Bol. Soc. Bot. México **59**: 131-146 (1996)

El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos

Efraín De Luna[1] y Brent D. Mishler[2]

[1]Departamento de Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología, A. C.
Apartado Postal 63, Xalapa, Veracruz, 91000 México, México.
[2]University Herbarium, Jepson Herbarium and Department of Integrative Biology,
University of California, Berkeley, California 94720-2465 USA.

Resumen. El problema práctico de seleccionar los caracteres taxonómicos no solo requiere de una base empírica amplia. También exige el examen de la teoría y los principios epistemológicos subyacentes en el análisis de caracteres. En esta revisión se argumenta que la selección de caracteres equivale a la elaboración y evaluación de hipótesis de homología. El concepto de homología es el de la continuidad histórica entre rasgos o eventos de diferentes organismos. Así, un carácter taxonómico es necesariamente un sistema de por lo menos dos homólogos transformacionales (estados). El principio de Hennig postula que los estados apomórficos compartidos (sinapomorfías) constituyen la única evidencia justificada para reconocer grupos taxonómicos. Los principios epistemológicos para el reconocimiento de homología (caracteres) incluyen argumentos empíricos y lógicos. Las bases empíricas son la similitud, conjunción y la variación discreta, heredable e independiente. El argumento lógico para la evaluación de homología consiste en la búsqueda de congruencia entre caracteres mediante el principio de parsimonia inferencial. Esta claridad teórica permite reconocer que las hipótesis de homología son resultado de un proceso de inferencia y que dependen lógicamente de un conjunto específico de datos y de un cladograma particular. El concepto filogenético de homología y los principios epistemológicos revisados aquí aplican a todos los sistemas de caracteres, incluyendo los de las biomoléculas como el ADN. Los procedimientos y tecnología para la obtención de cada tipo de datos varían pero la ontología básica para su análisis es la misma.
Palabras clave: análisis de caracteres, parsimonia, sinapomorfía, filogenia, epistemología.
Abstract. The practical problem of selecting taxonomic characters not only requires an extensive empirical basis. It also demands an examination of theories and epistemological principles behind character analysis. This review argues that character selection is equivalent to elaborating and evaluating hypothesis of homology. Based on a phylogenetic concept of homology as historical continuity among features or events in different organisms, a taxonomic character is viewed necessarily as a system of at least two homologs (character states). Hennig principle postulates that apomorphic shared states (synapomorphy) constitute the only justified evidence to recognize taxonomic groups. Epistemological principles for the recognition of homology (characters) include empirical and logical arguments. Empirical bases are similarity, conjuntion and discrete, heritable and independent variation. A logical argument for evaluation of homology is the search for character congruence by means of the principle of inferential parsimony. This theoretical background reveals that hypothesis of homology are a result from an inference process, therefore homology statements logically depend on a specific data set and a particular cladogram. The phylogenetic concept of homology and epistemological principles reviewed here apply to all character systems, including those from biomolecules such as DNA. Procedures and technology for obtaining each character type will vary, but the basic ontology for their analysis is the same.
Key words: character analysis, parsimony, synapomorphy, phylogeny, epistemology.

Los caracteres y sus estados son la base empírica de la descripción y comparación en la biología sistemática y comparativa. En cualquiera de los enfoques para la clasificación biológica, evolutivo, fenético o cladístico (Bock, 1974; Frost y Kluge, 1994; Sneath, 1983), los datos primarios son las observaciones sobre la distribución de todas las similitudes. Sin importar el tipo de datos (morfológicos, citológicos, o moleculares) o las diferentes metodologías para la clasificación, todo taxónomo revisa el mayor núme-

ro posible de muestras o especímenes individuales y resume sus observaciones en un sistema de caracteres y estados. No obstante la misma base empírica, se aplican distintos procedimientos para este análisis de caracteres. Por ejemplo, bajo un enfoque evolutivo, la selección de caracteres se considera el paso más arbitrario (Crovello, 1970, 1974; Stuessy, 1990, p. 42). En cambio, bajo un enfoque cladístico, se han desarrollado métodos robustos para deducir explícitamente los caracteres homólogos, encontrar un patrón filogenético y reconocer los grupos taxonómicos (Bryant, 1989; Neff, 1986; Wiley, 1981, p. 115). En cualquier caso, es evidente que la selección de caracteres y estados es la parte más fundamental de todo estudio taxonómico.

El primer problema práctico en la revisión taxonómica de un grupo es cómo reconocer y definir los caracteres de manera precisa. ¿Qué es un buen carácter taxonómico? Los criterios empíricos para responder a esta pregunta incluyen: (1) Un buen carácter taxonómico muestra mayor variación entre unidades taxonómicas que dentro de una unidad taxonómica. (2) Esta variación es heredable e independiente de otros caracteres, es decir, no está genéticamente correlacionada con la de otros caracteres en un sentido evolutivo específico. Sin embargo, además de una base empírica amplia, la selección de caracteres también requiere del examen de aspectos teóricos. En esta contribución se argumenta que un buen carácter es uno que funciona como una hipótesis válida de homología. Bajo tal perspectiva teórica, cada carácter taxonómico es un sistema de por lo menos dos homólogos transformacionales o estados discretos (Stevens, 1991). Desde este punto de vista filogenético, cada uno de los caracteres incluidos en cualquier estudio taxonómico implica una hipótesis de homología y una serie de transformación polarizada. Inevitablemente todo taxónomo (sin importar su orientación teórica y metodológica) al clasificar sus observaciones crudas de las muestras en un sistema de caracteres y estados desarrolla (implícita o explícitamente) hipótesis de homología (Mishler y De Luna, 1991; Wiley, 1981). Por lo tanto estas hipótesis deben ser elaboradas y evaluadas formalmente con los métodos disponibles más apropiados.

Después de tres décadas de discusión es claro que por ahora los métodos cladísticos son los más robustos para la reconstrucción filogenética y clasificación de la biodiversidad, tanto desde el punto de vista teórico como metodológico. Los argumentos filosóficos han mostrado que los métodos cladísticos son apropiados debido a la visión ontológica de los grupos naturales como "individuos" y por el enfoque popperiano de refutación de las hipótesis de homología como bases para la clasificación (ver literatura citada en De Luna, 1995). También los métodos cladísticos son robustos desde la perspectiva epistemológica implícita en el uso del principio inferencial de parsimonia como árbitro en el examen riguroso de inferencias filogenéticas (ver referencias en De Luna, 1996). Una ventaja epistemológica importante es el uso de parsimonia inferencial, lo cual provee un criterio lógico y robusto para la evaluación de hipótesis filogenéticas (Farris, 1983). Desde el punto de vista metodológico la razón de mayor importancia es el estudio de los caracteres y estados. Los métodos cladísticos proveen criterios y procedimientos explícitos para postular relaciones de homología entre caracteres (Patterson, 1982; De Pinna, 1991; Roth, 1994). Por la prominencia de éste último aspecto, los métodos cladísticos se han descrito como el estudio y la interpretación parsimoniosa de homologias.

El objetivo de la presente revisión es analizar la teoría relacionada con el problema práctico de la selección de los caracteres taxonómicos. Se examina el concepto de "homología" como base teórica para el análisis de caracteres en la reconstrucción filogenética y la clasificación. El término "homología" se ha referido al concepto de historia común, al de ontogenia común y a la similitud de rasgos o funciones entre dos organismos. En el plano ontológico se analiza el concepto de "homología" como un fenómeno que relaciona dos o más partes o procesos de organismos a un nivel particular en la jerarquía de la organización biológica. Cuando las partes o procesos se hipotetizan como "homólogas" esto implica que la existencia de tales entidades discretas es causada por la manifestación del fenomeno "homología". En el plano epistemológico se argumenta que "homología" no es una relación directamente observable sino que es el resultado de un método de análisis inferencial. Este marco teórico permite reconocer a las hipótesis de homología y de homólogos como el fundamento epistemológico para el estudio comparativo de las similitudes entre organismos.

Bases teóricas para el estudio de los caracteres

La selección de caracteres taxonómicos, como cualquier otra actividad científica, no está libre de presuposiciones o expectativas teóricas mediante las cuales se organizan observaciones, se implementan análisis y se llega a conjeturas. La inspección de presnciones permite reconocer los límites o condiciones bajo las cuales se puede operar con diversos procedimientos específicos en la selección de caracteres, la inferencia de homologías y la clasificación de grupos monofiléticos. En general, el uso de los métodos cladísticos

está asociado a por lo menos dos presunciones básicas: la existencia de una filogenia y la existencia de un orden jerárquico de niveles de relación filogenética (Brady, 1983; de Queiroz y Donoghue, 1988). En particular, una noción ontológica fundamental es que toda la diversidad de organismos que existen y han existido está unida en una sola filogenia por relaciones de ascendencia-descendencia. Los métodos cladísticos para el estudio de las homologías también presuponen la existencia de un orden jerárquico en las relaciones entre linajes. La jerarquía no es una abstracción necesaria sólo para describir y representar gráficamente los patrones de similitud (Brady, 1994; Stevens, 1984). La expectativa de una estructura de "grupos dentro de grupos" se debe al isomorfismo de esta jerarquía con los conceptos sobre la cladogénesis como el proceso principal de formación de linajes y divergencia.

Las dos abstracciones básicas sobre la existencia de los linajes y la jerarquía a su vez invocan necesariamente otras presunciones acerca de los procesos causales de tal filogenia jerárquica. Al menos cinco suposiciones inmediatas deben considerarse si se desea justificar el uso de métodos cladísticos en la evaluación de hipótesis de homología (Mishler, 1994; Roth, 1994; Sober, 1988): reproducción, herencia, divergencia, independencia y tasa baja de cambio. En primer lugar se presupone que el proceso de la "reproducción" (replicación, en el sentido de Brandon, 1990 y Hull, 1980) debe ocurrir para formar y preservar los linajes. En segundo lugar, se considera que la "herencia" (en el sentido de la genética de poblaciones) es el proceso mediante el cual los rasgos particulares interpretados como marcadores históricos se fijan de generación en generación. Estos rasgos empíricamente son los estados y una vez que se generan se mantienen como variantes discretos. Consecuentemente se presupone que el proceso hereditario es responsable de una fuerte correlación entre los estados de la generación paternal y los de sus descendientes.

El tercer supuesto es que la "cladogénesis" es el proceso predominante en la formación de linajes, en comparación con la reticulación. Esto permite razonar que precisamente mediante la divergencia de linajes es como se generan los patrones de homología táxica (en el sentido de Patterson, 1982). La cuarta presunción es que los caracteres mantienen su "independencia" y por lo tanto su congruencia puede ser aceptada como un indicio de historia común (Farris, 1983; Kluge y Wolf, 1993; Sober, 1988). Esto refleja la expectativa teórica de que los procesos de selección natural, conversión génica, canalización ontogenética, entre otros, no operan destruyendo la historia, es decir, de tal modo que produzcan asociaciones no homólogas entre varios caracteres. En tal caso, este tipo de caracteres homplásticos sobrepasarían en número a los homólogos táxicos que indican ancestría común.

Finalmente, la quinta presunción es sobre la "tasa de cambio" de los caracteres. La reconstrucción filogenética depende de que los caracteres cambien y se manifiesten distintos estados. Sin embargo, para que un carácter en particular pueda ser un buen marcador de la historia de un linaje, la transformación de un estado a otro debe ocurrir a una tasa baja en comparación con la tasa de divergencia del linaje. Es decir, los estados deben ser originados y fijados en un segmento temporal de un linaje antes de cambiar en otro estado. Si el carácter está cambiando de estados a una tasa demasiado rápida (cada generación, en el caso más extremo) se "borra" la evidencia de algunos cambios (Albert, *et al.*, 1992; DeBry y Slade, 1985; Mishler, 1994).

Una conclusión importante derivada del marco teórico anteriormente descrito es que los eslabones o marcadores de la continuidad histórica entre linajes son precisamente las características heredadas y fijadas genealógicamente con o sin modificación. Debido a los procesos evolutivo y hereditario, la expectativa teórica es que la sucesión de descendientes de un ancestro común compartiría ciertos marcadores exclusivos a ese linaje. Además se esperaría que los descendientes también compartirían otras características heredadas de la serie temporal de ancestros comunes más recientes. Ontológicamente, cada organismo puede ser visto como un mosaico de marcadores heredados a través de su historia filogenética, algunos de su ancestro más reciente y otros de la serie de ancestros menos recientes. Epistemológicamente, las relaciones filogenéticas y la estructura jerárquica en la naturaleza se puede descubrir investigando la existencia de patrones anidados en la distribución de las similitudes. Uno de los aspectos metodológicos fundamentales entonces es cómo descubrir la jerarquía en los mosaicos de similitudes y modificaciones acumulados en la historia de cada organismo. El núcleo central de la teoría cladística es la búsqueda de linajes y equivale al reconocimiento de conexiones históricas entre expresiones modificadas de las características de organismos. Homología es precisamente el concepto general de la conexión o continuidad histórica entre partes de organismos.

Concepto filogenético de homología

El concepto de homología es uno de los más importantes en sistemática y biología comparativa, pero también uno de los más controversiales (Beer, 1971;

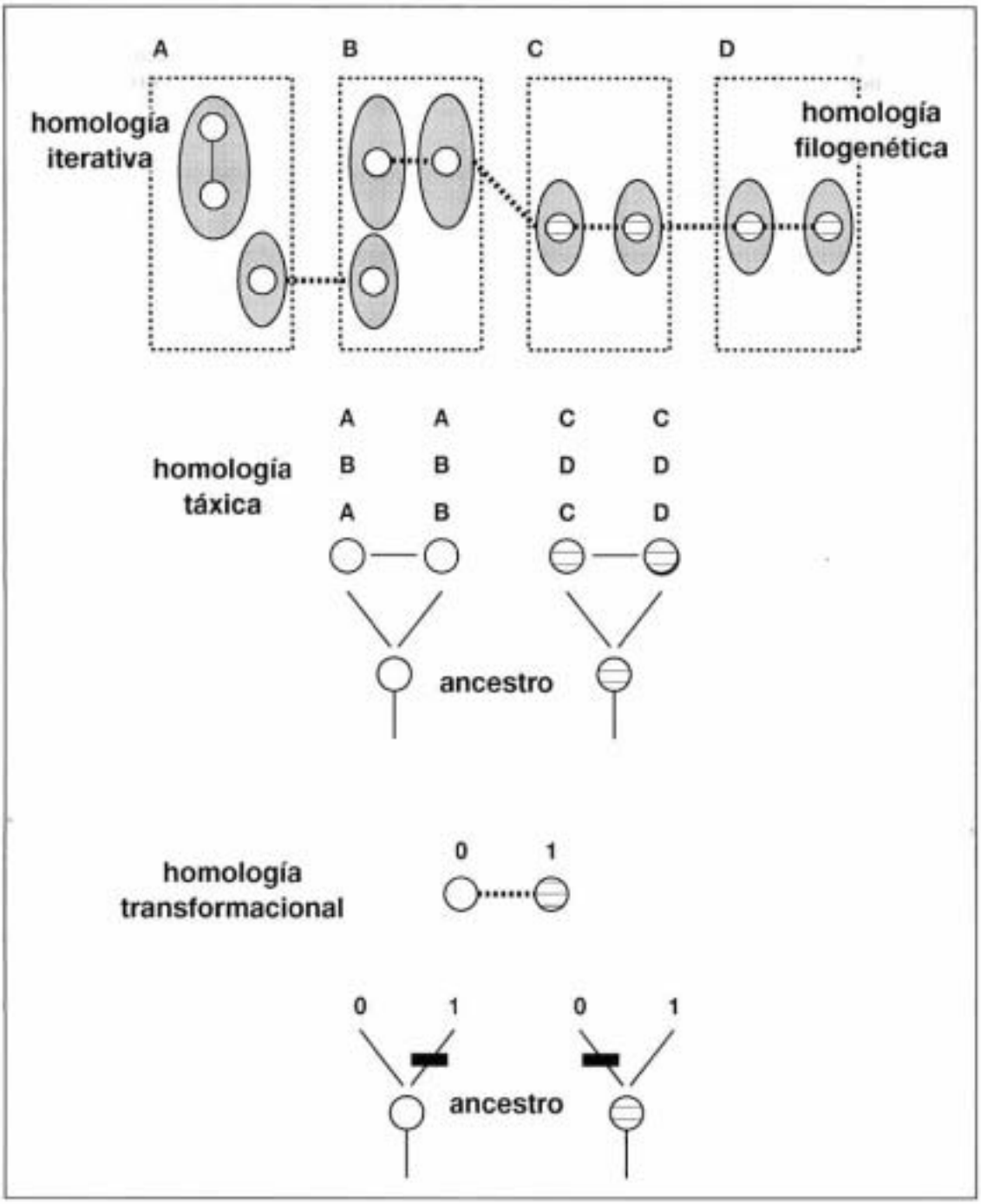

Figura 1. El concepto filogenético de homología. Existen relaciones de continuidad histórica entre los rasgos o procesos de organismos a varios niveles. Por ejemplo, homología iterativa (ilustrada con una línea continua) es la correspondencia entre una característica (círculos) en el mismo organismo (óvalos sombreados). En cambio, homología filogenética (línea discontinua) es la relación entre los rasgos de organismos diferentes. Esta correspondencia se presenta entre las características del mismo taxon (B-B) al igual que entre individuos de taxa distintos (A-B, B-C, por ejemplo). Hay dos tipos de homología filogenética: táxica (mismo rasgo) y transformacional (rasgos distintos). Una hipótesis de homología táxica (A-B, por ejemplo) implica que no hay cambio entre el estado en el ancestro común y el observado en los taxa comparados. Una hipótesis de homología transformacional (codificada como 0-1) propone un cambio (indicado por una barra negra) entre el ancestro y los taxa que presentan los diferentes estados.

Boyden, 1943; Cracraft, 1967; Ghiselin, 1976; Jardine, 1967; Sattler, 1984). Se ha analizado desde varios puntos de vista, por ejemplo, homología como expectativa ontológica de continuidad histórica de información en un patrón jerárquico (Kluge y Wolf, 1993; McKitrick, 1994; Roth, 1984, 1988; Van Valen, 1982) y como procedimiento epistemológico para investigar la relación histórica entre partes de organismos (Eldredge, 1979; Frost y Kluge, 1994; Patterson, 1982, 1988; De Pinna, 1991; Rieppel, 1980, 1991, 1992). La existencia de varios niveles de organización de las partes de organismos ha generado una gran diversidad de enfoques para su estudio comparativo (Donoghue, 1992; Hall, 1994). Por ejemplo, conceptualmente existe una correspondencia histórica a nivel del comportamiento (Lauder, 1986), del desarrollo (Kluge, 1988), de las partes de una estructura (Patterson, 1982), de los genes (Bolker y Raff, 1996) y de nucleótido a nucleótido en las secuencias génicas (Patterson, 1988). También se ha analizado el concepto de homología desde una perspectiva integrativa y unificadora tanto de los patrones jerárquicos como de los procesos actuantes en los diferentes niveles de organización (Roth, 1991, 1994).

Además de los enfoques históricos previamente mencionados, el concepto de homología también se ha usado para analizar otros tipos de correspondencia entre las partes de organismos. Por ejemplo, los conceptos de homología "biológica" y "genética" describen la relación causal y las bases mecanísticas en el desarrollo de las partes (Wagner, 1989; Bolker y Raff, 1996). Bajo esta perspectiva, la existencia de homología se da en función de dos tipos de procesos: los del desarrollo, que generan estructuras específicas y los que mantienen o conservan las estructuras ya generadas. Los rasgos son homólogos si comparten los mecanismos de diferenciación que canalizan su desarrollo (Wagner, 1989, 1994). Este concepto es restringido a los rasgos morfológicos y es difícil aplicarlo a otros caracteres (como los moleculares) o eventos (como el comportamiento). No obstante, el énfasis empírico del concepto "biológico" permite enfocar el estudio de las partes morfológicas en detalle y así provee robustez al primer criterio para postular homología filogenética (criterio de similitud de Patterson, 1982). En este sentido, el concepto de homología "biológica" depende epistemológicamente del criterio filogenético ya que aún los mecanismos comunes en el desarrollo pueden analizarse desde el punto de vista histórico. Los procesos del desarrollo similares pueden compartir o no su historia y entonces los propios mecanismos generativos y regulatorios pueden ser homólogos o no en el sentido filogenético.

¿Que es homología? Ontológicamente homología puede visualizarse como un fenómeno particular que relaciona dos o más partes o procesos de organismos. Las partes homólogas conceptualmente son entidades discretas cuya existencia es causada por la manifestación del fenómeno homología. Así como el fenomeno "filogenia" relaciona dos o más taxa, el fenomeno "homología" se puede ver como la relación entre características de organismos. En el plano ontológico, la expectativa teórica del concepto de homología es que todas las partes, funciones y procesos de los organismos están conectados históricamente en mayor o menor grado (Frost y Kluge, 1994). Por lo tanto no es difícil ver que existen varios niveles y tipos de homología correspondientes con la estructura jerárquica de la vida (Roth, 1994). Por ejemplo, homología "iterativa" es la correspondencia histórica que existiría entre diferentes estructuras o procesos del mismo organismo (figura 1). Sin embargo, de mayor interés para los biólogos comparativos es el concepto de la homología "filogenética", es decir, la correspondencia histórica entre características o procesos de diferentes organismos.

Homología táxica y transformacional. La relación histórica entre características de dos o más organismos puede ser de dos tipos (Eldredge, 1979; Patterson, 1982). En primer lugar, "homología táxica" es la correspondencia del mismo rasgo entre diferentes organismos debido a la herencia sin modificación a partir de un ancestro común que tenía ese rasgo. Cuando la similitud que existe entre partes o procesos de dos o más organismos no es resultado de ancestria común entonces es "homoplasia". En segundo lugar, "homología transformacional" es una correspondencia entre dos (o más) rasgos diferentes por el cambio evolutivo de uno en otro (figura 1). El rasgo anterior al cambio se nombra "plesiomorfia" y el posterior es "apomorfia". El conjunto que incluye los rasgos homólogos (el estado previo y el derivado de la modificación) es conocido como una "serie transformacional" (Wiley, 1981).

¿Que significa que dos organismos comparten la misma característica? Las conjeturas de homología táxica o transformacional reflejan la expectativa de que hay una continuidad histórica entre las partes comparadas entre organismos (Roth, 1988; Van Valen, 1982). Esta relación se establece por la continuidad de información mediante el proceso reproductivo como la principal causa. Por un lado, una hipótesis inicial de homología táxica es una proposición de que la similitud compartida por varios organismos se originó en todos ellos mediante sólo un ancestro común. La similitud en el rasgo permite deducir que no hay cambio o paso evolutivo entre el ancestro y los orga-

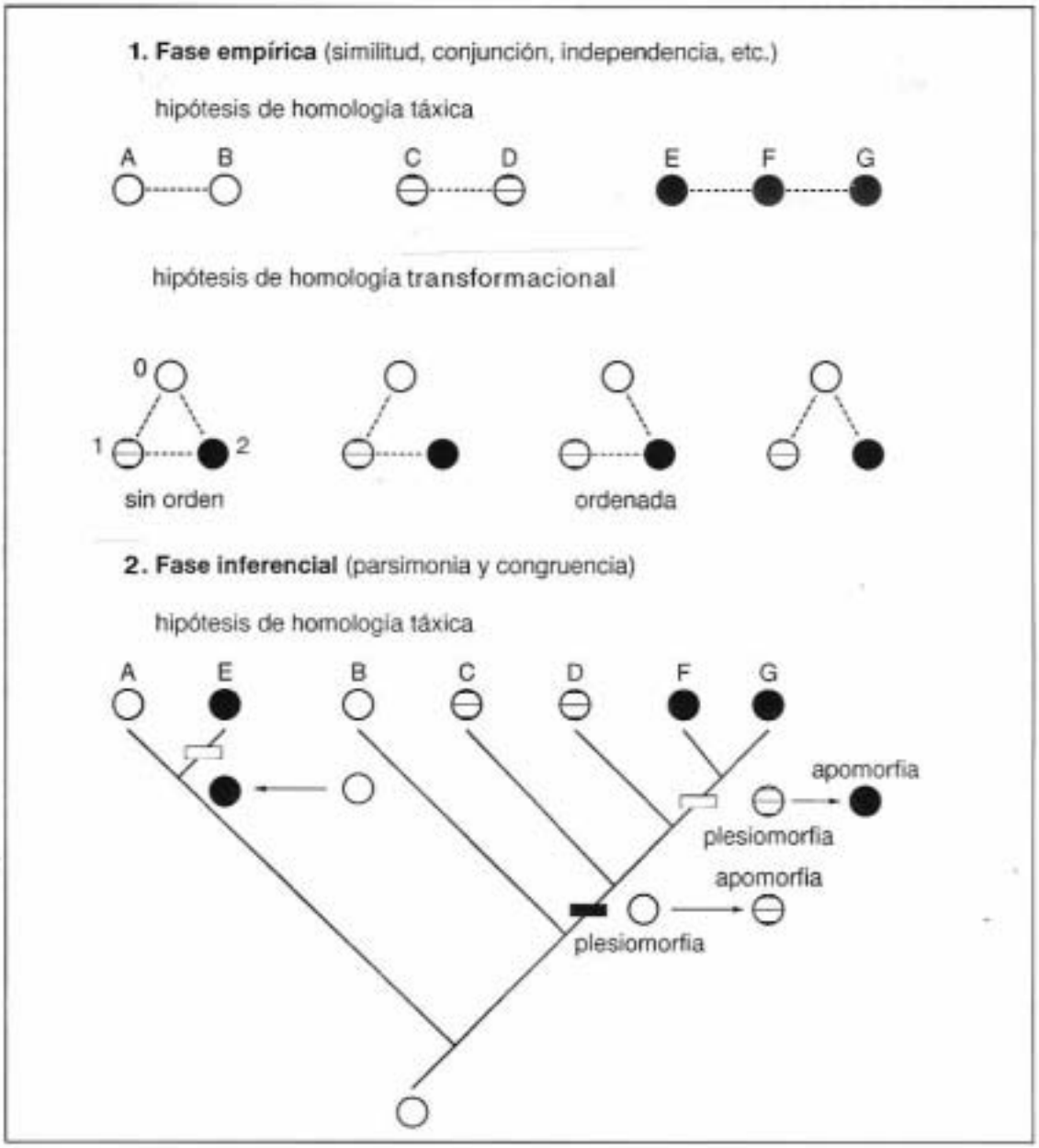

Figura 2. Las bases teóricas para la elaboración y evaluación de hipótesis de homología filogenética. La selección de caracteres taxonómicos equivale a la proposición de homología táxica y transformacional. En la fase empírica, la presencia de un rasgo similar se puede codificar como el mismo estado en dos o más taxa (E+F+G) lo cual invoca una hipótesis de homología táxica. La observación de tres rasgos comparables pero distintos permite inferir una relación de homología transformacional (0-1-2), la cual puede proponerse "sin orden" u "ordenada". En la fase inferencial se selecciona el árbol más parsimonioso y se agrega la dimensión temporal de la transformación entre estados (polaridad) cuando se postula que uno es el ancestral (plesiomorfia) a otro (apomorfia). El cladograma ilustra las relaciones entre siete taxa (A-G) y se basa en muchos caracteres. Sólo se dibuja la distribución de los tres estados de un carácter (círculos) y los cambios inferidos (barras) para explicar su distribución. Nótese que la relación entre apomorfia y plesiomorfia es relativa. Esta figura además ilustra el concepto de homoplasia (barras blancas). La hipótesis inicial de homología táxica al nivel de E+F+G postulada en la fase empírica (círculo negro) no pasó la prueba de congruencia en un cladograma, por lo que se infiere homoplasia. Si se reduce el nivel de universalidad, entonces el círculo negro se reinterpreta como homología táxica sólo para F+G (o por separado, sólo E).

nismos en cuestión. Por otro lado, una hipótesis de homología transformacional es una proposición de que una condición previa (plesiomorfia) se modificó en otra condición posterior (apomorfia) y que ambas se heredaron mediante sólo un ancestro común (figura 1). La diferencia entre los estados permite deducir que hay un paso evolutivo entre el estado ancestral y el estado derivado (figura 1).

El concepto de homología como continuidad histórica de información tiene implicaciones teóricas muy importantes en el concepto de "carácter taxonómico" (figura 2). Una conclusión teórica es que un carácter taxonómico es necesariamente un sistema de por lo menos dos homólogos transformacionales. Epistemológicamente, un carácter taxonómico debe variar de una forma discreta entre los taxa dentro del grupo de estudio. Es decir, la condición de un rasgo en por lo menos un taxon debe ser significativamente distinto a la del resto de los taxa. En cada carácter taxonómico reconocido existe por lo tanto una hipótesis implícita de homología transformacional uniendo por lo menos dos expresiones de un rasgo (estados del carácter), uno de los cuales se considera transformado o derivado a partir de otro estado ancestral.

Homología transformacional también tiene relaciones teóricas con el concepto de "orden" de estados y el de "polaridad" (figura 2). Las hipótesis de orden consisten en la designación de la conectividad o vecindad relativa entre los estados (Hauser, 1992; Lipscomb, 1992; Mabee, 1989; Slowinski, 1993; Wheeler, 1990; Wilkinson, 1992). Dos o más estados pueden estar conectados mediante homología transformacional directamente (transformación o parsimonia Fitch) o indirectamente (transformación o parsimonia Wagner). Sin embargo, las hipótesis de orden no implican necesariamente alguna relación temporal entre estados. Las hipótesis de "polaridad" especifican la dimensión temporal de la transformación evolutiva entre los estados de un carácter (Donoghue y Maddison, 1986; Kitching, 1992; Stevens, 1980). Polarizar un carácter taxonómico consiste en postular que un estado es anterior o ancestral (plesiomórfico) y que se transformó en otro estado posterior o derivado (apomórfico). Estas declaraciones de polaridad son siempre relativas y se aplican exclusivamente a un nivel inclusivo particular dentro del grupo de estudio. Por ejemplo, en una serie de transformación multi-estado, el estado apomórfico a un nivel más inclusivo es en turno el estado plesiomórfico en relación al siguiente estado apomórfico pero a un nivel menos inclusivo (figura 2).

También el concepto filogenético de homología tiene una relación fundamental con el concepto de monofilia. La contribución de Hennig (1966) fue precisamente establecer la conexión conceptual entre apomorfia y grupos monofiléticos. Ontológicamente un grupo monofilético es una entidad espacio-temporalmente limitada ("individuo", ver referencias en De Luna, 1995) y por lo tanto incluye a todos y solamente los descendientes de un ancestro común. Hennig reconoció que las similitudes homólogas son de dos tipos, sinapomorfias y simplesiomorfias y postuló que solo las sinapomorfias (estados derivados compartidos) indican la existencia de linajes y ancestría común más reciente (figura 2). Tal contribución conceptual ahora se conoce como el "principio de Hennig". Este principio epistemológicamente propone que los grupos monofiléticos se reconocen por las sinapomorfias como evidencia justificada de ancestría común reciente (Patterson, 1982; Platnick, 1979). Por lo tanto, las sinapomorfias y monofilesis son la base en el proceso para formar grupos taxonómicos (ver Mishler y De Luna, en revisión).

La relación conceptual entre homología filogenética, sinapomoria y monofilia es la base teórica de los análisis cladísticos. De ésta se derivan principios epistemológicos y métodos para la selección de caracteres homólogos y la búsqueda de grupos jerárquicos. La hipótesis de que dos organismos o taxa tienen el mismo estado (homología táxica) implica la hipótesis de que existe un grupo monofilético. Consecuentemente, cada hipótesis de un grupo taxonómico en toda clasificación tiene asociada una hipótesis de homología. Epistemológicamente cada estado de un carácter taxonómico puede ser considerado como una pieza de evidencia para postular la existencia de un grupo monofilético. Esto significa que cada estado de un carácter es una sinapomorfia para un grupo a algún nivel particular en la jerarquía filogenética (figura 2). El papel de los métodos cladísticos de análisis de caracteres es encontrar el nivel de universalidad de las sinapomorfias.

Principios epistemológicos para la selección de caracteres taxonómicos

Se ha argumentado en la sección anterior que cualquier carácter incluido en todo estudio taxonómico necesariamente implica una hipótesis de homología y una serie de transformación polarizada. Entonces el problema práctico de seleccionar caracteres y descubrir estados discretos e independientes equivale epistemológicamente a elaborar y evaluar conjeturas de homología. La fase de los métodos cladísticos que incluyen todos los pasos entre la colección de observaciones, selección y descripción de caracteres hasta la formación de una matriz de datos se ha denomi-

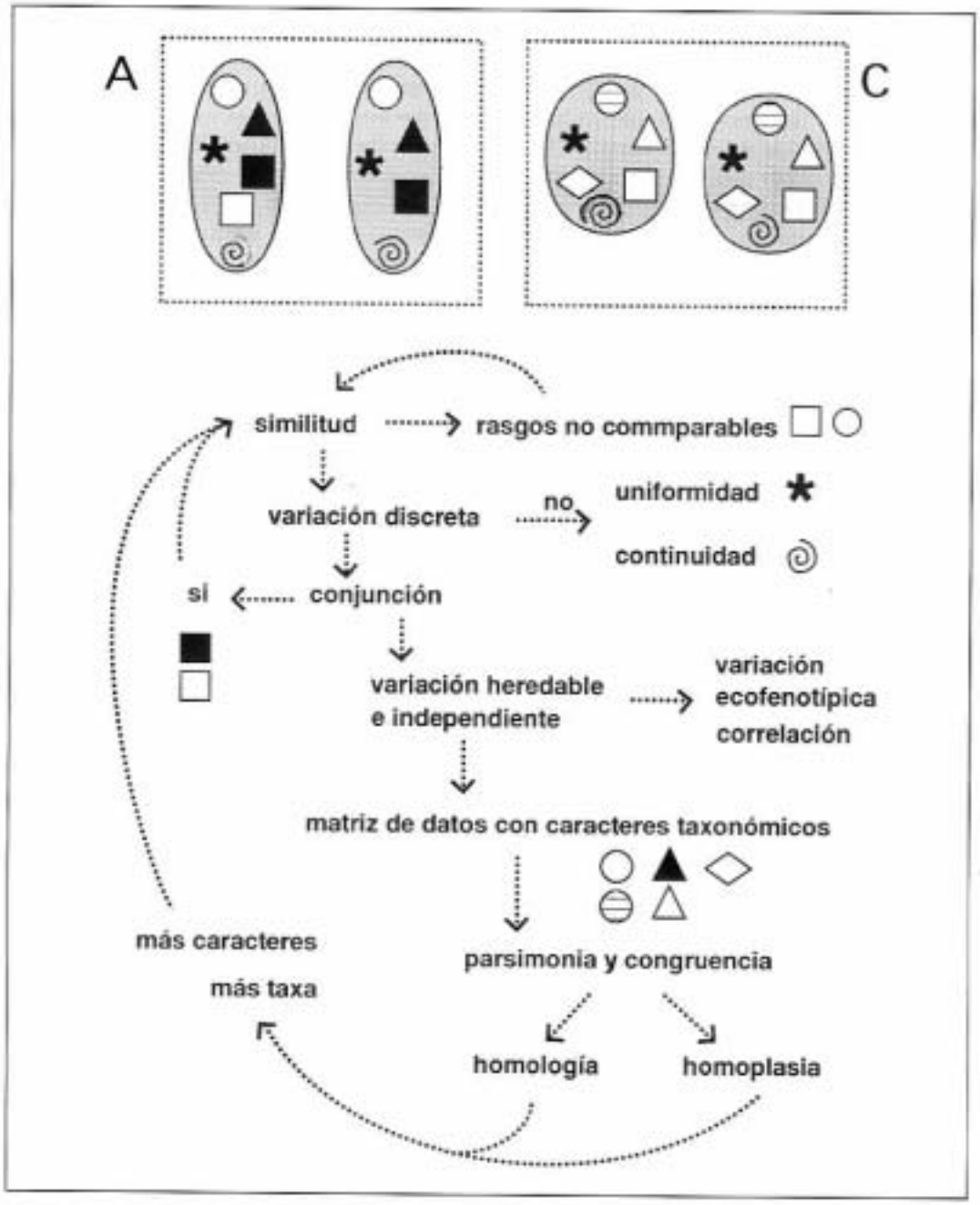

Figura 3. Los principios epistemológicos para la selección de caracteres taxonómicos. Cualquier símbolo incluido en los óvalos sombreados (organismos) puede representar un rasgo morfológico, un nucleótido de la secuencia de un gen, o un patrón de comportamiento. En principio, todas estas observaciones se pueden considerar como caracteres potenciales. Sin embargo, un rasgo en cuestión no solo debe ser comparable sino también variable en forma discreta, es decir, con significativamente mayor variación entre taxa que dentro de un taxon. Por ejemplo, la característica ilustrada con una "espiral" es variable en A y C pero la variación es continua. En cambio hay dos estados discretos en los dos caracteres representados por los "cuadrados" y los "triángulos" (negros y blancos). La presencia de cuadro negro y blanco en el mismo organismo en A ilustra el concepto de "conjunción". En vista de estos criterios, la selección de caracteres no es arbitraria. Estas bases empíricas justifican la inclusión de caracteres taxonómicos en la matriz de datos para el análisis de los cladogramas. Este diagrama también ilustra que las declaraciones de homología y homoplasia para cualquier sistema de caracteres dependen inferencialmente de un conjunto de datos, del criterio de parsimonia y de un cladograma en particular.

nado "análisis de caracteres" (figura 3). La interpretación y codificación de las similitudes y diferencias entre taxa se traduce en un conjunto de hipótesis de homología táxica y transformacional elaboradas en esta fase previa a la búsqueda de cladogramas ("homología primaria" sensu De Pinna, 1991). Tales proposiciones iniciales se comunican en la matriz de datos cuando se asignan estados de caracteres en cada celda. La codificación del mismo estado en dos o más taxa representa una hipótesis de homología táxica. Si los estados son diferentes entre taxa entonces se postula una hipótesis de homología transformacional.

¿Como reconocemos los caracteres homólogos? Homología como la relación histórica entre dos o más partes no es observable, lo único disponible es el patrón jerárquico de todas las similitudes entre un grupo particular de muestras (figura 3). En cualquier tipo de datos (morfológico o molecular), homología es una conjetura que resulta de un proceso de inferencia deductivo (de Pinna, 1991; Rieppel, 1980). La similitud es indicación de homología táxica mientras que el reconocimiento de estados diferentes sugiere homología transformacional. Las bases empíricas por medio de las cuales se generan estas conjeturas se han conocido en la literatura como los criterios de homología. Patterson (1982) definió de manera coherente y clara tres criterios: similitud, conjunción y congruencia. Aunque Patterson las presentó como "pruebas" de homología, el papel espistemológico de cada uno de estos tres criterios es diferente. De hecho, Wiley (1981) describió los criterios de reconocimiento de homología como "pruebas morfológicas" pero lo hizo por separado de la "prueba filogenética". Epistemológicamente, la similitud y la conjunción como bases empíricas no necesariamente constituyen una "prueba" de hipótesis de homología (Cracraft, 1981; De Pinna, 1991). Sin embargo, no hay dificultad en aceptar que la correspondencia detallada en estructuras maduras y el desarrollo común constituyen la base empírica de similitud para postular homología potencial.

Similitud. En primer lugar, la correspondencia topográfica y similitud se ha considerado como un buen criterio para postular una conjetura de homología (Bock, 1989; Lipscomb, 1992; Rieppel, 1988). Este criterio considera tres características posicionales básicas de un carácter: topografía, geometría y relación con otras partes del organismo (Wiley, 1981). En el caso de rasgos morfológicos, la similitud en el desarrollo es un criterio adicional ampliamente usado para determinar homología táxica (Kaplan, 1984; Remane, 1952; Stevens, 1984). Las mismas observaciones ontogenéticas también son importantes para hipotetizar homología transformacional (Stevens, 1984), aunque se debe considerar que los homólogos no necesariamente se desarrollan de una forma similar (Roth, 1988). En el caso de los datos moleculares (secuencias génicas), la similitud posicional de nucléotido a nucléotido es el criterio empírico para postular homología entre las bases de diferentes secuencias. Esta decisión inicial se toma durante el alineamiento de las secuencias mediante diversos métodos (González, 1997).

Variación y estados discretos. La discusión de Wiley (1981) es un resumen excelente de los aspectos conceptuales y semánticos del término "carácter". Un carácter no es solo una abstracción sino una entidad discreta espacio-temporalmente (Frost y Kluge, 1994). Un estado es también una entidad discreta pero a un nivel jerárquico inmediatamente inferior (Ghiselin, 1984). Desde el punto de vista de la ontología de la sistemática filogenética se ha argumentado en esta revisión que un carácter es un sistema de por lo menos dos homólogos transformacionales o estados. Este uso restringido del término carácter no incluye (ni excluye) otras acepciones o usos, por ejemplo, en las claves taxonómicas, en los estudios de morfología funcional y los de ecología comparativa (Fristrup, 1992).

A fin de ser consistentes en esta discusión, se adoptará una terminología específica para varios tipos de observaciones y similitudes potencialmente observables (Mishler y De Luna, 1991). La observación más general (figura 3) es de "rasgos", esto es, cualquier característica del organismo. Los "rasgos" pueden ser divididos en los que son "describibles" o cuantificables en alguna manera comparativa, y los que (por lo menos sin estudio posterior) permanecen solamente como una percepción "gestalt". Entre los "rasgos describibles", algunos son "no variables" y otros son "variables" dentro del grupo de estudio. Los rasgos uniformes entre los taxa desde luego son irrelevantes en la clasificación de este conjunto estudiado, pero pueden ser de uso a un nivel taxonómico más inclusivo. Por "variables" no queremos decir simplemente que existen diferencias entre especímenes, sino más bien patrones discretos de variación, con diferencias significativamente más grandes entre diferentes colecciones de muestras (taxa) que dentro de una colección particular (taxon).

Estos criterios de variación discreta son aplicables a todos los caracteres ya sea que provengan de cualquier nivel jerárquico de organización, por ejemplo, de la morfología, de la ontogenia, de los cromosomas, o de las biomoléculas como el ADN. En el caso de los caracteres morfológicos, los patrones de variación de rasgos describibles pueden ser estudiados examinando muchos ejemplares y usando varias téc-

nicas estadísticas univariadas y métodos de ordenación (Marcus, 1990; Wiley, 1981). La base de comparación para estudiar patrones de variación son los grupos de especímenes considerados como Unidades Taxonómicas Operativas (UTO's). Estas entidades sirven como los grupos iniciales para el estudio preliminar de los caracteres. Únicamente las peculiaridades que distinguen a una UTO y las que distinguen a un grupo limitado de otras UTO's son de interés para el taxónomo. Estas pecularíedades distintivas son las que se denominan "caracteres" o "estados".

Conjunción. Otra base empírica para elaborar hipótesis de homología es el criterio de conjunción (Patterson, 1982). Esta situación se presenta cuando dos rasgos diferentes se observan por separado en dos taxa, pero en un tercer taxon ambos estados se presentan invariablemente en el mismo organismo (figura 3). En este caso, la presencia de un rasgo es independiente de la presencia o ausencia del otro, entonces por lo menos se deben deducir dos eventos de cambio (de Pinna, 1991; Roth, 1994). El criterio de conjunción expresa la expectativa teórica que un estado de un carácter particular no puede transformarse directamente en un estado de cualquier otro carácter. La presencia conjunta de dos estados discretos de un carácter en el mismo organismo permite entonces deducir que se trata de dos caracteres independientes en vez de uno solo.

Herencia e independencia. Teóricamente, un buen carácter es el que varía entre taxa, pero la variación no es ecofenotípica, sino que existe un patrón coherente y heredable (Wiley, 1981). Los caracteres "variables" pueden ser considerados como caracteres "taxonómicos" (= homologías táxicas potenciales) cuando se evalúa si su variación es heredada pero también independiente de otros caracteres. La variación correlacionada entre caracteres debido a procesos funcionales los descalificaría como marcadores independientes de historia común. Transplantes recíprocos, experimentos de crecimiento controlado y estudios morfométricos de patrones de variación y correlación pueden ayudar a detectar la variación heredable e independiente (Davis, 1983, 1988; Levy, 1991). También la presencia conjunta de dos estados de un carácter en el mismo organismo es una base empírica para postular independencia de caracteres (prueba de conjunción de Patterson, 1982).

La independencia es relativa ya que todos los caracteres y procesos estan correlacionados y covarían de algún modo por ser parte de los organismos como un todo (Shaffer, 1986). Por ejemplo, algunos caracteres están fuertemente ligados en complejos que resultan de una canalización estructural común en la ontogenia. Pero áun en este caso puede haber independencia en cuanto a los cambios: unos caracteres cambian de un modo mientras que otros permanecen igual o cambian en diferentes segmentos temporales de un linaje (Sober, 1988). Si se sospecha independencia de caracteres, en vez de una hipótesis de homología transformacional entre dos estados se generan dos hipótesis de homología. En contraste, cuando se sospecha que dos o más caracteres estan ligados, es decir los cambios son concurrentes, entonces se deben tratar como un solo carácter.

El requerimiento de independencia también se extiende al procedimiento lógico en la selección de caracteres y definición de estados (Barrett, et al., 1991; Farris, 1983). Las conjeturas iniciales sobre homología en las características entre organismos se generan una a una de modo independiente del resto de las otras características. No hay dependencia o circularidad lógica entre la colección de hipótesis iniciales de homología. Cada observación comparativa es una pieza de evidencia que se interpreta por separado. Sin embargo, el análisis de caracteres sí depende de construir primero los grupos como UTO's para tal comparación. En la práctica, el desarrollo de hipótesis sobre taxa y caracteres taxonómicos es guiado iterativamente mediante la elaboración de cladogramas preliminares (Mishler y De Luna, en revisión). A nivel de especies, la agrupación intuitiva o numérica de especímenes puede ser el inicio para evaluar caracteres, después un grupo inicial puede ser subdividido si se encuentran nuevos caracteres. A su vez, dos grupos iniciales pueden ser unidos si se encuentra que los caracteres que los separaban no son heredables o están correlacionados funcionalmente. En cada fase sucesiva de este proceso iterativo se van tomando decisiones tanto de la membresía de los grupos a comparar como de los caracteres incluidos y las diferencias entre los estados.

Parsimonia y congruencia. Las hipótesis de homología como resultado de un proceso de inferencia tienen características semejantes a las elaboradas en cualquier otra ciencia (Eldredge y Cracraft, 1980; Rieppel, 1980, 1992). Las reglas generales de la epistemología de la ciencia pueden ser consideradas para examinar los problemas de la elaboración y evaluación de inferencias filogenéticas (ver referencias citadas en De Luna, 1996). Desde el punto de vista de la filosofía racionalista popperiana, uno de los criterios usados en la ciencia para la evaluación de inferencias es el de "simplicidad". Se aplica este criterio cuando entre dos o más hipótesis igualmente lógicas y consistentes empíricamente, se elige la que explica el dominio mediante el menor número de conjeturas. Simplicidad o parsimonia como requerimiento epistemológico se ha formulado como el principio de

causa común, el cual presupone que para los mismos efectos naturales podemos inferir y aceptar la misma causa (Reichenbach, 1956; Salmon, 1984). En el caso del dominio de la sistemática biológica, parsimonia es el criterio inferencial que favorece la ancestría común como explicación causal de la similitud compartida por dos o más organismos en contraste con la explicación de ancestría múltiple (Sober, 1988).

En sistemática, el papel del principio de parsimonia inferencial es escoger entre hipótesis alternativas (homología vs. no-homología) como explicaciones de la distribución jerárquica de caracteres. Se aplica el criterio de parsimonia inferencial cada vez que se postula que el mismo estado de un carácter presente en dos o más taxa se originó por un ancestro común (homología) en vez de postular que la similitud se originó en cada taxon (homoplasia). Un solo evento explica la distribución compartida del estado tal como lo harían varios eventos independientes en cada taxon (Farris, 1983; Farris y Kluge, 1986; Sober, 1983). Este uso del principio de causa común o parsimonia no depende de aceptar la presunción de que la evolución procede parsimoniosamente o que la homoplasia es rara (ver discusión en De Luna, 1996). Sin embargo, el uso de parsimonia sí depende de lo realista de las cinco presunciones básicas presentadas en la sección anterior: reproducción, herencia, cladogénesis, independencia y tasa baja de cambio. Específicamente, el uso de parsimonia implica la postura conceptual de que un rasgo similar en dos organismos o taxa, heredable e independiente se debe muy posiblemente a una relación de homología (homología táxica) que a una asociación homoplástica. Si las condiciones son violadas, especialmente como en el caso de la reticulación, entonces los análisis mediante parsimonia cladística no resuelven sin ambigüedad, entre la hipótesis de homología o de homoplasia.

La relación epistemológica entre el criterio de parsimonia y la evaluación de homologías es el núcleo de la metodología cladista. Los caracteres taxonómicos que son congruentes con un cladograma basado en todos los caracteres se hipotetizan como homologías táxicas; los que no son congruentes son reinterpretados como homoplasias (figura 3). Esta es la prueba de homología por congruencia presentada por Patterson (1982). En el análisis de caracteres previo a la búsqueda de cladogramas, todas las similitudes se proponen como homologías (homología primaria, de Pinna, 1991). Sin embargo, sólo en la hipótesis filogenética más parsimoniosa se pueden salvar la mayoría de proposiciones de homología y minimizar las reinterpretaciones de algunas similitudes (homologías refutadas) como homoplasia. Las homologías táxicas probables (por ejemplo esas que pasan el requerimiento de similitud y conjunción) son potencialmente refutadas por la prueba de congruencia (por ejemplo, la hipótesis filogenética más parsimoniosa basada en todas las homologías táxicas probables (Patterson, 1982; Stevens, 1984).

Debido al uso del criterio de parsimonia, la selección de caracteres para los estudios taxonómicos no es un proceso arbitrario como a veces se ha percibido. Es decir, los caracteres no se escogen en función de ideas preconcevidas de su valor taxonómico, ni de las relaciones entre grupos, ni de la polaridad de caracteres. El proceso de selección de caracteres en primer lugar depende del patrón de variación observado en el conjunto de taxa bajo comparación (figura 3). Si un carácter considerado "importante" muestra variación continua o es uniforme entre todos los taxa, tal carácter no aporta evidencia de jerarquía de grupos entre los taxa en cuestión. En segundo lugar, el que un carácter sea informativo o no depende de su congruencia con otros caracteres. Por lo tanto, los caracteres no se deben eliminar por considerarlos "convergencias" *a priori*. Una serie de caracteres asociados estructural y funcionalmente se pueden postular como una hipótesis de convergencia (un caso particular de homoplasia). Sin embargo, si tales similitudes no se incluyen en los análisis de congruencia, no hay modo epistemológicamente robusto de evaluarlas.

Una hipótesis de homoplasia indica que la presencia compartida del mismo estado en dos taxa no puede ser explicada como continuidad histórica (ancestría común), así que se debe postular otra explicación de la similitud a ese nivel jerárquico amplio (por ejemplo, los círculos negros en la figura 2). La evaluación de las explicaciones alternativas y el estudio de los procesos causales de la existencia de homoplasia es el núcleo de la biología comparativa y el estudio de las adaptaciones (Brooks y McLennan, 1991; Dobson, 1985; Harvey y Pagel, 1991; Huey, 1987). No obstante, la refutación de homología mediante parsimonia cladística no necesariamente elimina o destruye evidencia para la reconstrucción filogenética. Homoplasia no debe ser vista como algo indeseable o como un índice calificador de las interpretaciones taxonómicas en un grupo. Tampoco debe ser considerada simplemente como "error" en el análisis de caracteres, como algunos autores lo han hecho (Mickevich y Weller, 1990). El que un estado similar se encuentre en dos o más taxa pero que deba ser postulado como homoplasia es también información filogenética útil pero a otro nivel de universalidad. La similitud es homoplásica al nivel más amplio que incluye todos los taxa (por ejemplo, E+F+G, figura 2), pero la similitud puede ser considerada como una sinapomorfia

al nivel menos inclusivo de cada taxa (por ejemplo, E o F+G, figura 2). El análisis de parsimonia es el único método justificado para descubrir el nivel de universalidad de todas las similitudes y encontrar a que nivel en particular las homoplasias son también sinapomorfias.

Conclusiones

El concepto de homología filogenética es la base teórica para la selección de caracteres en la taxonomía. La homología entendida como la relación histórica entre estructuras o procesos de diferentes organismos, y que existe por la herencia de un ancestro común, es el concepto más relevante en la sistemática y biología comparativa. La idea de homología como similitud ontogenética corresponde a la relación causal inmediata en términos de los mecanismos comunes operando en el desarrollo de estructuras. Sin embargo, las ontogenias similares o diferentes también son susceptibles de ser examinadas desde el punto de vista histórico. Por lo tanto, el concepto de homología filogenética es central para el estudio de los patrones de similitud a varios niveles en la jerarquía estructural y también en la investigación experimental de los procesos causales de tales similitudes.

La selección de caracteres como hipótesis de homología involucra dos clases de argumentos: empíricos y lógicos (figura 2). En primer lugar se debe establecer empíricamente que existen dos o más estados discretos de caracteres potencialmente homólogos (criterios de similitud, conjunción, variación discreta, herencia, independencia). La base teórica de la reconstrucción filogenética y las presunciones examinadas justifican, pero al mismo tiempo condicionan, el uso de estos argumentos empíricos para postular hipótesis de homología. Parece no haber obstáculos para aceptar la presuposición de que existe una filogenia y una estructura jerárquica de linajes. No obstante, las otras premisas en relación a los linajes (divergencia y reproducción) y los caracteres (herencia, independencia y tasa baja de cambio) pudieran ser violadas excepcionalmente, por ejemplo en el caso de la hibridización. Esto enfatiza la importancia de examinar tanto las bases empíricas como las epistemológicas para una selección robusta de los caracteres en estudios sistemáticos.

En la argumentación empírica, la experiencia del taxónomo tiene un papel fundamental, ya que el reconocimiento de caracteres y sus estados obviamente depende de un examen de una colección amplia de ejemplares para estimar bien la variación dentro y entre las UTO's. La experiencia también puede ayudar en la agrupación inicial de muestras y en la eliminación de especímenes anómalos o redundantes. Sin embargo, tal base empírica, por muy extensa que sea, no es la autoridad en el argumento lógico de la evaluación de hipótesis de homología y polaridad (prueba de congruencia). La experiencia del taxónomo y la acumulación de detalles empíricos sobre los caracteres no son una guía robusta para señalar que un estado es homólogo u homoplástico. Esto no implica que la relación entre la experiencia y los métodos cladísticos es antagónica, como algunos la han mal entendido (Hedberg, 1996). Por el contrario, ambos componentes son necesarios si el investigador quiere exponerse a que su clasificación e interpretaciones sobre caracteres sean evaluados en detalle. Precisamente el (o los) cladograma(s) que se presenta(n) puede(n) ser visto(s) como el resumen de toda la experiencia del taxónomo (Funk, 1986). Aunque tampoco es preciso concluir que "cuando se evalúa más de un árbol para definir la mejor hipótesis sobre las relaciones entre los taxa, la experiencia del taxónomo es determinante" (Villaseñor y Dávila, 1992). La diferenciación clara de dos fases epistemológicas (empírica y lógica, figura 2) permite detectar que el papel de la experiencia se limita a la fase de argumentación empírica y no es determinante en la competencia de hipótesis (sobre caracteres o grupos). Además de la base empírica y la experiencia, también se requiere un examen de las relaciones lógicas entre la hipótesis alternativas mediante el criterio inferencial de parsimonia.

En la argumentación lógica para la selección de los caracteres taxonómicos únicamente la prueba de congruencia es aceptable desde el punto de vista epistemológico. Esta posición es diferente de la que postula que existen tres "pruebas" de homología: similitud, conjunción y congruencia (Patterson, 1982) La prueba de las conjeturas de homología táxica no son las observaciones de la similitud, ni la correspondencia topográfica, ni el desarrollo común, ni la canalización durante el desarrollo, sino la congruencia de caracteres (Farris, 1983; Rieppel, 1994). El criterio o prueba de similitud de Patterson (1988) no puede ser aceptada como una "prueba" satisfactoria epistemológicamente, ya sea en el caso de caracteres morfológicos o moleculares. Si la similitud es la base empírica para la génesis de la hipótesis sobre homología entonces hay circularidad lógica cuando la misma similitud se acepta como prueba de tal conjetura (De Pinna, 1991). La prueba de conjunción está en una situación epistemológica similar. La presencia conjunta de dos estados de un carácter en el mismo organismo es una base empírica para postular independencia de caracteres. Es decir, en vez de una hipótesis de homología transformacional entre los dos estados se generan dos hipótesis independientes de homolo-

gía. Estas lógicamente no pueden ser "probadas" por la misma observación que propició su elaboración.

El uso del principio de parsimonia resalta el hecho de que homología (como correspondencia histórica de partes entre organismos) no es una relación directamente observable, sino una hipótesis resultante de un método particular de análisis lógico. Es importante reconocer que la calificación y designación de las similitudes en cualquier sistema de caracteres (morfológicos o moleculares) como "homólogas" o como "homoplasia" no es posible *a priori* ni independientemente del criterio de parsimonia usado en el análisis cladístico. Las proposiciones de homología (y homoplasia) no tienen sentido cuando se aplican a un carácter aislado y fuera del contexto de su congruencia con otros caracteres (De Pinna, 1991). Las hipótesis de homología y homoplasia dependen lógicamente de un conjunto de datos y de un cladograma en particular. La adición de más caracteres o taxa puede cambiar las interpretaciones sobre homología como resultado de los cambios en las relaciones lógicas de congruencia (figura 3).

Esta claridad teórica sobre homología permite detectar lo ilusorio de una recomendación común en la literatura de la sistemática molecular. Diversos autores han sugerido que para los problemas de la filogenia de los taxa las secuencias génicas a comparar deben ser ortólogas (Fitch, 1970; Hillis, 1994; Moritz y Hillis, 1990). Esto implica injustificadamente que el investigador debe, o por lo menos puede, distinguir la calidad de los datos del gen como homología u homoplasia aún antes del análisis filogenético. Sin embargo, la identificación de los caracteres informativos (genes o secuencias homólogos) no es posible sino hasta después de reunir un conjunto de datos, realizar un análisis cladístico y considerar un cladograma específico (Nelson, 1994; Mindell, 1991). De hecho, las mismas similitudes entre genes ortólogos pueden aceptarse como evidencia de homología o descartarse como homoplasia dependiendo de la selección de uno u otro cladograma. Dado el creciente interés por el uso de datos moleculares, es crucial advertir que el concepto filogenético de homología y los principios epistemológicos revisados aquí se aplican a todos los tipos de caracteres, incluyendo las biomoléculas como el ADN. Los procedimientos y tecnología para la obtención de cada tipo de datos varían pero la ontología básica para su análisis es la misma.

La calificación y designación de las partes o procesos de organismos como "homólogos" es siempre de naturaleza hipotética a cualquier nivel de organización en la jerarquía. También, con todos los tipos de datos (morfológicos o moleculares) o en cualquier grado de avance del conocimiento sobre los detalles de las características homologadas, las proposiciones sobre homología continúan siendo hipotéticas. En todos los casos, usamos los estados de caracteres como aproximaciones de los homólogos y de la relación de homología (Frost y Kluge, 1994). Por lo tanto, es importante reconocer que la hipótesis de homología de un carácter es dependiente respecto a un conjunto de datos (otros caracteres) y a un proceso lógico de inferencia (parsimonia). Esto resalta el valor de explorar varios sistemas de caracteres diferentes, no porque un tipo de datos tenga más poder evidencial que otros, sino por la búsqueda de congruencia entre varios tipos de caracteres (Barrett, et al., 1991). Únicamente las relaciones lógicas entre el patrón jerárquico de todas las similitudes disponibles puede eliminar o salvar hipótesis de homología. La búsqueda de cladogramas precisamente identifica las relaciones lógicas entre todos los datos mediante el principio de parsimonia y la prueba de congruencia.

Aunque es robusto suponer que la relación histórica existe, no es posible saber con certidumbre si hay o no homología filogenética entre estados de caracteres o entre procesos. Aún en el caso de los caracteres moleculares como las secuencias génicas, las hipótesis de homología táxica y transformacional siguen dependiendo de un proceso de inferencia. En cuanto a los caracteres morfológicos, las causas proximales de las similitudes (homología biológica) se pueden describir en términos de trayectorias ontogenéticas y canalizaciones comunes, o de los mismos sistemas génicos y regulatorios, pero estos procesos a su vez también han cambiado históricamente y por lo tanto pueden ser homologados filogenéticamente. En cada nivel de organización también se pueden explorar las hipótesis de homología u homoplasia entre sistemas génicos muy similares, entre la ontogenia o entre los mecanismos de canalización. Sólo se puede hacer la hipótesis de que dos o más caracteres o procesos son homólogos si esto es congruente con otras hipótesis de homología en un cladograma. Pero aún cuando la congruencia justifica las hipótesis sobre homología, todavía la adición de más taxa y caracteres al análisis puede cambiar la interpretación de homología como homoplasia (Rieppel, 1994). El papel principal del principio de parsimonia es escoger entre hipótesis alternativas (homología vs. homoplasia) como explicaciones de la distribución de caracteres. El principio de parsimonia no valida la verdad de las hipótesis seleccionadas.

En conclusión, la presente revisión resalta que la taxonomía basada en el estudio formal de caracteres como hipótesis de homología es el mejor marco de referencia para el entendimiento de la diversidad

biológica. El análisis de caracteres se fundamenta en el "principio de Hennig", mediante el cual se distingue explícitamente entre estados plesiomórficos y apomórficos. Este principio epistemológico para postular sinapomorfias como indicadoras de relación filogenética es simple, y sin embargo profundo en su aplicación a la clasificación biológica. En los estudios bajo un enfoque cladístico, la reconstrucción de grupos monofiléticos se basa en métodos que buscan distinguir las similitudes compartidas más recientes (sinapomorfias) de las menos recientes (simplesiomorfias). El patrón jerárquico y congruente entre las similitudes permite inferir cuáles pueden atribuirse a historia común (homología) y cuáles no reflejan historia común (homoplasia). Las similitudes de origen múltiple no permiten reconocer linajes y por lo tanto no pueden considerarse informativas para construir una clasificación filogenética. La búsqueda de patrones congruentes entre similitudes es entonces la clave para seleccionar caracteres taxonómicos, reconocer homologías y clasificar grupos monofiléticos (Farris, 1983). La correspondencia conceptual entre hipótesis de homología y las clasificaciones monofiléticas es la fuerza directriz subyacente a la revolución en sistemática.

Agradecimientos.

Las sugerencias de dos revisores anónimos ayudaron a subsanar errores en el manuscrito de este trabajo. El desarrollo de la presente revisión debe mucho a las discusiones con los estudiantes de los cursos sobre métodos cladísticos en la Unidad Iztapalapa de la UAM en 1994 y en el Centro de Ecología de la UNAM en 1995. Entre ellos especialmente agradecemos a Adolfo Espejo, Alondra Castro, Héctor Gómez de Silva y Roberto Keller. También agradecemos a Daniel Piñero y Oscar Dorado por su ayuda para obtener el financiamiento para la presentación de este trabajo en el Simposio "Sistemática Filogenética: teoría, análisis y datos" durante el XIII Congreso de Botánica en Cuernavaca, Morelos. Esta revisión se elaboró gracias al apoyo del CONACYT de México (proyecto PACIME 1860-N9212) y del Instituto de Ecología (cuenta 902-14).

Literatura Citada

Albert V.A., Mishler B.D. y Chase M.W. 1992. Character-state weighting for restriction site data in phylogenetic reconstruction, with an example from chloroplast DNA. Pp 369-403. En: Soltis P.S., Soltis D.E. y Doyle J.J., edrs. *Molecular Systematics of Plants*. Chapman & Hall, New York.

Barrett M., Donoghue M.J. y Sober E. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology* **40**:486-493.

Beer G.D. 1971. *Homology, an unsolved problem*. Oxford biology readers. Oxford University Press, Oxford.

Bock W.J. 1974. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Systematic Zoology* **22**: 375-392.

Bock W.J. 1989. The homology concept: its philosophical foundation and practical methodology. *Zoologische Beitrage, NF* **32**: 327-53.

Bolker J.A. y R.A. Raff. 1996. Development genetics and traditional homology. *Bio Essays* **18**:489-494.

Boyden A. 1943. Homology and analogy: a century after the definitions of "homologue" and "analogue" of Richard Owen. *Quarterly Review of Biology* **18**: 228-241.

Brady RH. 1983. Parsimony, hierarchy, and biological implications. Pp. 49-60 en: Platnick NI y Funk VA, edrs. *Advances in Cladistics, vol. 2*. Columbia University Press, New York.

Brady R.H. 1994. Pattern description, process explanation, and the history of morphological sciences. Pp. 7-31 en: Grande L. y Rieppel O., (Edrs.) *Interpreting the hierarchy of nature. From systematic patterns to evolutionary theories*. Academic Press, San Diego. .

Brandon R.N. 1990. *Adaptation and environment*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Brooks D.R. y McLennan D. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.

Bryant H.N. 1989. An evaluation of cladistic and character analysis as hypothetico-deductive procedures, and the consequences for character weighting. *Systematic Zoology* **38**: 214-227.

Cracraft J. 1967. Comments on homology and analogy. *Systematic Zoology* **16**: 355-359.

Cracraft J. 1981. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. *American Zoologist* **21**: 21-36.

Crovello T.J. 1970. Analysis of character variation in ecology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 55-98.

Crovello T.J. 1974. Analysis of character variation in systematics. Pp. 451-484. En: Radford A.E., Dickison W.C., Massey J.R. y Bell C.R., (Edrs.) *Vascular Plant Systematics*. Harper & Row, New York.

Davis J.I. 1983. Phenotypic plasticity and the selection of taxonomic characters in *Puccinellia* (Poaceae). *Systematic Botany* **8**: 341-353.

Davis J.I. 1988. Genetic and environmental contributions to multivariate morphological pattern in *Puccinellia* (Poaceae). *Canadian Journal of Botany* **66**: 2436-2444.

De Luna E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* **33**: 63-79.

De Luna E. 1996. Epistemología de la investigación taxonómica: inferencias filogenéticas y su evaluación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**: 43-53.

De Pinna M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* **7**: 367-394.

De Queiroz K. y Donoghue M.J. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* **4**: 317-338.

DeBry R.W. y Slade N.A. 1985. Cladistic analysis of restriction endonuclease cleavage maps within a maximum-likelihood framework. *Systematic Zoology* **34**: 21-34.

Dobson F.S. 1985. The use of phylogeny in behavior and ecology. *Evolution* **39**: 1384-1388.

Donoghue M.J. 1992. Homology. Pp. 170-179. En: Keller E.F. y Lloyd E.A., (Edrs.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, Cambridge.

Donoghue M.J. y Maddison W.P. 1986. Polarity assessment in phylogenetic systematics: a response to Meacham. *Taxon* **35**: 534-38.

Eldredge N. 1979. Alternative approaches to evolutionary theory. *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History* **13**: 7-19.

Eldredge N y Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.

Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 1-36.En: Platnick N.I. y Funk V.A., edrs. *Advances in Cladistics*. Columbia University Press, New York.

Farris J.S. y Kluge A.G. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* **35**: 298-306.

Fitch W.M. 1970. Distinguishing homologous from analogous proteins. *Systematic Zoology* **19**: 99-113.

Fristrup K. 1992. Character: current usages. Pp. 45-51. En: Keller E.F. y Lloyd E.A., (Edrs.) *Keywords in Evolutionary Biology*. Harvard University Press, Cambridge.

Frost D.R. y Kluge A.G. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. *Cladistics* **10**: 259-294.

Funk V.A. 1986. Cladistics- a reply. *Taxon* **35**: 311-314.

Ghiselin M.T. 1976. The nomenclature of correspondence: a new look at "homology" and "analogy". Pp. 129-142. En: Masterson RB, Hodos W y Jerison H, (Edrs.) *Evolution, brain, and behavior: persistent problems*. Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N.J.

Ghiselin M.T. 1984. "Definition," "character," and other equivocal terms. *Systematic Zoology* **33**: 104-110.

González D. 1997. El uso de secuencias génicas en estudios taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, en prensa.

Hall B.K. (Edr.) 1994. *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.

Harvey P.H. y Pagel M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Hauser D.L. 1992. Similarity, falsification and character state order - A reply to Wilkinson. *Cladistics* **8**: 339-344.

Hedberg O. 1996. Reply to Neil Snow's "The phylogenetic paradigm of comparative biology". *Taxon* **45**: 91-92.

Hennig W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.

Hillis D.M. 1994. Homology in molecular biology. Pp. 339-368. En: Hall BK, (Edr.) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.

Huey R.B. 1987. Phylogeny, history, and the comparative method. Pp 76-101. En: Feder M.E., Bennett A.F., Burgren W.W. y Huey R.B., (Edrs.) *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Hull D.L. 1980. Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 311-332.

Jardine N. 1967. The concept of homology in biology. *British Journal of Philosophy of Science* **18**: 125-139.

Kaplan D.R. 1984. The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. Pp 51-69. En: Duncan T. y Stuessy T., (Edrs.) *Cladistics: Perspectives on the Reconstruction of Evolutionary History*. Columbia University Press, New York.

Kitching I.J. 1992. The determination of character polarity. Pp 22-43. En: Forey P.L., Humphries C.J., Kitching I.L., Scotland R.W., Siebert D.J. y Williams D.M., (Edrs.) *Cladistics. A practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford.

Kluge A.G. 1988. The characterization of ontogeny. Pp 57-81. En: Humphries C.J. (Edr.) *Ontogeny and systematics*. Columbia University Press, New York.

Kluge A.G. y Wolf A.J. 1993. Cladistics: What's in a word. *Cladistics* **9**: 183-199.

Lauder G.V. 1986. Homology, analogy, and the evolution of behavior. Pp 9-40. En: Nitecki M.H. y Kitchell J.A., (Edrs.) *Evolution of Animal Behavior*. Oxford University Press, New York.

Levy F. 1991. Morphological differentiation in *Phacelia dubia* and *P. maculata*. *Rhodora* **93**: 11-25.

Lipscomb D.L. 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. *Cladistics* **8**: 45-65.

Mabee P.M. 1989. Assumptions underlaying the use of ontogenetic sequences for determining character state order. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**: 151-158.

Marcus L.F. 1990. Traditional Morphometrics. Pp 77-122. En: Rohlf F.J y Bookstein F.L, (Edrs.) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan.

McKitrick M.C. 1994. On homology and the ontological relationship of parts. *Systematic Biology* **43**: 1-10.

Mickevich M.F. y Weller S.J. 1990. Evolutionary character analysis: tracing character change on a cladogram. *Cladistics* **6**: 137-170.

Mindell D.P. 1991. Aligning DNA sequences: Homology and phylogenetic weighting. Pp 73-89. En: Miyamoto M.M. y Cracraft J., (Edr.) *Phylogenetic analysis of DNA sequences*. Oxford University Press. New York.

Mishler B.D. 1994. The cladistic analysis of molecular and morphological data. *American Journal of Physical Anthropology* **94**: 143-156.

Mishler B.D. y De Luna E. 1991. The use of ontogenetic data in phylogenetic analyses of mosses. *Advances in Bryology* **4**: 121-167.

Mishler B.D. y De Luna E. 1997. Sistemática filogenética y el problema del concepto de especies. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* en prensa:

Moritz C. y Hillis D.M. 1990. Molecular systematics: context and controversies. Pp 1-10. En: Hillis D.M. y Moritz C., (Edrs.) *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Neff N.A. 1986. A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology* **35**: 102-109.

Nelson G. 1994. Homology and systematics. Pp 101-149. En: Hall B.K., (Edr.) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.

Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. Pp 21-74. En: Joysey K.A. y Friday A.E., (Edrs.) *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.

Patterson C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* **5**: 603-625.

Platnick N.I. 1979. Philosophy and the transformation of cladistics. *Systematic Zoology* **28**: 537-596.

Reichenbach H. 1956. *The direction of time*. University of California Press, Berkeley.

Remane A. 1952. *Die Grundlagen des naturlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Geest & Portig, Leipzig.

Rieppel O. 1980. Homology, a deductive concept? *Zeitschrift Zoologische Systematik Evolutions-Forscheit*. **18**: 315-319.

Rieppel O. 1988. *Fundamentals of comparative biology*. Birkhauser Verlag, Basel.

Rieppel O. 1991. Things, taxa and relationships. *Cladistics* **7**: 93-100.

Rieppel O. 1992. Homology and logical fallacy. *Journal of Evolutionary Biology* **5**: 701-715.

Rieppel O. 1994. Homology, topology, and typology: the history of modern debates. Pp 63-100. En: Hall B.K., (Edr.) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.

Roth V.L. 1984. On homology. *Biological Journal of the Linnean Society* **22**: 13-29.

Roth V.L. 1988. The biological basis of homology. Pp 1-26. En: Humphries C.J., (Edr.) *Ontogeny and systematics*. Columbia University Press, New York.

Roth V.L. 1991. Homology and hierarchies: problems solved and unsolved. *Journal of Evolutionary Biology* **4**: 167-194.

Roth V.L. 1994. Within and between organisms: Replicators, lineages, and homologues. Pp 301-337. En: Hall B.K., (Edr.) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, California.

Salmon W. 1984. *Scientific explanation and the causal structure of the world*. Princeton University Press, Princeton.

Sattler R. 1984. Homology—a continuing challenge. *Systematic Botany* **9**: 382-394.

Shaffer H.B. 1986. Utility of quantitative genetic parameters in character weighting. *Systematic Zoology* **35**: 124-134.

Slowinski J.B. 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. *Systematic Biology* **42**: 155-165.

Sneath P.H.A. 1983. Philosophy and method in biological classification. Pp 22-37. En: Felsenstein J, (Edr.) *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.

Sober E. 1983. Parsimony in systematics: philosophical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 335-357.

Sober E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, Evolution and Inference*. MIT Press, Cambridge.

Stevens P.F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 333-358.

Stevens P.F. 1984. Homology and phylogeny: morphology and systematics. *Systematic Botany* **9**: 395-409.

Stevens P.F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A review. *Systematic Botany* **16**: 553-583.

Stuessy T.F. 1990. *Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, New York.

Villaseñor J.L. y Dávila P. 1992. *Breve introducción a la metodología cladística*. Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Van Valen L.M. 1982. Homology and causes. *Journal of Morphology* **173**: 305-312.

Wagner G.P. 1989. The biological homology concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 51-69.

Wagner G.P. 1994. Homology and the mechanisms of development. Pp 273-299. En: Hall B.K., (Edr.) *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.

Wheeler Q.D. 1990. Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics* **6**: 225-268.

Wiley E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.

Wiley E.O, Siegel-Causey D., Brooks D.R. y Funk V.A. 1991. *The compleat cladist. A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Lawrence.

Wilkinson M. 1992. Ordered versus unordered characters. *Cladistics* **8**: 375-385.1