

Introducción a la metodología y la sistemática cladista

O como poder leer un artículo entomológico al uso de principio a fin y sin tirarse de los pelos, en dos partes y un anejo

Ignacio Ribera¹ y Antonio Melic²

¹ c/. Dr. Massana, 14 2º; 08760 Martorell, BARCELONA.

² Avda. Radio Juventud, 6; 50012 ZARAGOZA.

En el número anterior del Boletín dábamos algunas nociones básicas sobre qué es la sistemática, introduciendo los fundamentos de la sistemática cladista como una de las opciones más en boga en la actualidad (MELIC y RIBERA, 1996). Como prometíamos entonces, en esta segunda parte nos proponemos tratar con más detalle la metodología y la sistemática cladista. El artículo se divide, como bien dice el subtítulo, en dos partes: en la primera se hace una introducción a los conceptos básicos necesarios para entender la metodología y sistemática cladista, con una exposición elemental de sus técnicas y principios fundamentales, y en la segunda una revisión a algunas de las críticas, o los inconvenientes, que el uso de los métodos cladistas ha originado. El anejo es un glosario de algunos de los términos utilizados, escritos en itálica la primera vez que aparecen en el texto.

Puesto que ninguno de los autores somos usuarios habituales de la metodología cladista, que nadie espere un concienzudo manual producto de la experiencia, o una crítica original y novedosa: toda nuestra información se remite a fuentes publicadas, y nuestro único papel ha sido recopilar, resumir y tratar de explicar esta metodología en términos que creemos más o menos accesibles a los lectores del Boletín.

PARTE I

Algunas ideas básicas, con las claves necesarias para poder (al menos) saber de lo que se está tratando

La cladística surgió en los años cincuenta (HENNIG, 1950, aunque su difusión internacional se retrasó más de una década, hasta la publicación de la versión inglesa, HENNIG, 1966) como una propuesta alternativa y global a las sistemáticas entonces en práctica: la fenética y la evolutiva (ver MELIC y RIBERA, 1996 para una exposición elemental de las diferencias entre las tres). Además de las ya tradicionales reivindicaciones de objetividad y reproducibilidad, la mayor innovación fue la aportación de una metodología (aunque entonces todavía por desarrollar en su mayor parte) que, a partir del estudio de los caracteres morfológicos de especies actuales, permitía reconstruir su *filogenia* - o por lo menos elaborar hipótesis lo suficientemente fiables. Se proponía además que la taxonomía debe ser un fiel reflejo de la filogenia. De hecho, se equiparó la clasificación a la genealogía obtenida mediante métodos cladistas. La cladística tuvo enseguida una gran aceptación entre los entomólogos, pues permitía reconstruir filogenias a partir exclusivamente del estudio de especies actuales, sin necesidad de acudir al registro fósil. Su aceptación fue, sin embargo, menos entusiasta entre los estudiosos de los vertebrados, y en especial entre los paleontólogos: la cladística era tan sólo una alternativa al estudio tradicional de la filogenia mediante el uso del registro fósil, y una alternativa que, además, ignoraba, o consideraba de forma menor, a los fósiles, como veremos más adelante. Para muchos entomólogos, sin embargo, significaba *la única* alternativa.

Empezando por el principio: especies y caracteres

En cualquier estudio cladista (y aunque no lo sea), lo primero es escoger el grupo que se desea estudiar. Se puede ir desde un subgénero o un grupo de especies, incluyéndolas todas, a un estudio general de todo el reino animal, en cuyo caso se escogen algunas especies representativas de los grupos principales (p. ej. NIELSEN *et. al.*, 1996; NISBET & FOWLER, 1996). La elección de las especies no está falta de problemática, como se verá más adelante, pero por ahora baste decir que el autor del trabajo debe tener bien claro qué grupo o grupos desea estudiar, y qué especies incluir.

Una vez delimitado el ámbito de estudio, se escogen los caracteres sistemáticos que serán su base (ver MELIC y RIBERA, 1996 para una discusión sobre el tema de los caracteres a incluir), y se observan en todas las especies en las que existan (evidentemente, si hablamos de caracteres de la venación de las alas membranosas en coleópteros, de las especies secundariamente ápteras poca cosa podremos decir). A las distintas formas en que un carácter puede presentarse se le denominan *estados del carácter*. Los posibles estados de un carácter dependen del modo en que se definan. Si por ejemplo el carácter es "color de los élitros", los estados podrían ser negro, marrón, con diseño..., pero si el carácter se

define como "élitros negros", los estados se reducen a "sí" o "no". Por razones de simplicidad normalmente se prefiere utilizar caracteres definidos de tal modo que sólo sean necesarios dos estados, pero hay casos en los que puede haber más categorías, o incluso se pueden incluir datos numéricos cuantitativos. Los caracteres con dos estados - o binarios - se suelen simbolizar con "0" y "1", "+" y "-", o, en algunos casos, "presente" y "ausente".

A diferencia de otros métodos de estudio, como pueden ser la elaboración de claves dicotómicas, en las que únicamente se estudian los caracteres que separan las dos alternativas de cada paso en las especies afectadas, en cladística todos los caracteres se estudian en todas las especies que lo posean, de modo que al final se puede construir una tabla - una matriz - en la que se incluya el estado de cada carácter en cada especie.

Hasta aquí no hay nada exclusivo de la cladística, el proceso sería el mismo para un estudio utilizando taxonomía numérica, o un estudio morfológico o ecológico utilizando técnicas estadísticas multivariantes. Las diferencias aparecen al iniciar el análisis de la matriz de caracteres. Hay dos conceptos que son fundamentales en la sistemática y la metodología cladistas, y que afectan directamente a la evaluación y la interpretación de los caracteres: su *polaridad*, y la diferencia entre caracteres *homólogos* y caracteres *análogos*.

Polaridad

La polaridad de los caracteres se refiere al orden temporal en el que los distintos estados de un carácter aparecen en la filogenia, es decir, determinar qué estado del carácter es el más primitivo (el que se daba en las especies ancestrales) y qué estado es el más derivado, el más moderno (el que ha aparecido con posterioridad en especies más recientes). La distinción es fundamental, porque nos permite ordenar en el tiempo los cambios que se han producido en las especies a estudiar. Polarizar un carácter significa determinar qué estado es el primitivo y qué estado es el derivado. Hay distintos modos de poder establecer el orden de aparición de los distintos estados, pero en general se basan en la comparación con otros grupos o en evidencias independientes. Cuando el mismo estado de un carácter se encuentra en especies no incluidas en el grupo a estudiar, que en principio tienen una relación filogenética lejana (que se conoce previamente por evidencias independientes), se considera que ese estado es el primitivo. Si al estudiar la filogenia de los insectos nos preguntamos cuál es el estado primitivo del carácter "alas", si su presencia o ausencia, al comprobar que otros grupos de artrópodos son ápteros (como los crustáceos o los arácnidos), concluiremos que, en los insectos, el carácter primitivo es también la ausencia de alas, y los grupos que las tienen las han adquirido con posterioridad a su separación del resto. El grupo utilizado para polarizar los caracteres se conoce como *grupo externo*, y no tiene porque ser siempre el mismo: puede ser distinto para los distintos caracteres que estudiemos.

Se puede obtener evidencia directa de la polaridad de un carácter a través del estudio del desarrollo

embrionario (o de las distintas fases del ciclo en especies con metamorfosis), del registro fósil, o de criterios de adaptación funcional de los distintos estados (en general, cuando más especializado, más derivado) (SANCHIZ y VALDECASAS, 1980; REMANE, 1989; FOREY *et. al.*, 1992). Las tibiae de algunos piojos, por poner un ejemplo, tienen una proyección que se opone a la uña, formando una pinza que los permite sujetarse al pelo. En una filogenia que intente establecer las relaciones de los anopluros con otros grupos de insectos, éste carácter se considerará derivado y producto de su especialización a la vida ectoparásita en los mamíferos, mientras que la condición primitiva será la de la tibia sin prolongación opuesta a la uña.

Es importante darse cuenta de que, en última instancia, la única evidencia válida es la que se obtiene por medios directos. La comparación con un grupo externo depende de su relación filogenética a un nivel más alto que el que se estudia, filogenia que a su vez debe estar basada en la polarización de otros caracteres - por comparación quizá con otro grupo todavía más externo. El único modo de salir de esta cadena es mediante la polarización por evidencia directa de algún carácter, de modo que existan pruebas independientes sobre las que basar el resto de comparaciones. Pero conseguir esta evidencia muchas veces no es posible, y la comparación con un grupo externo es el modo más habitual de polarizar los caracteres. Si el grupo externo es homogéneo, de modo que todos sus miembros presenten el mismo estado - el primitivo -, no hay conflicto. Pero si el grupo es heterogéneo, de modo que algunos miembros presenten un estado y otros otro, la cosa no es tan fácil. Existen distintos criterios para resolver esta dificultad, basados en general en la aplicación del principio de *parsimonia* (ver más adelante), aunque algunos de ellos tengan un cierto componente de subjetividad (FOREY *et. al.*, 1992). De todas formas, si el análisis de un sólo grupo externo se presta a confusión, la mejor estrategia es recurrir a más de uno para resolver las posibles ambigüedades (FOREY *et. al.*, 1992).

Caracteres homólogos y análogos

La diferencia entre caracteres homólogos y análogos es también fundamental, pero no sólo para los cladistas - es una de las bases de la anatomía comparada, y así se ha reconocido ya desde los inicios de esta ciencia (p. ej. OWEN, 1843). Caracteres homólogos son los que tienen un mismo origen filético y ontogénico, independientemente de su semejanza morfológica superficial. Caracteres análogos son los que, teniendo un origen filético y ontogénico distinto, guardan una semejanza superficial, muchas veces consecuencia de una adaptación paralela. Los ejemplos son muchos, algunos clásicos: las alas de un insecto y las alas de un murciélago son órganos análogos, porque, aunque funcionalmente semejantes, los dos tienen distinto origen filético (expansiones membranosas del tórax en unos y modificación de las extremidades en el otro) y ontogénico (el desarrollo embrionario no tiene nada que ver entre un tipo de alas y otro). Por el contrario, el segundo par de alas

de una mariposa son homólogas con los halterios de una mosca: a pesar de su poca semejanza externa, las dos tienen un mismo origen filético y ontogénico: las dos son la misma cosa, aunque con grandes modificaciones respecto al plan general primitivo para un segundo par de alas en un insecto, seguramente algo semejante a las de un plecóptero o efemeróptero.

En la metodología cladista se diferencian distintos tipos de similitud por homología. Los caracteres homólogos pueden ser *plesiomorfias* o *apomorfias*. Las plesiomorfias son el estado de los caracteres homólogos compartido originalmente por todos los miembros del grupo a estudiar (y a veces también por grupos próximos, en cuyo caso se denominan *simplesiomorfias*). La presencia de un mismo estado del carácter en un grupo externo, como hemos visto antes, sería una plesiomorfia. Son, por tanto, el estado primitivo de los caracteres. Las apomorfias son estados derivados de caracteres homólogos, presentes en sólo algunos de los miembros del grupo a estudiar. Pueden ser *sinapomorfias*, cuando el estado del carácter es compartido por todos los miembros de un grupo, o *autapomorfias*, si sólo las presenta uno de los miembros del grupo en cuestión. En cladística, para la elaboración de cladogramas únicamente se utilizan las sinapomorfias, ya que las autapomorfias y las plesiomorfias no aportan información utilizable. Si lo que se quiere es construir una jerarquía de grupos de especies, si todas son iguales (las plesiomorfias) o todas completamente distintas, con caracteres exclusivos (las autapomorfias), nos resultará bastante difícil establecer relaciones entre ellas.

Los caracteres análogos en terminología cladista se conocen como *homoplasias*.

La definición del estado de un carácter como plesiomorfia o apomorfia es relativa, y depende del nivel al que efectuemos el estudio. Por ejemplo, si estudiamos las relaciones filogenéticas entre los insectos pterigotos, la presencia de alas es un estado plesiomórfico, primitivo y común a todos los grupos. La presencia de halterios en los dípteros sería un estado apomórfico, derivado, y presente sólo en ellos. Por el contrario, si estudiamos la filogenia de los insectos, la presencia de alas sería una apomorfia de los Pterigota, ya que otros grupos no las tienen, y la condición primitiva - el estado plesiomórfico - sería el de áptero. Del mismo modo, la presencia de halterios podría a su vez ser una plesiomorfia si nos limitásemos a estudiar un grupo de dípteros. En consecuencia, cuando se hable de caracteres homólogos (ya sea de plesiomorfias o de apomorfias), se debe especificar siempre el nivel al que se efectúa la comparación.

Para determinar si un carácter (o si el estado de un carácter) es una homología o una analogía se pueden utilizar evidencias independientes (de anatomía comparada, el desarrollo embrionario, etc.). Este tipo de evidencia directa suele afectar a caracteres básicos que definen grupos de nivel taxonómico alto, para los que además es difícil establecer homologías basándose únicamente en caracteres de morfología externa. Por ejemplo, al estudiar la filogenia de los artrópodos un problema básico es el de las homologías entre los distintos segmentos del cuerpo - ¿es el tórax de los insectos homólogo al de los crustáceos o los

miriápodos? El estudio del desarrollo de algunos genes comunes a todos los grupos ha hecho posible determinar que el tórax de los crustáceos es homólogo al tórax y el abdomen de los insectos conjuntamente (AVEROF & AKAM, 1995). En consecuencia, los segmentos genitales sí pueden ser homólogos entre ellos, ya que están inmediatamente después del tórax en los crustáceos, y de su homólogo (tórax más abdomen) en los insectos. Los segmentos postgenitales de los crustáceos (su "abdomen") serían también homólogos de los segmentos postgenitales de los insectos, que están muy reducidos y modificados. Este tipo de estudios son extraordinariamente útiles, porque permiten que, con una base firme, se establezcan comparaciones entre otros caracteres de morfología externa.

Por desgracia, para la mayoría de caracteres utilizados en la sistemática o la taxonomía de nivel más bajo no es posible utilizar evidencias directas (nadie hace estudios de desarrollo embrionario para determinar qué sedas cefálicas de dos larvas de dos géneros de escarabajos acuáticos distintos son homólogas o análogas), y es necesario recurrir a evidencias indirectas. Básicamente, se trata de valorar la probabilidad de que un carácter haya aparecido independientemente, por analogía, en dos líneas filéticas distintas. Y aquí entramos de lleno en el meollo de la metodología cladista: la elaboración de *cladogramas* que son - o pretenden ser - reflejo de la filogenia.

Dendrogramas, cladogramas y filogramas. Monofilia, polifilia y parafilia

El modo habitual de representar los resultados de un análisis cladista es mediante *dendrogramas*, o árboles de Wagner (Fig. 1). Los taxa finales se sitúan en los extremos de las líneas, y las conexiones entre líneas representan los procesos de especiación - las *cladogénesis*. Hay distintos tipos de dendrogramas, y distintas convenciones para representarlos. Un dendrograma construido mediante la metodología y los principios cladistas se denomina cladograma (Fig. 1b). Los cladogramas han de estar siempre polarizados, es decir, el árbol tiene que tener una *raíz*, un origen, a partir del que se van produciendo divisiones. Cuando no es posible polarizar los caracteres, de modo que no se sabe qué especies o grupos son los primitivos y cuáles los recientes, los esquemas resultantes no están orientados, sino que de un punto inicial las ramas irradian en todas direcciones por igual (Fig. 1a) - son las redes, o los árboles "sin raíz".

El conjunto de especies (o de taxa terminales) que derivan de una única rama del cladograma se dice que forman un grupo *monofilético*. Aquí hay que señalar una diferencia en el concepto de monofilia entre la terminología cladista y la que se utiliza de modo más general en biología evolutiva: para los cladistas, el que varias especies tengan un mismo origen en el cladograma no es suficiente para que formen un grupo monofilético: es necesario que estén *todas* las especies descendientes (Fig. 2). Si alguna de ellas no se incluye en el grupo, éste pasa a ser *parafilético*. Esta es una diferencia fundamental, como veremos más adelante. Muchos cladistas modernos prefieren definir

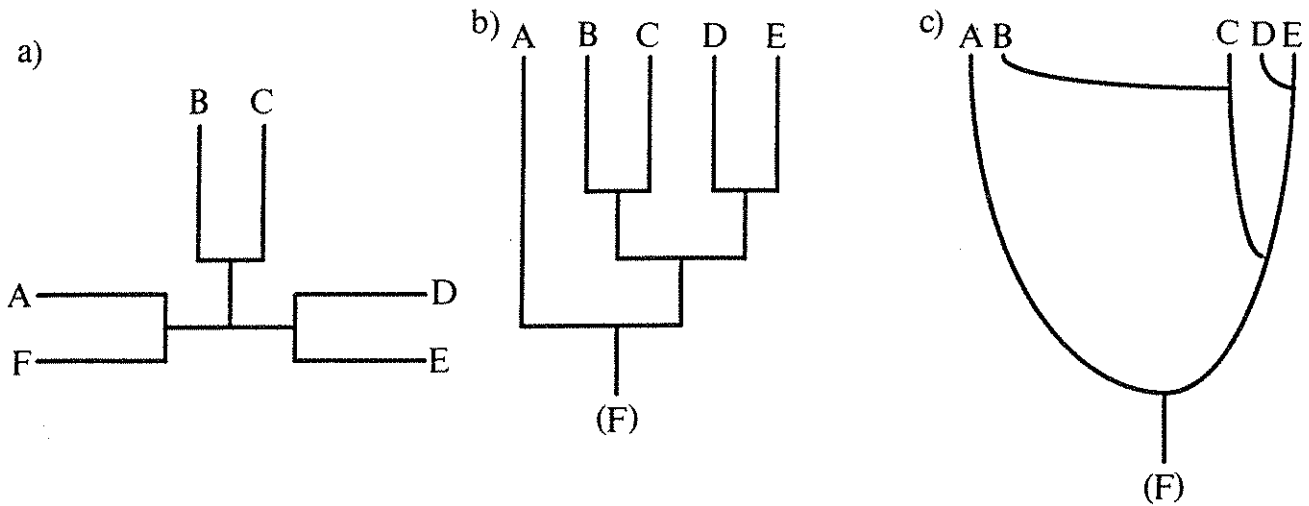


Fig. 1. a) Red de relaciones entre seis taxa, sin polarizar. b) Al considerar a F como un grupo externo, se da una raíz al dendrograma, que se polariza, y pasa entonces a ser un cladograma. c) Al incorporar información relativa a las diferencias morfológicas, el cladograma se convierte en un filograma. En este caso, B se sitúa próxima a A por convergencia, alejándose de C. La distancia en el eje horizontal es reflejo de la divergencia morfológica, y en el eje vertical del tiempo transcurrido entre las separaciones de las ramas (existen otras formas de representar filogramas).

la monofilia y la parafilia no en términos del origen de las especies (que introducen problemas con las especies ancestrales, como veremos más adelante), sino de tipos de caracteres. Es la llamada "pattern cladistics" (algo así como cladística estructural o normativa), que interpreta la cladística como el estudio de las relaciones entre los caracteres de las especies, sin asumir que se está tratando de su filogenia. Los grupos monofiléticos estarían definidos por sinapomorfias: estados derivados de caracteres homólogos comunes a todos los miembros del *clado*. Los grupos parafiléticos, por el contrario, estarían definidos por plesiomorfias: estados primitivos de caracteres homólogos comunes a todos ellos, pero que también están presentes en otras líneas del cladograma (Fig. 2).

Un grupo *polifilético* es, por el contrario, un conjunto de especies que no tienen un origen común en el cladograma, y que está definido por homoplasias, no por homología: las semejanzas entre sus miembros no son homólogas, sino que han aparecido independientemente en todos ellos por separado. En la clasificación tradicional de los insectos (ver la figura 1a en MELIC y RIBERA, 1996: 16), los "Apterigota" forman un grupo parafilético, ya que la semejanza que los define - la ausencia de alas - es el estado plesiomórfico, primitivo, de toda la clase insectos. Por el contrario, la clasificación en Entognatha y Ectognatha se basa en sinapomorfias comunes - y exclusivas - de todos los clados que componen cada grupo. El término "invertebrados" define un grupo claramente polifilético, porque los caracteres (o los no-caracteres) que los definen no son homólogos, sino que tienen un origen y un desarrollo totalmente distinto en cada uno de los grandes grupos que lo forman.

La separación fundamental se establece entre grupos polifiléticos por un lado - basados en analogías - y grupos parafiléticos y monofiléticos por otro - basados en homología. La diferencia entre grupos parafiléticos y monofiléticos es peligrosamente más

tenu: los grupos parafiléticos están basados en plesiomorfias, y los grupos monofiléticos en sinapomorfias. Esto tiene importantes consecuencias, sobre todo en la clasificación (como se discutirá en la segunda parte).

Otro concepto fundamental en cladística es el de *grupo hermano*. Grupos hermanos son los que se originan en la misma bifurcación del cladograma (Fig. 2). La determinación del grupo hermano es básica para cualquier estudio mediante la metodología cladística, ya que de él dependerá tanto la polaridad como la definición de los caracteres, así como la monofilia del mismo grupo (muchas veces se descubre que un grupo es parafilético o monofilético al intentar encontrar - sin éxito - su grupo hermano). El grupo a estudiar ha de ser monofilético, y por lo tanto ha de presentar una serie de sinapomorfias que lo definan y lo separen de su grupo hermano. El estado de los caracteres compartidos por ambos serán plesiomorfias, que no podrán ser utilizadas en la construcción del cladograma - al estar presentes en todos, no permiten establecer diferencias entre los miembros del grupo. Para polarizar los caracteres, muchas veces el grupo externo que se utiliza es el mismo grupo hermano.

Cuando además de la secuencia esquemática de las cladogénesis incorporamos información respecto al grado de cambio, de divergencia entre las distintas ramas, el cladograma se convierte en un *filograma* (MAYR, 1988). Esta información se puede expresar alterando la distancia de las ramas (haciéndola proporcional al grado de divergencia) y el ángulo de las dicotomías. Los dendrogramas resultantes son más complejos, pero incorporan más información (Fig. 1c). Aunque no estén relacionados con la metodología cladista (y no los vamos a tratar en detalle), los *fenogramas* son dendrogramas que se han construido utilizando las técnicas de la taxonomía numérica, o fenetismo, a partir de una matriz de caracteres (ver MELIC y RIBERA, 1996).

En la cladística tradicional se asume que en cada división - cada cladogénesis - una especie antecesora

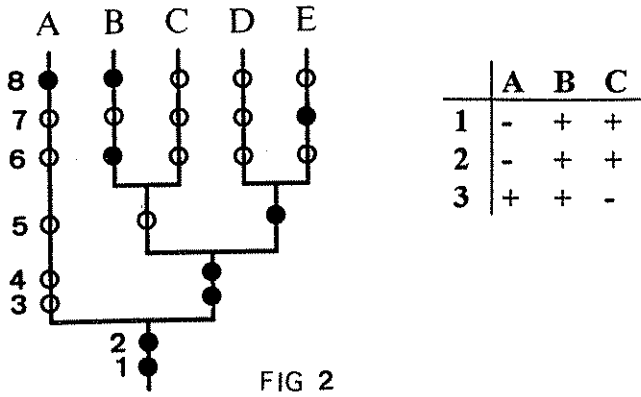


FIG 2

Fig. 2. Si en el cladograma situamos los caracteres y sus estados, podemos distinguir los distintos grupos que forman las especies. Cada fila de círculos representa un carácter (en este caso, ocho), y el color representa el estado (en este caso, los círculos llenos son apomorfías o estados derivados de los caracteres, y los vacíos plesiomorfías, o estados primitivos). Los grupos B + C; D + E; y B + C + D + E son monofiléticos (además del grupo formado por todas las especies). El grupo formado por A + B es polifilético, ya que el carácter que presenta un estado derivado semejante en ellos - el 8 - es una homoplasia, al haberse originado independientemente en las dos líneas. El grupo formado por las especies C + D + E es parafilético, ya que no incluye a la especie B, y los caracteres que los asemejan son plesiomorfías (el 6 y el 8). La especie A es hermana del resto, y el grupo formado por las especies B + C es hermano del formado por las especies D + E. Los caracteres 1 y 2, y los 3 y 4 son congruentes, ya que aunque en cada caso uno de los dos es redundante, reafirman la interpretación. El carácter 8 en B es consistente con la existencia del grupo formado por D y E, ya que no supone ninguna contradicción - no es una homoplasia con ninguna de sus especies -, pero es incongruente con la especie A, ya que, a pesar de presentar el mismo estado, están en líneas distintas - lo que lo convierte en una homoplasia con respecto a A.

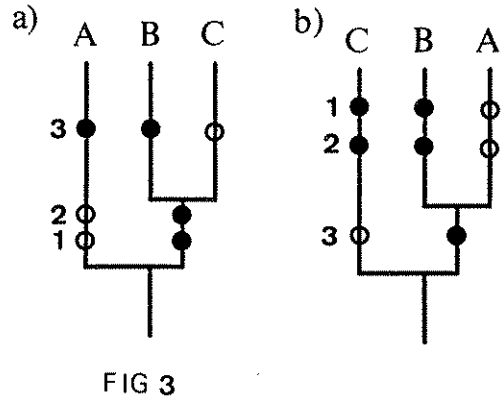


FIG 3

Fig. 3. Para la matriz de caracteres de la figura (con el signo negativo y el círculo vacío se indica el estado plesiomórfico, y con el signo positivo y el círculo lleno el apomórfico), el cladograma a) tiene una incongruencia: el carácter 3 sería una homoplasia entre la especie A y B, ya que habría surgido independientemente en las dos líneas filéticas. Por el contrario, el cladograma b) tiene dos incongruencias: los caracteres 1 y 2 serían ambas homoplasias entre las especies B y C. Puesto que el cladograma b) exige que dos caracteres hayan evolucionado al mismo estado de forma independiente en dos especies distintas, es menos probable - menos parsimonioso - que el a), que sólo requiere una única convergencia.

da lugar a dos especies descendientes, y en el proceso ella misma desaparece (como ya hemos comentado, actualmente se prefiere evitar la terminología asociada a especies antecesoras y descendientes, por los problemas que presenta). Las divisiones son así dicotómicas: no hay nudos con más de tres líneas (la antecesora y las dos divergentes) (Figs. 1 y 2). La longitud de las ramas o el ángulo entre ellas no significa nada: lo único importante es la secuencia de cladogénesis. Normalmente se dibujan las divisiones de un mismo nivel a la misma altura, para facilitar la comparación entre distintas líneas filéticas (entre distintas ramas del cladograma). Muchas veces se incluye información sobre el estado de los caracteres en cada una de las ramas, para poder visualizar los cambios que se producen a lo largo de las distintas líneas filéticas. El modo habitual de hacerlo es mediante recuadros o círculos llenos o vacíos: cada círculo es un carácter, y el que esté coloreado o no indica el estado (Fig. 2). La distinción entre caracteres homólogos y análogos viene dada por su situación en el cladograma, que a su vez depende del algoritmo que se ha empleado en su construcción. Se puede decir que se trata de una distinción "topológica": las homoplasias son caracteres semejantes que tras la construcción del cladograma quedan en ramas distintas, de modo que han tenido que aparecer más de una vez independientemente, y las homología son los que quedan en ramas comunes, de modo que sólo es necesario que aparezcan una vez, y a partir de allí se propagan por descendencia filética (Fig. 2).

Si tuviésemos información independiente de todos los caracteres, la construcción del cladograma sería sencilla: bastaría con situar todas las semejanzas por

homología en las mismas ramas, independientemente de las analogías, que podrían situarse en cualquier lugar puesto que aparecen independientemente y en más de una ocasión. Por el contrario, las homología se supone que han aparecido una única vez, y por lo tanto todas las especies que la comparten tienen un mismo origen - forman un grupo monofilético.

Congruencia y parsimonia

Cuando de dos caracteres independientes se deriva el mismo esquema de bifurcaciones se dice de ellos que son *congruentes*. Por el contrario, si de ellos se derivan distintos cladogramas, son *incongruentes* (Fig. 2). Aunque no aporten información nueva, la acumulación de caracteres congruentes es de gran ayuda, ya que supone una validación del cladograma - de la hipótesis de filogenia que hemos construido. Cuando un carácter aporta información nueva, afectando a otras líneas filéticas, pero sin embargo no contradice el cladograma que ya teníamos, se dice que es *consistente* (Fig. 2). Cuando se tienen dos caracteres incongruentes, al menos uno de ellos debe ser una analogía (homoplasia), puesto que en principio la filogenia es única, y es necesario escoger un único cladograma. Si se tiene información independiente sobre la naturaleza de los caracteres, podremos decidir cuál de ellos es la homoplasia, y resolver así el dilema. El problema es que habitualmente no se dispone de esta información, de modo que hay que construir el cladograma sin que previamente sepamos qué caracteres semejantes lo son por analogía o por homología.

Si tenemos tres caracteres, y, por ejemplo, en

uno de los cladogramas posibles dos son congruentes y otro incongruente, mientras que en otro son dos los incongruentes, aunque no poseamos ninguna información adicional, parece razonable que escojamos el primero (Fig. 3). Cuando se intentan clasificar varias especies (y en situaciones reales siempre se manejan varias especies) sin información previa sobre los caracteres, todos los cladogramas que se pueden construir son igualmente posibles - y son muchos. Se hace necesario formalizar algún criterio para, de entre todos los cladogramas posibles, elegir el mejor - o por lo menos reducir el número a una dimensión manejable. Aquí entra en juego otro principio básico de la metodología cladista, el principio de parsimonia.

El criterio de parsimonia se basa en la que se ha llamado "la navaja de Occam", por Guillermo de Occam (un fraile irlandés a caballo de los siglos XIII y XIV). En su formulación original, lo que Occam dijo es que no hay que multiplicar las entidades más allá de lo necesario, aplicándolo en particular a problemas de metafísica y ontogenia (algo que queda bastante lejos de la cladística), pero, en su acepción más habitual, lo que viene a decir es que, de entre todas las soluciones posibles a un mismo problema, resulta muy práctico y conveniente quedarse con la más sencilla. O en términos más formales: de todas las hipótesis coherentes con un mismo conjunto de datos, la más probable es la más sencilla. En nuestro caso, "la más sencilla" significa la que requiera un menor número de cambios independientes del estado de los caracteres, es decir, un menor número de homoplasias (analogías). El principio es claro: puesto que resulta poco probable que dos especies desarrollen independientemente el mismo estado del carácter por analogía, cuantas menos veces se suponga que esto ha sucedido, mejor. Si resulta que la mitad de nuestras especies de escarabajos tienen un eedeago acabado en una punta bífida con un apéndice móvil en forma de cuchara, y los parámetros son asimétricos, el derecho en abanico y el izquierdo tirando a sacacorchos, lo más probable es que descendan todas de una única especie que tuviese esta genitalia tan particular, y que hayan tenido todas la suerte (o la desgracia) de heredar semejante maravilla. De lo contrario, habría que aceptar que una morfología tan pintoresca ha evolucionado numerosas veces independientemente en distintas especies, algo francamente improbable. Esto es la parsimonia, la elección de la hipótesis más sencilla - por más probable - de entre todas las posibles.

Un caso particular de homoplasias son las reversiones, es decir, la pérdida de un estado derivado - de una apomorfía. Si se retorna a un estado semejante al primitivo, pero no exactamente el mismo - no homólogo, sino análogo -, en realidad no es una reversión propiamente dicha, y se puede considerar que el cambio constituye una nueva apomorfía - un nuevo estado del carácter. Sería, por ejemplo, el caso de los sifonápteros, que han perdido secundariamente las alas. Los estados del carácter "presencia de alas" no serían "áptero" (en insectos primitivos y en los sifonápteros) y "alado" (en los pterigotos), sino "áptero", "alado" y "secundariamente áptero", es decir, serían tres estados y no dos. Otras veces no sucede así, y o bien es muy difícil distinguir las

reversiones "aparentes" de la aparición independiente del carácter en más de una línea (Fig. 4), o existe la posibilidad de auténticas reversiones, en las que se vuelve exactamente al estado primitivo (por ejemplo, cuando los caracteres son secuencias genéticas, hay mutaciones que sí pueden revertir el gen exactamente a su estado original, primitivo). Esto plantea conflictos al construir los cladogramas, ya que, para un mismo grado de parsimonia, son posibles interpretaciones alternativas (Fig. 4) (FOREY *et. al.*, 1992).

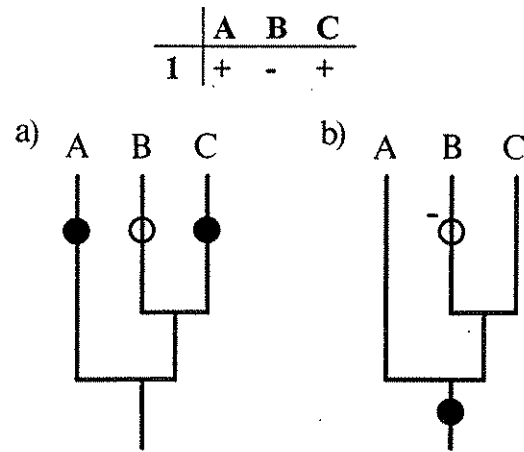


Fig. 4. La matriz de caracteres de la figura se puede interpretar de dos formas: el carácter ha cambiado de estado en A y en C de forma independiente, y B retiene el estado plesiomórfico primitivo (cladograma a); o el carácter cambió una única vez en la especie antecesora de todo el grupo, y B ha revertido del estado derivado al primitivo (cladograma b). Las dos interpretaciones requieren el mismo número de cambios de estado (dos), pero en la primera la similitud entre A y C sería una homoplasia (un carácter incongruente), mientras que en la segunda la similitud entre A y C sería una homología (en este caso una plesiomorfía si consideramos únicamente las tres especies).

Existen distintos criterios de aplicación del principio general de la parsimonia, que corresponden a distintas interpretaciones del significado evolutivo de los cambios de estado. Así, frente a un criterio general (todos los cambios son posibles) se puede establecer la restricción de que el estado derivado de un carácter sólo puede aparecer una vez, aunque se puede perder (revertir al estado primitivo) muchas veces (parsimonia de Dollo) (ver FOREY *et. al.*, 1992 para más detalles). En el caso de la figura 4, si aplicásemos la parsimonia de Dollo el único cladograma posible sería el b).

Se han propuesto además algunas alternativas que sustituyen al criterio de parsimonia en la construcción de cladogramas, aunque no han tenido mucho éxito y no se utilizan habitualmente.

Construcción de cladogramas

El principio de parsimonia es una regla básica fundamental, pero no es suficiente para escoger de entre todas las posibles alternativas, todos los posibles cladogramas. En situaciones reales, lo más frecuente es que exista toda una plétora de posibles soluciones, todas ellas igualmente parsimoniosas. Es necesario desarrollar otro tipo de criterios para escoger las soluciones más aceptables de entre las que tienen una

misma parsimonia. No vamos a entrar en detalles sobre las distintas técnicas de construcción de cladogramas, algo que queda muy lejos del propósito de este artículo. Baste decir que cuando se trabaja con más de tres o cuatro especies, hay que dejarlo todo en manos de un ordenador: el proceso es demasiado complicado para hacerlo a pelo. El problema es entonces qué programa utilizar, y una vez elegido uno, qué opciones, de entre las muchas que nos ofrecen, son las más adecuadas. Los programas más utilizados en la actualidad son seguramente PAUP y Hennig (circulan distintas versiones de ambos) (FOREY *et. al.*, 1992, VILADIU, 1993), los lectores interesados pueden encontrar más información en trabajos más especializados. Lo que sí es importante es que quede claro que la elección del método de construcción del cladograma no es irrelevante ni inocente: los resultados pueden ser muy distintos, y las presunciones o los criterios que se apliquen pueden no ser en absoluto adecuados a los caracteres o las especies que estamos tratando.

El resultado de aplicar uno de estos programas a una matriz de datos es uno - o varios - cladogramas. Ya tenemos el árbol, pero, ¿qué fiabilidad tiene? Es decir, supongamos que por un error funesto se nos han liado los papeles y en lugar de la matriz auténtica le hemos dado al programa una matriz en la que los datos estaban revueltos al azar. ¿Nos habría dicho que la matriz es caótica y no tiene sentido? Nos tememos que no: el programa es muy sufrido, y le des lo que le des siempre cumple su función y te da un cladograma, aunque no tenga ningún sentido ni ninguna fiabilidad.

El tema de la fiabilidad de los cladogramas que se construyen es complejo, y no tiene una solución única. Lo ideal sería un procedimiento que nos diese un margen de confianza - algo así como "la solución es esta, con una probabilidad de que sea cierta del tanto por cien" -, a semejanza de las soluciones que se obtienen mediante muchos procedimientos estadísticos. Un modo de hacerlo es, precisamente, comparando el cladograma que hemos obtenido con el que se obtendría si mezclásemos al azar la matriz de datos inicial. Con cualquier matriz de datos es posible construir un cladograma, pero estos cladogramas no serían reflejo de ningún proceso evolutivo medianamente razonable, sino de un cambio totalmente aleatorio. Si admitimos que el proceso evolutivo no es aleatorio, los cladogramas que reflejen una filogenia real serán menos caóticos - más parsimoniosos - que los que reflejen filogenias basadas en datos aleatorios. Por lo tanto, si el nivel de congruencia entre los caracteres del cladograma que hemos obtenido es superior al de los cladogramas que resulten de mezclar nuestra matriz al azar, podemos decir que nuestro cladograma es fiable. Si, por ejemplo, es más congruente que el 95% de los cladogramas aleatorios, podremos incluso poner números a la significación del cladograma obtenido: en este caso, el 95%. El modo de medir la congruencia es simple: el cladograma con más congruencia es el más corto, es decir, el que para su construcción requiera menos cambios de estado de los caracteres.

Pero, como suele pasar, las cosas no son tan

sencillas. Hemos hablado de "mezclar al azar" la matriz original de datos, sin más especificaciones, pero ese "mezclar al azar" es mucho más complejo de lo que parece. Hay muchas maneras de mezclar al azar, y todas dan resultados distintos. De nuevo nos alejamos del propósito del artículo, así que baste decir que éste es un problema que aparece en muchos ámbitos de la biología, y que, por ejemplo, ha sido causa de grandes polémicas en ecología en los últimos veinte años (para un tratamiento detallado, ver GOTELLI & GRAVES, 1996). Sólo alguna de las muchas alternativas posibles: ¿debemos mezclar los ceros y unos de la matriz, pero manteniendo constante el número total de ceros y el de unos, o debemos determinar cada estado en cada especie al azar, aunque eso suponga variar el número total de ceros y unos? Y en este caso, ¿debemos asignar la misma probabilidad al cero (estado primitivo) que al uno (derivado)?

Pero volvamos a nuestro tema, y veamos lo que sucede cuando el resultado del análisis de la matriz no es un único cladograma, sino que el programa nos dice que existen varios (con un poco de suerte no demasiados) cladogramas igualmente parsimoniosos. Se hace necesario reunir de algún modo los posibles resultados en un único cladograma, un cladograma consensuado (los cladogramas que resultan del análisis directo se llaman en ocasiones "fundamentales", FOREY *et. al.*, 1992). Existen diversas técnicas para consensuar cladogramas distintos, que se pueden aplicar igualmente cuando lo que se tienen no son distintas soluciones a una misma matriz de caracteres, sino cladogramas que resultan de analizar distintos conjuntos de datos (p. ej. datos de distintas fases del ciclo de vida, de caracteres morfológicos y genéticos, o de distintos genes). Si los cladogramas son consistentes, consensuarlos no ofrece mayores dificultades. Pero si algunos de los caracteres ofrecen resultados incongruentes, elaborar un único cladograma puede ser una tarea complicada (de lo que hablaremos más adelante). Existen distintos criterios, que sacrifican más o menos información dependiendo del rigor con el que se resuelven las posibles contradicciones (FOREY *et. al.*, 1992): desde eliminar todas las bifurcaciones que no aparezcan en todos los cladogramas (con lo que se pierde mucha resolución, al aparecer nudos de los que surgirán tres o más líneas), a aceptar las soluciones que aparecen con más frecuencia, aunque eso suponga que el cladograma final contradiga en algunos aspectos a alguno de los cladogramas fundamentales.

Ante resultados contradictorios siempre cabe la posibilidad de recurrir a información independiente que pueda resolver los conflictos. Si se dispone de evidencia directa, bien de la filogenia (por el registro fósil) o de alguno de los caracteres (de si son homología o analogías, de la probabilidad de que aparezcan independientemente en diferentes líneas filéticas, etc.), se pueden descartar algunos de los resultados y reducir las alternativas. Esta información se puede aplicar *a posteriori* (una vez construidos los cladogramas) o *a priori*, introduciendo distinto valor (o peso) a los caracteres, de modo que unos "valgan" más que otros a la hora de construir el cladograma. Algunos programas admiten la posibilidad de dar distinto valor a los caracteres, aunque éste es un

procedimiento sujeto a mucha polémica (FOREY *et. al.*, 1992), y siempre se corre el riesgo de acabar apañando el peso de los distintos caracteres hasta que se consiga el resultado preferido.

Clasificaciones cladistas

Una vez construido un cladograma, y aceptando que es una hipótesis sobre la filogenia de las especies incluidas en el estudio, la sistemática cladista propone que se acepte la estructura del cladograma como modelo para la clasificación taxonómica, esto es, que se convierta a la filogenia reconstruida mediante la metodología cladista en una clasificación jerárquica de los organismos. La base conceptual de esta propuesta es que la clasificación debe ser reflejo fiel de la filogenia.

La conversión de un cladograma en clasificación tiene algunas consecuencias clave: todos los taxa son monofiléticos (de acuerdo a la definición estricta de monofilia), cada cladogénesis (cada división del cladograma) define una categoría, y todas las divisiones son binarias. La propuesta inicial de Hennig fue que las dos ramas de cada división - los dos grupos hermanos - tienen que tener la misma categoría taxonómica. Esto puede originar dificultades si existen grandes asimetrías en el cladograma, si, por ejemplo, una especie primitiva se separa del grupo en su base. Algunos cladistas en estos casos son menos estrictos al aplicar el axioma de la igualdad de rango de los grupos hermanos, asignando a estas especies aisladas un rango inferior al que les correspondería, aunque en general el criterio de igualdad de rango tiende a respetarse (ver p. ej. MARTÍN PIERA, 1996). Puesto que todas las divisiones del mismo nivel tienen el mismo rango taxonómico en la clasificación, basta asignar uno de estos rangos para determinar el resto (MARTÍN PIERA, 1996) (aunque las cosas no sean tan simples, como se verá más adelante).

Más allá de la sistemática: otras aplicaciones del método cladista

La metodología cladista se ha aplicado con éxito a otros campos tanto de la biología como de otras ciencias (p. ej. la lingüística, en donde se descubrió de modo independiente, FOREY *et. al.*, 1992). El que quizá sea más interesante - por lo menos para un entomólogo - es la aplicación a la biogeografía. De modo básico, el proceso es simple: se construyen los cladogramas de varios taxa de una misma zona geográfica, y se sustituyen los taxa terminales por el área geográfica en la que están distribuidos. De este modo, en lugar de un cladograma relacionando taxa, tendremos un cladograma relacionando áreas geográficas. Una vez construidos se comparan entre sí, y se construye un área-cladograma de consenso (existe otra plétora de posibles metodologías y criterios, ver p. ej. FOREY *et. al.*, 1992; o COX & MORE, 1993). Las conexiones entre áreas geográficas en el cladograma son reflejo de sus relaciones biogeográficas, y el esquema de divisiones en el área-cladograma refleja el orden en el que se han ido produciendo las separaciones geográficas - su "filogenia".

El principio que subyace a esta metodología es que si se observa un mismo patrón de relaciones geográficas en taxa independientes, es muy poco probable que haya surgido por azar, y debe reflejar algún suceso geológico o histórico que haya desencadenado un proceso de cladogénesis paralelo en los distintos grupos. Si, por ejemplo, al hacer el cladograma de un grupo de especies mediterráneas de distintos grupos las divisiones más básicas separan a las especies del este y del oeste, y otras divisiones a un nivel más bajo separan a especies ibéricas de las norteafricanas, la hipótesis más sencilla es que originalmente hubo una primera división del grupo ancestral en dos, uno a cada lado del Mediterráneo, y con posterioridad el grupo occidental se subdividió en otros dos, uno ibérico y otro norteafricano. Si se encuentra evidencia geológica que sea coherente con el esquema de divisiones del área-cladograma la hipótesis se refuerza, y es posible incluso datar las divisiones, con lo que, y volviendo otra vez a los cladogramas originarios, también es posible poner una fecha a las cladogénesis en la filogenia de los grupos iniciales.

Otra aplicación de la metodología cladista es la reconstrucción de la evolución de las características ecológicas de las especies: en lugar de caracteres morfológicos, se pueden estudiar caracteres del hábitat en el que se encuentran, tipo de alimentación, comportamiento, etc. (p. ej. GRANDCOLAS, 1993). En realidad, estos son caracteres que muchas veces se pueden considerar tan específicos como los morfológicos, y de hecho en muchos estudios se incluyen conjuntamente (ver la discusión en MELIC y RIBERA, 1996), aunque son mucho menos precisos, exclusivos, estables... ¡e imposibles de reconstruir a partir de ejemplares de museo!

PARTE II

Algunos comentarios sobre las bases conceptuales de la cladística y las dificultades que su uso plantea

Aunque en su origen la cladística planteó una alternativa global a la sistemática (o las sistemáticas) entonces vigentes, con el tiempo se han ido disgregando distintos aspectos que han tenido aplicaciones también distintas. Es necesario separar por lo menos tres facetas de la cladística: la puramente metodológica, utilizada para construir un dendrograma jerarquizado relacionando un conjunto de elementos; la utilización de la metodología cladista para la reconstrucción de filogenias; y la utilización de la filogenia así reconstruida para construir una taxonomía. Las tres facetas - o las tres posibles utilidades de la cladística - son en cierto modo independientes, con una problemática propia. En esta segunda parte pretendemos plantear algunas de las críticas que ha suscitado la cladística, y algunos de los problemas que se asocian a su uso en entomología.

Uso de la metodología cladística

Habitualmente la metodología cladista suscita dos tipos de críticas: unas relativas a cuestiones más bien prácticas, como son los problemas asociados a la elección del algoritmo de construcción de los cladogramas, y otras más fundamentales, que afectan a la elección de los caracteres y de los taxa a estudiar.

Elección de caracteres y especies

La elección de los elementos a estudiar - en nuestro caso, especies - y de los caracteres a utilizar es un paso previo a la utilización de la metodología cladista, pero que condiciona totalmente los resultados. Se parte siempre de un grupo que se supone monofilético, al que se asigna un grupo hermano - o un grupo externo - para polarizar los caracteres y poder enraizar el dendrograma y convertirlo en un cladograma. Salvo que se estudien niveles taxonómicos muy bajos (normalmente grupos de especies o géneros, si son reducidos), no es posible incluir todas las especies del grupo monofilético, y es necesario escoger "representantes" de las distintas líneas filéticas. El problema es que se supone que la metodología cladista se aplica precisamente para reconocer y determinar estas mismas líneas filéticas, de modo que se hace muy difícil evitar una cierta circularidad en los resultados. La alternativa de elegir las especies al azar no es mucho mejor, porque, si bien eliminaría el sesgo inicial, es muy posible que se dejasen fuera líneas filéticas con pocas especies, y por el contrario los grupos muy especiosos, pero muy homogéneos, estarían sobrerrepresentados - en una filogenia de los insectos, por ejemplo, sería difícil que acertásemos a escoger a un dipluro, y sin embargo nos hartaríamos de escarabajos.

El problema de la posible circularidad en la elección de las especies o los grupos a estudiar pocas veces se plantea, pero supone un inconveniente teórico de peso (REMANE, 1989; SNEATH, 1995). La prueba es que en grupos en los que la información previa es escasa - en los que no se puede partir de grupos previos para iniciar el análisis -, como en microbiología, la cladística es poco utilizada, y técnicas más "neutras" (como la taxonomía numérica) son de uso más general (SNEATH, 1995). Ante esta crítica se puede argüir que, más que de un círculo vicioso, de lo que se trata es de una "espiral virtuosa": se parte de una propuesta inicial, pero mediante sucesivas aplicaciones de la metodología cladista se van perfilando los grupos "auténticos" y

sus relaciones, eliminando los sesgos iniciales y evitando la circularidad.

Aun suponiendo que las líneas filéticas estuviesen bien definidas previamente, y lo que interesase fuese esencialmente determinar las relaciones entre ellas, queda el tema de la elección de las especies representativas. Los resultados pueden variar dependiendo de las especies que se elijan, sobre todo si se tiene la mala suerte de utilizar especies muy derivadas dentro del grupo, que presenten gran cantidad de autapomorfias que pueden enmascarar (o incluso confundir, si hay convergencia de caracteres con otros grupos) las relaciones generales del grupo (ver p. ej. NIELSEN *et al.*, 1996; o el ejemplo de la clasificación de los amniotas que damos más adelante).

Con los caracteres sucede algo semejante: dependiendo de los que se escojan, se pueden obtener unos resultados u otros. Los casos más espectaculares se dan al utilizar datos genéticos frente a morfológicos, o caracteres de las distintas fases del ciclo de vida en insectos con metamorfosis, pero también pueden darse resultados contradictorios cuando se utilizan distintos genes, o distintos caracteres morfológicos por separado (MAYR, 1988; HUELSENBECK *et al.*, 1996). Incluso en problemas tan básicos como la posición filogenética de los distintos grupos de artrópodos, según la morfología externa se tendía a considerar a los miriápodos el grupo hermano de los insectos, pero estudiando la expresión de un gen que interviene en el desarrollo de la mandíbula, POPADIC *et al.* (1996) concluyen que el grupo hermano son los crustáceos y no los miriápodos, y la misma conclusión se desprende del estudio de algunas estructuras neurales de los ojos (BUDD, 1996) (aunque en este caso se va más allá, y las semejanzas son tantas que sugieren que los insectos derivan de un grupo de crustáceos - con lo que estos últimos pasarían a ser parafiléticos).

Aunque Hennig originalmente no consideró la posibilidad de que se obtuviesen resultados contradictorios - incongruentes en la terminología cladista - (su solución era que se repasasen los caracteres en busca de los errores que sin duda eran causa del problema), éstos son muy frecuentes, y cuando aparecen cabe adoptar tres estrategias (HUELSENBECK *et al.*, 1996): utilizar todos los caracteres conjuntamente y obtener un nuevo y único cladograma, analizarlos por separado y tratar después de reconciliar los resultados, o hacer una evaluación previa de la semejanza o disparidad de los caracteres, valorándolos y eligiendo los que se consideren más apropiados. Los tres métodos tienen ventajas e

inconvenientes, y se adecuan a diferentes casos con desigual fortuna. Pero en última instancia, cuando las discrepancias son profundas y no se pueden esquivar, la conclusión última es, literalmente, que "los sistemáticos tienen que reconsiderar sus métodos de análisis y la validez de sus árboles [filogenéticos]" (HUELSENBECK *et. al.*, 1996: 157). En la reseña de una muy reciente conferencia sobre la filogenia de los artrópodos, BUDD (1996) señala que uno de los aspectos más preocupantes de la situación actual es la discrepancia profunda en los resultados obtenidos mediante al análisis de datos morfológicos y moleculares, a pesar de que por separado ambos sean altamente consistentes y robustos. La única posibilidad es la de algún error metodológico de base en alguno de los análisis - o en ambos.

Aquí hay también que distinguir dos cuestiones que a menudo se confunden. En principio, la filogenia de cualquier grupo es única: existe un único desarrollo evolutivo, que es el que se intenta reconstruir mediante la metodología cladista. Las discrepancias - las incongruencias - pueden tener dos orígenes distintos: puede que la información obtenida de las especies o los caracteres estudiados no sea suficiente para resolver totalmente la filogenia, o puede que los supuestos que se han utilizado para decidir cuál de entre los cladogramas posibles era el más probable no sean los adecuados. En el primer caso no hay otra solución que incluir otras especies u otros caracteres en el estudio. En el segundo, es posible que reconsiderando alguno de los supuestos utilizados - o revaluando los caracteres - se resuelvan las incompatibilidades entre análisis distintos, con lo que entramos en el tema de la metodología concreta de la construcción de cladogramas.

Construcción de los cladogramas

Supongamos que logramos resolver todas estas dificultades, y construimos una matriz de caracteres única y al gusto de todos. Nos disponemos a analizarla, pero aquí empieza la segunda tanda de dificultades. Cuando en su día se propuso la taxonomía numérica como una nueva sistemática frente a la tradicional, su principal reivindicación era la objetividad y la reproducibilidad (MELIC y RIBERA, 1996). Al poco tiempo se vio que la supuesta objetividad y reproducibilidad no eran tales: además del problema de la elección de especies y caracteres, enseguida fueron apareciendo distintos algoritmos para agrupar y jerarquizar las matrices de datos que también daban resultados distintos. Lo mismo puede aplicarse, casi punto por punto, a la metodología cladista. Con el tiempo han ido apareciendo distintas posibilidades para solucionar las alternativas que una matriz no totalmente congruente plantea (y todas las matrices, excepto las triviales, son incongruentes en alguna medida). El número de cladogramas posibles tiende a crecer exponencialmente con el número de elementos a estudiar, y se hace necesaria la adopción de distintos criterios para seleccionar los que se consideren más adecuados. Los criterios, por desgracia, son muchos y variados, y el que el uso de determinados programas se haya generalizado, no quiere esto decir que las posibilidades se hayan

reducido (ver p. ej. VILADIU, 1993). Enfrentados a una misma matriz de datos, tenemos un abanico de posibilidades para construir cladogramas, y muchas de ellas nos darán resultados distintos.

El principio de parsimonia

Pero no seamos derrotistas, y hagamos otra generosa suposición: nuestra matriz es excepcional, y todas las alternativas nos conducen a un único resultado, un único cladograma: el más parsimonioso. ¿Significa esto que por fin tenemos LA filogenia del grupo? Por desgracia, no. Lo que hemos construido es una hipótesis, la hipótesis más sencilla - más parsimoniosa - de entre todas las posibles.

En su aplicación habitual el principio de parsimonia es un criterio puramente metodológico: si dos soluciones son igualmente eficaces, es más fácil y más elegante trabajar con la más sencilla. Si dos hipótesis dan cuenta de los mismos hechos, la más sencilla prevalece - a menos que un nuevo hecho la contradiga, y se haga necesario introducir alguna complicación adicional.

Como vimos en la primera parte, en el caso de la cladística el principio de parsimonia dice que de entre todos los cladogramas posibles que se pueden construir con un conjunto de taxa y de caracteres, el mejor es el más sencillo en términos de cambios de estado - el que exija menos. No refleja ninguna propiedad esencial de los organismos ni de la evolución: la naturaleza es innecesariamente complicada por definición. Aplicada un milisegundo antes del big-bang, la navaja de Occam nos habría dejado sin universo, y, como cualquier entomólogo ante las capturas de un día productivo puede atestiguar, la evolución consiste esencialmente en complicar (¿gratuitamente?) las cosas. El criterio de parsimonia es útil porque fija un único cladograma frente a una multitud de posibilidades. En definitiva, lo que el criterio de parsimonia nos viene a decir es esto: aceptemos de entrada la hipótesis más simple de entre las posibles, que la realidad ya se encargará, en su caso, de obligarnos a introducir más complicaciones.

Por otra parte, la valoración de los caracteres a menudo implica alterar una aplicación estricta del principio de parsimonia: hay caracteres que por su mayor plasticidad o adaptabilidad es más probable que aparezcan (o desaparezcan) independientemente en distintas líneas filéticas que otros. Por ejemplo, si intentásemos reconstruir la filogenia de diversos grupos de artrópodos en los que hubiesen especies endógeas, caracteres como la despigmentación, la reducción del tamaño de los ojos, el desarrollo de largas sedas sensoriales y apéndices y antenas también largos y estrechos, la reducción de tamaño, etc., serían homoplasias frecuentes con un "valor" menor que otros caracteres menos plásticos y adaptativos: el cladograma más parsimonioso podría cometer el error de reunir en un mismo clado especies de distintos grupos con una serie de semejanzas morfológicas producto de la adaptación a un ambiente común, mientras que la filogenia real podría tener un gran número de incongruencias de caracteres - de caracteres que se hayan originado independientemente en

distintos grupos, y que sean análogos y no homólogos. En este caso, un único carácter estable y que no responda a la adaptación al medio concreto (como podría ser la secuenciación de algún gen de los habitualmente utilizados para estudiar filogenias, alguna estructura morfológica interna...) tendría más peso que varios caracteres morfológicos externos altamente inestables y que respondan a adaptaciones inmediatas.

Cuando se estudian las relaciones filogenéticas entre grupos amplios, con muchas especies y una gran cantidad de caracteres, muchas veces se hace imprescindible su valoración crítica, aunque esto suponga en ocasiones relegar el criterio de parsimonia a un segundo plano. Si tras estudiar varios centenares de caracteres de larvas y adultos para determinar la posición filogenética de una familia de coleópteros las diferencias son que con una alternativa se requieren doce homoplasias y con la otra - la más parsimoniosa - once, es muy difícil que el problema quede definitivamente resuelto apelando exclusivamente al principio de parsimonia. Seguro que incluyendo otras especies y otros caracteres el resultado puede ser ligeramente distinto, y se hace necesario acudir a evidencias independientes para valorar la probabilidad de que los distintos caracteres sean homólogos o análogos - la condición real de las homoplasias, plesiomorfías y apomorfías definidas por la topología del cladograma. Es el caso, por ejemplo, de las discrepancias entre distintos autores al situar la familia Hydraenidae: dependiendo del valor que se de a unos caracteres u otros, hay autores que la incluyen entre los Hydrophiloidea, y otros entre los Staphylinoidea. Las dos alternativas se ven apoyadas por un gran número de caracteres comunes a los respectivos grupos, pero no todos pueden ser homólogos: si se considera que los Hydraenidae están dentro de los Hydrophiloidea, los caracteres comunes con algunos grupos de Staphylinoidea serán análogos; y viceversa, si se incluyen entre los Staphylinoidea, las semejanzas con los Hydrophiloidea serán las que pasarán a considerarse análogas. La elección entre una y otra alternativa no es previsible que se produzca por un criterio de parsimonia, sino por la valoración crítica de unos y otros caracteres (BEUTEL, 1994).

Pero como vimos antes, si no existen evidencias independientes para valorar los distintos caracteres, la determinación de si son homólogos o análogos viene únicamente dada por el criterio de parsimonia: las que en el cladograma más probable aparezcan en distintas ramas independientes serán análogas, y las que aparezcan de forma congruente en grupos monofiléticos serán homólogos. Este criterio es puramente metodológico, y con poco sentido evolutivo (para un tratamiento más detallado del problema de las homoplasias en la cladística, ver REMANE, 1989).

Un ejemplo claro de la influencia de un elevado número de homoplasias en la topología de los cladogramas es el de la filogenia de los grandes grupos de amniotas (si, otra vez). En FOREY *et al.* (1992: 130) se recoge un trabajo de Gauthier y colaboradores en el que se comparan las filogenias obtenidas mediante el estudio de especies actuales de amniotas y la que resulta de incluir un elevado número adicional de especies fósiles de mamíferos (con lo que

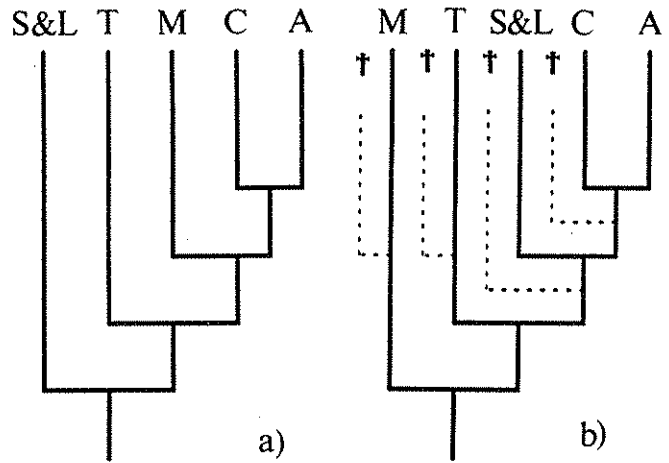


Fig. 5. Filogenia de los amniotas (adaptado de FOREY *et al.*, 1992): a) Sin incluir especies fósiles. b) con fósiles (indicados por líneas de puntos). Nótese el cambio de posición de los mamíferos en el cladograma. S & L: serpientes y lagartos, T: tortugas, M: mamíferos, C: cocodrilos, A: aves.

el ejemplo sirve también para demostrar la importancia de la elección de las especies, los caracteres, y el efecto de la inclusión de especies fósiles: todo por el mismo precio). En el primer caso, el resultado es que los mamíferos son de los grupos de origen más reciente, y las serpientes y los lagartos el más primitivo (Fig. 5a). Tras incorporar las especies de mamíferos fósiles, la topología del cladograma cambia, y los mamíferos pasan a ocupar una posición basal, siendo el grupo hermano del resto de los amniotas, en lugar de las serpientes y los lagartos (Fig. 5b). ¿Qué ha pasado? El gran número de analogías (homoplasias) entre las especies fósiles hace que, aplicando un estricto criterio de parsimonia, el árbol más económico es el que las considera como homólogos (sinapomorfías): la parsimonia ha convertido a las analogías en homólogos. En este caso hablamos de homólogos y analogías independientemente de los resultados del análisis cladista porque se poseen evidencias independientes de todos los caracteres, pero si esto no es así (como suele ser el caso en entomología), es la topología del cladograma más parsimonioso la que define lo que son homólogos y analogías *a posteriori*, sin ninguna base morfológica o evolutiva.

Al aplicar el criterio de parsimonia se construye el cladograma con el *mínimo* número de analogías posibles. Esto significa que la frecuencia *real* de analogías será igual o superior a la del cladograma reconstruido, de modo que siempre se corre el riesgo de infravalorar el número de analogías. Cuando el estado derivado de un carácter está presente en todos los miembros de un clado, automáticamente se considera que ha aparecido una única vez, y por lo tanto es una homología - en este caso una apomorfía. Si el clado tiene numerosas especies, y además se incluyen todas (o una proporción elevada) en el análisis, no hay problema. Pero si, por ejemplo, sólo se incluyen dos especies "representativas" de un grupo muy especioso, es posible que en las dos se del mismo estado derivado del carácter, pero que en otras

especies del clado no incluidas en el análisis no, y por lo tanto la semejanza entre ellas sea en realidad una homoplasia - algo que no podremos saber a menos que incluyamos alguna especie en la que el carácter mantenga su estado plesiomórfico, primitivo. Si se pretende hacer una filogenia de los insectos y se tiene la mala suerte de escoger sólo especies ápteras (tanto originalmente ápteras como pterigotos que secundariamente han perdido las alas), se concluirá que el estado primitivo es el de áptero, y que todas las especies lo son por homología. Para darse cuenta que en algunas especies la condición de áptero es secundaria, y que se ha producido muchas veces de modo independiente, es necesario incluir en el análisis especies con alas. El ejemplo es un poco bruto (aunque claro), y así expuesto el problema no parece importante. Pero si tratamos de resolver la sistemática fina de un grupo de carábidos, y lo que queremos es decidir si caracteres como la coloración metálica, la presencia de microreticulación en los élitros, o el tener una estría parasutural son o no sinapomorfias, necesitaremos estudiar una proporción muy elevada de las especies involucradas: sabemos que estos caracteres han aparecido en muchos grupos distintos de modo independiente, y que además debe ser relativamente fácil cambiar de un estado a otro (algo así como conectar o desconectar un interruptor - un gen o un grupo de genes). Bien pudiera ser que aunque todas las especies que estudiemos tengan el mismo estado del carácter, el antecesor común inmediato a todas ellas tuviese un estado distinto. El carácter sería una homoplasia desarrollada en todas ellas independientemente, y no una apomorfia heredada de un antecesor común.

La reconstrucción de filogenias

Aunque hasta ahora siempre hemos hablado del uso de cladística para la reconstrucción de filogenias, las dificultades que se plantearon en el apartado anterior se aplican también a otros posibles usos (biogeografía, etc.). El uso de la metodología para reconstruir filogenias plantea algunos problemas específicos, como el tratamiento de las especies fósiles y el de la evolución de líneas filéticas sin cladogénesis - sin especiaciones dicotómicas.

El eterno y muy vivo problema de los fósiles

En la metodología cladista todos los taxa que se incluyen en el estudio son terminales: todas las especies (o los grupos) están al final de las líneas del cladograma, no hay especies en los nudos, o en zonas intermedias en las ramas. La razón de esto es que todas las divisiones son dicotómicas, y separan a las especies de acuerdo a la distribución de los distintos estados de los caracteres a estudiar. No es posible, por tanto, que una especie suceda a otra en una misma línea sin que se produzca una división. Esto introduce una dificultad importante cuando se intenta incluir especies fósiles en los análisis cladistas para reconstruir las filogenias: ¿dónde se colocan las especies antecesoras? De las especies fósiles no es posible decir con seguridad que sean antecesoras y no hermanas de especies actuales, con un antecesor

común desconocido. Sin embargo, aunque no se pueda decir con seguridad de una especie fósil en particular que sea antecesora de una actual, si es del todo cierto que *todas* las especies actuales han tenido *alguna* especie antecesora. Si ésta se encontrase, la metodología cladista la colocaría aislada de sus descendientes en el cladograma - algo que por definición sería incorrecto. Vemos así que por evitar una incertidumbre se comete un error sistemático: para la cladística, todas las especies antecesoras son por definición no sólo desconocidas, sino incognoscibles (LAURENT, 1992).

Se han propuesto muchas alternativas y posibles soluciones al problema que plantea la inclusión de las especies fósiles en el análisis cladista de grupos actuales (ver p. ej. FOREY *et. al.*, 1992). Algunos autores intentan esquivarlo denominando *plesión* a estos grupos fósiles que no tienen un lugar claro en los cladogramas, sin incluirlos en la jerarquía taxonómica de las especies actuales. Pero esto no es, en definitiva, más que otra convención que no resuelve el problema de fondo. Otras soluciones han sido el intentar tratar a las distintas faunas por separado, limitando el análisis a un único período geológico (CROWSON, 1970). Entre otros, esto tiene el problema de qué hacer con las especies o los taxa que se encuentran a caballo de más de un período geológico.

De cualquier forma, es necesario reconocer que los problemas derivados de la inclusión de especies fósiles en la sistemática de las especies actuales no se limitan a la cladística, especialmente tratándose de insectos. En entomología se tiende a ignorar por completo al registro fósil, y en esto no hay diferencias entre unas sistemáticas y otras. Quizá sea ésta una de las razones por la que está tan extendida la idea de que el registro fósil de los insectos es muy pobre, cuando en realidad sucede todo lo contrario, como demuestran LABANDEIRA & SEP Kosky (1993) o MARTÍNEZ-DELCLÓS (1996) - aunque los primeros sugieren que el hecho de que la mayoría de descripciones de insectos fósiles se hayan publicado en ruso o en revistas alemanas antiguas también tiene algo que ver.

La importancia de las autapomorfias

Otro de los inconvenientes de la aplicación de la cladística a la reconstrucción de filogenias es que se ignoran totalmente las autapomorfias, por producirse en una única línea filética, cuando muchas veces son precisamente las autapomorfias, los caracteres exclusivos de un taxa terminal, los más interesantes desde un punto de vista evolutivo, ecológico o morfológico (p. ej. MAYR, 1988; REMANE, 1989; LAURENT, 1992; GOULD, 1996). Es precisamente la importancia que para los sistemáticos evolutivos tienen las autapomorfias la que hace que muchos de ellos acepten en algunos casos los grupos parafiléticos en la clasificación. Pero esto nos lleva al problema de las clasificaciones cladistas, el tema del siguiente apartado.

La clasificación cladista

Seguramente mucha de la discusión asociada a las ventajas o los inconvenientes del cladismo se debe a la confusión entre lo que es la reconstrucción de filogenias - la elaboración de hipótesis sobre las filogenias, se debería decir - y el uso de estas filogenias en la clasificación. Los dos aspectos son independientes, y deben ser evaluados separadamente (MAYR, 1988; REMANE, 1989). Hay una diferencia fundamental: una filogenia es una hipótesis que pretende reflejar una realidad externa, la evolución del grupo que se estudia, y que puede ser contrastada. En consecuencia, es posible decir de ella que es falsa o cierta (aunque esto último, en rigor, no sea del todo posible: podemos decir que es compatible con los datos que conocemos, pero nunca podemos estar seguros de que no aparecerán nuevas evidencias que la contradigan: son las miserias del método científico). Por el contrario, de una clasificación no tiene sentido decir que sea verdadera o falsa, puesto que no es ninguna hipótesis sobre la realidad: de las clasificaciones lo que se puede decir es que se adecuan más o menos a lo que se pretende de ellas, pero nada más (RUSE, 1973).

Según MAYR (1988), los objetivos de las clasificaciones biológicas son dos: servir de base a generalizaciones en estudios comparativos, y servir de clave en sistemas de almacenamiento de información. La clasificación se considera una especie de "índice", a través del cual poder acceder a otro tipo de información (morfológica, filogenética, ecológica, etc.). La elección de un método u otro no puede hacerse atendiendo a si es verdadera o falsa, sino a si es más o menos práctica, a si se adecua en mayor o menor medida a lo que se busca. Si, siguiendo a Aristóteles, clasificamos a los animales en los que tienen sangre roja y los que no, podemos acabar con algunos grupos que nos digan muy poca cosa - aparte de que su "sangre" sea roja. Pero esto no quiere decir que la clasificación sea falsa (siempre y cuando se haga bien, por supuesto). Si clasificamos a los coleópteros de la colección de un museo de acuerdo a el color y el tamaño de los alfileres entomológicos que los pinchan a ellos o a sus etiquetas, la clasificación puede ser completa, detallada e inequívoca. Pero no nos dirá absolutamente nada de los escarabajos, y su utilidad como índice de información - su valor predictivo - sería próximo a cero. Sería una clasificación biológicamente del todo inútil, pero no por eso se podría decir que fuese falsa - ni tampoco verdadera.

Algunos cladistas estrictos no consideran aceptable la posibilidad de diferenciar las filogenias de las clasificaciones. De hecho, a veces los dos aspectos no quedan claros, y se da por sobreentendido que una vez reconstruida una filogenia, no hay otra posibilidad más que modificar la clasificación para que sea un reflejo fiel y detallado de la misma.

Como vimos antes, en una clasificación cladista estricta todas las divisiones son bifurcaciones, y cada nivel de la clasificación define una categoría taxonómica. Se puede decir que en entomología esto plantea dos problemas prácticos básicos: el número de categorías taxonómicas, y la inclusión de nuevas especies en las clasificaciones preexistentes.

La inflación de la taxonomía

Si en un taxon hay n especies, en una clasificación dicotómica perfecta, que minimice el número de divisiones (la más parsimoniosa), tenemos que $2^x = n$, siendo x el número de divisiones. Así, para p. ej. $n = 1024$ especies, x será igual a 10 categorías (si n no es una potencia de dos, alguna de las divisiones ha de ser forzosamente asimétrica, pero esto, aunque introduce alguna complejidad en el cálculo, no altera en absoluto el razonamiento). Si se trata de una familia, tenemos que como mínimo entre familia y especie tendremos que definir 10 categorías, lo que, aunque bastante exagerado, no es del todo imposible. Pero esto es el mínimo, que sólo se consigue si cada división es perfectamente simétrica - si las dos ramas resultantes de cada división tienen exactamente el mismo número de especies. Si, por ejemplo, añadimos una única especie que se separe en la primera división, habremos "gastado" una categoría con una sola especie, sin que haya disminuido el número mínimo de categorías necesario para clasificar el resto: para las 1025 especies, precisaremos ahora once rangos distintos.

En los casos reales este mínimo está normalmente muy lejos de ser alcanzado, y el número de divisiones suele ser mucho mayor - hay muchas dicotomías asimétricas, que separan grupos con un número desigual de especies. Por ejemplo, en MARTÍN PIERA (1996), para resolver totalmente la filogenia de un grupo de once especies o subespecies del género *Chironitis* (un escarabeido) se necesitaron ocho dicotomías, y por lo tanto ocho categorías taxonómicas. Yéndonos al otro extremo, en la clasificación de los seres vivos hasta Animalia, NISBET & FOWLER (1996) figuran 8 dicotomías, y desde Animalia a Arthropoda, NIELSEN *et. al.* (1996) 14 dicotomías más. En total, 22 categorías para llegar al Phylum Arthropoda. Son ya 30 categorías... ¡y aún nos falta ir de Phylum a un grupo de especies, es decir, prácticamente todas las categorías habituales!

Es fácil darse cuenta de que el número de categorías estrictamente dicotómicas para clasificar un orden como el de los coleópteros, con casi un millón de especies descritas y un montón de asimetrías en la filogenia (un montón de categorías "desperdiciadas" con grupos de pocas especies), es totalmente impracticable. El problema de la proliferación excesiva de las categorías intermedias es uno de los que desde su inicio se asocian a la taxonomía cladista. Se han propuesto muchas soluciones (ver p. ej. JANVIER, 1990; FOREY *et. al.*, 1992), pero en general lo que hacen es proponer modos de simplificar su nomenclatura, o reducirlas parcialmente (por ejemplo sólo en el caso de taxa monoespecíficos). Pero no se eliminan: sea con nombres fáciles de recordar, con un sistema de prefijos y sufijos sistematizado, o con un sistema de numeración sencillo, las categorías siguen siendo las mismas: demasiadas. Una solución es olvidarse del principio de que todas las cladogénesis son dicotómicas, de modo que en una misma división del cladograma se puedan originar más de dos ramas descendientes. Aunque en la práctica hay ocasiones en las que no es posible resolver completamente la secuencia de todas las divisiones, y forzosamente se han de unir en un

mismo nudo, pocos cladistas aceptan la posibilidad de que esto se haga de modo sistemático para simplificar la clasificación.

Cabe preguntarse qué pasaría con una clasificación de este tipo. La capacidad de memorización es limitada (por lo menos la nuestra lo es), y ya resulta difícil familiarizarse con la clasificación tradicional del grupo con el que uno trabaja, especialmente si es medianamente numeroso. Si además de las categorías habituales (normalmente un máximo de ocho o nueve entre orden y subespecie, que es el rango máximo en el que nos solemos mover) hubiésemos de añadir todas las necesarias para resolver totalmente la filogenia de todas las especies de nuestro grupo, el resultado sería desalentador. Lo más probable es que el número de categorías que se utilizasen en la práctica se reduciría a un nivel más o menos similar al actual, y la gran mayoría de categorías intermedias se ignoraría. La clasificación completa se utilizaría únicamente para trabajos sistemáticos o filogenéticos de detalle, y habría que construir una versión resumida de la clasificación, que sería la que se utilizaría habitualmente en todos los trabajos no exclusivamente sistemáticos o evolutivos (ecológicos, biogeográficos, de conservación etc.) - y por supuesto en la comunicación habitual entre entomólogos, a no ser que uno fuese siempre con la chuleta en el bolsillo. En definitiva, volveríamos a estar donde estábamos: una filogenia, una clasificación idéntica a la filogenia... y un resumen de la clasificación, que es el que seguiría cumpliendo las funciones de la clasificación tradicional: una forma sencilla, rápida y manejable de ordenar y almacenar información.

Puede argüirse que la dificultad práctica de adoptar una clasificación cladista no debería ser un obstáculo: la naturaleza es compleja, y si no somos capaces de entenderla, peor para nosotros, pero las cosas no van a cambiar por eso. Sin duda es un argumento de peso - aplicado a las filogenias. Pero hay que recordar que la clasificación es básicamente una herramienta práctica, y por tanto el que sea o no manejable es algo fundamental que puede determinar el que sea o no aceptable aquí y ahora.

La inclusión de especies nuevas

Otro problema (que no sólo afecta al uso práctico de la clasificación) sería el de las especies nuevas. Si todas las divisiones son dicotómicas, y cada una define un nivel, cuando se encuentra una especie nueva significa que se incluye una nueva bifurcación en un esquema previo. Si resulta que el nivel de esa bifurcación estaba "ocupado", la especie tiene que definirse como una nueva categoría intermedia entre las dos bifurcaciones preexistentes en las que se inserta (Fig. 6). Esto complica aun más, si cabe, el tema de las categorías taxonómicas, y hace además que se plantee su significado en la clasificación.

La asignación del rango

Aún en el caso de que sea factible una clasificación idéntica a la filogenia (por ejemplo para un grupo pequeño de especies), queda el problema de

la asignación del rango de las categorías. Aunque se respete la norma de que los grupos hermanos deben tener la misma categoría, no hay criterios objetivos que determinen qué categoría debe ser ésta, especialmente cuando hemos de utilizar muchos niveles intermedios. Si tenemos claro lo que es una especie, sabremos que en algún lugar por encima estará el género - pero no si habrá dos, seis o veintiseis categorías intermedias. Una vez fijado un rango taxonómico de un nivel de la clasificación, la asignación del resto es automática y objetiva (MARTÍN PIERA, 1996) - si previamente acordamos una lista fija y única de categorías taxonómicas, lo suficientemente larga como para poder resolver los cladogramas más complejos. Hay que fijar además un criterio único de rarefacción de la jerarquía (qué categorías hay que ir suprimiendo cuando no hay suficientes dicotomías para utilizarlas todas). Y hay que dejar posibles huecos para especies nuevas: como hemos visto antes, si utilizamos dos categorías contiguas, sin dejar ninguna intermedia, y aparece una especie nueva que en el cladograma se sitúa entre las dos, tendremos que recolocar todas las categorías hasta encontrar el siguiente hueco. Y, por supuesto, hay primero que asignar una categoría taxonómica a una de las divisiones - lo que no siempre es fácil, sobre todo si ese rango no es la especie.

A este respecto, la propuesta original de Hennig fue que el rango taxonómico se asignase de acuerdo a la antigüedad de la bifurcación que define la categoría, de modo que todas las divisiones de una misma antigüedad tuviesen el mismo nivel. Esto, además de la dificultad práctica de determinar con exactitud la fecha de todas las cladogénesis, introduciría todavía más asimetrías en la clasificación (muchos de los grupos más antiguos tienen pocas especies actuales), y es una propuesta que no ha tenido muchos seguidores (FOREY *et. al.*, 1992).

La asignación del rango taxonómico de acuerdo a la antigüedad de la división puede no coincidir además con el criterio de situar en el mismo rango a las divisiones del mismo nivel, algo que es muy frecuente cuando los cladogramas son asimétricos. Un caso extremo (saliéndonos de la entomología) es el de la filogenia de los reptiles y las aves, que sirve también para ejemplificar las dificultades de asignar rango en cladogramas asimétricos. Los tatuara de Nueva Zelanda son los únicos representantes vivos del grupo hermano de todos los reptiles y las aves, y mientras que en su rama del cladograma sólo hay dos divisiones (para originar a las tres especies modernas, aunque una de ellas se ha extinguido recientemente, DAUGHERTY *et al.*, 1990), en la rama hermana hay unas cuantas más, las necesarias para resolver completamente la filogenia de varios miles de especies vivas. ¿A qué nivel, y con qué rango, situamos las divisiones que han originado las tres especies de tatuara? La sistemática tradicional, evolutiva, incluye a las tres en el mismo género *Sphenodon* (de hecho, se habían considerado mucho tiempo como subespecies), pero lo hace aplicando un criterio de semejanza morfológica general, debido al escaso número y la poca importancia de sus autapomorfías - algo no utilizable en cladística, como vimos en la primera parte. Ateniéndonos estrictamente a la topología del

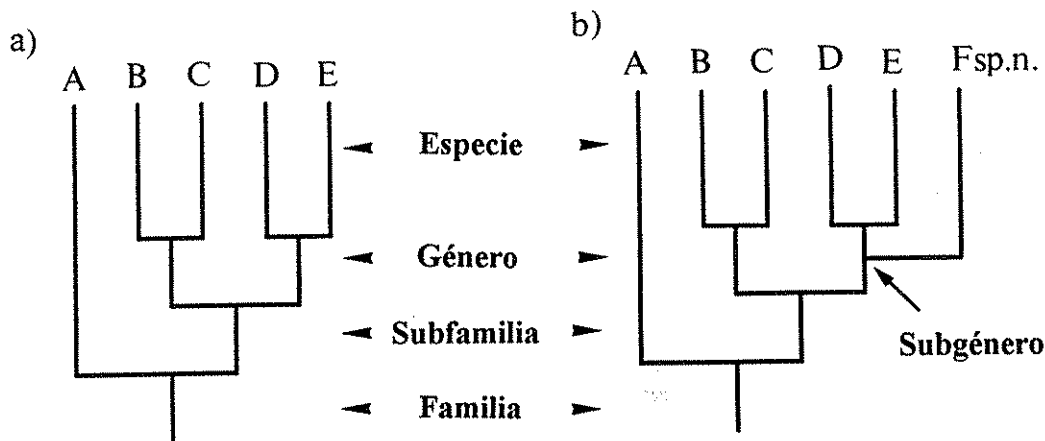


Fig. 6. En el cladograma a) se requieren cuatro categorías para definir todas las bifurcaciones, en este caso, de familia a especie. Si se descubre una especie nueva - F - que en el cladograma se separa del grupo formado por D + E, aparece una nueva bifurcación que no tenía asignada ningún nivel, y por lo tanto es necesario definir una nueva categoría - en este caso, subgénero. Nótese que con sólo cinco especies ya cubrimos cuatro categorías básicas (familia, subfamilia, género y especie), y que añadir una quinta supone definir otra categoría (subgénero). Si la especie nueva se añadiese a la rama que conduce a A no habría que añadir ninguna nueva categoría, pero entonces la dificultad estaría en decidir qué rango se le da: ¿se incluye en el mismo género, que pasaría a tener dos especies, o se crea un nuevo género, con lo que tendríamos dos géneros monoespecíficos? Si los caracteres utilizados para la separación de la nueva especie no se corresponden con los utilizados en el grupo hermano (las especies B + C + D + E) (por ejemplo, si la línea filética de A se distingue por la presencia de un apéndice móvil en el ápice del edeago, y la nueva especie se separa de A por caracteres de este apéndice, que no está presente en las otras especies), el criterio para decidir si la nueva especie es o no un género nuevo no puede basarse únicamente en la estructura del cladograma. Para decidir qué rango se otorga a la especie nueva se tendrá que acudir a las diferencias morfológicas respecto a A - a sus autapomorfias -, algo que nos alejará de la metodología cladista, acercándonos peligrosamente a los evolucionistas.

cladograma, podría ser perfectamente válido otorgar categoría de subclase a cada una de las especies (si el conjunto de reptiles + aves es una clase), aunque por la fecha de su especiación el nivel debería ser mucho menor (pero seguramente seguiría siendo superior al de especie, tratándose de formas tan primitivas).

Los grupos parafiléticos

Los dos problemas anteriores conducen a un mismo resultado: si se quiere que una clasificación sea práctica y utilizable para grupos con numerosas especies, no es posible que cada dicotomía defina una categoría taxonómica. Se puede hacer una clasificación compatible con la filogenia, pero que no la reproduzca fielmente. Para reconstruir la filogenia sería necesario acudir a fuentes de información adicionales que permitiesen resolver la secuencia de cladogénesis en los grupos no resueltos en la clasificación. ¿Cuál sería, entonces, la diferencia entre una clasificación cladista y una evolutiva? (ver MELIC y RIBERA, 1996, para una más detallada explicación de los distintos tipos de clasificaciones). Sin duda, una de las mayores diferencias - sino la mayor - es la que hace referencia a los grupos parafiléticos. Las clasificaciones evolutivas aceptan (aunque sólo en ciertos casos, y con reservas) la existencia de grupos parafiléticos, ante los que los cladistas estrictos se llevan las manos a la cabeza y gritan anatema.

En este tema hay una cuestión que pocas veces se trata (REMANE, 1989), pero que es muy reveladora: si extendemos la metodología cladista a categorías subespecíficas, ¿qué pasaría si en el esquema de la figura 2 en lugar de B, C, D y E ser distintas especies, fuesen sp B, sp C ssp a, sp C ssp b, y sp C ssp c, es decir, si las tres ramas "parafiléticas" acabasen en distintas subespecies de una misma especie C, y la otra rama hubiese divergido lo

suficiente como para originar una especie distinta, B? Dado que el nivel de divergencia morfológica en principio no tiene porque ser estrictamente proporcional a la distancia filética (medida en número de nudos en el árbol, o de secuencias de cladogénesis), el escenario es perfectamente posible, de hecho es bastante probable: supongamos una especie ampliamente distribuida, con una gran plasticidad morfológica, que constituye una serie de subespecies aisladas geográficamente. Una población pequeña se aísla a su vez de una de las subespecies por algún suceso geológico, o por colonizar un nuevo territorio (por ejemplo una isla), y debido tanto al reducido número inicial como al cambio de condiciones ambientales evoluciona a un ritmo más rápido y se aísla reproductivamente - se especia - de su grupo originario, que sigue manteniendo su identidad específica debido, pongamos, al efecto estabilizador de unas poblaciones numerosas y un ambiente estable. Hasta aquí nada original, se trata de un proceso de especiación alopátrica de lo más clásico (ver p. ej. MAYR, 1988). Pero si aplicamos métodos cladísticos a este proceso de cladogénesis, la disyuntiva es clara: si aceptamos un concepto de especie biológica o morfológica, los tres taxa terminales C, D y E (o ssp a, ssp b y ssp c) forman una misma especie, que en este caso sería parafilética. Si queremos evitar la existencia de especies parafiléticas, hemos de adoptar un concepto de especie basado únicamente en la filogenia, y definir B, C, D y E como cuatro especies distintas - aunque entre C, D y E no haya barreras reproductivas ni diferencias morfológicas importantes.

El que en la práctica este proceso sea muy difícil de observar o reconstruir no altera el hecho de que si admitimos las especies morfológicas o biológicas tengamos la certeza de que muchas de ellas serán parafiléticas - aunque no sepamos cuales. Candidatos

claros son especies muy antiguas, de las que existen fósiles con una morfología indistinguible de la de los ejemplares actuales: la secuoya (*Sequoiadendron giganteum*) tiene como mínimo 100 millones de años, y el oposum (*Didelphys virginiana*), más de 50 millones de años. Algunos ejemplos de especies de insectos que no han variado su morfología externa en algunos millones de años se pueden encontrar en MATTHEWS (1970); ASKEVOLD (1990), ELIAS (1994), o MARTÍNEZ-DELCLÒS (1996). En el registro fósil sí son comunes casos de especies que presentan una morfología constante durante un largo espacio de tiempo, coexistiendo en una misma serie sedimentaria con sus descendientes - candidatas claras a ser especies parafiléticas (REMANE, 1989) (o, en todo caso, genuinas especies antecesoras).

Pero un concepto de especie estrictamente filogenético (o cladista) tiene sus problemas. Además de la dificultad conceptual de aceptar que subespecies morfológicamente semejantes y potencialmente interfecundas sean consideradas como especies distintas por el sólo hecho de estar aisladas filéticamente, se plantean problemas tanto prácticos como teóricos. ¿Es necesario que las poblaciones aisladas presenten diferencias morfológicas "detectables" (suficientes para definir ssp) para que se consideren como líneas distintas en los cladogramas? ¿No bastaría sólo con que estuviesen aisladas reproductivamente - que fuesen líneas filéticas distintas? Pero en este caso, ¿qué grado de aislamiento filético es necesario para considerar que dos poblaciones son distintas (para que merezcan ser consideradas como taxa basales en un cladograma)? ¿cien años de aislamiento, diez, mil...? La historia de los movimientos migratorios de los insectos en las zonas afectadas por las glaciaciones durante el Pleistoceno nos enseña que poblaciones aisladas por factores climáticos durante largo tiempo pueden llegar a reunirse de nuevo si la climatología cambia (ver por ejemplo COOPE, 1979 y 1995; ELIAS, 1994). De hecho, la extraordinaria estabilidad morfológica de los insectos (y en particular de los coleópteros) de las zonas templadas durante el cuaternario se suele atribuir a la frecuente mezcla de las poblaciones debido a los grandes movimientos migratorios producidos por cambios climáticos globales, sin dar tiempo a que desarrollasen barreras reproductivas importantes. Las poblaciones de *Helophorus lapponicus* (un coleóptero acuático de distribución borealpina) de la Sierra de Guadarrama y de los Montes Cantábricos han estado aisladas de las de Suecia probablemente durante unos diez mil años, pero siguen siendo morfológicamente casi idénticas e interfecundas, con sólo un mínimo grado de incompatibilidad (ANGUS, 1983). Filéticamente, ¿son dos especies distintas? Pero si vuelve a producirse un descenso global de las temperaturas y *H. lapponicus* vuelve a ser capaz de vivir a cotas bajas en toda Europa, ¿dejarán de serlo? Parece que algunas especies esteparias de plantas y de insectos tienen poblaciones en zonas áridas del centro de la península (como los Monegros) aisladas de otras poblaciones de las estepas centroasiáticas desde hace decenas o centenares de miles de años, pero no es descartable que un cambio climático permita la recolonización de

zonas intermedias, haciendo quizá posible que vuelvan a constituir una misma población interfecunda. La aceptación del concepto de especie filética conlleva la aceptación de posibles conexiones laterales en las filogenias - las filogenias en malla, con anastomosis de las ramas del cladograma -, pero su rechazo supone aceptar la posibilidad de que existan especies parafiléticas.

Desde un punto de vista más práctico, la aceptación del concepto de especie filogenética supondría como mínimo el inmediato reconocimiento de todas las subespecies como especies válidas, además de una previsible proliferación de nuevas descripciones - una deliciosa perspectiva para muchos taxónomos, pero una pesadilla para el común de los entomólogos, que verían como la ya compleja taxonomía de muchos grupos se volvía del todo intratable. ¿Suena quimérico? Quizá lo sea en entomología, pero entre los ornitólogos es una alternativa que está siendo seriamente considerada (MARTIN, 1996) (quizá alentada por la nostalgia de los buenos tiempos en los que todavía era posible encontrar especies nuevas de pájaros, algo que los entomólogos, afortunadamente, aún no echamos de menos).

Aunque el tema de la posible parafilia de las categorías subespecíficas pueda parecer un poco forzado, el mismo razonamiento se puede aplicar a categorías de cualquier nivel (REMANE, 1989). El problema básico es la presunción de que en cada proceso de cladogénesis una especie da lugar a dos descendientes y ella misma se extingue, algo que no tiene justificación evolutiva (la especie antecesora no tiene porque extinguirse), pero que es útil desde un punto de vista estrictamente metodológico. Muchos de los grupos que se consideran monofiléticos pueden resultar ser parafiléticos si se establece que otros grupos que ahora se consideran hermanos resultan ser descendientes no de un antecesor común a todos ellos, sino de un grupo de cladogénesis más reciente. Aquí se hace otra vez patente la importancia de la elección de las especies a estudiar cuando se quiere establecer las relaciones filogenéticas entre los grupos que representan: si de entre las especies escogidas no hay ninguna del clado que ha originado al presunto grupo hermano (de C en el caso de la Fig. 2), no es posible establecer la parafilia. Supongamos, por ejemplo, que los estreptíseros, en lugar de ser el grupo hermano de los coleópteros, como muchas veces se supone, son en realidad descendientes de una familia concreta de escarabajos, pero no de un antecesor común a ambos órdenes. La consecuencia inmediata sería que los coleópteros pasarían a la historia: serían un grupo parafilético, y habría que definir dos nuevos grupos hermanos: coleópteros menos la familia X, y la familia X más los estreptíseros. Sin embargo, para esto sería necesario incluir en el análisis especies del grupo X, puesto que si no la parafilia de los coleópteros quedaría sin descubrir. Sería difícil que esto sucediese por casualidad, a no ser que contásemos con información previa proveniente de otro tipo de estudios (morfológicos, paleontológicos, etc.).

Los sistemáticos evolucionistas, al incluir en las clasificaciones información no sólo del esquema de especiación, sino del grado de divergencia, aceptan en

ocasiones los grupos parafiléticos (p. ej. MAYR, 1988; REMANE, 1989; GOULD, 1996). En el ejemplo de la figura 7, a pesar de que las especies B y C sólo comparten dos estados, una sinapomorfía (el carácter 2) y una plesiomorfía (el 4), de acuerdo a la clasificación cladista habría que incluirlas en un mismo taxa. Sin embargo, y aunque sólo difieran en dos caracteres (el 2 y el 4), A y B pertenecerían a distintas líneas filéticas, y de incluirse en un mismo taxa que excluyese a C formarían un grupo parafilético. Para un sistemático evolucionista, las seis autapomorfías de C justificarían su inclusión en un grupo aparte, y las seis plesiomorfías compartidas entre A y B serían motivo suficiente para incluirlas en un mismo taxa - aunque fuese parafilético.

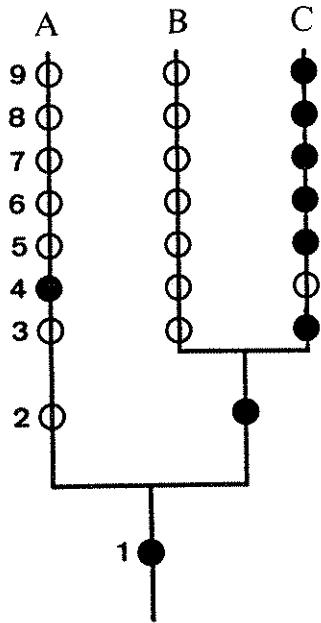


Fig. 7. De acuerdo a la metodología cladista B y C formarían un grupo monofilético, que tendría el mismo rango que A - su grupo hermano -, a pesar de que entre B y C sólo comparten dos estados de caracteres. Sin embargo, A y B pertenecerían a distintas líneas filéticas, y de incluirse en un mismo taxa que excluyese a C formarían un grupo parafilético (ver el texto para más detalles).

Resumen, conclusiones, y propósito de enmienda

No quisiéramos que, acabado el artículo, diese la impresión de que somos contrarios a la cladística, o no estuviésemos de acuerdo con su uso generalizado. Es innegable que el uso de métodos cladistas ha supuesto un enorme avance en el conocimiento de la filogenia de innumerables grupos de animales y plantas, en particular de insectos, y con ello ha contribuido a mejorar en gran medida su sistemática - y también su taxonomía. La detección de grupos parafiléticos ha supuesto muchas veces la clarificación de la taxonomía de grupos que se consideraban muy difíciles o intratables, y que una vez disgregados en sus componentes naturales han resultado no serlo tanto. Por otra parte, el que la aplicación de métodos cladistas plantee muchos y nuevos problemas es en ocasiones un mérito y no un inconveniente. En realidad, muchas veces lo que sucede es que tras el

análisis cladista se descubren incongruencias y problemas que con otras sistemáticas simplemente se habían ignorado, se habían barrido bajo la alfombra - o que ni siquiera se le habían ocurrido a la más truculenta de las imaginaciones (¿quién iba a pensar que un cocodrilo es filogenéticamente más próximo a una gallina que a una iguana?). Por otra parte, la necesidad de construir una matriz con el estado de todos los caracteres en todas las especies estudiadas se traduce en un conocimiento mucho más detallado de la morfología - y de la sistemática - del grupo. La tendencia es muchas veces a efectuar comparaciones parciales de una especie con las que creemos más próximas, y sólo para algunos caracteres, con lo que en lugar de una sistemática se puede acabar construyendo una clave dicotómica. En cladística es obligado compararlo todo entre todos, y hay además que encontrar un número suficiente de caracteres útiles en la clasificación.

La metodología cladista también ha probado ser extraordinariamente útil en otros campos, como la biogeografía, con la elaboración de las áreas-cladograma, o en el análisis de la evolución de las características ecológicas de las especies. Las posibilidades de estudio de las filogenias reconstruidas mediante estos métodos son enormes, y no sólo para la sistemática: por ejemplo, una vez establecidas las filogenias, se puede reconstruir desde la fecha y el origen de las primera infecciones de un virus hasta el efecto de las grandes extinciones en la diversidad global y las tasas de cladogénesis (NEE *et. al.*, 1995). Las filogenias son también imprescindibles en muchos aspectos tanto de biología básica, para evaluar los resultados de estudios comparativos entre distintas especies (HARVEY & PAGEL, 1991), como aplicada, posibilitando, por ejemplo una valoración diferencial de las especies a conservar de acuerdo a su singularidad filogenética (VAN-WRIGHT *et. al.*, 1991). Y para muchos grupos - especialmente entre los artrópodos -, las únicas filogenias posibles son, hoy por hoy, las que se obtienen mediante métodos cladistas.

Resumiendo: tal y como están las cosas, la cladística, con todas sus limitaciones, es sin duda la mejor de las opciones para reconstruir filogenias en entomología. Su metodología se puede además aplicar con éxito en otros temas, en especial la biogeografía. Pero no está nada claro que la cladística sea la mejor opción para construir clasificaciones, por lo menos no en su versión más estricta: aunque el tema de los grupos parafiléticos sea más complicado de resolver, la imposibilidad práctica de manejar docenas - o centenares en algunos casos - de categorías taxonómicas, y los inconvenientes de encajar tanto a los fósiles como a las especies nuevas en las clasificaciones cladistas, es uno de los mayores obstáculos que plantea su aceptación generalizada. Y en esto no hace falta que tratemos de convencer a nadie, basta con acudir a la bibliografía para ver que, si bien prácticamente la totalidad de trabajos de sistemática o evolución de artrópodos utilizan la metodología cladista para elaborar hipótesis sobre las filogenias, los cambios en las clasificaciones son mucho menos drásticos. Como máximo se modifican para que sean consistentes con los resultados del

análisis, creando en algunos casos categorías intermedias - sobre todo a niveles altos. Pero raramente (por no decir nunca) se convierten los cladogramas en clasificaciones, asignando formalmente un rango taxonómico a cada nivel de la división. Podríamos dar una lista de trabajos de los grupos que nos son más familiares, pero no creemos que sea necesario: todos tenemos en mente nuestra propia lista, y conocemos más o menos la taxonomía de nuestros grupos preferidos.

Agradecimientos

A Tomás Yélamos por sus comentarios a una primera versión del manuscrito.

Bibliografía:

- ANGUS, R. B. 1983.- Evolutionary stability since the Pleistocene illustrated by reproductive compatibility between Swedish and Spanish *Helophorus lapponicus* Thomson (Coleoptera, Hydrophilidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 19: 17-25.
- ASKEVOLD, I. S. 1990.- Classification of Tertiary fossil Donaciinae of North America and their implications about evolution of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Can. J. Zool.*, 68: 2135-2145.
- AVEROF, M. & AKAM, M. 1995.- Hox genes and the diversification of insect and crustacean body plans. *Nature*, 376: 420-423.
- BEUTEL, R. G. 1994.- Phylogenetic analysis of Hydrophiloidea based on characters of the head of adults and larvae (Staphyliniformia). *Koleopterologische Rundschau*, 64: 103-131.
- BUDD, G. E. 1996.- Progress and problems in arthropod phylogeny. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 356-358.
- COOPE, G. R. 1979.- Late cenozoic fossil coleoptera: evolution, biogeography, and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 247-267.
- COOPE, G. R. 1995.- Insect faunas in ice environments: why so little extinction? En Lawton, J. H. y May, R. M. (eds), *Extinction Rates*, Oxford University Press, Oxford, pp 55-74.
- COX, C. B. & MOORE, P. D. 1993.- *Biogeography. An ecological and evolutionary approach*. 5 ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- CROWSON, R. A. 1970.- *Classification and biology*. Aherton Press, New York.
- DAUGHERTY, C. H., CREE, A., HAY, J. M. & THOMPSON, M. B. 1990.- Neglected taxonomy and continuing extinctions of taturara (*Sphenodon*). *Nature*, 347: 177-179.
- ELIAS, S. A. 1994.- *Quaternary insects and their environments*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J., KITCHING, I. L., SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J. & WILLIAMS, D. M. 1992.- *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford University Press, Oxford.
- GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996.- *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GOULD, S. J. 1996.- Evolution by walking. En *Dinosaur in a haystack*, Jonathan Cape, London, pp 248-259.
- GRANDCOLAS, P. 1993.- The origin of biological diversity in a tropical cockroach lineage: a phylogenetic analysis of habitat choice and biome occupancy. *Acta OEcologica*, 14: 259-270.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1991.- *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HENNIG, W. 1950.- *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag, Berlin.
- HENNIG, W. 1966.- *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- HUELSENBECK, J. P., BULL, J. J. & CUNNINGHAM, C. W. 1996.- Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 152-158.
- JANVIER, P. 1990.- La classification cladistique: evolution ou revolution? *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 115:159-164.
- LABANDEIRA, C. C. & SEPKOSKY, J. J. Jr. 1993.- Insect diversity in the fossil record. *Science*, 261: 310-315.
- LAURENT, R. F. 1992.- Reflexiones sobre las ventajas y los defectos del cladismo. *Acta zool. lilloana*, 41: 1-3.
- MARTÍN PIERA, F. 1996.- Congruencia taxonómica y clasificaciones. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 19(3-4): 69-79.
- MARTIN, G. 1996.- Birds in double trouble. *Nature*, 380: 666-667.
- MARTÍNEZ-DELCLÒS, X. 1996.- El registro fósil de los insectos. *Boln. Asoc. esp. Ent.*, 20(1-2):9-30.
- MATTHEWS, J. W. Jr. 1970.- Two new species of *Micropeplus* from the Pliocene of western Alaska with remarks on the evolution of Micropeplinae (Coleoptera: Staphilinidae). *Can. J. Zool.*, 48: 779-788.
- MAYR, E. 1988.- *Towards a new philosophy of biology. Observations of an evolutionist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MELIC, A. y RIBERA, I. 1996.- Introducción a la sistemática (para no-sistemáticos). *Bol. SEA*, 14: 7-18.
- NEE, S., HOLMES, E. C., RAMBAUT, A. & HARVEY, P. H. 1995.- Inferring population history from molecular phylogenies. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B*. 349: 25-31.
- NIELSEN, C., SCHARFF, N. & EIBYE-JACOBSEN, D. 1996.- Cladistic analyses of the animal kingdom. *Biol. J. Lin. Soc.*, 57: 385-410.
- NISBET, E. G. & FOWLER, C. M. R. 1996.- Some liked it hot. *Nature*, 382: 404-405.
- OWEN, R. 1843.- *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Longman, Brown, Green and Longmans, Londres.
- POPADIC, A., RUSCH, D., PETERSON, M., ROGERS, B., KAUFMAN, T. C.- 1996. Origin of the arthropod mandible. *Nature*, 380: 395.
- REMANE, J. 1989.- Critical remarks to cladistic analysis and cladistic classification. *Abh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF)* 28: 111-124.
- RUSE, M. 1973.- *La filosofía de la biología*. Traducción de Cabrera, I. 1979, Alianza Universidad, Madrid.
- SANCIHIZ, F. B. y VALDECASAS, A. G. 1980.- Criterios metodológicos y glosario español de términos utilizados en sistemática cladística. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 78: 223-244.
- SNEATH, P. H. A. 1995.- Thirty years of numerical taxonomy. *Systematic Biology*, 44: 281-298.
- VANE-WRIGHT, R. I., HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, P. H. 1991.- What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- VILADIU, C. 1993.- Proposiciones informáticas al problema de la clasificación biológica. *Mundo Científico*, 11(117): 936-943.

ANEJO

Significado, a modo de glosario, de algunos de los términos más utilizados en cladística

- ANALOGÍA, ANÁLOGO:** Carácter que es semejante por convergencia evolutiva, no por un origen común (p. ej. las alas de un insecto y las de un murciélago). Opuesto a homólogo.
- APOMORFÍA, APOMORFO:** estado derivado de un carácter presente sólo en algunos miembros del grupo, y utilizable por lo tanto para construir cladogramas.
- AUTAPOMORFÍA, AUTAPOMORFO:** estado derivado de un carácter presente en uno solo de los taxa a clasificar (taxa terminales). Es una apomorfía presente en un sólo elemento del cladograma. No es utilizable para construir cladogramas.
- CLADO:** Grupo monofilético de taxa, con un origen común en una de las ramas del cladograma.
- CLADOGÉNESIS:** Proceso evolutivo por el que una especie (o un clado) se escinde en dos.
- CLADOGRAMA:** un dendrograma filogenético con raíz, un esquema de filogenia que se ha orientado en el tiempo, tras polarizar los caracteres utilizados en su construcción.
- CONGRUENCIA, CONGRUENTE:** coincidencia de dos o más caracteres al definir un grupo, sin aportar nueva información, pero sin contradecir la existente.
- CONSISTENCIA, CONSISTENTE:** carácter que, sin contradecir la clasificación previa, introduce información nueva que permite establecer nuevos subgrupos.
- DENDROGRAMA:** Tipo de representación esquemática en forma de árbol, con ramas unidas entre sí en una jerarquía. En nuestro caso, se puede tratar de un cladograma, un fenograma, o un filograma.
- ESTADO (DE UN CARÁCTER):** Los distintos valores que un carácter toma en las especies estudiadas. Normalmente se consideran sólo dos estados, pero pueden presentarse más (en una escala cualitativa o semi-cuantitativa, p. ej. ausente - vestigial - bien desarrollado).
- FENOGRAMA:** un dendrograma basado en similitudes exclusivamente fenéticas, obtenido mediante técnicas de taxonomía numérica.
- FILGENIA:** reconstrucción del proceso de cladogénesis que, a partir de una especie o de un grupo ancestral, da origen a las especies o los taxa que estamos estudiando. Se puede equiparar a una genealogía de las especies.
- FILGRAMA:** un dendrograma que, además de la secuencia de cladogénesis (la filogenia tal y como se expresa en el cladograma), incluye información sobre la cantidad de cambio morfológico (normalmente, distintas longitudes de las ramas y ángulo entre ellas), y puede también incluir secuencias de evolución en una misma rama (es decir, incluir las especies antecesoras y las descendientes).
- GRUPO HERMANO, ESPECIE HERMANA:** el grupo o la especie más próximo al que se estudia, es decir, el que se origina en la misma bifurcación que da lugar al grupo estudiado.
- GRUPO EXTERNO:** un grupo que no se incluye en el estudio, pero que se utiliza para determinar el estado primitivo de algunos caracteres - las plesiomorfias comunes al grupo monofilético estudiado y el grupo externo.
- HOMOLOGÍA, HOMÓLOGO:** similitud que resulta de un origen morfológico común. Opuesto a analogía.
- HOMOPLASIA, HOMOPLÁSICO:** analogía, análogo. Similar por convergencia o paralelismo, no por homología.
- INCONGRUENTE:** carácter que contradice la clasificación previa, por presentar el mismo estado derivado en taxa que no pertenecen al mismo clado. Si la clasificación no se modifica, el carácter se ha de aceptar como una homoplasia.
- MONOFILIA, MONOFILÉTICO:** grupo que comparte un mismo ancestro. En el sentido restringido habitual en la terminología cladista, el grupo ha de contener a todos los descendientes de un único ancestro, y sólo a ellos.
- PARAFILIA, PARAFILÉTICO:** grupo que, a pesar de que comparte un mismo ancestro (es monofilético en sentido amplio), no incluye a todos los descendientes de ese ancestro. Los caracteres comunes a estos grupos son plesiomorfias, no apomorfias.
- PARSIMONIA:** criterio por el que, de entre los múltiples cladogramas posibles, se elige al más sencillo, es decir, el que presenta el menor número de cambios de estado de los caracteres. Maximiza la congruencia de caracteres, y minimiza las incongruencias.
- PLESIOMORFÍA, PLESIOMÓRFICO:** Estado primitivo de un carácter presente en todos los miembros del grupo a estudiar, por lo que no es utilizable para definir clados dentro del grupo de estudio. Un carácter plesiomorfo a un determinado nivel de la jerarquía puede ser sinapomorfo a un nivel más amplio.
- PLESION:** Taxa creado por algunos cladistas para las especies fósiles, que no se incluye en la jerarquía taxonómica de las especies actuales.
- POLARIDAD:** Orden temporal de aparición de los estados de un carácter. Si el carácter no es binario, al determinar el estado primitivo inicial el carácter se polariza, aunque no se determine el orden exacto de aparición del resto de estados, ni los cambios posibles entre ellos.
- POLIFILIA, POLIFILÉTICO:** grupo para el que el ancestro común más próximo está incluido en otro grupo diferente. Se basan en homoplasias.
- RAÍZ, ENRAIZADO (aplicado a un árbol o un cladograma):** cuando se establece un origen, una dirección temporal en la secuencia de bifurcaciones.
- SIMPLESIOMORFÍA, SIMPLESIOMORFO:** carácter común en varios taxones en su estado primitivo. Es una plesiomorfía que está presente en más de un clado de los que se incluyen en el estudio.
- SINAPOMORFÍA, SINAPOMORFO:** carácter común en varios taxones en su estado derivado. Es una apomorfía que está presente en todos los miembros de una línea filética que es un subgrupo del conjunto total de especies a estudiar (si el estudio se redujese a este grupo, la sinapomorfía pasaría a ser una plesiomorfía).