

CAPÍTULO 8

Clasificaciones Biológicas y Aplicaciones

Martina Eugenia Pocco y Eugenia Minghetti

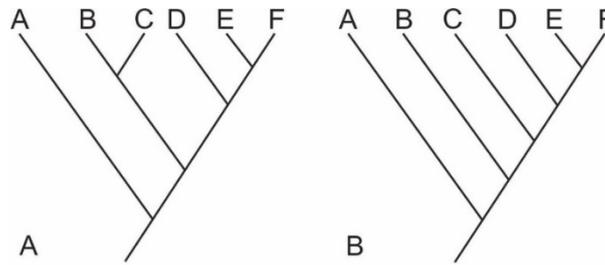
Clasificaciones biológicas

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

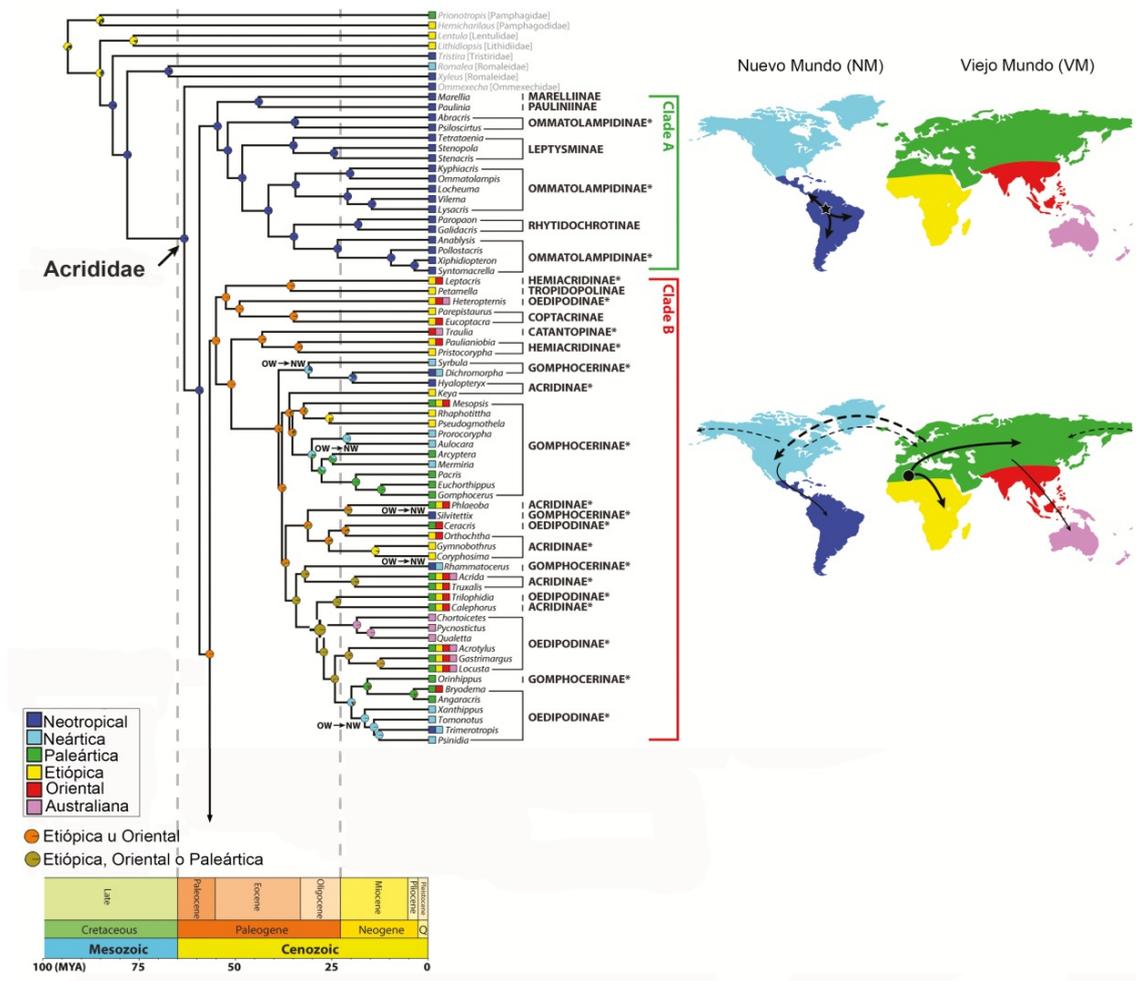
a. Familia Acrididae. La filogenia más completa de la familia de tucuras y langostas, Acrididae (Insecta, Orthoptera), fue propuesta por Song *et al.* (2018), basada en información genómica mitocondrial y genes nucleares de 134 taxones del grupo interno y ocho del grupo externo.

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.

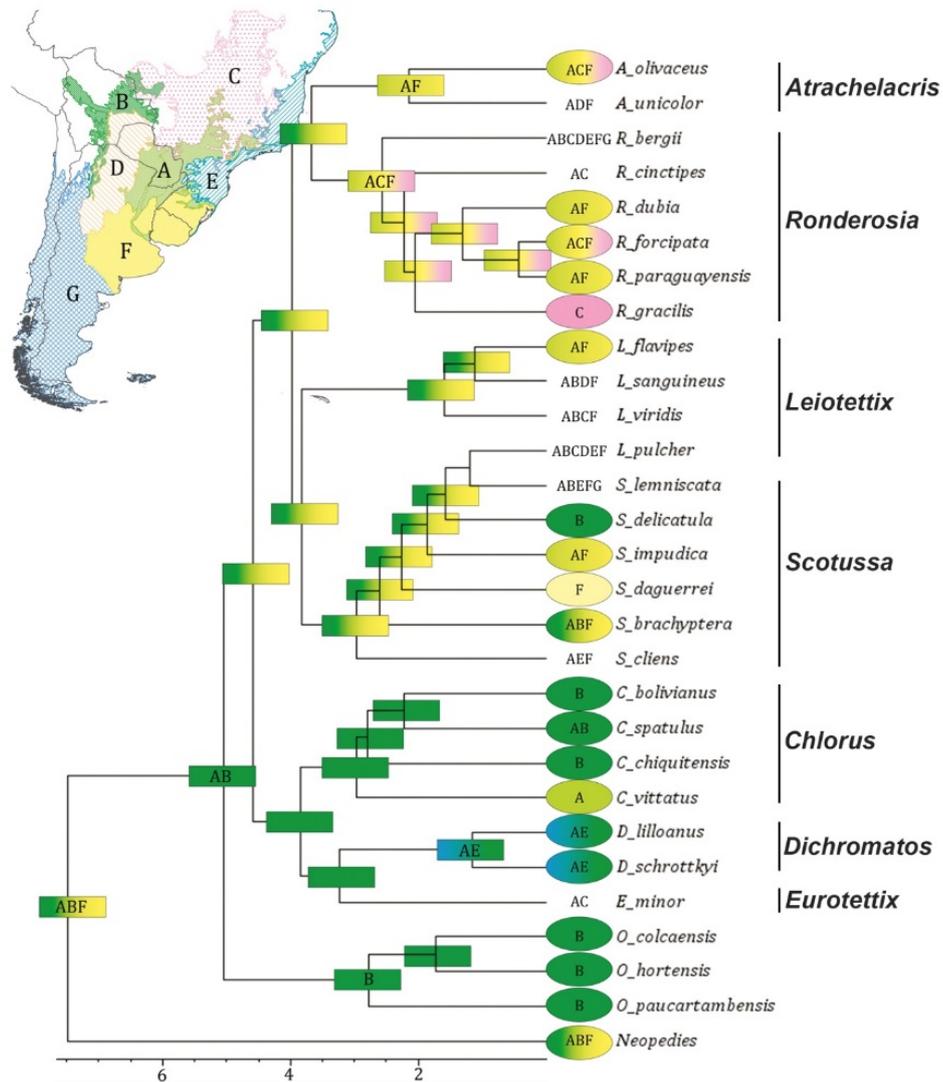
- a3. ¿Cuántos eventos de re-colonización al Nuevo Mundo se habrían producido en el clado B? Indique cuándo ocurrieron y qué linajes realizaron estos eventos.
- a4. Observe el Clado A. ¿Dónde y cuándo se estima su origen? ¿Qué subfamilias incluye? ¿Son todas monofiléticas? En caso negativo indique qué 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

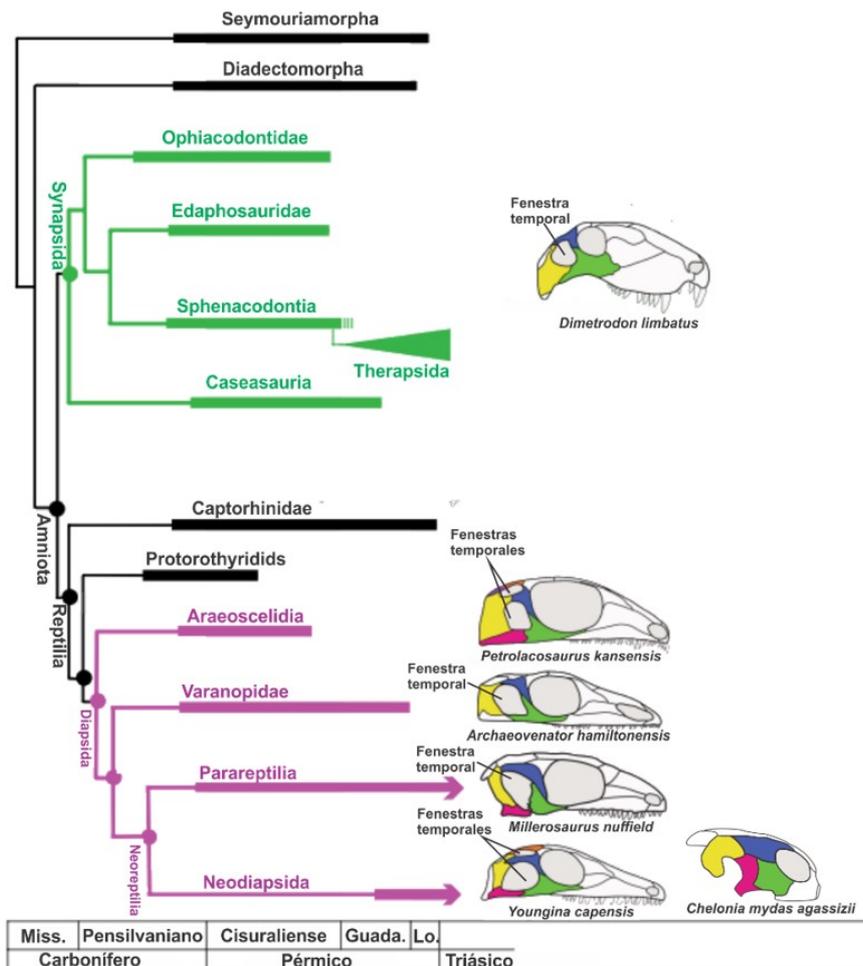
El grupo de los amniotas incluye a mamíferos, reptiles y aves, y se estima que se originaron hace 318 millones de años, a principios del Carbonífero Tardío (Pensilvaniano). Un estudio llevado a cabo por Ford y Benson (2020) propone una nueva visión sobre la evolución de los primeros amniotas. Estos autores, 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.

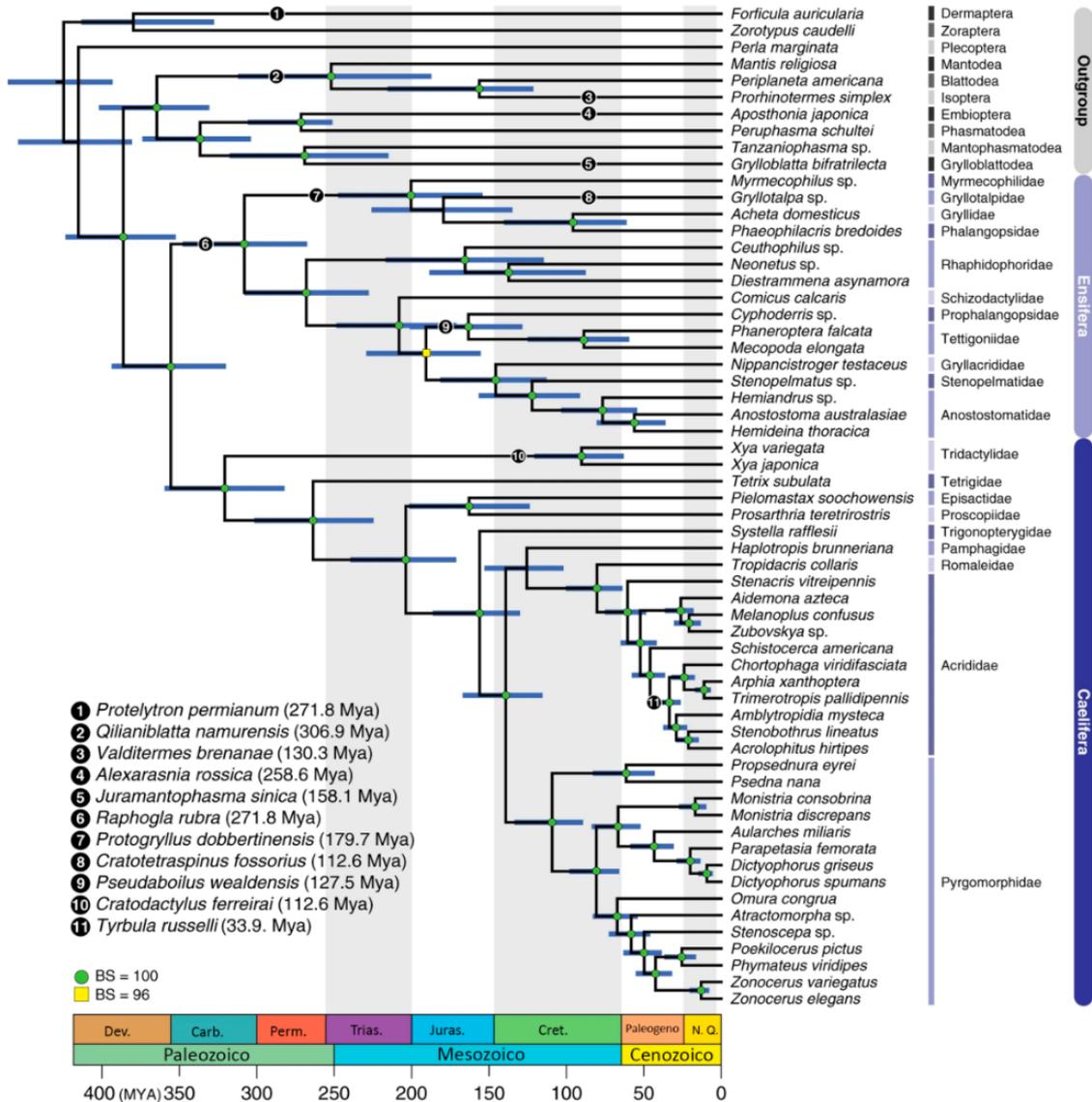
- a. ¿Se recupera la monofilia del Grupo Atlides? En caso contrario, ¿qué tipo de grupo forma?
- b. Con respecto a los géneros que integran al Grupo Atlides, indique si se recupera la monofilia de cada uno de ellos y en ese caso, su soporte.
- c. Optimice los cambios en el carácter 8, el cual se refiere 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?

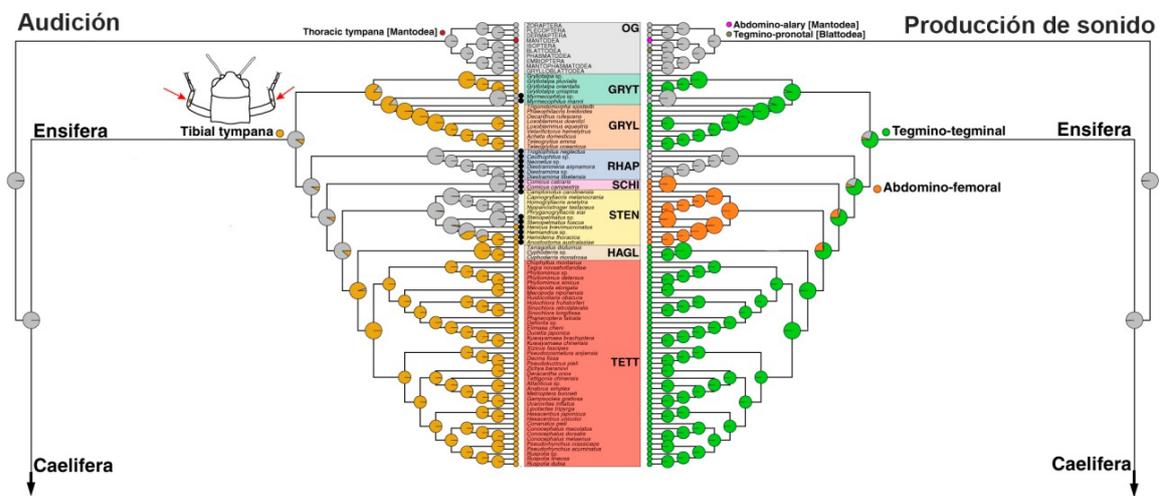
b. ¿Cuándo se estima que se habrían originado estos linajes? ¿Cómo se calibró la filogenia para estimar los tiempos de divergencia?

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.

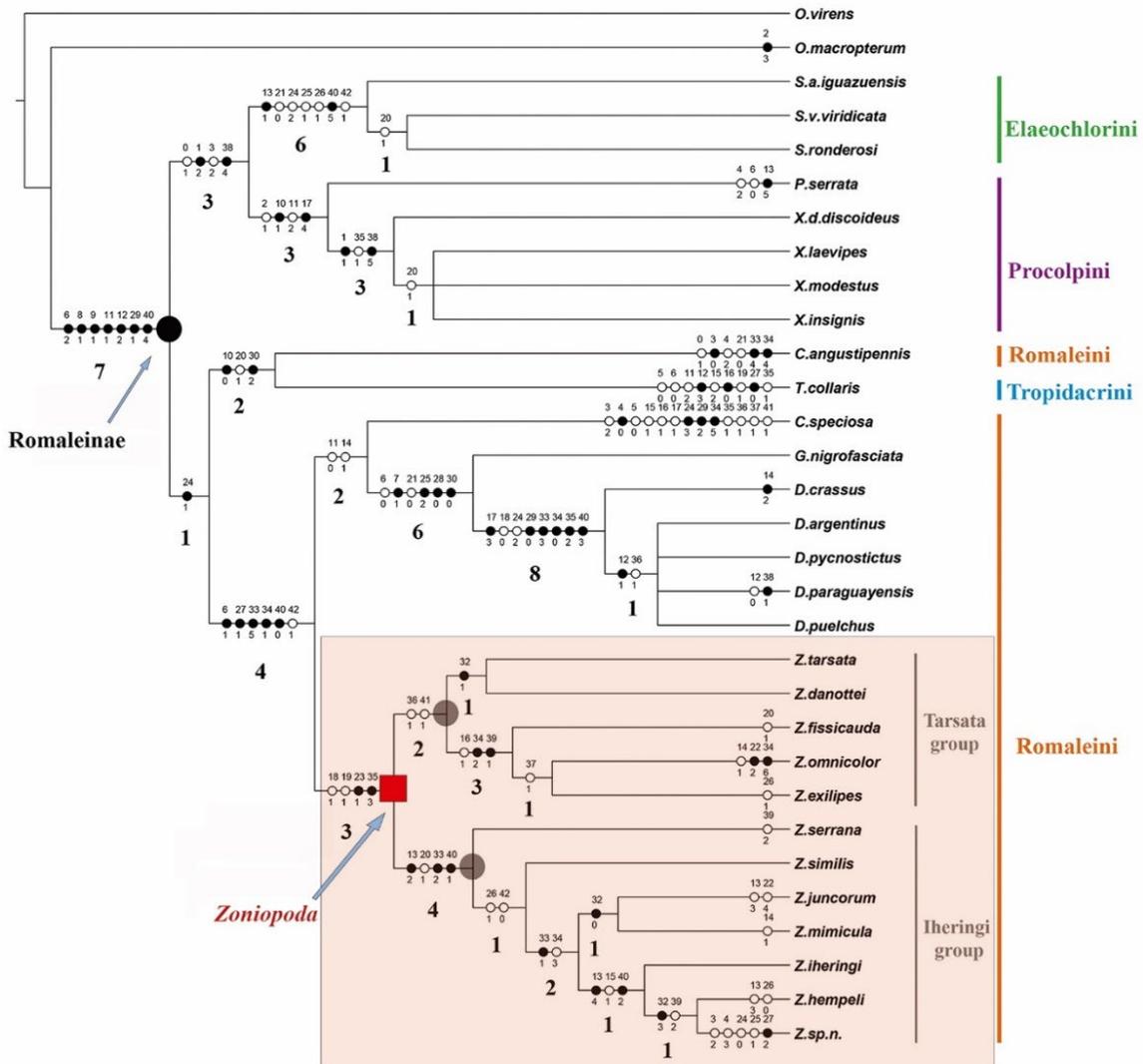
La matriz de datos moleculares (de los genes COI y H3) incluyó 10 ejemplares de seis especies de *Zoniopoda*, representantes de los dos grupos de especies, y 23 ejemplares de 15 especies de otros géneros de Romaleinae. Los análisis filogenéticos de caracteres moleculares fueron realizados mediante análisis 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?

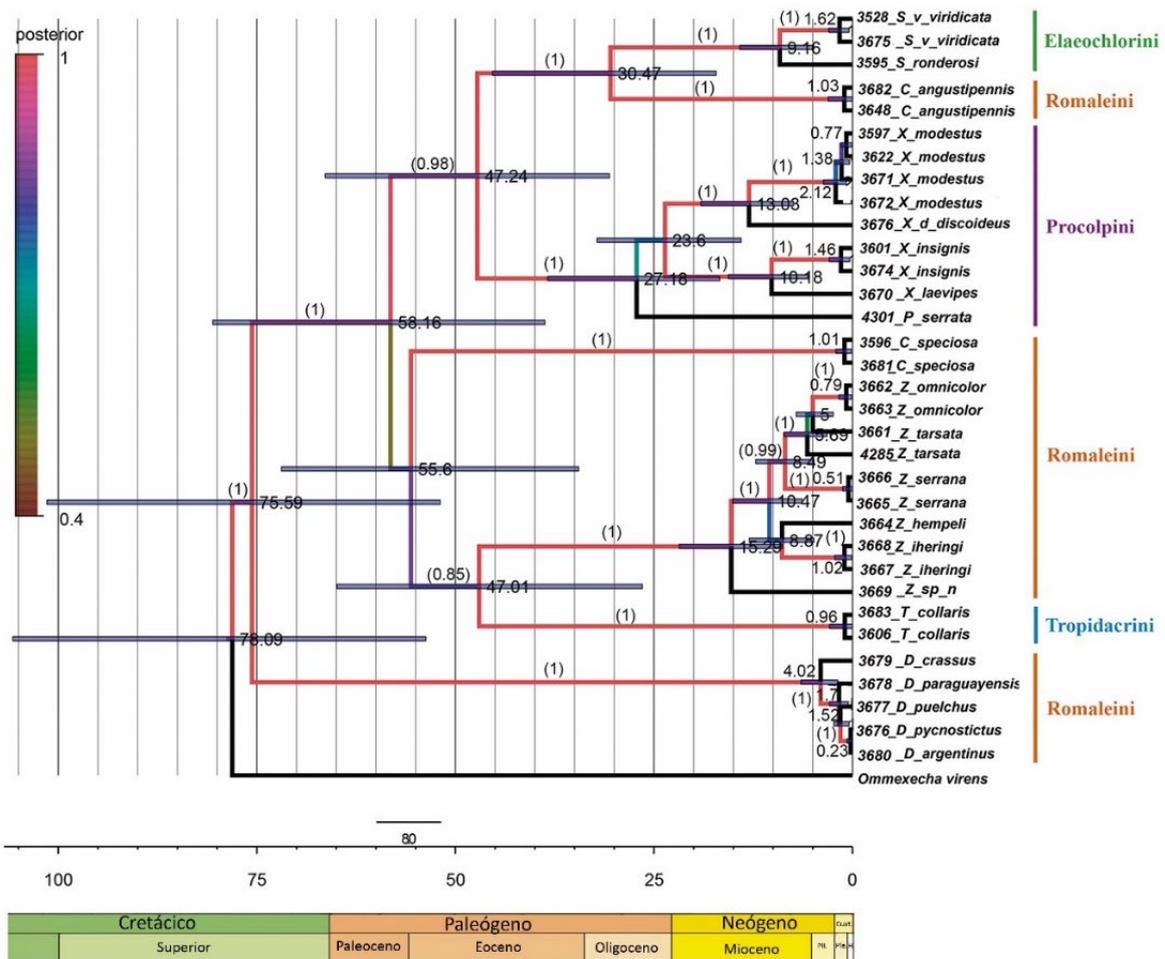
Figura 8.7. Filogenia de Zoniopoda.



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: Eumaeini). *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.