

LOS ÁRBOLES FILOGENÉTICOS: DE DARWIN (1859) A HENNIG (1950)

JUAN J. MORRONE (*)

Yo sé que sufro
barrido por el viento del Árbol
nueve días y noches
estuve herido con una lanza
y di a Odín
mi ser por mi ser mismo.

Mitología escandinava

Según narran las Eddas, el gran padre Odín solía viajar por Midgard (la tierra media) disfrazado de viejo apoyado en su cayado, compensando atenciones con riquezas y malos tratos con venganza. Allí encontró al Yggdrasil (el Árbol del Mundo), un fresno gigantesco que se elevaba por encima del mundo, con una raíz en el espantoso reino de Nifheim, donde una serpiente se alimentaba de los cadáveres de los hombres; otra en Asgard, el reino de los dioses, donde moran las tres Nornas que rigen el destino de los hombres; y la tercera en Jotunheim, la tierra de los gigantes. Del Yggdrasil sería que Odín habría de adquirir sus enormes conocimientos. Luego de pasar nueve espantosos días y noches colgado del árbol, azotado por los vientos y atravesado por una lanza, Odín se apoderó de las

runas del conocimiento y cayó del árbol. Al levantarse de entre los muertos, Odín conocía muchas cosas ocultas para el hombre.

La metáfora del Árbol como fuente de conocimientos es muy frecuente en los contextos culturales más diversos: el árbol sagrado debajo del cual nació Buda, el Árbol de la Ciencia del Bien y del Mal del Génesis, el *Lignum Vitae* de San Buenaventura, el Árbol de la Vida de los cabalistas, el Huluppu de los antiguos sumerios y el arquetípico árbol del psiquiatra suizo Carl Jung, entre muchos otros ejemplos. Fundamentalmente a partir del siglo XV, la imagen del árbol fue tomada para representar jerarquías sociales (recordemos los árboles genealógicos de la realeza europea) y de ahí a

transferirlos a los seres vivos —organizados según la *Scala Naturae*— habría un solo paso.

La sistemática filogenética o cladística es el método taxonómico creado por el entomólogo alemán Willi Hennig en 1950. Sobre todo a partir de su traducción al inglés en 1966, la sistemática filogenética ha pasado a ser el método taxonómico más empleado. Resulta notable que los cladogramas o árboles filogenéticos empleados por los cladistas no surgieran con Hennig, sino que precedan en más de un siglo al desarrollo de la sistemática filogenética.

El empleo de cladogramas para representar relaciones taxonómicas comenzó en el siglo XIX, en un contexto aún no evolucionista (Fig. 1). Recién a partir de la publicación de *El*

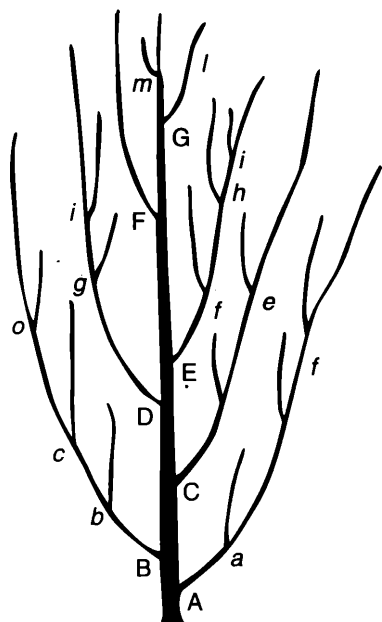


Fig. 1. Cladograma presentado por Bronn (1858) para representar el desarrollo de la vida.

origen de las especies de Darwin (1859), los cladogramas comenzaron a representar la historia de la vida. El descubrimiento de la historicidad de la naturaleza por Darwin constituyó una ruptura epistemológica fundamental en la ciencia, a partir de la cual la historia natural se convirtió en biología. Ya en el esbozo de su teoría de la evolución por selección natural de 1842, Darwin consideró que el sistema

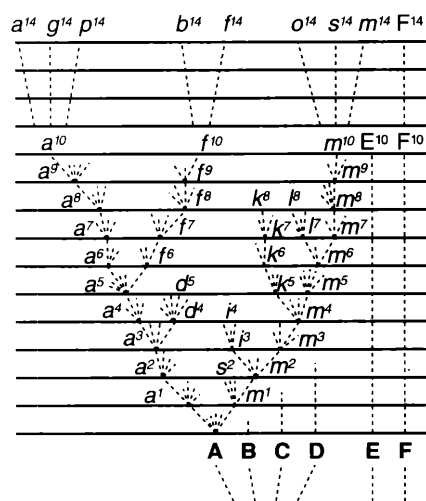


Fig. 2. Parte del cladograma presentado por Darwin (1859) en el Origen de las especies.

de clasificación natural debería basarse en las relaciones filogenéticas. Asimismo, resulta llamativo que la única figura que ilustra *El origen de las especies* sea un cladograma (Fig. 2).

Pese a que Darwin reconoció que la evolución generaba un sistema de relaciones jerárquicas, que permitía considerar como natural a una clasificación basada solo en las relaciones filogenéticas, no existe acuerdo entre los autores acerca de la real conexión histórica de sus ideas con el desarrollo de la sistemática filogenética. Para Hennig, Darwin expresó claramente que la posibilidad de ordenar los seres vivos en un sistema jerárquico solo puede explicarse aceptando un parentesco filogenético entre los mismos; es decir, que si no aceptamos la idea de relación

filogenética, el ordenamiento de las especies actuales y fósiles en géneros, familias y órdenes carecería de sentido. Para Mayr, por el contrario, las ideas de Darwin son más afines a las de la taxonomía evolucionista que a la cladística, debido a su supuesta aceptación de grupos parafiléticos (es decir los grupos artificiales basados en caracteres

primitivos, que excluyen algunos de los descendientes del ancestro común). De acuerdo con Ghiselin, pese a que ciertamente Darwin no podría ser rotulado como cladista, comprendió claramente las dificultades taxonómicas asociadas con la aceptación de los grupos parafiléticos en una clasificación.

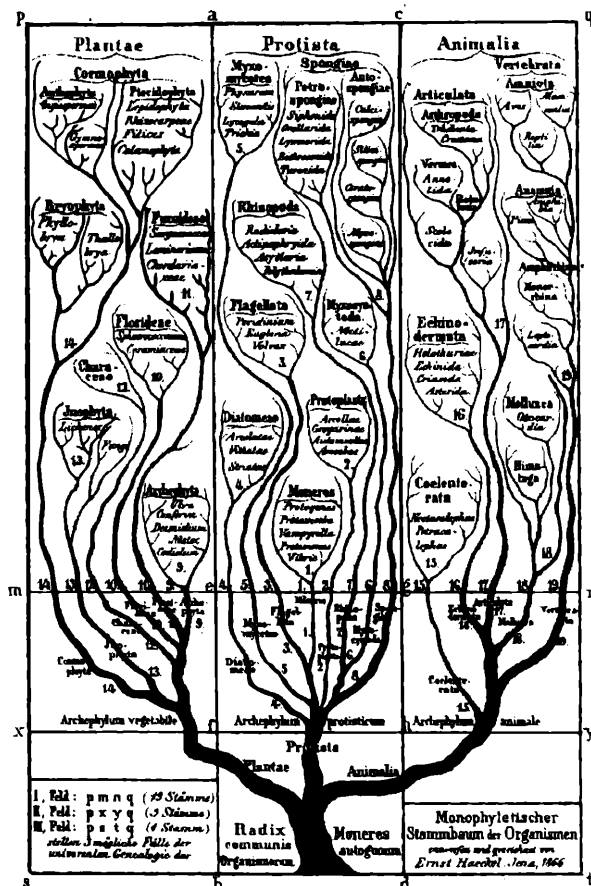
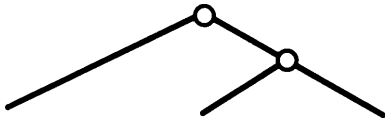


Fig. 3. Cladograma de los reinos Plantae, Protista y Animalia, propuesto por Haeckel (1866).

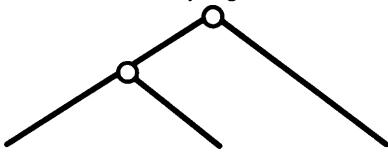
Los primeros y más entusiastas seguidores de la teoría evolutiva de Darwin se hallaron en Alemania y Austria. Haeckel (1866) propuso cladogramas para los reinos de seres vivos (Fig. 3), plantas, cnidarios, equinodermos, articulados, moluscos, vertebrados y mamíferos. Müller aplicó las ideas evolucionistas al estudio sistemático de los

From the structure of the clasp-forceps:



M. palmata, &c. *M. exilii*, &c. *M. Fresnelii*.

From the presence or absence of the secondary flagellum



M. palmata, &c. *M. exilii*, &c. *M. Fresnelii*.

Fig. 4. Dos alternativas para determinar las relaciones de las especies del género de anfipodos *Melitta* (Müller, 1869).

crustáceos en su libro *Für Darwin* (1869), donde presentó evidencias acerca de la evolución, analizó el problema planteado por el conflicto entre caracteres que sustentan agrupamientos diferentes (Fig. 4), distinguió entre caracteres primitivos y evolucionados, y empleó la ontogenia para polarizar caracteres. Müller fue el primer autor que propuso hipótesis filogenéticas sustentadas en caracteres y no tan solo especulativas como las de Hæckel. A partir de la quinta edición del *Origen de las especies*, Darwin adoptó el descubrimiento de Müller de la incongruencia entre caracteres larvales y adultos, como una demostración de que similitud y filogenia no coinciden siempre.

Otro autor germanohablante que aplicó tempranamente métodos filogenéticos fue W. Zimmermann. En 1931, este autor discutió claramente los enfoques alternativos a la sistemática filogenética: “¿Queremos agrupar filogenéticamente, es decir, siguiendo

relaciones naturales? ¿O queremos agrupar intuitivamente, siguiendo alguna impresión subjetiva? No tenemos otra posibilidad. Por supuesto, podemos clasificar enteramente ignorando la filogenia, pero debemos ser conscientes de que entonces estaremos forzados a agrupar artificialmente o ‘idealísticamente’; la filogenética es el único procedimiento que, a través del acto de agrupar, directamente representa relaciones naturales.” La representación de los grupos monofiléticos como grupos anidados unos dentro de otros en un cladograma estuvo claramente presentada por

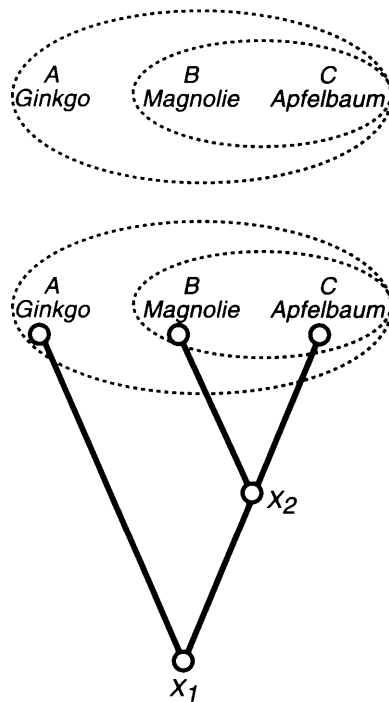


Fig. 5. Representación de un cladograma con grupos monofiléticos anidados por Zimmermann (1931).

Zimmermann (Fig. 5).

P. Chalmers Mitchell, quien fuera secretario de la Zoological Society de Londres entre 1903 y 1935, es el autor del axioma según el cual los grupos monofiléticos se reconocen a

través de caracteres evolucionados compartidos o sinapomorfías. En un trabajo publicado en 1901, Mitchell llamó a los caracteres primitivos *arquecéntricos* y a los evolucionados *apocéntricos*, considerando que solo los segundos eran evidencia de relación filogenética. Pese a que en ese trabajo Mitchell propuso agrupamientos basados en relaciones filogenéticas para varios grupos de aves, no llegó a elaborar un sistema filogenético coherente.

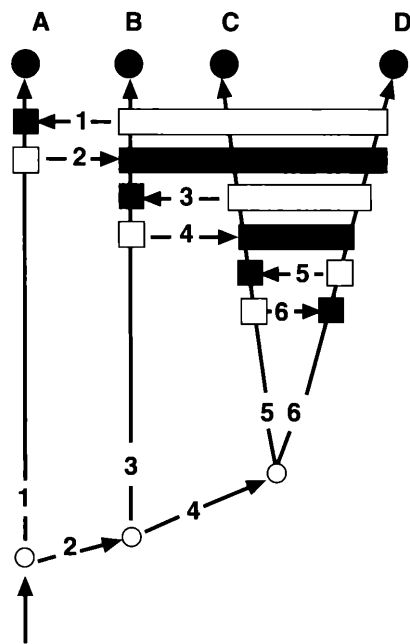
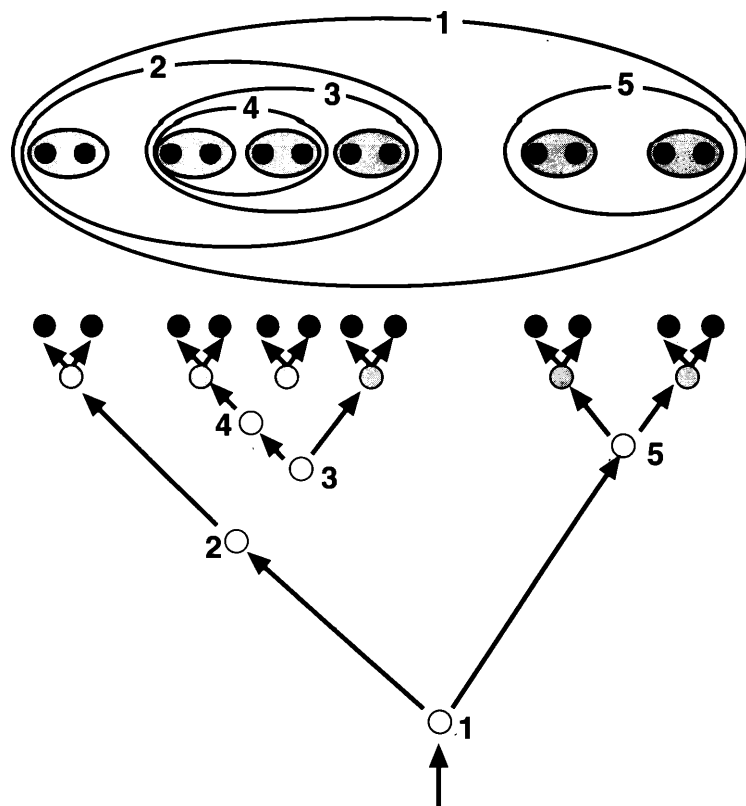
Durante la última década del siglo pasado y las dos primeras de este siglo se desarrolló un importante grupo alrededor del anelidólogo Daniele Rosa, en el Museo di Zoologia dell'Università di Torino, en el norte de Italia. Este grupo de zoólogos incluyó a los entomólogos Giglio-Tos y Griffini, y al herpetólogo Peracca. En su *Ologenesi*, Rosa (1918) anticipó algunos de los planteos cladísticos hennigianos, entre ellos la idea que los grupos naturales deben ser monofiléticos y que los grupos parafiléticos no deben ser admitidos en una clasificación natural, el principio de la ramificación dicotómica y la extinción de las especies ancestrales luego de la especiación. Algunos de estos principios ya no son componentes importantes de la cladística moderna, pero fueron relevantes para el desarrollo de la sistemática filogenética de Hennig.

En los Estados Unidos de

América, varios biólogos de principios de este siglo se convirtieron en entusiastas darwinianos, contribuyendo en muchos casos con discusiones sistemáticas de índole filogenética. Busck (1909) reconoció que la similitud general y el nivel de organización no necesariamente reflejaban relaciones filogenéticas. Camp (1923) discutió varios criterios para determinar relaciones filogenéticas y propuso un cladograma para las familias de saurios. Entre los entomólogos, habría que destacar la importancia de H. Ross, quien anticipó algunos aspectos de la metodología hennigiana en 1937.

Recién a mediados de este siglo se publicó una formalización completa y coherente de la sistemática filogenética. Willi Hennig publicó su obra *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* en 1950. Una traducción al inglés fue publicada en 1966, a partir de una revisión del texto original, en que Hennig agregó una sección referida a los métodos para la reconstrucción filogenética. Una traducción al español apareció en 1968, publicada por la editorial Eudeba de Buenos Aires, por iniciativa de Osvaldo Reig, sobre la base de un texto reelaborado por el autor y enviado a la Argentina en 1961.

En su obra, Hennig presenta dos formas equivalentes de representar grupos monofiléticos: mediante diagramas de conjuntos (Fig. 6) y cladogramas (Fig. 7). A partir de los mismos, Hennig



Figs. 6-8. Formas alternativas de representar las relaciones filogenéticas de Hennig (1968): 6, diagrama de conjuntos; 7, cladograma; 8, cladograma con sinapomorfías (color negro) y simplesiomorfías (color blanco) superpuestas.

discute la definición de grupo monofilético para varios autores previos, y presenta la suya propia: “*es un grupo de especies que descienden de una única especie*

(‘original’), y en la cual aparecen a la vez reunidas todas las especies que son descendientes de esta especie original. Se podría decir también, abreviadamente: un grupo monofilético comprende a todos los descendientes de un grupo de individuos que han pertenecido en su tiempo a una misma comunidad reproductiva, vale decir, a una misma especie.” Para Hennig, un grupo monofilético se reconoce por sinapomorfías o caracteres evolucionados compartidos por sus miembros (Fig. 8). A pesar de que algunas de las ideas contenidas en la sistemática filogenética hennigiana no son del todo originales, como lo señala el autor al citar profusamente a sus predecesores y contemporáneos, esta obra puede considerarse la *Summa* de la cladística. En muchos casos, los desarrollos posteriores han

llevado a superar muchos de los planteos de Hennig, pero el valor de esta obra continúa vigente.

Aunque pueda parecernos extraño, los primeros trabajos que aplicaron la metodología hennigiana además del mismo Hennig, se publicaron en la Argentina. En la década de 1950, varios refugiados de guerra europeos que habían sido contratados por el Instituto Miguel Lillo de Tucumán, comenzaron a emplear los principios hennigianos. Entre ellos se encuentran Kusnezov, Aczél, Monrós y Wygodzinsky. Kusnezov (1951) expresó: "*No es posible entender qué diferencia real existe entre un sistema filogenético y un sistema natural. Lo natural es lo que existe en la naturaleza, y pues en la naturaleza todo está en desarrollo, el sistema natural tiene que reflejar las relaciones filogenéticas. No es posible imaginar un sistema natural ajeno y contradictorio con respecto a la*

filogenia." El trabajo de Aczél (1951) sobre las Tylidae sudamericanas constituyó la primera aplicación del cladismo hennigiano a un problema concreto. Monrós (1959) presentó varios cladogramas en su monografía de los géneros de Chrysomelidae.

El alemán (luego nacionalizado argentino) Pedro Wygodzinsky es una de las figuras más relevantes entre los pioneros de la cladística. Wygodzinsky llegó a la Argentina en 1948, para trabajar en el Instituto de Medicina Regional de la Universidad Nacional de Tucumán; en 1954 pasó a trabajar en el Instituto Miguel Lillo; y entre 1959-1962 fungió como profesor de entomología y de genética en la Universidad de Buenos Aires. Junto con Sixto Coscarón, publicó en 1962 un trabajo sobre simúlidos (Diptera) con apreciaciones filogenéticas. En ese mismo año,

el American Museum of Natural History de New York le ofreció un cargo de curador en el Departamento de Entomología, y Wygodzinsky se fue a vivir a los Estados Unidos, donde habría de pasar los últimos 25 años de su vida. Wygodzinsky fue uno de los pioneros en introducir la sistemática filogenética en los Estados Unidos y el primero en el American Museum of Natural History, donde en poco tiempo se habría de constituir uno de los más activos grupos de cladistas.

El tratar de reconocer al *inventor* de los cladogramas es probablemente una tarea fútil, pues como sostienen Nelson & Platnick (1981): "*Es dudoso que Mitchell, Rosa o Hennig sea el inventor de la 'cladística' como filosofía clasificatoria, ya que todos o casi todos los sistemáticos parecen ser y haber sido siempre 'cladistas'.*" A pesar de ello, resulta innegable que la formulación de la sistemática filogenética de Willi Hennig ha sido el factor catalizador para el desarrollo de la taxonomía moderna. Quizás el desarrollo gradual de la sistemática filogenética desde mediados del siglo XIX hasta fines del siglo pasado impida que ella pueda ser vista como una ruptura epistemológica, pero iqué interesantes son sus consecuencias para el trabajo diario de todos los taxónomos!

Lecturas sugeridas

- Aczél, M. L. 1951. Morfología externa y división sistemática de las "Tanypezidiiformes" con sinopsis de las especies argentinas de "Tylidae" ("Micropezidae") y "Neriidae" (Dipt.). Acta Zool. Lilloana 11: 483-589.
- Craw, R. 1992. Margins of cladistics: Identity, difference and place in the emergence of phylogenetic systematics, 1864-1975. In: Griffiths, P. (ed.), Trees of life, Kluwer Academic Publishers, Holanda, pp. 65-107.
- Darwin, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life. Murray, Londres.
- Dupuis, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Annu. Rev. Ecol. Syst. 15: 1-24.
- Häckel, E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. G. Reimer, Berlín.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Eudeba, Buenos Aires.
- Kusnezov, N. 1951. El género "*Pogonomyrmex*" Mayr (Hym., Formicidae). Acta Zool. Lilloana 11: 227-333.
- Llorente, J. 1990. La búsqueda del método natural. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Monrós, F. 1959. Los géneros de Chrysomelidae (Coleoptera). Opera Lilloana 3: 1-337.
- Nelson, G. & N. I. Platnick. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.

* Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F.