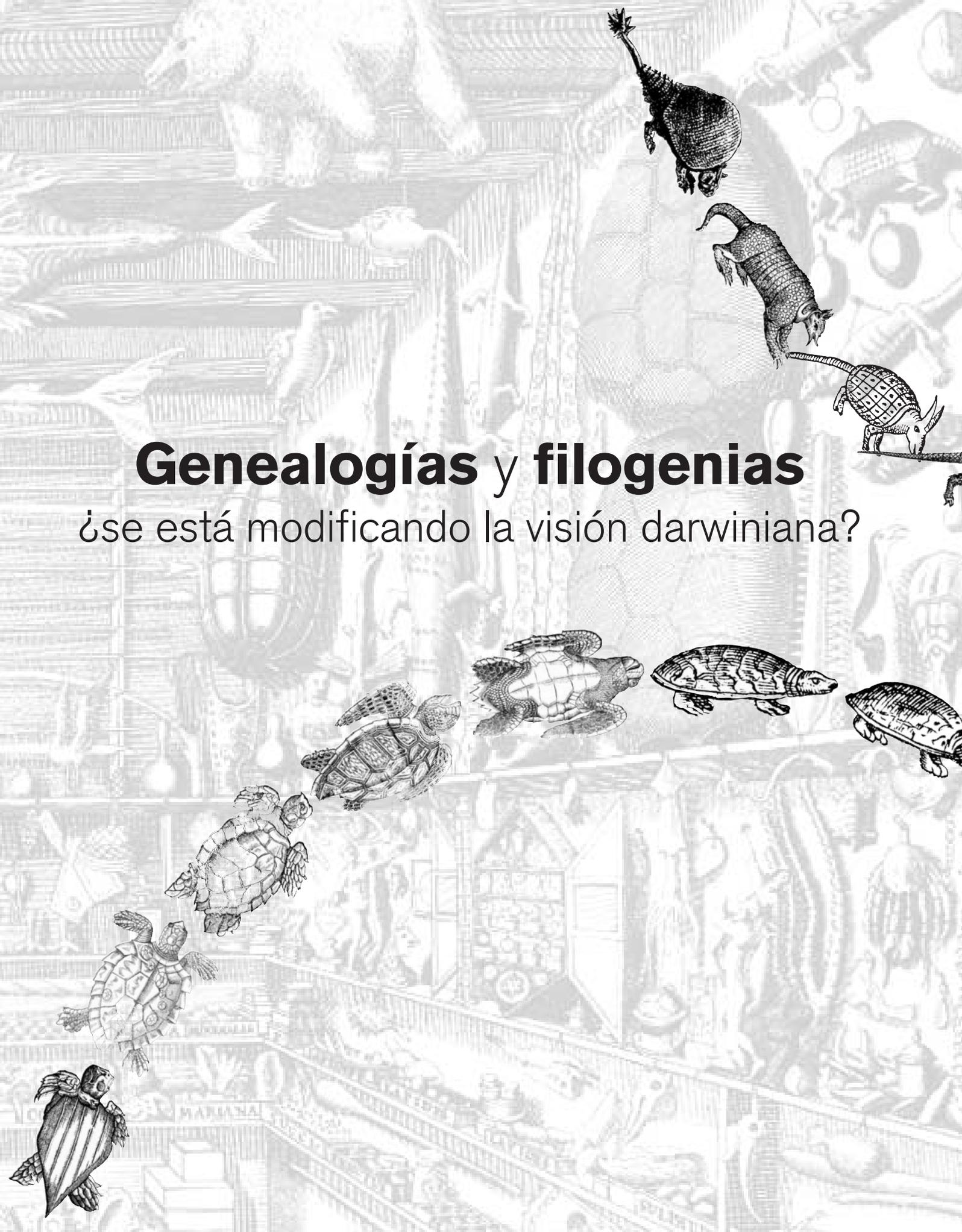
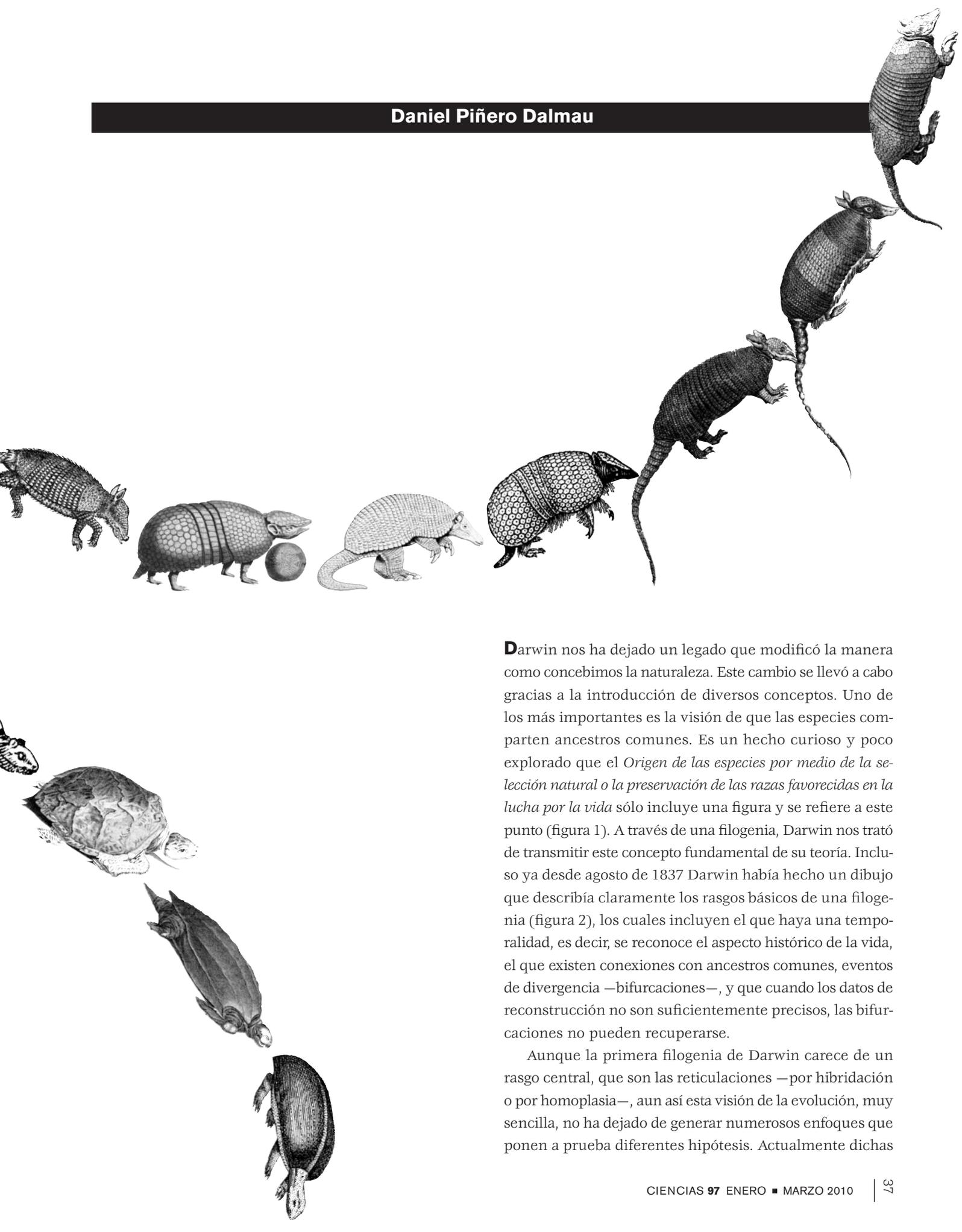


Genealogías y filogenias

¿se está modificando la visión darwiniana?





Darwin nos ha dejado un legado que modificó la manera como concebimos la naturaleza. Este cambio se llevó a cabo gracias a la introducción de diversos conceptos. Uno de los más importantes es la visión de que las especies comparten ancestros comunes. Es un hecho curioso y poco explorado que el *Origen de las especies por medio de la selección natural o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida* sólo incluye una figura y se refiere a este punto (figura 1). A través de una filogenia, Darwin nos trató de transmitir este concepto fundamental de su teoría. Incluso ya desde agosto de 1837 Darwin había hecho un dibujo que describía claramente los rasgos básicos de una filogenia (figura 2), los cuales incluyen el que haya una temporalidad, es decir, se reconoce el aspecto histórico de la vida, el que existen conexiones con ancestros comunes, eventos de divergencia —bifurcaciones—, y que cuando los datos de reconstrucción no son suficientemente precisos, las bifurcaciones no pueden recuperarse.

Aunque la primera filogenia de Darwin carece de un rasgo central, que son las reticulaciones —por hibridación o por homoplasia—, aun así esta visión de la evolución, muy sencilla, no ha dejado de generar numerosos enfoques que ponen a prueba diferentes hipótesis. Actualmente dichas

hipótesis provienen de la sistemática filogenética, la biogeografía y la ecología evolutiva, entre otras áreas.

Hipótesis sistemáticas. Las filogenias ofrecen una visión jerárquica de la evolución de las especies y, como consecuencia, con ellas se puede poner a prueba la definición de géneros, familias y otras entidades taxonómicas de nivel superior. Esta herramienta ha sido usada en algunos grupos difíciles de caracterizar fenotípicamente, como las bacterias, y más recientemente se ha establecido un sistema de nomenclatura basado en las filogenias, que incluso se puede consultar en la red. Sin duda, estas hipótesis producen relaciones entre los taxa, las cuales los colocan en un contexto temporal, de manera que se pueden contrastar hipótesis acerca de la monofilia o no de los taxa involucrados, lo que produce evidencias que pueden ser usadas en el establecimiento de clasificaciones.

Hipótesis biogeográficas. La generación de hipótesis filogenéticas ha sido también muy usada para contrastar hipótesis biogeográficas. De esta manera se analiza si el origen de las especies o taxa tiene una asociación con la historia de los procesos geológicos. Por ejemplo, si un grupo de organismos tiene una distribución en las zonas templadas del hemisferio norte, esto generaría una hipótesis filogenética que apoyaría el que los diferentes grupos se hubiesen formado a la separación de Europa y América. La correlación entre la geografía y la filogenia es la parte medular del análisis como se aprecia en el caso de polillas del grupo de los esfingidos, aunque hay algunos casos de dispersión que contradicen a veces la hipótesis vicariante. De particular interés en esta área han sido los estudios en el hemisferio sur, como es el caso del género de helechos *Platyserium*. Asimismo, estos enfoques han sostenido modelos de especiación alopátrica, y eventualmente pueden coexistir con los de simpatria, como en el caso de los pinzones de las islas Galápagos.

Hipótesis adaptativas. Sin duda una de las aplicaciones más importantes de las filogenias es el análisis de la evolución de rasgos que se supone son adaptativos. Son estudios que utilizan el método comparado tomando como re-

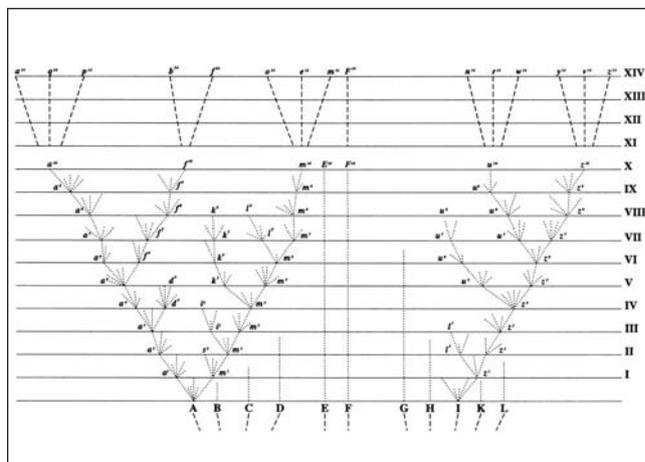


Figura 1. La única figura del *Origen*, la cual acompaña la descripción del principio de divergencia.

ferencia la filogenia reconstruida normalmente por medio de caracteres moleculares que se suponen neutros. Este enfoque ha sido muy exitoso en muchas ramas, como la evolución de la conducta, la de caracteres morfológicos, la del ciclo de vida, pero aún no ha sido aplicada de forma plena a estudios comparados de rasgos fisiológicos, celulares o moleculares.

Redes, genealogías y evolución de taxa

Una genealogía o red de genes es una representación de la historia de los ancestros de distintos genes, que puede generar un camino que lleva al ancestro de éstos. Hasta aquí no hay una asociación entre la genealogía y las mutaciones que aparecen en ella, de hecho, la genealogía definida así es entonces independiente de las mutaciones potenciales.

Para hacer una reconstrucción de la genealogía asociada a las mutaciones existentes en la muestra se requieren datos genéticos. Como las mutaciones producen alelos (estados alternativos de un gene o sitio de nucleótidos) y haplotipos (combinaciones de mutaciones en diferentes *loci*), éstos se emplean entonces para formar los nodos de una genealogía o red (figura 3), y por ser combinaciones de variantes en diferentes lugares del genoma se generan muchos caminos para la constitución de las redes.

La pregunta entonces es: ¿se pueden inferir procesos usando genealogías de mejor manera que usando

filogenias? Si retomamos los puntos fundamentales de la evolución, a saber la especiación, la adaptación y la extinción, podemos tratar de responder esta pregunta en forma adecuada.

La adaptación y las redes. Las redes expresan una relación genealógica basada en datos genéticos, pero es posible añadir a esa información datos geográficos, morfológicos, metabólicos y fisiológicos, los cuales se pueden presentar adicionalmente en forma gráfica, como un análisis estadístico. Por ejemplo, Posada y sus colaboradores han usado este enfoque para comparar la estructura genética de individuos que padecen o no cierta enfermedad; si en el resultado todos los enfermos se agrupan en un clado o grupo que asocia haplotipos particulares, se puede decir que hay una asociación genética de la enfermedad, pero si los clados que incluyen a los enfermos están repartidos a lo largo de toda la red, entonces la base genética es menos importante. Asimismo, se puede explorar la asociación con otros rasgos de los enfermos, como el lugar en donde viven, la comida que consumen, el ambiente que los rodea y otros que se decidan. Así, para la adaptación, los componentes genético y ambiental se pueden desentrañar en forma gráfica. Esta versión caricaturesca del estudio de la adap-

tación se puede formalizar haciendo análisis estadísticos de la posible asociación que hay entre los datos genéticos asociados con la genealogía y los datos morfológicos, ambientales o fisiológicos asociados con la enfermedad por medio de pruebas tan sencillas como una Chi cuadrada.

El análisis filogeográfico de clados anidados. El análisis filogeográfico de clados anidados (NCPA, por sus siglas en inglés) es una manera de explorar el método de uso de redes, el cual intenta establecer un esquema de análisis de hipótesis nulas, ya sea para rechazarlas o para fracasar en el intento. Es un enfoque que ha estado sujeto a críticas muy fuertes por parte de los que apoyan más bien el uso de métodos de análisis de hipótesis que exploran la totalidad del universo posible de hipótesis por medio de simulaciones o con base en la probabilidad de los datos obtenidos a partir de ciertos supuestos estipulados en modelos específicos de filogeografía.

Este análisis está basado en dos parámetros básicos: el primero, llamado D_c , mide la distancia promedio que hay entre un individuo que tiene el haplotipo de un clado particular y el centro geográfico de todos los individuos del mismo clado, sin importar de qué haplotipo son. El segundo es D_n , es la distancia promedio entre un individuo que tiene el haplotipo del clado particular y el centro geográfico de todos los individuos del clado del siguiente nivel jerárquico, el cual contiene el clado de interés, y sin importar qué haplotipos tiene.

Así, por ejemplo, si el centro geográfico de un clado es muy distante de la posición geográfica del clado que lo contiene se puede inferir que hubo una colonización a larga distancia, o si, por ejemplo, en un clado se halla el centro geográfico de los clados derivados que contiene (es decir, que éstos están en las puntas) en un área más amplia que los clados ancestrales que contiene (que están en posiciones centrales de la red), inferiríamos que hay una ampliación del rango geográfico. Así, comparando los centros geográficos, y si los clados son derivados (puntas) o ancestrales (interiores), se pueden hacer diferentes tipos de inferencia. Además de la colonización a larga distancia y la ampliación del rango ya mencionadas, se puede inferir fragmentaciones y aislamiento por distancia.

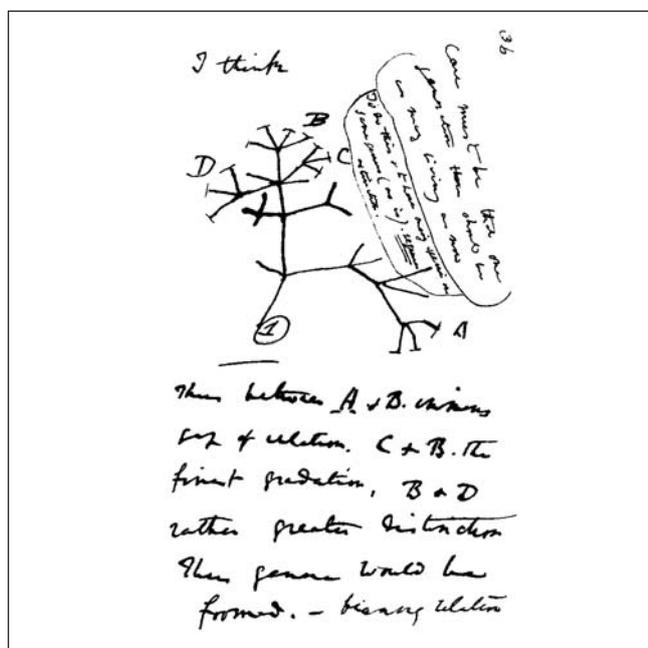
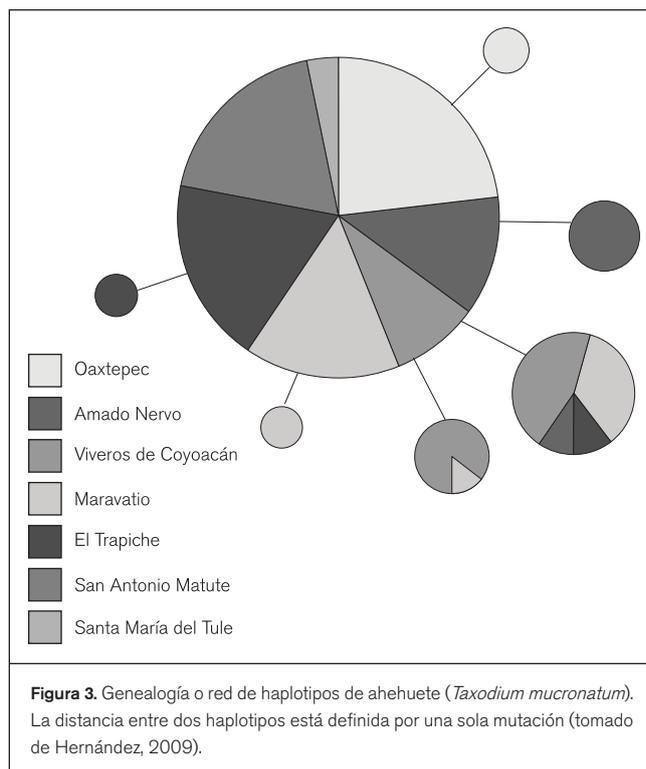


Figura 2. Dibujo hecho por Darwin en 1837 en su cuaderno de notas sobre la transmutación, en el que se plasma el primer árbol filogenético que muestra lo temprano que concibió el concepto de ancestro común.

Extrapolar para estudiar la adaptación. Es una forma de comparar datos geográficos y genéticos cuando se trata de datos morfológicos asociados a una genealogía o red construida con base en datos genéticos que procede por medio de la extrapolación. Por ejemplo, si definimos un centro morfológico de un clado por la abundancia de los diferentes haplotipos de un rasgo morfológico, y dicho centro (análogo a D_c) es mayor o menor a la distancia que hay al centro morfológico del clado que contiene al clado anterior (análogo de D_n), es posible inferir una adaptación a condiciones diferentes. Podríamos así hacer una extrapolación de los procesos y, por ejemplo, la inferencia paralela al aislamiento por distancia sería entonces una selección direccional gradual; mientras que la fragmentación, dependiendo de la distancia genética que haya entre los haplotipos involucrados, correspondería a una adaptación súbita o una donde los intermedios no sobrevivieron. La colonización a larga distancia podría inferirse en el caso morfológico como un cambio de nicho (es decir no habría conservación del nicho) y, finalmente, la expansión del intervalo podría interpretarse como una ampliación del nicho.

Extrapolar para estudiar la especiación. Sin duda, las genealogías y redes de genes son herramientas útiles para explorar los procesos de especiación en linajes que están en un proceso de diversificación. Si bien es cierto que las filogenias nos ayudan a explorar las relaciones sistemáticas y evolutivas de especies bien definidas, existen muchos grupos de plantas y animales que no pueden ser estudiados desde el punto de vista filogenético porque la diferenciación no se ha completado y entonces los sublinajes comparten haplotipos, lo que tiene como consecuencia un sorteo incompleto de linajes (en México tenemos varios de estos grupos debido a razones históricas y biogeográficas). Tal es el caso de grupos de especies, clados específicos, en las salamandras, los peces godeidos, los agaves, los algodones y probablemente muchos otros que hasta la fecha no han sido estudiados en el nivel poblacional.

Es en grupos como éstos donde la aplicación de un enfoque de redes que integre las evidencias ecológicas y morfológicas puede ser particu-



larmente importante. Incluso en casos que parecían resueltos, como el de los elefantes de África, que se pensaba que eran una sola especie, al emplear un enfoque genealógico y el concepto de especie cohesiva se encontró la existencia de dos especies distintas.

Este tipo de inferencia fue propuesto por Templeton en 2001, quien elaboró un marco conceptual basado en genealogías, el cual puede ser utilizado para rechazar dos hipótesis nulas: 1) que se trata de un linaje evolutivo; 2) que todos los linajes son ecológica y genéticamente intercambiables. Si se rechaza la primera hipótesis, se puede explorar la existencia de dos o más linajes, mientras que si se rechaza la segunda, se puede elevar el linaje a la categoría de especie cohesiva. Sin duda, este marco de referencia puede ayudarnos a analizar con mucho mayor detalle el estatuto de especies que de otra manera no podrían ser exploradas. Asimismo, es importante recordar que considerando la velocidad a la que se generan datos moleculares y ecológicos en la actualidad, en poco tiempo podríamos resolver problemas sistemáticos que, en muchos casos, llevan décadas etiquetados como problemas irresolubles.

Distribución geográfica y características climáticas. El estudio de la evolución es un área ávida de información que incorpore nuevos enfoques y datos que ayuden a responder

preguntas que tengan que ver con la adaptación, la especiación y la extinción. A veces estos enfoques vienen en paquetes moleculares, biogeográficos, ecológicos, morfológicos e incluso de disciplinas externas a la biología, como la geografía, la geología, la física y las matemáticas. Uno de estos enfoques que, forma parte de lo que se puede llamar biogeografía ecológica, es la teoría del nicho ecológico, que puede unirse a la información generada por medio de la reconstrucción de genealogías usando un enfoque similar al análisis filogeográfico de clados anidados, para estar en posibilidad de hacer inferencias acerca de la evolución del nicho en especies donde existe información tanto de distribución como de filogeografía.

Enredarse o no enredarse

La investigación en biología está pasando por una edad de oro en todo el mundo. La existencia de metodologías de análisis mucho más globales y que usan una enorme cantidad

de información permite poner a prueba hipótesis que antes parecía imposible concebir. Es el momento de echar a andar la imaginación para generar hipótesis no contempladas, pero también de retomar las preguntas que no hemos podido responder hasta ahora. En este contexto, el enfoque de redes o genealogías permite atender esas preguntas nuevas y no tan nuevas, cuya respuesta nos permitirá entender mejor los procesos de adaptación, especiación, y quizá hasta de extinción.



Daniel Piñero Dalmau

Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Brandley, M.C., Huelsenbeck, J.P. y J.J. Weins. 2008. "Rates and patterns in the evolution of snake-like body form in squamate reptiles: Evidence for repeated re-evolution of lost digits and long-term persistence of intermediate body forms" en *Evolution*, núm. 62, pp. 2042-2064.

Martínez-Meyer, E. y A. T. Peterson. 2006. "Conservatism of ecological niche characteristics in North Ame-

rican plant species over the Pleistocene-to-Recent transition" en *Journal of Biogeography*, núm. 33, pp. 1779-1789.

Richards, C.L., Carstens, B.C., y L. Lacey Knowles. 2007. "Distribution modelling and statistical phylogeography: An integrative framework for generating and testing alternative biogeographical hypotheses", en *Journal of Biogeography*, núm. 34, pp. 1833-1845.

Templeton, A.R. 1998. "Nested clade analyses of phylogeographic data: Testing hypotheses about gene flow and population history" en *Molecular Ecology*, núm. 7, pp. 381-397.

Templeton, A.R., Maxwell, T., Posada, D., Stengård, J.H., Boerwinkle, E. y C.F. Sing. 2005. "Tree scanning: A method for using haplotype trees in phenotype/geno-

type association studies" en *Genetics* núm. 69, pp. 441-453.

IMÁGENES:

Pp. 36-37: K. Gesner, 1560; Aldrovandi, *Quadropedibus*, 1645; viñetas s. XVIII; s.d; grabados s. XVIII y s. XIX; gliptodonte, s.f.; Kircher, 1575; Francisco Hernández, s. XVII; *Relaciones geográficas de Michoacán*, s. XVII; Albert Seba, 1758; grabados s. XIX. P. 38: grabados s. XVIII y s. XX; D'Orbigny, 1837; K. Gesner, 1560. P. 39: grabados s. XIX; s.d. P. 40: grabado, 1714; Halbrook, 1842; Cavier, 1836-49; s.d; *Sociedad zoológica de Londres*, 1861-1829; s.d. P. 41: grabados s. XIX; s.d.

GENEALOGIES AND PHYLOGENIES. IS THE DARWINIAN PERSPECTIVE CHANGING?

Palabras clave: filogenia, redes, adaptación, clados, genealogía.

Key words: phylogeny, networks, adaptation, cladose, genealogy.

Resumen: Se explica por qué el enfoque de redes o genealogías permite entender mejor los procesos de adaptación y especiación.

Abstract: This article explains why an approach based on networks or genealogies helps to better understand processes of adaptation and speciation.

Daniel Piñero: es biólogo por la facultad de Ciencias y doctor en Ciencias por la Universidad de California, Davis. Actualmente trabaja en aspectos de evolución y genética de poblaciones en especies de pinos mexicanos.

Recibido el 16 de octubre 2009, aceptado el 27 de octubre de 2009.