

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

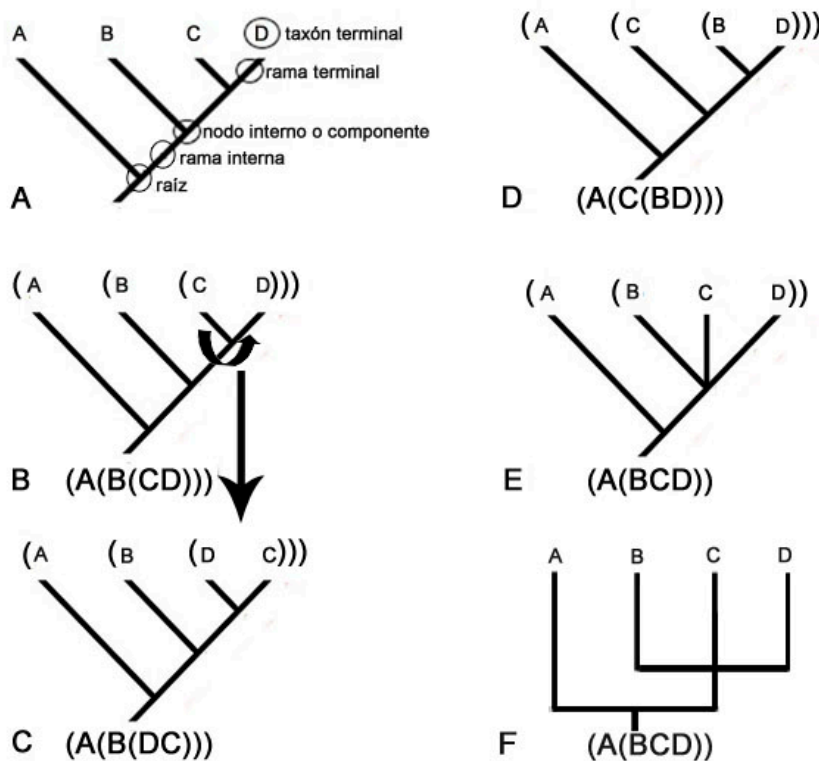
Para describir un cladograma se utilizan los siguientes términos (Figura 5.1 A): 1) [raíz](#) o nodo basal: base del cladograma; 2) [nodo interno](#) o componente: sitio de ramificación en el cual se conectan dos o más nodos internos o taxones terminales, y representan los ancestros hipotéticos, éstos 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.

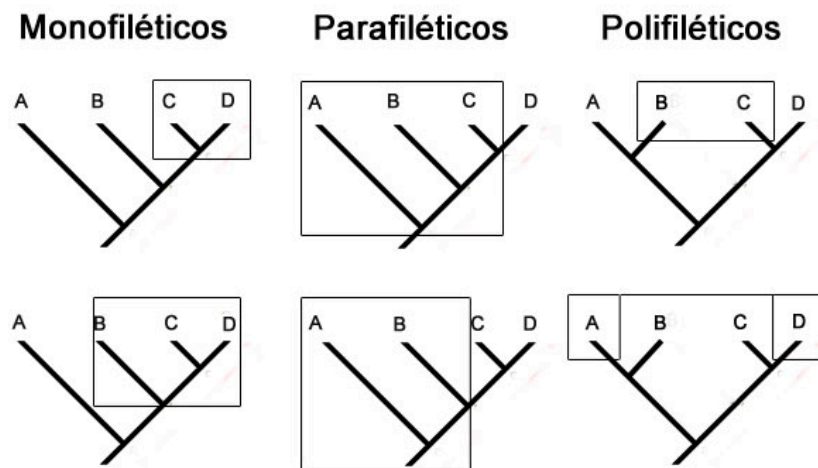
a una ancestralidad común (**similitud homóloga**). Dos o más grupos monofiléticos que evolucionan a partir de un ancestro común se denominan **grupos hermanos** (Hennig, 1966).

Los grupos **parafileticos** (Figura 5.2) incluyen al ancestro común más próximo y algunos de sus descendientes. Los grupos parafileticos 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 $0 \times 1 = 0$
 Gaps $3 \times 2 = 6$
 Costo final $0 + 6 = 6$
Alternativa 2 Sustituciones $2 \times 1 = 2$
 Gaps $2 \times 2 = 4$
 Costo final $2 + 4 = 6$
Alternativa 3 Sustituciones $2 \times 1 = 2$
 Gaps $3 \times 2 = 6$
 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 Henning 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.

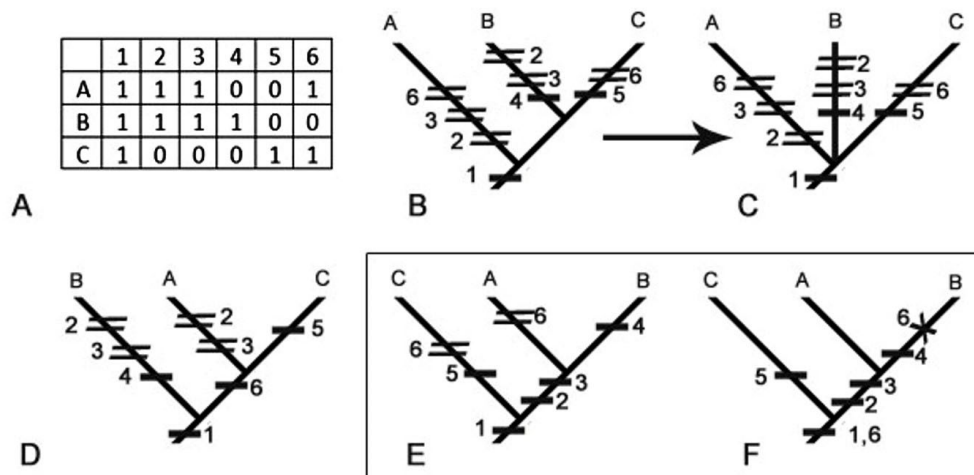
	1	2	3	4	5
OG	0	0	0	0	0
A	1	1	0	0	0
B	1	1	0	0	0
C	1	0	0	0	1
D	1	0	0	1	1
E	1	0	1	1	1
F	1	0	1	1	1

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

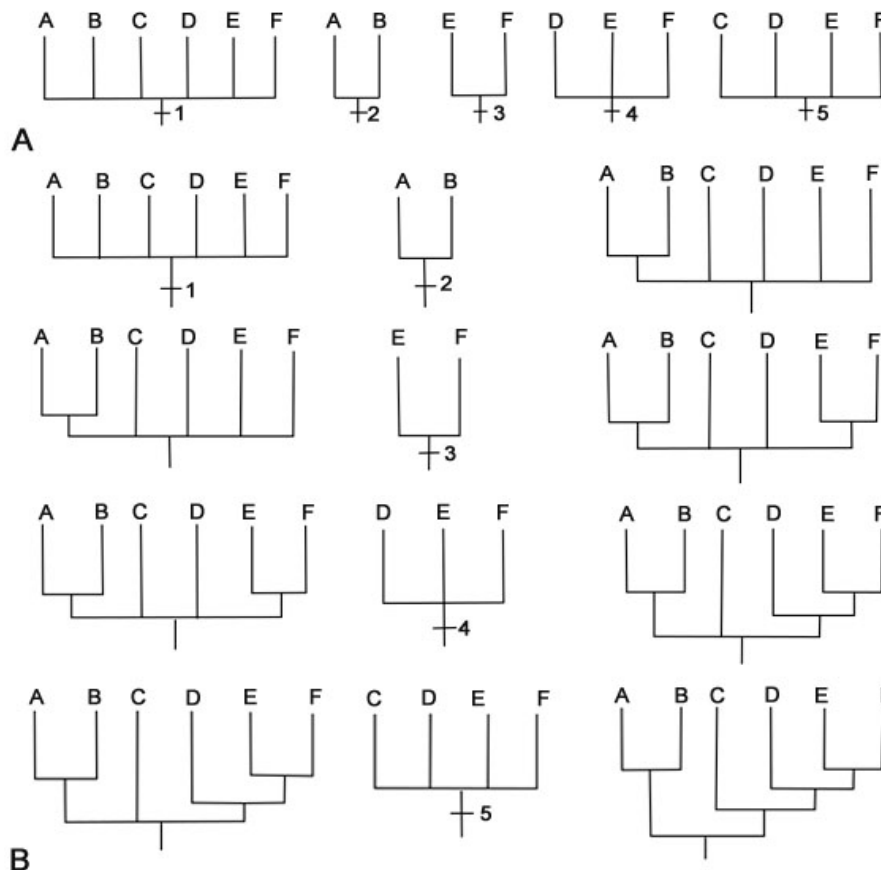
El [principio de parsimonia](#) es un criterio general para la elección de hipótesis que compiten entre sí, plantea que la explicación más sencilla, la que tiene menor número de supuestos suele ser la correcta. Por lo tanto, el o los árbol/es que describen la evolución de un conjunto de caracteres utilizando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

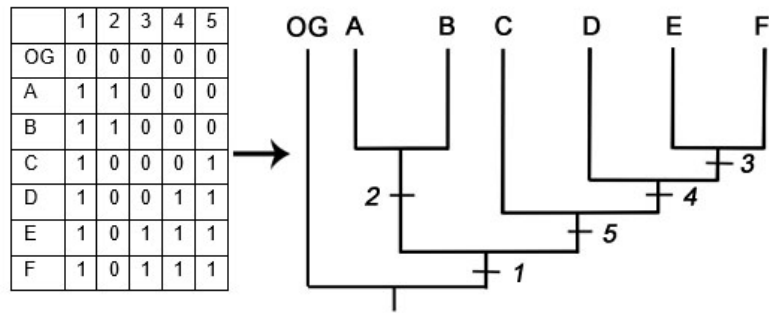
Figura 5.4. Enumeración implícita.

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.

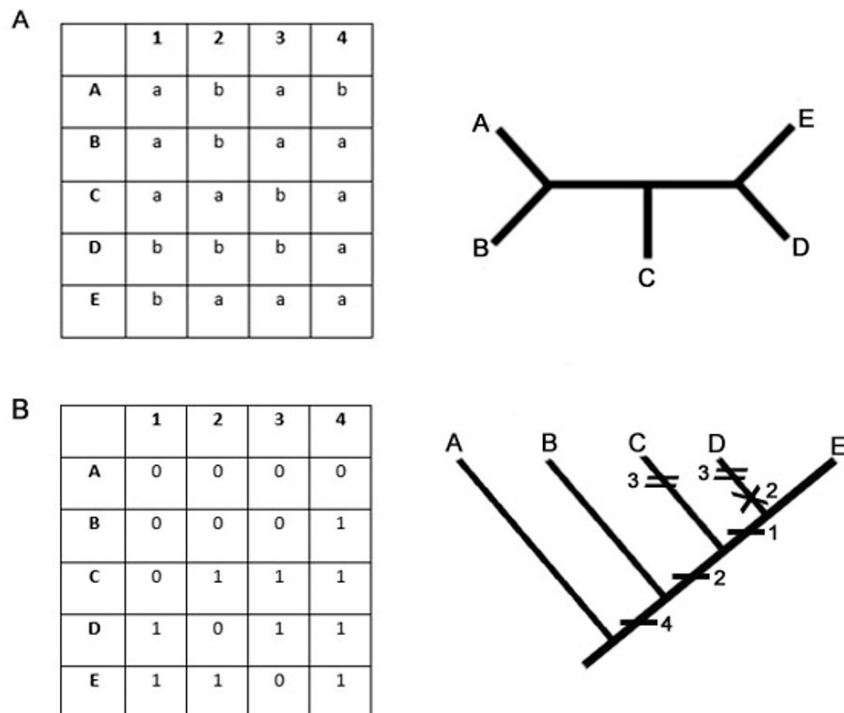
Figura 5.6. Matriz de datos de 6 taxones (A-F) y cladograma óptimo o más parsimonioso con el mapeo de los caracteres correspondientes.



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 Regrafting* (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

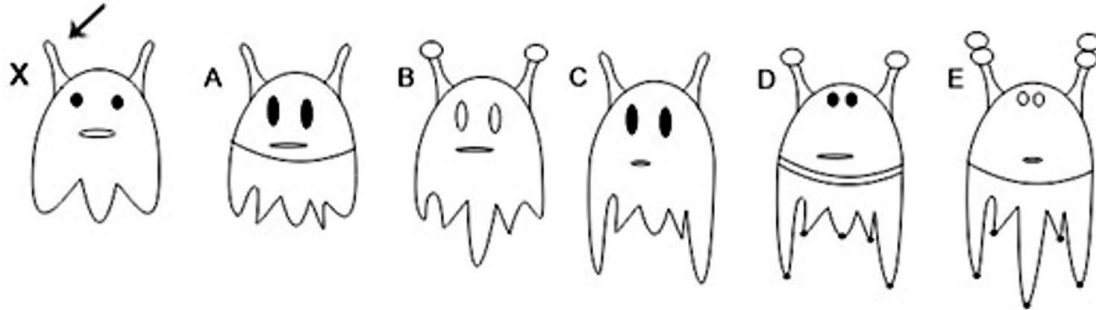
Ejercicio 1

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 T G G A T T G A C A A C C A T G A A

Taxon 2 T G G T T G A C A A C C A T G A A

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.

- Ingresa 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.

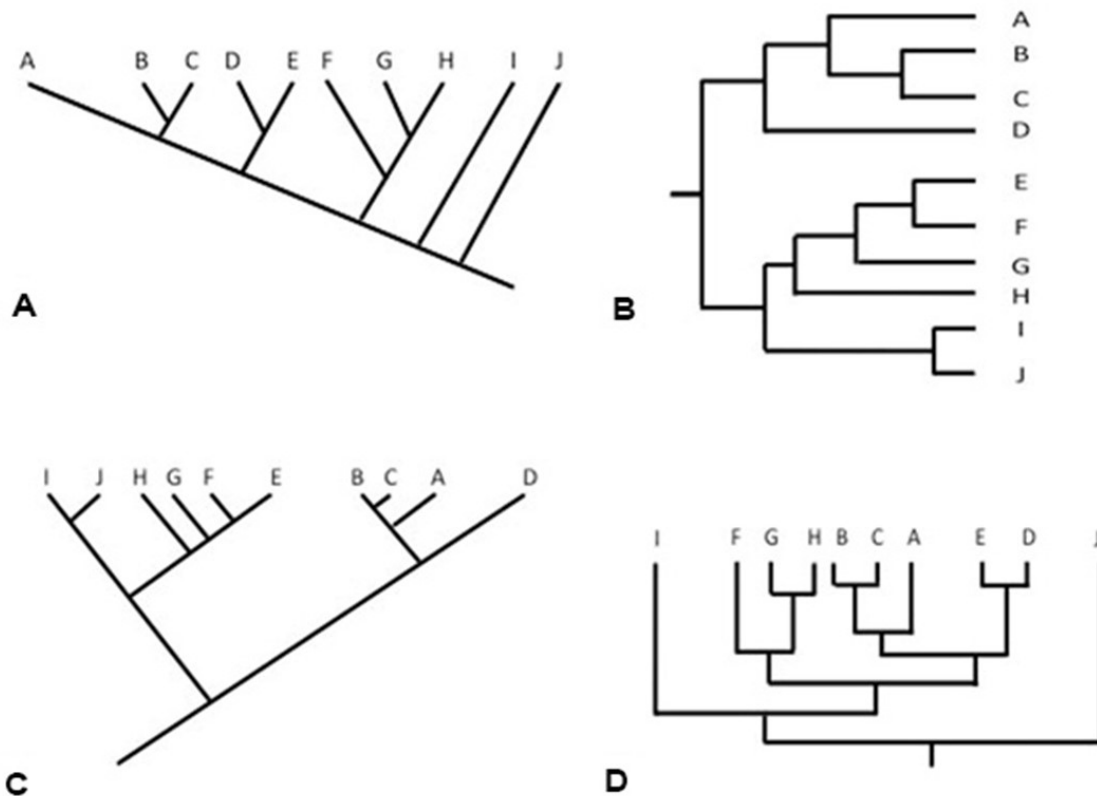
Ejercicio 4

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.

- ¿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.
- Señale la raíz en cada uno de los cladogramas.
- 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.

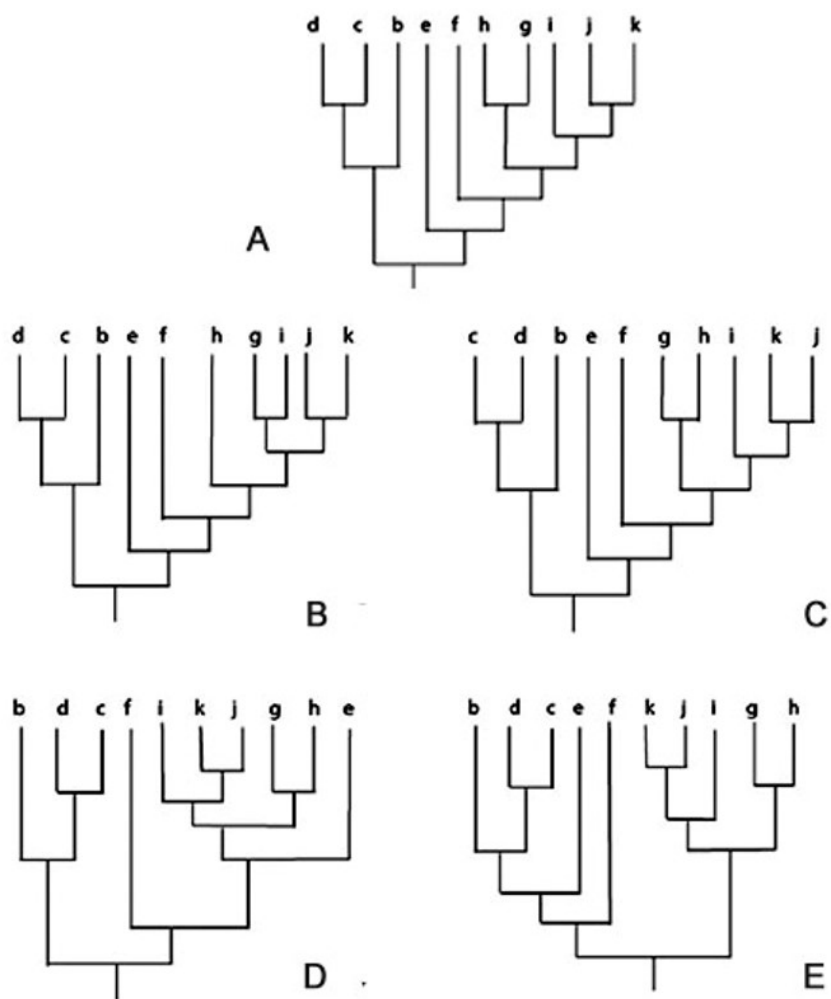
Figura 5.10. Cladogramas de diez taxones hipotéticos A-J.



Ejercicio 5

Considerando el árbol A de la Figura 5.11:

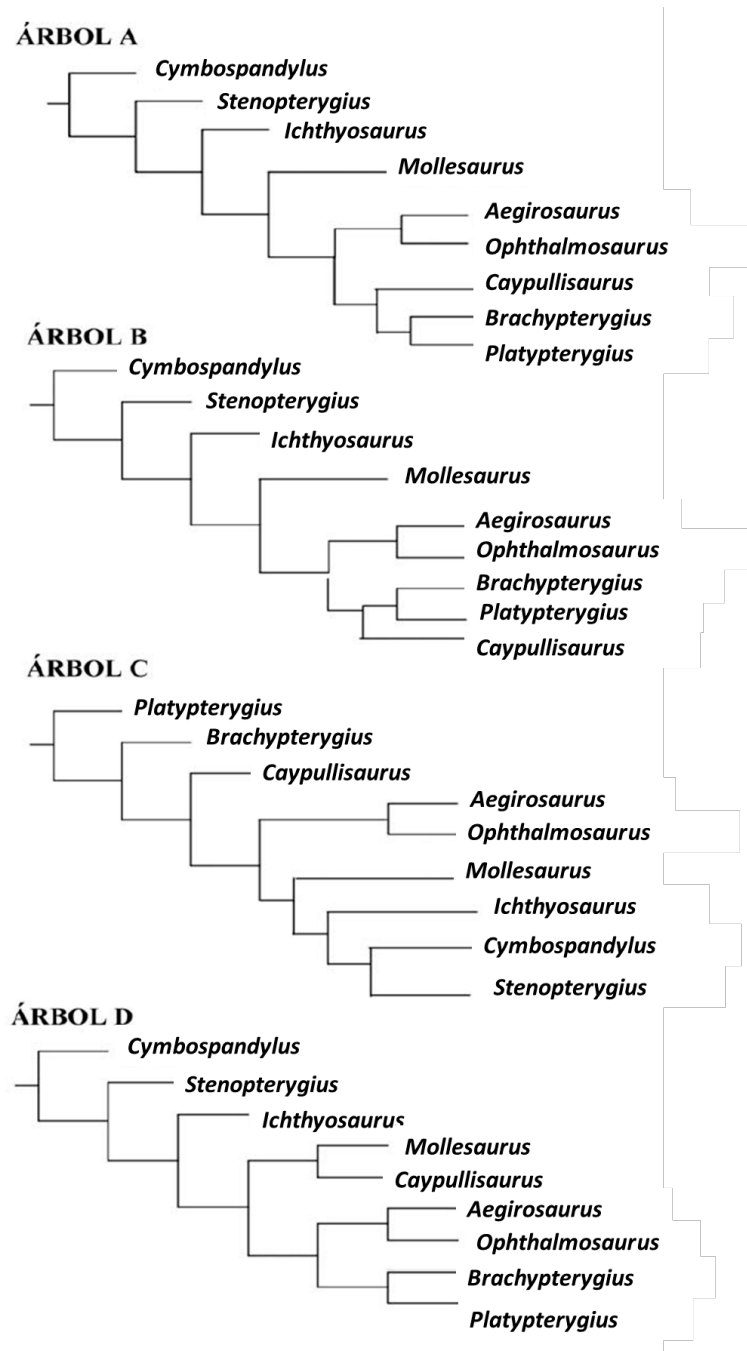
- ¿Cuál/es de los árboles (B-E) tiene/n igual topología que A?
- Haga clic aquí para escribir texto. ¿Cuáles serían los cambios mínimos necesarios en cada uno de los cladogramas para que sus topologías sean congruentes con las del A?
- ¿Alguno de los árboles de la figura 5.11, diferentes a A, puede hacerse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

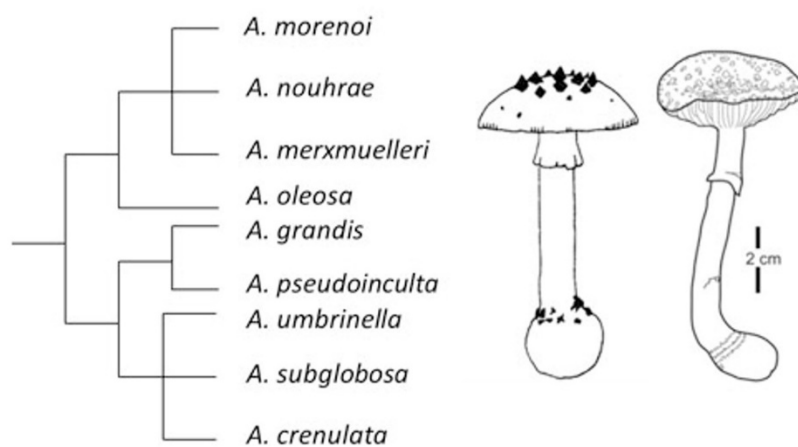
Figura 5.12. Diferentes hipótesis filogenéticas de nueve taxones de ictiosaurios.

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*.

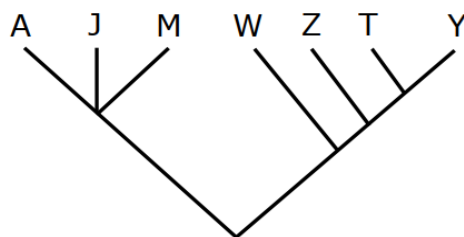


Nota. Adaptado de Filogenia del género *Amanita*, de Sanmee et al., 2008. A la derecha se muestran ilustraciones de los cuerpos fructíferos de *A. crenulata* y *A. subglobosa*.

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.

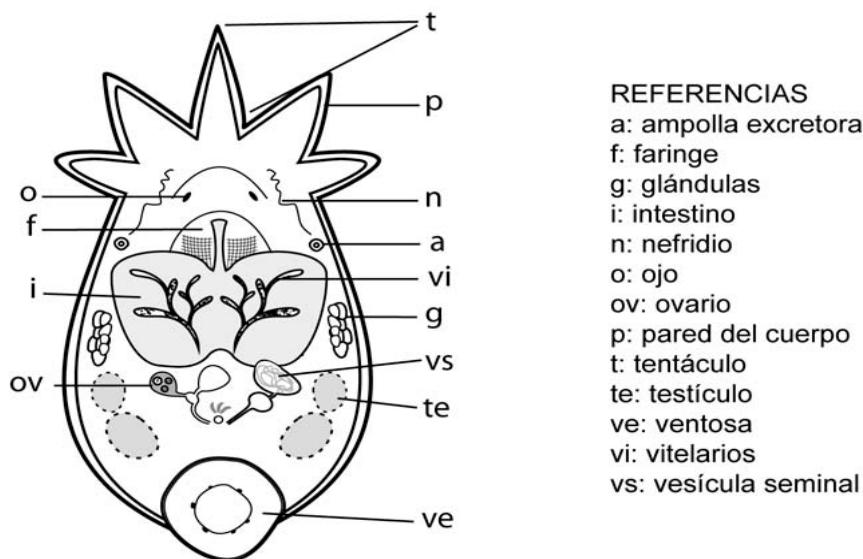
Figura 5.15. *Turbelarios hipotéticos.*



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.



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

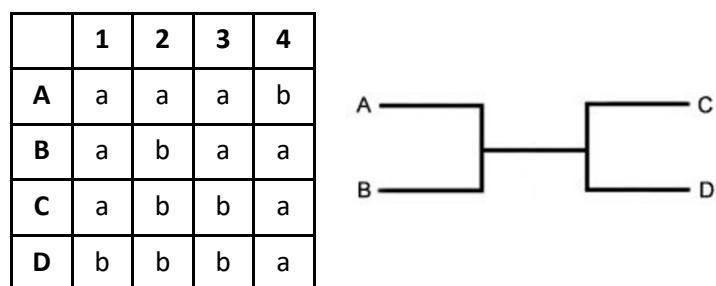
Ausente

- 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).

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.