¿En qué clados se adquirió y en cuál/les taxón/es se perdió evolutivamente?
- d. Teniendo en cuenta los siguientes resultados obtenidos por los autores al optimizar los restantes caracteres sobre órganos sexuales secundarios masculinos:
- nueve ganancias evolutivas ocurrieron en linajes simpátricos con sus grupos hermanos, y una ganancia en un linaje alopátrico/parapátrico con su hermano.
 - siete de las 10 pérdidas ocurrieron en linajes alopátricos/parapátricos con sus hermanos.
- d1. ¿A qué conclusiones llega en cuanto a la hipótesis sobre la adquisición o pérdida evolutiva de órganos sexuales secundarios masculinos en relación a la distribución de los linajes y sus grupos hermanos?
- d2. Dentro del grupo en estudio, ¿cuál de las dos hipótesis (reconocimiento de especie vs. selección sexual) sería la más factible de acuerdo a los resultados obtenidos?
- e. Sobre la base de los resultados de las relaciones obtenidas, ¿qué decisiones taxonómicas tomaría con respecto al Grupo Brangas? Indique qué cambios en la clasificación previa propondría en cuanto a la clasificación de este grupo.
- f. Con respecto al género *Theritas* ¿la clasificación previa es consistente con los resultados obtenidos del análisis filogenético? En caso negativo, proponga nuevas alternativas de clasificación. Tenga en cuenta que la especie tipo es *Theritas mavors* Hübner 1818.

Ejercicio 4. Evolución de la comunicación acústica en Orthoptera (Insecta)

Muchos insectos del Orden Orthoptera producen sonidos (cantos), como los grillos, tetigónidos y tucuras. Usando información filogenómica, Song *et al.* (2020) establecieron las relaciones filogenéticas entre los mayores linajes del grupo y los tiempos de divergencia dentro del orden. Mediante la reconstrucción de estados ancestrales sobre la topología resultante del análisis de Máxima Verosimilitud, los autores analizaron los patrones de evolución de los órganos implicados en la audición y producción de sonido, usando el paquete en R *phytools*.

La matriz de datos consistió en 239 especies de Orthoptera y 10 grupos externos de Polyneoptera, representando las 16 superfamilias y 36 familias del orden Orthoptera. Se incluyeron 60 transcriptomas, y además se combinó con genomas mitocondriales de 249 taxones.

Figura 8.5. Filogenia datada de Orthoptera.



Nota. Adaptado de Filogenia datada de Orthoptera, de Song et al., 2020. Filogenia datada de los Orthoptera basada en información filogenómica. Valores de Bootstrap (BS) indicados por colores en nodos (círculo verde BS = 100; cuadrado amarillo: BS = 96); valores por debajo de 90 no se muestran. Barras azules indican 95% intervalo de confianza de la edad de los nodos.

De acuerdo con el cronograma (árbol filogenético datado lo que implica que la longitud de las ramas es proporcional al tiempo transcurrido entre los diferentes eventos de ramificación) basado en datos filogenómicos (Figura 8.5, modificada de Song et al. (2020) a los fines prácticos), responda:

a. Se recupera la monofilia de los subórdenes Ensifera y Caelifera? ¿Cuál es el soporte de cada grupo?

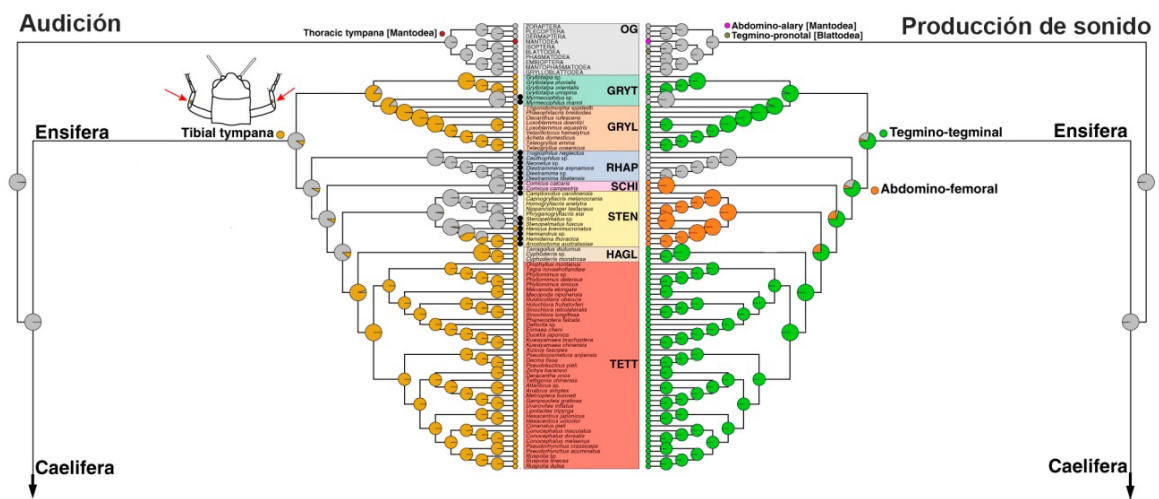
b. ¿Cuándo se estima que se habrían originado estos linajes? ¿Cómo se calibró la filogenia para estimar los tiempos de divergencia?

De acuerdo a los resultados del análisis de reconstrucción de estados ancestrales (Figura 8.6, modificada a los fines prácticos), responda:

c. ¿Qué tipo de órganos auditivos y de producción de sonidos se consideran ancestrales en el suborden Ensifera?

d. ¿Cuál es el estado ancestral con mayor probabilidad de cada uno de los caracteres en la superfamilia Tettigonoidea (TETT)?

Figura 8.6. Análisis de reconstrucción de estados ancestrales.



Nota. Adaptado de análisis de reconstrucción de estados de nodos ancestrales de órganos auditivos y de producción de sonidos, de Song et al., 2020. Los círculos coloreados en cada extremo de las ramas indican el estado de caracteres de cada especie, con círculos grises se indica la ausencia. Los círculos coloreados en nodos muestran probabilidad de cada estado ancestral. A la izquierda se muestra la evolución de los órganos auditivos y los estados de carácter. A la derecha, se muestra la evolución de los órganos de producción de sonido (aparato estridulador).

Ejercicio 5. Integrador

Con el objetivo de analizar los patrones de diversificación de un grupo de tucuras del género *Zoniopoda* (Orthoptera: Acridoidea: Romaleidae) en biomas de vegetación abierta de Sudamérica, se realizó un análisis filogenético y biogeográfico del grupo basado en datos morfológicos y moleculares. Con el objetivo de establecer las relaciones filogenéticas de *Zoniopoda* con los restantes miembros de Romaleinae sudamericanos, se incluyeron las 12 especies válidas de *Zoniopoda* y 19 especies de otros géneros de la subfamilia. A su vez, los autores describieron una nueva especie de *Zoniopoda*, y examinaron su ubicación filogenética dentro del grupo.

El análisis de Máxima Parsimonia fue realizado en TNT (Goloboff et al., 2008) bajo el procedimiento de búsqueda heurística con el algoritmo TBR. La matriz de datos morfológica consistió

en 43 caracteres de la cabeza y tórax (caracteres 0-18), terminalia abdominal masculina (19-27), genitalia masculina interna (28-32), y patrones de coloración del cuerpo (33-42).

Los caracteres fueron considerados con igual peso, y aquellos multiestado se trataron como desordenados. Para el soporte de nodos, se calculó el soporte de Bremer.

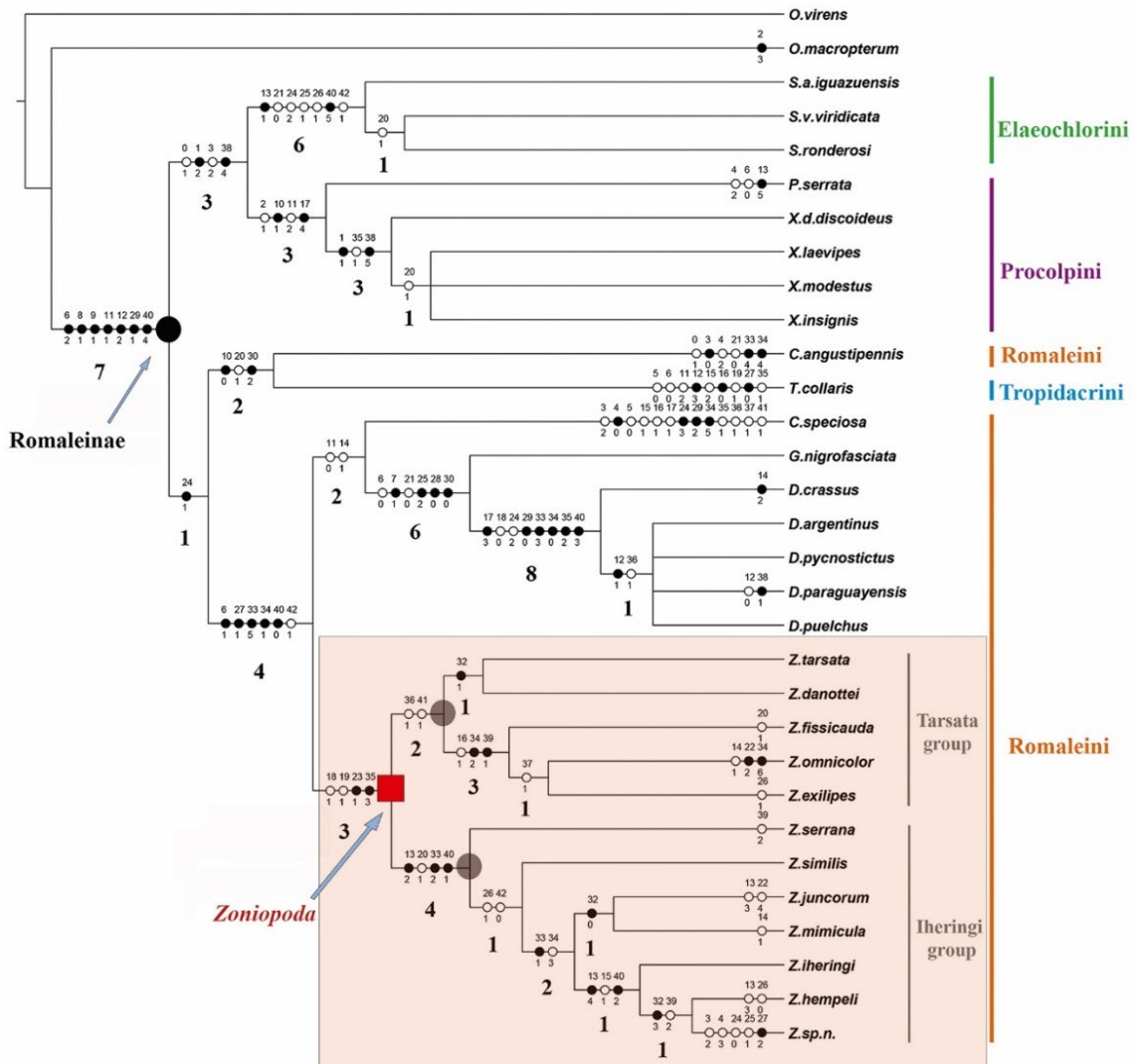
La matriz de datos moleculares (de los genes COI y H3) incluyó 10 ejemplares de seis especies de *Zoniopoda*, representantes de los dos grupos de especies, y 23 ejemplares de 15 especies de otros géneros de Romaleinae. Los análisis filogenéticos de caracteres moleculares fueron realizados mediante análisis Bayesiano (BA). Para inferir el modelo más apropiado de evolución de los caracteres moleculares se usó JModelTest (Posada, 2008), basado en el criterio de información Akaike (AIC) (Akaike, 1973). El modelo de evolución HKY fue usado para ambas particiones, COI y H3 (HKY; Hasegawa *et al.*, 1985).

Finalmente se realizó un análisis Bayesiano considerando la evidencia total (COI, H3 y caracteres morfológicos) así como también una estimación de tiempos de divergencia usando el programa Beast 2.4.7. El modelo de evolución HKY fue usado para los caracteres moleculares, y el modelo de evolución morfológica 'MK Lewis' (Lewis, 2001) para los caracteres morfológicos.

Observe la Figura 8.7 (evidencia morfológica) y responda:

- a. ¿Cuál es la longitud, IC y IR del árbol? ¿Qué nos indican los valores de los índices obtenidos?
- b. ¿Qué tipo de grupo conforman las especies del género *Zoniopoda*? ¿Cuál es el soporte del grupo?
- c. ¿Cuáles son los caracteres que sustentan dicho grupo? ¿A qué estructuras pertenece cada uno? Discrimine entre sinapomorfías reales y aparentes.
- d. El carácter 19 hace referencia a la placa subgenital masculina bifurcada. ¿Es un carácter secundariamente homólogo? Justifique.
- e. Carbonell (2007) propone dos grupos de especies: Grupo Tarsata y Grupo Iheringi (indicados en barras laterales en la Figura 8.7). ¿Los resultados obtenidos en el análisis cladístico confirman la hipótesis de Carbonell? Justifique su respuesta. En caso afirmativo, indique los caracteres que soportan cada grupo de especies y a qué fuente pertenecen.
- f. ¿Los caracteres que definen el Grupo Tarsata son homoplásicos? En caso afirmativo ¿son paralelismos o reversiones?
- g. El carácter 20 hace referencia a la forma de la placa subgenital masculina, que tiene dos estados (0, corta; 1, alargada). Dentro del clado de *Zoniopoda*, ¿la placa subgenital alargada es una sinapomorfía del grupo Iheringi? Justifique.
- h. ¿Cuál es el grupo hermano de la nueva especie de *Zoniopoda* y en qué grupo de especies se ubica?

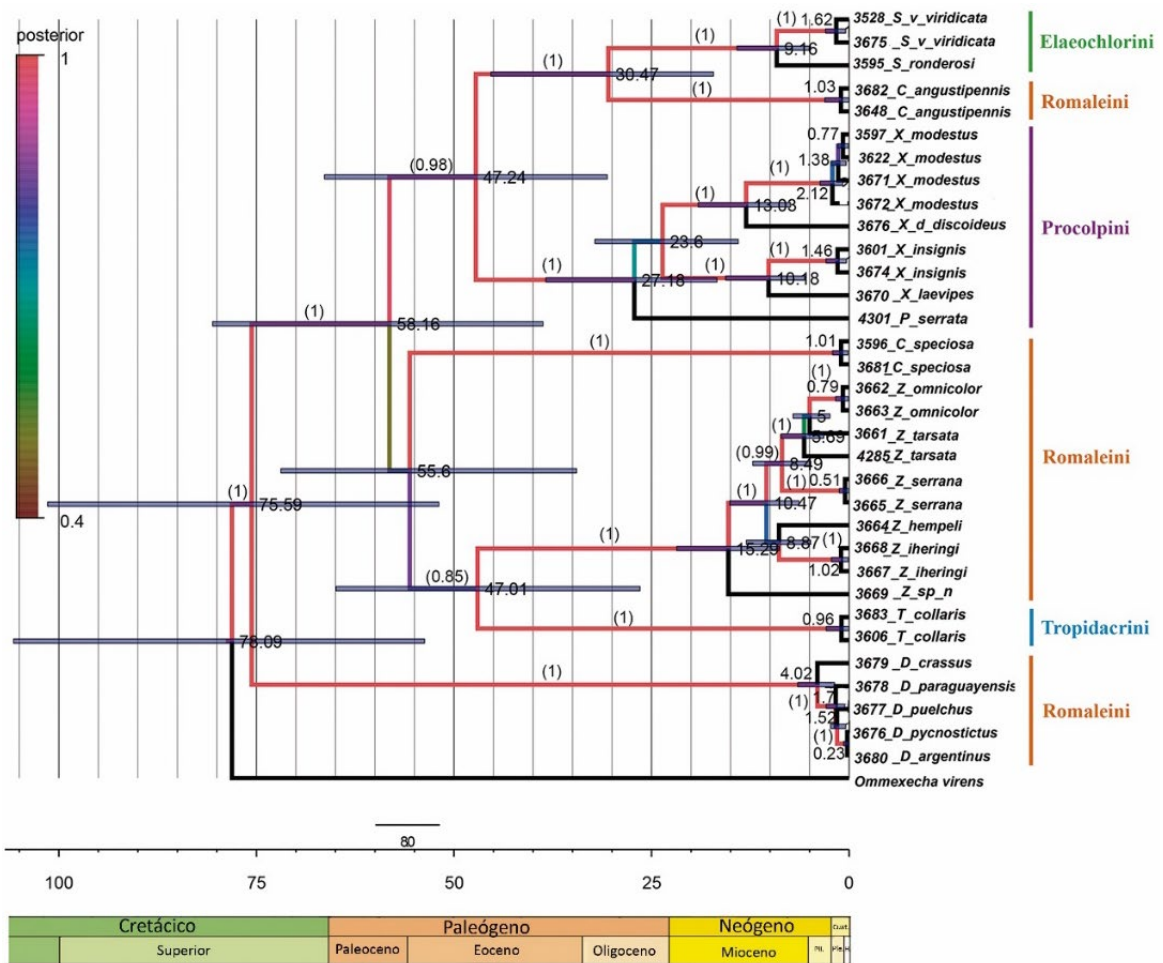
Figura 8.7. Filogenia de Zoniopoda.



Nota. Adaptado de Filogenia de Zoniopoda, de Pocco et al., 2018. Árbol más parsimonioso (L, 161; CI, 0,68; RI, 0,86) resultante del análisis cladístico en TNT de la matriz de datos morfológica, bajo pesos iguales. Círculos blancos en las ramas indican caracteres homoplásicos, círculos negros en las ramas indican apomorfías. Valores de soporte de Bremer se indican debajo de las ramas.

- i. Según esta hipótesis, ¿cuál es el grupo hermano de *Zoniopoda*? ¿Qué caracteres justifican esta relación y cuál es el soporte? Discrimine entre sinapomorfías reales y aparentes.
- j. El carácter 42 hace referencia al patrón de color de la cabeza (0, sin bandas; 1 con bandas), y la presencia de bandas en la cabeza justifica el clado anteriormente mencionado (*Zoniopoda* y su grupo hermano). Dicho carácter se expresó como una homoplasia (sinapomorfía aparente). Indique si se trata de un paralelismo o una reversión, y por qué.
- k. ¿La tribu Romaleini es monofilética? Justifique.

Figura 8.8. Árbol Bayesiano.



Nota. Adaptado de Arbol Bayesiano de Zoniopoda, de Pocco et al., 2018. Árbol obtenido del análisis Bayesiano de la matriz de evidencia total (COI, H3 y morfología). Números sobre las ramas indican edad de nodos. Números entre paréntesis corresponden a los valores de probabilidad posterior (>0,80). Las barras en los nodos indican 95% de intervalo de confianza para la edad de los nodos.

Observe la figura 8.8 (evidencia total) y responda:

- ¿El género *Zoniopoda* se recupera como monofilético? ¿Cuál es el soporte?
- ¿Se recuperan los dos grupos de especies propuestos por Carbonell? Justifique.
- ¿Cuál es el grupo hermano de *Zoniopoda*? ¿Qué soporte presenta esta relación? ¿Es congruente con los resultados del análisis morfológico?
- ¿Qué tipo de grupo es la tribu Romaleini? ¿Concuerda con los resultados del análisis con evidencia morfológica?
- Con respecto a los tiempos de divergencia estimados, ¿en qué momento se estima que se habría diferenciado el género?

Referencias

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En B.N. Petrov y F. Csaki (Eds.), *Second International Symposium on Information Theory*, Tsahkadsor, Armenia, U.S.S.R., September 2-8, 1971 (pp. 267-281). Budapest: Akademia Kiado.
- Ax, P. (1987). *The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the basis of their Phylogenesis*. Chichester: John Wiley & Sons, A. Wiley Interscience Publication.
- Benton M., Hitching R., y Wills M. A. (1999). Assessing congruence between cladistic and stratigraphic data. *Systematic Zoology*, 48, 581-596.
- Brooks, D. R. y McLennan, D. A. (1991). *Phylogeny, ecology and behavior: A research program in comparative biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Carbonell, C. S. (2007). The genus *Zoniopoda* Stål 1873 (Acridoidea, Romaleidae, Romaleinae). *Journal of Orthoptera Research*, 16, 1-33.
- Carpenter, J. M. (1989). Testing scenarios: Wasp social behavior. *Cladistics*, 5, 131-144.
- Forey, P. L., Humphries, C. L., Kitching, I. J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. y Williams, D. M. (Eds.). (1992). *Cladistics: A practical course in Systematics*. Oxford: Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication 10.
- Ford, D. P. y Benson, R. B. J. (2020). The phylogeny of early amniotes and the affinities of Parareptilia and Varanopidae. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 57-65.
- Goloboff P. A., Farris, J. S. y Nixon, K. C. (2008). TNT a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(77), 4-786.
- Gould, S. J. y Vrba, E. S. (1982). Exaptation, a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8, 4-15.
- Hasegawa, M., Kishino, H. y Yano, T. (1985) Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, 160-174.
- Lanteri, A. y Cigliano, M. M. (Eds.). (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercicios* (3 Edición). La Plata: Editorial Universitaria de La Plata.
- Lewis, P. O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50, 913-925.
- Lipscomb, D. (1998). *Basics of cladistic analysis*. Washington, D.C.: George Washington University. Recuperado de <http://www.gwu.edu/~clade/faculty/lipscomb/Cladistics.pdf>.
- Matzke, N. J. (2013). Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography*, 5, 242-248.
- Mayr, E. y Ashlock, P. D. (1991). *Principles of Systematic Zoology*. New York: Mc Graw-Hill, Inc.
- Morrone, J. J. (2000). *El lenguaje de la cladística*. México D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México.

- Pellens, R., y Grandcolas, P. (2016). Phylogenetics and conservation biology: drawing a path into the diversity of life. En R. Pellens, y P. Grandcolas, (Eds.), *Biodiversity conservation and phylogenetic systematics* (pp. 1-15). Cham: Springer.
- Pereira Martins, A. R., Duarte, M. y Robbins, R. K. (2019). Hairstreak butterflies (Lepidoptera, Lycaenidae) and evolution of their male secondary sexual organ. *Cladistics*, 35, 173-197.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M. y Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press.
- Pocco M. E., Guzmán N., Plischuk S., Confalonieri V., Lange C. E. y Cigliano M. M. (2018). Diversification patterns of the grasshopper genus *Zoniopoda* Stål (Romaleidae, Acridoidea, Orthoptera) in open vegetation biomes of South America. *Systematic Entomology*, 43, 290-307.
- Posada, D. (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253-1256.
- Robbins, R. K., Martins, A. R. P., Busby, R. C. y Duarte, M. (2012). Loss of male secondary sexual structures in allopatry in the Neotropical butterfly genus *Arcas* (Lycaenidae: eulinae: Eumaeni). *Insect Systematics & Evolution*, 43(1), 35-65.
- Ronquist, F. y Sanmartín, I. (2011). Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 441-464.
- Scattolini, M. C., Lira-Noriega, A., Confalonieri, V. A., Pietrokovsky, S. y Cigliano, M. M. (2020). Biogeographical patterns and processes in the genus group Scotussae (Acrididae: Melanoplinae): an integrative approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(2), 417-433.
- Schuh, R. T. (2000). *Biological systematics. Principles and applications*. Ithaca: Cornell Univ. Press.
- Segraves, K. A. (2010). Branching out with coevolutionary trees. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1), 62-70.
- Smith, A. W. (1994). *Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns*. London: Blackwell Scientific publications.
- Song, H., Mariño-Pérez, R., Woller, D. A. y Cigliano, M. M. (2018). Evolution, Diversification, and Biogeography of Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Insect Systematics and Diversity*, 2(4), 1-25.
- Song, H., Béthoux, O., Shin, S., Donath, A., Letsch, H., Liu, S., McKenna, D. D., Meng, G., Misof, B., Podsiadlowski, L., Zhou, X., Wipfler, B. y Simon, S. (2020). Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera. *Nature Communications*, 11(1), 5674.
- Thompson, J. N. (1994). *The coevolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Wenzel, J. W. y Carpenter, J. M. (1994). Comparing methods: Adaptive traits and tests of adaptation. En P. Eggleton y R. I. Vane Wright (Eds.), *Phylogenetics and Ecology*. Linnean Society Symposium Series 17 (pp. 77-101). London: Academic Press.
- Wiley, E. O. (1979). An annotated linnaean hierarchy. With comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, 28, 308-337.

- Wiley, E. O. (1981). *Phylogenetics, The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: John Wiley and Sons.
- Yu, Y., Blair, C., He, X. (2020). RASP 4: Ancestral State Reconstruction Tool for Multiple Genes and Characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37(2), 604-606.
- Zardoya, R., Sánchez-Gracia, A. y Rozas, J. (2017). Filogenómica y genómica de la adaptación. Dossier científico. *SEBBM, Revista de la Sociedad Española de Bioquímica y Biología Molecular*, 194, 1-14.

Listado de Términos

Accelerated Transformation (Fast)	145
Aislamiento reproductivo precigótico	58
Aislamiento reproductivo postcigótico	58
Análisis de Componentes Principales/<i>Principal Component Analysis (PCA)</i>	84, 88, 89
Análisis de coordenadas de contornos	90
Análisis de coordenadas de <i>Landmarks</i>	90
Análisis de Coordenadas Principales/<i>Principal Coordinate Analysis (PcoA)</i>	86, 89
Análisis filogenético	124
Aplicaciones de la filogenética	175
Árboles basados en distancias genéticas	82, 88
Autapomorfía	124
Basónimo	30
Bootstrap	147
Branch and bound (búsqueda)	128
Búsquedas exactas	128
Búsquedas heurísticas	128
Búsqueda exhaustiva/enumeración implícita	128
Cambio de rango	36
Carácter continuo	10
Carácter discreto	10
Carácter doble estado	10
Carácter cualitativo	10
Carácter cuantitativo	10
Carácter diagnósticos	11
Carácter multiestado	10
Caracteres según sus fuentes	9
Carácter taxonómico	8
Categorías taxonómicas	31
Cladograma	120

Clasificaciones biológicas	174
Clasificación secuenciación	174
Clasificación subordinación	174
Clasificar	8
Clave dicotómica	11
Clave de identificación	11
Clines	55
Cluster	81
Codificar	11
Códigos Internacionales de Nomenclatura	22
Coeficientes de similitud	77
Concepto biológico (de especie)	52
Conceptos de especie	52
Concepto ecológico (de especie)	52
Concepto evolutivo (de especie)	52
Concepto filogenético (de especie)	52
Concepto genético (de especie)	52
Concepto morfológico (de especie)	53
Concepto unificado (de especie)	53
Consenso de árboles	146
Consenso de mayoría	146
Consenso estricto	146
Criterio de conjunción o no coexistencia	122
Criterio de similitud	122
Decay index/Soporte de Bremer	147
Delayed Transformation (Slow)	145
Delección	10
Delimitación de especies	56
Dendograma	81
Determinar	8
Disponibilidad / Validez de publicación	25
Eigen-valor	84, 89
Eigen-vector	84, 89
Enumeración implícita/búsqueda exhaustiva	125
Epitipo	27
Escalado Multidimensional No Métrico/<i>Nonmetric MultiDimensional Scaling</i> (NMDS)	87, 89
Especiación	56
Especiación alopátrida	56, 57
Especiación instantánea	58

Especiación gradual	57
Especiación parapátrida	57
Especiación peripátrida	57
Especiación simpátrida	57
Especiación (procesos)	56
Especie polimórfica	55, 56
Especie politípica	56
Especie tipo	26
Especies alopátridas	56, 57
Especies crípticas/gemelas	53, 56
Especies simpátridas	56
Estados apomórficos	124
Estados de carácter	8
Estados derivados	124
Estados homólogos	124
Estados no homólogos u homoplásicos	124
Estados plesiomórficos/primitivo	124
Estrategias de análisis de datos	147
ex	33
Feneticismo	75
Fenograma	81, 88
Filogenómica	165
Fuentes de caracteres	9
Gap	122
Género tipo	26
Grupo externo (outgroup)	124
Grupo hermano	121
Grupo interno (ingroup)	124
Grupo monofilético/natural	121
Grupo parafilético	121
Grupo polifilético	121
Hapantotipo	27
Homología	122
Homología posicional	122
Homología primaria	122
Homología secundaria	123
Holotipo	27
Homónimo/Homonimia	29
Homonimia primaria	29

Homonimia secundaria	29
Homoplasia	124
Inclusión/exclusión (regla)	125
Identificar	8
in	33
Índice de consistencia	142
Índice de retención	143
Inferencia Bayesiana	161, 163, 164
Inserción	10
Isotipo	27
Isosintipo	27
Jackknife	147
Jerarquía linneana	31
Lectotipo	27
Lista sinonímica	36
Longitud del árbol	142
Longitud de rama	162
Matriz Básica de Datos (MBD)	76
Matriz de similitud (MS)	78
Máxima Verosimilitud	161, 162, 164
Median-Joining	83
Medidas de soporte de grupos/clados	146
Métodos de distancia	164
Métodos de ordenación	80, 83, 89
Método del tipo	27
Microalopatría	57
Microtaxonomía	53, 74
Modelos de parsimonia	127
Modelos de sustitución de nucleótidos	162
Monotipia	26
Morfometría Geométrica	90
Neighbor Joining (NJ)	82, 161, 164
Neotipo	27
Nodo interno	120
Nombre científico	22
Nombre de reemplazo	29
Nombres de híbridos	35
Nomen oblitum	26
Nomenclatura biológica	22
Nominalismo	51

Nuevas combinaciones	36
Optimización de caracteres	144
Paralectotipo	27
Paralelismo	121, 124
Parámetros del árbol	142
Parapátrida (especiación)	57
Paratipo	27
Parsimonia (principio)	125
Peripátrida (especiación)	57
Polaridad	124
Principios operativos	25
Prioridad	25
Protólogo	33
Protónimo	30
Rama interna	120
Rama externa/terminal	120
Raíz	120
Razas geográficas	55
Realismo evolutivo	51
Reversión	124
Secuencias ortólogas	123
Secuencias xenólogas	123
Serie tipo	26
Similitud global o fenética	75
Similitud homóloga	121
Simpátrida (especiación)	57
Simplesiomorfia	121, 124
Sinapomorfía	121, 124
Sinapomorfía aparente	143
Sinónimo/Sinonimia	30
Sinónimo heterotípico	31
Sinónimo homotípico	30
Sinónimo nomenclatural	30
Sinónimo objetivo	30
Sinónimo subjetivo	31
Sinónimo taxonómico	31
Sintipo	27
Sitios invariantes	122

Sitios variantes	122
Soporte de Bremer/Decay index	147
Subespecies	55
Sustitución de bases	10
Taxón	8
Taxón terminal	120
Taxonomía integrativa	54
Taxonomía iterativa	54
Taxonomía numérica	75
Taxónomo/a	8
Técnicas de agrupamiento	80, 81, 89
Técnicas multivariadas	75
Técnica o modo Q	80, 89
Técnica o modo R	80, 89
Test de congruencia de los caracteres	123
Tipificación	26
Tipos de <i>landmarks</i>	90
Tipo nomenclatural	26
Tipo portanombre	26
Topología	120
Transición	10
Transversión	10
Unidades de estudio /<i>Operational Taxonomic Unit (OTU)</i>	76
UPGMA	81
Variación asociada a las generaciones	55
Variación asociada al sexo	55
Variación ecológica	56
Variación individual	55
Variación infraespecífica	54, 55
Variación social	56

Los autores

Coordinadores

Brusa, Francisco

Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciado en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Profesor Adjunto Facultad de Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Investigador Independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. Jefe de la División Científica Zoología Invertebrados del Museo de La Plata (FCNyM-UNLP) y Curador General de la Colección de Invertebrados del Museo de La Plata. Libro publicado: *Platyhelminthes: Rhabdocoela: Typhloplanidae*. Margraf Publishers GmbH, Weikersheim, Germany. 2016. Capítulos de libros: *Platyhelminthes*. Vol. V: Keys to Neotropical and Antarctic Fauna. En Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates*. Elsevier. 2020. "Turbellaria" simbioses. En *Macroparásitos: Diversidad y Biología*. EDULP. 2017. Área de investigación -extensión: *Platyhelminthes no-Neodermata una nueva ventana para explorar la filogenia del phylum (CONICET-UNLP)*. Mención Especial Premio Estímulo Jóvenes Investigadores Fundación Museo de La Plata. 2012.

Montemayor, Sara I.

Doctora en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciada en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Jefa de Trabajos Prácticos en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Investigadora Independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en División Entomología del Museo de La Plata. Publicaciones: Phylogenetic analysis and revision of the strangest lace bug subfamily Vianaidinae (Heteroptera: Tingidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2020. Ecological niche modelling of *Gargaphia decoris* (Heteroptera), a biological control agent of the invasive tree *Solanum mauritianum* (Solanales: Solanaceae). 2020. The fate of endemic insects of the Andean region under the effect of global warming. 2020. Investigación-Extensión: Dirección y participación en proyectos relacionados con ecología, sistemática y evolución de insectos. PIP, PICT y UNLP. Premio Joaquín V. González otorgado a los mejores promedios de egresados 2004 (FCNyM).

del Río, M. Guadalupe

Doctora en Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciada en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Jefa de Trabajos Prácticos en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Investigadora Independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en División Entomología del Museo de La Plata. Publicaciones: Recognition of species groups of *Naupactus* Dejean (Coleoptera: Curculionidae) from Argentina and neighboring countries. PeerJ 6:e6196. 2018. A combined molecular and morphological approach to explore the higher phylogeny of Entiminae weevils (Coleoptera: Curculionidae), with special reference to South American Taxa. Diversity, 10(3): 95. 2018. Molecular and morphological phylogenetic analysis of *Naupactus* Dejean (Curculionidae: Entiminae) and allied genera: the dilemma of classification. Diversity 10(3): 59. 2018. Investigación-Extensión: Filogenia y evolución de gorgojos (Coleoptera; Curculionidae), UNLP, CONICET, ANPCyT. Premios; “Ernst Mayr travel Award”, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, 2014 y 2020; mejor póster “Joven entomólogo” postgrado, SEA 2008; distinción “Joaquín V. Gonzalez” al mejor promedio, FCNyM, UNLP, 2005.

Autores

Aguiar Juárez, Delfina

Licenciada en Biología (Orientación Ecología). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomada en Introducción a la Taxonomía y Auxiliar Diplomada en Módulo Biología del Curso Introductorio 2022 (FCNyM-UNLP). Becaria Doctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la División Ficología del Museo de La Plata. Publicaciones: Morphological and molecular characterization of *Heterocapsa claromecoensis* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae) from Buenos Aires coastal waters (Argentina), *European Journal of Phycology* (2020). Morphology, genetic and toxin profile of *Prorocentrum texanum* (Dinophyceae) from Argentinian marine coastal Waters, *Phycologia* (2020). Docente integrante del Programa de Turismo Científico de la Secretaría de Extensión (FCNyM-UNLP).

Barcena, Alejandra

Doctora de la Facultad de Ciencias Exactas Área Ciencias Biológicas (FCE), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciada en Biología (Orientación Ecología). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata. Ayudante Diplomada en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Ayudante Diplomada en Análisis Químico, con dedicación a la investigación, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales (FCAYF-UNLP). Investigadora Asistente del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en el Instituto de Fisiología vegetal (INFIVE, CONICET-UNLP). Diez publicaciones en revistas interna-

cionales. Recursos humanos: codirección de un trabajo final, tres pasantías y una beca de experiencia laboral. Investigadora responsable de un proyecto de Investigación Científica y Tecnológica (PICT 2018), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (FONCyT).

Barrile, Franco

Doctor en Biología (Orientación Ecología). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomado en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Becario Posdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en el Instituto Multidisciplinario de Biología Celular (IMBICE). Publicaciones: Development of a novel fluorescent ligand of growth hormone secretagogue receptor based on the N-terminal LEAP2 region (2019). Investigación: Estudio de los circuitos neuronales que modulan la ingesta de alimentos. Instituto Multidisciplinario de Biología Celular (IMBICE). Actividades: Participación recurrente en actividades de comunicación de la ciencia como la Semana de la Ciencia (Comisión de Investigaciones Científicas, CIC) y la Brain Awareness Week (BAW).

Cochero, Joaquín

Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciado en Biología (Orientación Ecología), (FCNyN-UNLP). Profesor Adjunto en Ecología General. Universidad Nacional de San Antonio de Areco (UNSAEA). Ayudante Diplomado en Ecología de Comunidades y Sistemas, (FCNyM-UNLP.) Investigador Adjunto Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en el Instituto de Limnología de La Plata. Capítulos de libros: *Epipellic biofilms as indicators of environmental changes in lowland fluvial systems*. 2011. La puesta en valor de los servicios ecosistémicos que ofrecen los arroyos de llanura como una medida de mitigación de las inundaciones. 2016. Investigación-extensión: Ecología y efectos de la contaminación en ecosistemas acuáticos lóticos (CONICET – UNLP). Premio "Ciencia, tecnología e innovación 2017" de la Comisión de Investigaciones Científicas de la PBA

García de Souza, Javier Ricardo

Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciado en Biología (Orientación Zoología), (FCNyN-UNLP). Diplomado en Comunicación Pública de la Ciencia, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (UNICEN). Ayudante Diplomado en la cátedra Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Investigador Adjunto CONICET en el Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet" (ILPLA, CONICET-UNLP-Centro Asociado CIC). Más de veinte publicaciones en revistas internacionales. Director de proyectos de investigación y transferencia sobre acuicultura de peces nativos financiados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica

(ANPCyT) y el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación (MINCyT), y de proyecto de extensión y educación ambiental financiado por la UNLP. Promotor de la cultura científica en radio, televisión y a través de las artes escénicas.

Lenguas Francavilla, Marina

Licenciada en Biología (Orientación Zoología). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomado en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Becaria de Postgrado Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la División Zoología Invertebrados del Museo de La Plata. Two new freshwater planarian species (Platyhelminthes: Tricladida: Dugesidae) partially sympatric in Argentinean Patagonia. *Can. J. Zool.* p. 269 – 278. 2021. Investigación: Diversidad de planarias dulciacuícolas del género *Girardia* (Platyhelminthes, Tricladida, Continenticola, Dugesidae) en Argentina. Sistemática, Biogeografía y Evolución. División Zoología Invertebrados (DZI, FCNyM, UNLP).

Lugones, Luciana

Licenciada en Biología (Orientación Ecología). Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomada en Introducción a la Taxonomía, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM-UNLP). Ayudante Diplomada en la Facultad de Ciencias Médicas (FCM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Integrante del Proyecto de Apoyo para el Mejoramiento de la Enseñanza para la Licenciatura en Biología en las orientaciones Botánica, Ecología, Paleontología y Zoología, Facultad de Ciencias Médicas (FCM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Coordinadora Técnica del Programa Educativo, Centro Regional de Extensión Universitaria (UNLP). Proyecto I+D “Educación Formal Alternativa (EFA) Una oportunidad para avanzar en prácticas universitarias integrales. El caso de la Escuela Universitaria de Oficios y el Consejo Social de la UNLP”.

Minghetti, Eugenia

Doctora en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciada en Biología orientación Zoología. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Ayudante Diplomado en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Becaria Posdoctoral Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) en la División Entomología del Museo de La Plata. Publicaciones: *Engytatus passionarius* sp. nov. (Hemiptera: Miridae), a new natural enemy of the invasive stinking passion flower (*Passiflora foetida* L.) (2021). Ecological Niche Modeling (ENM) of *Leptoglossus clypealis* a new potential global invader: following in the footsteps of *Leptoglossus occidentalis*? (2020). *Tympanoblissus ecuatorianus* Dellapé y Minghetti, gen. et sp. nov, a new apterous genus of chinch bug (Hemiptera: Blissidae) from Ecuador: the only known blissid

with an abdominal mechanism for sound production (2020). Participación en proyectos acreditados por CONICET y UNLP en temáticas de biodiversidad y ecología de Heteroptera.

Pocco, Martina Eugenia

Doctora en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciada en Ciencias Biológicas (Orientación Zoología). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (FACENA), Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). Profesora en Biología, Facultad de Ciencia y Tecnología (FCyT), Universidad Autónoma de Entre Ríos (UADER). Jefa de Trabajos Prácticos en Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Investigadora Adjunta Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Publicaciones: Species delimitation in the Andean grasshopper genus *Orotettix* Rondani y Carbonell (Orthoptera: Melanoplinae): an integrative approach combining morphological, molecular and biogeographic data. 2015. Diversification patterns of the grasshopper genus *Zoniopoda* Stål (Romaleidae, Acridoidea, Orthoptera) in open vegetation biomes of South America. 2018. Density-Dependent Phenotypic Plasticity in the South American Locust, *Schistocerca cancellata* (Orthoptera: Acrididae). 2019. Dirección y participación en proyectos PICT y UNLP, sobre tucuras y langostas (Orthoptera, Acridoidea), aplicando enfoques integrativos. Premios internacionales: otorgado por “Orthopterists’ Society”. Beca Externa Postdoctoral Fullbright-CONICET; Becas otorgadas por “Orthopterists’ Society”, estadías en colecciones entomológicas de Filadelfia (ANSP) y de París (MNHN).

Robles, María del Rosario

Doctora en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (FCNyM), Universidad Nacional de La Plata (UNLP). Licenciatura en Biología (Orientación Zoología), (FCNyM-UNLP). Investigadora independiente Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Ayudante de Primera de Introducción a la Taxonomía (FCNyM-UNLP). Dictado de 7 cursos de grado-postgrado, y más de 30 talleres de investigación, transferencia y extensión sobre salud y ambiente; 64 trabajos publicados, 116 trabajos presentados en congresos con arbitraje, participación en la organización de 5 reuniones científicas nacionales y 2 invitaciones de investigadores extranjeros; 10 subsidios/becas nacionales e internacionales recibidos como investigador responsable, participación en 26 proyectos de investigación financiados, directora de 7 tesis doctorales, 1 tesis de maestría, 2 becas doctorales y 5 becas postdoctorales; editora asociada de *Mastozoología Neotropical* y de la *Revista Argentina de Parasitología*, participación en comités científicos de congresos, y comisiones evaluadoras, entre otros; participación en más de 30 campañas de colecta; visitas a diferentes laboratorios nacionales e internacionales.

Aguiar Juarez, Delfina

Introducción a la Taxonomía : fundamentos teóricos y ejercitaciones / Delfina Aguiar Juarez ; Alejandra Barcena ; Coordinación general de Francisco Brusa ; Sara I. Montemayor ; M. Guadalupe del Río ; Prólogo de María Marta Cigliano. - 1a ed - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; EDULP, 2024.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga
ISBN 978-950-34-2407-0

1. Biología. I. Barcena, Alejandra. II. Brusa, Francisco, coord. III. Montemayor, Sara I., coord. IV. Río, M. Guadalupe del, coord. V. Cigliano, María Marta, prolog. VI. Título.
CDD 578.01

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina
+54 221 644 7150
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2024
ISBN 978-950-34-2407-0
© 2024 - Edulp

n
naturales


Edulp
EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA