

## EPISTEMOLOGÍA DE LA INVESTIGACIÓN TAXONÓMICA: INFERENCIAS FILOGENÉTICAS Y SU EVALUACIÓN

EFRAÍN DE LUNA

Departamento de Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología,  
Apdo. Postal 63, Xalapa, Ver. 91000, México.

**Resumen.** Un problema en la sistemática es la forma en que se evalúan cuáles similitudes son inferencias confiables de historia genealógica (homologías). Con un enfoque cladista, la validez de estas inferencias se somete a exámenes críticos que potencialmente las refutarían mediante el principio de parsimonia inferencial. Entre varias hipótesis igualmente apoyadas, la más parsimoniosa debe preferirse si explica la mayoría de las observaciones tan satisfactoriamente como cualquier otra explicación menos parsimoniosa. De este modo, cada una de las proposiciones de homología se cuestionan cada vez que se evalúa su congruencia mayoritaria con las otras homologías potenciales en la hipótesis filogenética más parsimoniosa. En esta prueba de congruencia, las inferencias iniciales de homología se pueden reinterpretar como hipótesis de homoplasia. En contraste, en el enfoque evolutivo, los criterios para la validación de homologías se basan en nociones convencionales sobre la importancia evolutiva, reproductiva, adaptativa o funcional de los caracteres. Con estos criterios, la validación de inferencias se establece *a priori* y por lo tanto, se inmunizan ante cuestionamientos. Si los grupos taxonómicos deben reconocerse por la historia genealógica común de los elementos incluidos, entonces las inferencias que pueden aceptarse tentativamente como hipótesis válidas de filogenia son las justificadas como las más parsimoniosas.

**Palabra clave:** clasificación, homología, parsimonia.

**Abstract.** A problem in systematics is how to decide which similarities are reliable inferences of genealogical history (homologies). Under a cladistic approach, these inferences are subjected to critical examination that would potentially falsify them with the principle of parsimony. Among equally supported hypotheses, the most parsimonious hypothesis must be preferred if it explains most observations that require to be explained as satisfactorily as any other less parsimonious explanation. Each inference of homology is questioned in view of congruence with other characters in the most parsimonious phylogenetic hypothesis. In such hypothesis, initial inferences about homology can be changed as inferences about homoplasy. In contrast, in the evolutionary approach, the criteria for the validation of homologies are conventional notions about the evolutionary, reproductive, adaptive, or functional importance of characters. Using these criteria, the validation of inferences is established *a priori*, therefore remaining immune to any further questioning. If taxonomic groups should be recognized by the common genealogical history of included elements, then inferences that could be tentatively accepted as valid hypothesis of phylogeny are those justified as the most parsimonious.

**Key words:** classification, homology, parsimony.

Uno de los principios centrales en la biología evolutiva sostiene que toda la biodiversidad comparte una historia evolutiva común; esto significa que existe una sola genealogía para todos los organismos. En tal genealogía, aunque desconocida, todos los individuos existentes y extintos están unidos por relaciones de descendencia en un patrón jerárquico de grupos

anidados en otros grupos más inclusivos. Precisamente la sistemática se ocupa de descubrir esos grupos para elaborar una clasificación de la diversidad biológica que refleje el orden de relaciones genealógicas (Nelson, 1970; Eldredge y Cracraft, 1980; Wiley, 1981). Así, los sistemáticos tratan de responder a preguntas fundamentales en la biología evolutiva: ¿cuál es la histo-

ria de la diversidad biológica? ¿cuántos grupos de plantas, animales y otros organismos existen y han existido? ¿cómo se desarrolló la diversidad de especies actual? Por lo tanto, los objetivos de la sistemática moderna son: *i*) reconstruir la genealogía de la vida, y *ii*) usar esa genealogía como base para la clasificación de organismos en grupos taxonómicos.

La filogenia de la vida es un evento histórico que no está disponible para estudio empírico directo. Lo único disponible empíricamente son las similitudes entre los individuos fósiles o actuales. Estas similitudes se pueden interpretar para elaborar hipótesis de homología y así reconstruir filogenias (Nelson, 1970; Eldredge y Cracraft, 1980; Wiley, 1981). Bajo esta ontología evolutiva, que caracteriza el enfoque "cladista", la investigación en sistemática consiste en construir una clasificación basada en la inferencia de eventos históricos a partir del análisis de similitudes. Esta estrategia de investigación ha generado controversias intensas entre los sistemáticos (Mayr, 1974; Platnick y Gaffney, 1978; Farris, 1979; Cracraft, 1983; Sneath, 1983; Duncan, 1984). Parte de esta controversia se da en el plano metodológico: ¿cómo interpretar las similitudes e inferir homología para reconstruir la historia genealógica y clasificar la biodiversidad? Los argumentos, contrastes y avances de tal controversia ya han sido cubiertos en la literatura y las discusiones de este tipo ya no son vigentes (Mayr, 1974, 1982; Hull, 1979; Eldredge y Cracraft, 1980; Sokal, 1983; Stevens, 1986).

Sin embargo, subyacente al plano empírico y metodológico, el núcleo fundamental de estas controversias entre los taxónomos es en el plano filosófico (De Luna, 1995). Desde el punto de vista de la filosofía de la ciencia, cada método alternativo para el estudio de cierto dominio, está basado en posiciones ontológicas y epistemológicas alternativas. En toda ciencia existen distintas abstracciones en el plano ontológico sobre cómo se supone existe el dominio estudiado. Estos conceptos a su vez están ligados con diferentes teorías y definiciones en el plano epistemológico, los cuales validan los procedimientos alternativos para obtener conocimiento de tal dominio. La presente revisión examina brevemente argumentos en el plano filosófico. Especialmente se revisan las bases epistemológicas para los procedimientos de evaluación de inferencias filogenéticas. Por lo tanto, aunque la presente revisión no está dirigida a los filósofos, el lenguaje es difícil. Por esto, se estima que algunas explicaciones son necesarias para beneficio del lector no familiarizado con la literatura general sobre epistemología de la ciencia.

Este trabajo no intenta dar una visión completa de la filosofía y métodos de las tres escuelas en taxono-

mía: la evolutiva, la feneticista y la cladista. Únicamente se contrastan las bases epistemológicas para la validación de hipótesis en los enfoques evolutivo y cladista. Una presuposición en los estudios sistemáticos en estas dos escuelas es que ciertos tipos de similitudes tienen más "información histórica" (o taxonómica) que otros, y por lo tanto, ciertas similitudes son más "importantes". Bajo este planteamiento, la controversia es precisamente sobre cómo el sistemático decide cuáles de esas similitudes son caracteres taxonómicos importantes. El enfoque feneticista ha quedado fuera de esta controversia (y por lo tanto fuera de esta revisión), porque bajo ese enfoque no es necesario diferenciar los caracteres "informativos" de los "no informativos", ya que se presupone que todos los caracteres son igualmente importantes (McNeill, 1979; Sneath, 1983; Sokal, 1986). La controversia sobre cómo reconocer los caracteres "informativos" es básicamente entre los dos enfoques históricos: el "evolutivo" (o "gradista") y el "cladista" (o "filogenético").

El objetivo del presente trabajo es examinar solamente un aspecto epistemológico de la controversia. Particularmente se revisa el uso del principio de "parsimonia inferencial" para decidir la preferencia entre una u otra hipótesis de reconstrucción filogenética y clasificación. Para evitar confusiones es necesario advertir que el término "parsimonia" se puede referir por lo menos a tres conceptos diferentes:

- 1) como algoritmo para calcular redes de longitud mínima,
- 2) como abstracción u ontología de la naturaleza, y
- 3) como criterio extraevidencial para la validación de inferencias. Este último concepto es el único que se examina en la presente revisión. No se examinan aquí los aspectos metodológicos acerca del uso de parsimonia como un algoritmo para la búsqueda de árboles de longitud mínima, ni el concepto de parsimonia como ontología del proceso evolutivo. Al igual que los trabajos pioneros de Llorente (1990) y Villaseñor y Dávila (1992), el presente trabajo pretende promover, por un lado, la discusión sobre métodos y conceptos en taxonomía, y por otro, el uso de métodos cladísticos entre los taxónomos de habla hispana.

### **Evaluación de inferencias como problema epistemológico general de la ciencia**

En la investigación sistemática, la selección de "caracteres informativos" es realmente un proceso de elaboración de conjeturas mediante el cual ciertos caracteres se proponen como hipótesis de homología. Aunque no hay un modo experimental de verificar estas proposiciones o hipótesis filogenéticas, sí es posible evaluar si tales conjeturas pueden aceptarse

porque califican como inferencias científicas (De Luna, 1995). Precisamente Popper (1963) ha señalado que el método científico no es exclusivamente experimental, ni es un método dirigido a establecer la verdad, sino que básicamente es un método para examinar y refutar proposiciones o inferencias falsas. Esto quiere decir que las hipótesis en sistemática (por ejemplo, homología, grupos monofiléticos) califican como científicas, no en la medida que son verificables, sino en la medida que son potencialmente refutables.

El planteamiento epistemológico del racionalismo crítico de Popper (1959, 1963), es que toda proposición para ser considerada una hipótesis científica debe ser potencialmente refutable. Empíricamente debe ser posible que la proposición sea sometida a refutación mediante pruebas severas y sistemáticas. El investigador tiene que hacer lo imposible por refutar las hipótesis y para esto ha de recurrir a la experiencia. El planteamiento es que la falibilidad o refutabilidad y la objetividad empírica son esenciales, no en la validación o verificación de hipótesis, sino en la decisión de aceptar cierta hipótesis porque aún no se ha refutado. En este sentido, la ciencia no es otra cosa que una eliminación sistemática e indefinida de errores (Popper, 1959, 1963; Platt, 1964; Baudouin, 1991).

Los problemas filosóficos en la decisión de cuáles conjeturas sobre caracteres y grupos taxonómicos pueden aceptarse como inferencias científicas válidas son de dos tipos. El primer tipo de problemas surge cuando se examina el proceso mismo de la elaboración de proposiciones. El segundo tipo surge cuando se examina el proceso de validación de proposiciones. Tanto la generación como la validación de inferencias son problemas generales a todas las ciencias y son netamente epistemológicos. Distintos filósofos han expresado diferentes posiciones respecto a lo que constituye una inferencia científica válida y robusta (Serrano, 1990).

En primer lugar, los problemas relacionados con el examen de los procedimientos para la generación de proposiciones consisten básicamente en establecer la conexión coherente entre argumentos mediante reglas de la lógica. En la filosofía del "objetivismo" y "racionalismo científico", el proceso lógico o conceptual de derivar una proposición a partir de observaciones puede ser inductivo o deductivo (Giere, 1979). En ambos casos el examen procede estableciendo la justificación de las premisas y del argumento inductivo o deductivo que conecta las premisas y la proposición. El examen de la justificación y conectividad lógica entre premisas puede revelar si las proposiciones son aceptables o se pueden detectar falacias en los argumentos. Sin embargo, este tipo de examen no revela nada acerca de la validación empírica de las

premisas ni de proposiciones lógicamente justificadas.

Entre los criterios calificadores para favorecer ciertas proposiciones como aceptables están el examen de la estructura lógica inductiva de los argumentos (Giere, 1979). Una inferencia es inductiva cuando emerge por razón de la acumulación masiva de observaciones. Sin embargo, se ha reconocido que los métodos inductivos no son completamente adecuados para el examen de la validez de las proposiciones porque eventualmente llevan a una regresión sin límite de justificaciones. Una buena inferencia inductiva sólo posee una alta probabilidad de ser válida al grado que las premisas son válidas. Pero si la validez de alguna premisa es cuestionada, entonces debe ser justificada como una conclusión inductiva derivada a partir de otras proposiciones válidas *a priori*. Si se cuestionan, éstas a su vez se pueden justificar inductivamente mediante argumentos adicionales y así la regresión de justificaciones continúa hasta el infinito (Reichenbach, 1945, 1953; Bunge, 1969, 1989).

Una solución lógica al problema de la justificación de premisas en un sistema inductivo es el "dogmatismo" (Angeles, 1981). En este enfoque filosófico, la regresión inductiva se detiene cuando las premisas ya no se cuestionan porque se han aceptado dogmáticamente o por acuerdo como premisas justificadas (Giere, 1979). Como alternativa al dogmatismo, la filosofía del "psicologismo" (Angeles, 1981) propone que las inferencias no sólo pueden justificarse lógicamente en otras proposiciones, sino que también las inferencias deben justificarse empíricamente por las observaciones. Esta es una posición objetiva y coherente con la filosofía "positivista" de la ciencia, pero es igualmente dogmática. La diferencia es que la autoridad para la justificación de inferencias cambia, en vez de ser la lógica inductiva ahora es la naturaleza irrefutable de la base empírica.

En contraste a los métodos inductivos, se ha sugerido que la estructura lógica deductiva es la única adecuada para validar las inferencias. Esto es porque los métodos deductivos no llevan a una regresión sin límite de justificaciones y por lo tanto no dependen de justificar *a priori* o por consenso la validez de proposiciones. Desde el punto de vista popperiano, aún los "hechos" o conocimientos convencionales no pueden considerarse premisas válidas *a priori*, ni aún tentativamente, como se les usa en un sistema inductivo. En un sistema deductivo, las observaciones ("hechos") se consideran como proposiciones, y como tales, también están sujetas a evaluación crítica (Popper, 1959; Sober, 1983a).

En segundo lugar, los problemas asociados al examen del proceso de validación empírica de proposiciones consisten en establecer el papel de las

observaciones para preferir ciertas proposiciones como aceptables. Los filósofos han sugerido que la validez de inferencias debe establecerse en relación al poder explicativo de las observaciones. Por un lado, una posición filosófica establece que las únicas proposiciones válidas son las que pueden ser empíricamente verificables (Reichenbach, 1945, 1953; Bunge, 1969, 1989). En contraste, la posición alternativa popperiana establece que las proposiciones válidas son las que pueden ser empíricamente refutables (Popper, 1959). Sin embargo, los filósofos han reconocido que la evidencia empírica por sí sola no es suficiente para esta evaluación. El mismo conjunto de observaciones puede apoyar igualmente varias inferencias, por tanto, la evidencia por sí sola no restringe suficientemente el conjunto de inferencias admisibles. Entonces, bajo el enfoque popperiano de refutabilidad, se considera que las observaciones por sí mismas no refutan una hipótesis en favor de otra igualmente apoyada (Popper, 1959; Sober, 1983a). Para este fallo se necesita el uso de criterios extra-evidenciales para decidir cuáles proposiciones e inferencias se eliminan y cuáles se favorecen porque aún no se han refutado.

Un criterio extra-evidencial calificador de proposiciones es el "convencionalismo". Bajo este enfoque, la validez de las proposiciones no radica sólo en la justificación lógica y empírica, sino que depende además de su compatibilidad con un cuerpo previo de "conocimientos y conceptos" que ya han sido aceptados como suficientemente corroborados. Esta aceptación convencional elimina el escepticismo o agnosticismo extremo en la medida que las proposiciones son compatibles con tales nociones convencionales y al grado que son lógicas, simples, prácticas, comprensibles, etcétera. (Angeles, 1981). Este es un criterio flexible que desvía los cuestionamientos y permite modificar el conjunto de nociones aceptadas *a priori* para defender y conservar hipótesis aún ante nuevas observaciones incompatibles. En la mayoría de los casos, esto es posible mediante la incorporación de proposiciones *ad hoc* para explicar observaciones incompatibles o para rescatar predicciones fallidas de la hipótesis (Giere, 1979).

Otro criterio extra-evidencial para la evaluación de inferencias es parsimonia o simplicidad inferencial. La validez de las hipótesis alternativas no radica sólo en la justificación lógica y empírica, sino que depende además de su nivel relativo de simplicidad. Parsimonia como principio de inferencia sugiere que el número de entidades o proposiciones utilizadas para explicar fenómenos no deben ser incrementadas sin necesidad (Reichenbach, 1956; Salmon, 1984). Este principio implica que de dos o más explicaciones (hipótesis) lógica y empíricamente consistentes de un

fenómeno, se elige la que explica lo que debe ser explicado con el menor número de proposiciones, es decir la hipótesis más simple (Angeles, 1981). Además, desde el punto de vista popperiano, se favorece la inferencia más simple no porque es necesariamente mejor apoyada, sino porque la hipótesis más simple es la más fácilmente refutable (Sober, 1975; Beatty y Fink, 1979; Sober, 1984, 1988).

El principio de parsimonia es un criterio para cuestionar si cada una de las proposiciones son aceptables y se mantienen en una hipótesis, o si algunas proposiciones son superfluas y pueden eliminarse para simplificar la hipótesis. Las hipótesis que implican un mayor contenido de proposiciones *ad hoc* pueden ser eliminadas a favor de hipótesis relativamente más simples, sin pérdida de su estructura lógica, consistencia empírica, o de su poder explicativo. Entre varias hipótesis igualmente apoyadas, la hipótesis más parsimoniosa debe preferirse si explica la mayoría de las observaciones que requieren explicarse tan satisfactoriamente como cualquier otra explicación menos parsimoniosa.

#### **Inferencias sobre caracteres y parsimonia en sistemática**

Las implicaciones del uso de criterios extra-evidenciales para inferencia en sistemática son fundamentales porque la filogenia es inaccesible y simplemente no podemos tener conocimiento de la verdadera filogenia (Eldredge y Cracraft, 1980; Farris, 1983; Sober, 1983a). No obstante, los enfoques cladísticos y evolutivo (o gradista) para la clasificación biológica tienen como objetivo inferir hipótesis sobre las relaciones genealógicas entre taxa basadas en las similitudes. Aunque en el enfoque feneticista todas las similitudes (homologías y no-homologías) son evidencia para clasificación, en el enfoque evolutivo se seleccionan sólo ciertas similitudes, las cuales se interpretan *a priori* como homologías (simplesiomorfías y sinapomorfías) y se usan como base para la construcción de grupos taxonómicos. En cambio, en el enfoque cladista se seleccionan sólo ciertas similitudes especiales y se interpretan *a posteriori* como homologías de derivación relativamente más reciente (sinapomorfías). El problema es cómo evaluar cuáles similitudes (caracteres taxonómicos) propuestas como homologías son aceptables como inferencias confiables de historia genealógica.

En el enfoque feneticista está implícito que no hay necesidad de criterios extra-evidenciales para el examen de inferencias, pues las similitudes no se interpretan. En este enfoque no se generan proposiciones sobre cuáles similitudes podrían ser evidencia confiable (homología) y cuáles serían evidencia conflictiva.

va (no-homología). La filosofía asociada al enfoque feneticista, congruente con una concepción "positivista" y "empiricista", sugiere que la sistemática como ciencia genuina se fundamenta sólo en la investigación extensa de datos perceptivos (similitudes). Las similitudes simplemente se consideran como "hechos" o premisas válidas *a priori* y por lo tanto no se consideran como inferencias sujetas a evaluación.

Bajo el enfoque feneticista se considera que la idea de usar la distribución jerárquica de similitudes como guía para inferir homologías y la historia filogenética es débil e inaceptable epistemológicamente porque tales hipótesis no pueden comprobarse. Las inferencias sobre homología no deben interferir en el análisis de las similitudes como base para la clasificación, especialmente por nuestra incapacidad de verificar empíricamente hipótesis sobre la filogenia. En todo caso, las inferencias sobre homologías y relaciones filogenéticas sólo serían posibles *a posteriori*, es decir, después de que la clasificación ya se ha construido. Las hipótesis filogenéticas pueden generarse con base en el fenograma que resume los patrones de similitud total (Colless, 1971; Sneath y Sokal, 1973; McNeill, 1979; Sneath, 1983; Rohlf *et al.*, 1990). La posición ontológica del enfoque feneticista es débil pues se ha identificado como una estrategia inadecuada el basar todo un estilo de investigación en limitaciones metodológicas, especialmente en nuestra incapacidad de conocer algo (Farris, 1979; Hull, 1979; Felsenstein, 1982).

En cambio, bajo los dos enfoques históricos, ciertas similitudes se seleccionan e interpretan como proposiciones de homología. En principio, una diferencia entre los dos enfoques históricos radica en cuáles similitudes se proponen o seleccionan como evidencia. En el enfoque cladista, las inferencias se plantean específicamente como sinapomorfías y simplesiomorfías (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991); en el enfoque evolutivo las inferencias se plantean simplemente como homología general (Mayr *et al.*, 1953; Bock, 1974; Ashlock, 1979). Desde luego, estas hipótesis filogenéticas derivadas de cualquiera de los dos enfoques son hipótesis históricas y como tales no se pueden someter a verificación. No obstante, esto no significa que no haya modo de examinar si una hipótesis filogenética es una inferencia científica válida. Además de las diferencias en la selección de homologías, los enfoques evolutivo y cladista se distinguen también por el uso de métodos alternativos para el problema de cómo validar inferencias sobre homologías y las relaciones filogenéticas.

Las prescripciones metodológicas bajo el enfoque evolutivo o gradista para seleccionar caracteres informativos e interpretarlos como hipótesis de homolo-

gía no se publicaron sino hasta muy recientemente (Mayr, 1982; Stace, 1989; Stuessy, 1990). La justificación para esta carencia de criterios explícitos especialmente en el examen de inferencias es, según los proponentes de este enfoque, la dificultad de establecer procedimientos claros y rigurosos para obtener resultados satisfactorios y confiables, debido a la naturaleza no empírica, y por lo tanto subjetiva, del problema de inferir la filogenia (Mayr *et al.*, 1953; Simpson, 1961; Stace, 1989). Aún hasta la fecha, la naturaleza de los criterios calificadores de la validez de inferencias no son del todo explícitos. Sin embargo, se puede reconocer que en el enfoque evolutivo o gradista se ha adoptado la alternativa de favorecer hipótesis validadas por decisiones convencionales.

Bajo el enfoque evolutivo, la selección de proposiciones de homología y no-homología se guía por nociones convencionales sobre el proceso evolutivo establecidas sobre una extensa base empírica y aceptadas por el consenso de la comunidad de taxónomos. Una noción convencional común es que la mayor similitud fenotípica implica mayor similitud genética y por lo tanto una relación filogenética más cercana. Estos y otros criterios convencionales, por ejemplo, sobre la importancia funcional o adaptativa, son usados para seleccionar cuáles caracteres son importantes o informativos (homologías) para la clasificación de un grupo (Bock, 1974, 1977; Mayr, 1982). Estas y otras nociones evolutivas se aceptan como guía para la interpretación del valor evidencial o taxonómico de caracteres.

En la preferencia de caracteres informativos bajo un enfoque evolutivo, un factor decisivo sigue siendo la habilidad y experiencia del sistemático para reconocer cuáles similitudes son "importantes evolutivamente", y por lo tanto pueden aceptarse como inferencias confiables de historia filogenética. Se da por entendido que la buena intuición taxonómica o habilidad para inferir y reconocer cuáles caracteres seleccionar se adquiere por imitación y acumulación de experiencia (Simpson, 1961). De este modo, el taxónomo elige ciertos caracteres que a su juicio pueden aceptarse *a priori* como homologías y otros como convergencias (no-homología). Tal juicio está basado en su conocimiento de nociones convencionales y su experiencia acumulada de años de trabajo, conocimiento del grupo taxonómico, número de ejemplares examinados y observaciones en el campo, etcétera. Estas bases empíricas dan un sentido de autoridad al fallo mediante el cual se seleccionan homologías bajo un enfoque evolutivo. Este tipo de validación *a priori* de proposiciones realmente funciona como una "inmunización" al examen crítico de tales proposiciones.

Bajo el enfoque evolutivo, la selección de caracteres taxonómicos basada en nociones convencionales sobre el proceso evolutivo tiene el efecto de mantener incuestionable la validez de las proposiciones de homología y de potencialmente aumentar el contenido de proposiciones superfluas de no-homología (Wiley, 1975). Bajo estas decisiones convencionalistas lo único abierto al examen crítico es la existencia de suficiente experiencia y datos, pero las inferencias no se someten a tal examen (Sober, 1975, 1984; Beatty y Fink, 1979). El convencionalismo y la consecuente inmunización de inferencias han hecho difícil la erradicación de problemas en la sistemática gradista, como son la conjetura sin examen crítico, la proliferación de hipótesis *ad hoc* y la resistencia a descartar sistemas de clasificación derivados de filogenias refutadas.

El enfoque cladista ha adoptado la alternativa de cuestionar rigurosamente cada una de las proposiciones de homología implícitas en una hipótesis filogenética mediante el principio de parsimonia como un método de evaluación de inferencias (Farris, 1983; Sober, 1983b; Kluge, 1984). En este enfoque se cuestionan cada una de las proposiciones sobre homología (sinapomorfías y simplesiomorfías), independientemente de las nociones evolutivas aceptadas convencionalmente acerca de la importancia filogenética o funcional de ciertos caracteres, del consenso o tradición del grupo de trabajo o de la autoridad y experiencia académica del taxónomo.

Bajo el enfoque cladista, se presupone que cada similitud en principio es una homología potencial (específicamente, una sinapomorfía). Metodológicamente, si cada característica de los organismos pasa las pruebas de similitud y conjunción, entonces puede aceptarse como hipótesis de homología tóxica o transformacional (Paterson, 1982). Sin embargo, cada una de estas proposiciones iniciales de homología se cuestionan y se pueden reinterpretar como convergencias o paralelismos (homoplasia) si esto es lo más justificado e inevitable en vista de la congruencia mayoritaria de homologías en la hipótesis más parsimoniosa. Uno de los efectos de este examen de inferencias es que las nociones evolutivas *a priori*, aunque pudieran ser válidas a un nivel taxonómico general, también están sujetas a evaluación para determinar su aplicación a un nivel taxonómico particular.

En general, se aplica el criterio de parsimonia cada vez que se postula que un estado de un carácter presente en dos o más taxa se originó a través de un solo cambio en un ancestro común (homología) en vez de postular que ese estado evolucionó independientemente en cada taxon (homoplasia). Un solo evento evolutivo entonces explica la misma distribución

del estado de los taxa tal como lo harían varios eventos evolutivos independientes. Cada proposición de origen independiente de una similitud es superflua y menos parsimoniosa respecto a la que propone su derivación a partir de un ancestro común. Entre varias hipótesis filogenéticas igualmente apoyadas, la que mejor explica las similitudes es, por lo tanto, la que minimiza las proposiciones de origen múltiple, es decir, la hipótesis basada en inferencias parsimoniosas (Farris y Kluge, 1986).

El papel del criterio de parsimonia en el problema de reconstruir la filogenia puede ilustrarse con el siguiente ejemplo. Mediante operaciones estadísticas puede inferirse cuál será o cuál fue la probabilidad de obtener "águila" al lanzar una o varias monedas. Esta inferencia se complica si establecemos que las monedas están pegadas en la mesa después de haber sido lanzadas. Siendo un lanzamiento único, irrepetible y sin acceso a la información sobre si cada moneda tiene dos caras diferentes o si las tiene iguales, no podremos escoger entre por lo menos dos probabilidades hipotéticas (50 o 100%) para una moneda. El número de probabilidades alternativas igualmente apoyadas aumenta si se consideran varias monedas. El punto importante es que la evidencia *por sí sola* no señala una probabilidad como la verdadera ni elimina las otras como falsas. Del mismo modo al reconstruir la filogenia, cualquier tipo de evidencia (morfológica, molecular, etc.) no tiene el poder de seleccionar una de entre varias hipótesis igualmente apoyadas. Aunque datos adicionales y diversos tipos de evidencia son siempre mejores, aún en estas condiciones existe más de una hipótesis aceptable. Además de la poca o mucha evidencia disponible, se requiere de parsimonia inferencial como un criterio extraevidencial para eliminar algunas hipótesis alternativas y favorecer otras. Mediante el uso de parsimonia inferencial se evita recurrir al dogmatismo y convencionalismo, pero también permite evadir el escepticismo o la especulación.

### Implicaciones del uso de parsimonia en sistemática

En sistemática, la aplicación del principio de parsimonia inferencial es un aspecto de influencia profunda y ha sido la causa de una gran confusión y crítica entre los tres enfoques alternativos (Cartmill, 1981; Felsenstein, 1981, 1983; Friday, 1982; Panchen, 1982; Duncan, 1984; Farris y Kluge, 1986; Felsenstein y Sober, 1986). Parte de esta confusión se debe a las implicaciones asociadas al uso del método de parsimonia. Pero también se han confundido los tres conceptos diferentes de parsimonia: metodológico, ontológico e inferencial. Por ejemplo, una crítica frecuente de su uso en

sistemática consiste en la concepción equivocada de que el uso de parsimonia inferencial (epistemológico) implica que lo inferido es (ontológicamente) parsimonioso (Sokal y Sneath, 1963; Camin y Sokal, 1965; Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Sneath y Sokal, 1973; Mayr, 1982; Sneath, 1983; Sokal, 1983; Abbott *et al.*, 1985; Cronquist, 1987).

Aunque éstos y otros autores aceptan que el principio de parsimonia es necesario epistemológicamente para eliminar proposiciones superfluas y para la inspección de especulaciones, pasan a argumentar equivocadamente que su aplicación para la inferencia de relaciones evolutivas no es adecuada. Por ejemplo, Camin y Sokal (1965) y Sneath (1983) eliminan la aplicación del principio de parsimonia razonando que los cambios evolutivos rápidos y por la vía más corta sólo se dan en períodos muy breves. Es decir, argumentan que la naturaleza no parsimoniosa del proceso evolutivo invalida el uso de parsimonia en la reconstrucción filogenética. La idea de cantidad mínima de evolución más bien corresponde al concepto de parsimonia como concepción ontológica de la naturaleza, particularmente del proceso evolutivo (Crisci, 1982; Kluge, 1984). Parsimonia como visión ontológica y parsimonia como regla inferencial son dos conceptos distintos.

El uso del principio de parsimonia inferencial presupone que entre varias explicaciones de un dominio, la más simple es la que debe ser seleccionada para describirlo. Sin embargo, el dominio del cual provienen las observaciones puede ser intrínsecamente simple o complejo. La simplicidad de la hipótesis no necesariamente implica que el dominio es simple. Por ejemplo, la hipótesis más parsimoniosa puede incorporar proposiciones que invoquen la existencia de patrones y procesos muy complejos para describir la realidad inferida. Eso debe dejar claro que el uso del principio de simplicidad como criterio inferencial no implica parsimonia ontológica o simplicidad como propiedad del dominio inferido (Brady, 1983; Mücke-vich, 1983; Sober, 1983a, 1988; Kluge, 1984).

Del mismo modo en sistemática, el uso de parsimonia inferencial en validación de la preferencia de hipótesis filogenéticas no implica un dominio biológico y evolutivo simple en el que la transformación de caracteres sea por el camino más corto. De hecho, los procesos evolutivos de reversiones en caracteres correlacionados, hibridación, etc. hacen que los patrones genealógicos de similitudes sean muy complejos. En un dominio no parsimonioso como éste, la hipótesis filogenética más parsimoniosa es simple inferencialmente en cuanto a la estructura y relaciones lógicas entre conjeturas, pero al mismo tiempo puede ser muy compleja en cuanto su contenido explicativo del

dominio. El uso del criterio de parsimonia inferencial favorece la simplicidad no en el dominio inferido sino en nuestra explicación científica de él.

Otra crítica contra el uso del principio de parsimonia en sistemática es lo que implica en relación a la rareza de homoplasia (similitudes conflictivas) en una hipótesis filogenética seleccionada (Felsenstein, 1973, 1978, 1982). La hipótesis filogenética más parsimoniosa puede explicar las similitudes como sinapomorfías, es decir, como similitudes derivadas en varios grupos como resultado de herencia a partir de un ancestro común más reciente. La explicación alternativa menos parsimoniosa sería considerar tales similitudes como homoplasias, es decir, como similitudes de orígenes separados en cada grupo e independientes genealógicamente. Las hipótesis filogenéticas más parsimoniosas son las de menor contenido de proposiciones de origen múltiple (homoplasia). Sin embargo, el uso de parsimonia inferencial no presupone la visión ontológica que la homoplasia es rara (Farris, 1983; Sober, 1983a).

Las similitudes de origen múltiple no son informativas taxonómicamente y por lo tanto son evidencia engañosa (homoplasia). Pero distinguir este tipo de similitudes entre las que sí son evidencia confiable es un problema para cualquier método de inferencia filogenética (Estabrook, 1972; Felsenstein, 1983). El uso de parsimonia supone que todas las similitudes en principio son evidencia potencial de homología (origen común). Sin embargo, la validez de las proposiciones sobre homología y homoplasia se examina críticamente en relación a la congruencia entre evidencia. La congruencia de homologías potenciales en el cladograma más parsimonioso es la base para refutar ciertas proposiciones iniciales de homología y proponer entonces tales similitudes como proposiciones de homoplasia. Sólo en la hipótesis filogenética más parsimoniosa se pueden salvar la mayoría de hipótesis iniciales sobre homología y minimizar las re-interpretaciones de algunas similitudes como evidencia conflictiva. La selección de cuáles caracteres son inferencias confiables se basa entonces en el principio de parsimonia para sopesar si las interpretaciones *a priori* sobre homología potencial se mantienen o si se refutan. Pero esto no presupone la ontología de que los caracteres interpretados como evidencia conflictiva u homoplasia son raros. Paradójicamente, las hipótesis filogenéticas más parsimoniosas pueden documentar que la homoplasia no es rara (Farris, 1983; Sanderson y Donoghue, 1989; Sanderson, 1991; Wilkinson, 1991).

Otra confusión en torno al uso de parsimonia inferencial es la de calificar ciertos métodos para la construcción de árboles de longitud mínima como

métodos basados en el principio de parsimonia inferencial (Edwards y Cavalli-Sforza, 1964; Felsenstein, 1982; Nei *et al.*, 1983). Por ejemplo, Felsenstein (1982, 1983) ha indicado que el problema de inferencia filogenética es seleccionar un método para encontrar árboles de longitud mínima y esto implica simplemente un problema matemático de encontrar árboles que conectan puntos en un espacio multidimensional. Desde este punto de vista, no importaría la naturaleza de la base para el cálculo de árboles de longitud mínima. Es decir, estos cálculos podrían hacerse a partir de una matriz de taxa *versus* taxa usando los valores de similitud o distancia fenética entre cada par de taxa dada por todos los caracteres. Sin embargo, parsimonia inferencial no es simplemente disminuir la longitud total de un árbol (Farris, 1983; Mickevich, 1983). La confusión conceptual radica en la correspondencia metodológica que existe entre reducir el número de proposiciones de homología y homoplasia en hipótesis parsimoniosas y reducir la longitud de los árboles filogenéticos.

Ciertamente, minimizar el contenido de proposiciones de homología y homoplasia equivale a minimizar el número de pasos o transiciones entre estados de los caracteres (parsimonia metodológica). A su vez, el número de pasos entre estados contabilizados en todas las ramas que conectan taxa es equivalente a la noción de la longitud del árbol que incorpora tales taxa. Esta conexión entre parsimonia como método de inferencia y parsimonia como algoritmo para el cálculo de la longitud mínima de redes o árboles (Farris, 1983) ha generado la confusión de suponer equivocadamente que todo método que disminuye la longitud de una red o árbol es un método de inferencia parsimonioso (Felsenstein, 1982, 1983). Varios de estos métodos son parsimoniosos en el sentido de que minimizan una medida de distancia o un estadístico, pero no lo son en el sentido inferencial. Parsimonia inferencial es un mecanismo lógico para elegir entre hipótesis alternativas (Farris, 1983; Mickevich, 1983; Sober, 1983a).

## Conclusiones

La inferencia de eventos históricos como la filogenia de la vida es difícil. Sin embargo, esto no es justificación para no intentar la reconstrucción de eventos genealógicos como base para la clasificación de la biodiversidad. La posición ontológica del enfoque feneticista es que sencillamente las inferencias filogenéticas no son posibles y por lo tanto no deben ser la base para la clasificación, y que no es científico basar la clasificación en lo que no es posible verificar (Sneath, 1983). En contraste, la filosofía de los dos

enfoques históricos (evolutivo y cladista) propone que sí es posible inferir homologías y grupos taxonómicos que reflejen historia filogenética común.

El problema de seleccionar cuáles son los caracteres informativos para la reconstrucción de filogenias y para la clasificación de un grupo de individuos requiere de criterios calificadores de las inferencias sobre homología potencial. En el enfoque evolutivo no se ha propuesto un método crítico para evaluar tales inferencias. Los criterios para la validación de homologías se basan en nociones convencionales sobre la importancia evolutiva, reproductiva, adaptativa o funcional de los caracteres. Con estos criterios, la validación de inferencias se establece *a priori*. Este enfoque promueve la aceptación de inferencias sobre homología y no-homología por razón de autoridad o consenso. La aplicación de estos criterios elimina la posibilidad de un examen riguroso de cada una de las inferencias sobre homología y no-homología potencialmente superfluas. Los problemas derivados de un sistema no explícito de análisis de caracteres, y no abierto al examen de inferencias sobre homologías inutiliza este enfoque evolutivo o gradista para la clasificación biológica.

En el enfoque cladista, el criterio para la validación de homologías es el principio de parsimonia inferencial. Este principio permite un examen riguroso de cada una de las inferencias iniciales sobre homología. Los métodos cladísticos permiten interpretar parsimoniosamente ciertas similitudes especiales como sinapomorfías y re-interpretar otras similitudes como homoplasia. Con el criterio de parsimonia, la validación de inferencias se establece por la congruencia de hipótesis de homología. Se eliminan el mínimo de inferencias iniciales de homología que son incongruentes y se postulan *a posteriori* como homoplasia, es decir, tales caracteres se reinterpretan como similitudes no informativas de historia genealógica común.

La posición del enfoque cladista es que los grupos taxonómicos deben reconocerse por la historia genealógica común de los elementos incluidos. Por tanto, las inferencias sobre homologías, grupos monofiléticos y relaciones filogenéticas deben ser la base para la clasificación biológica. Las inferencias filogenéticas derivadas de estudios cladísticos son robustas como hipótesis científicas debido a que no sólo son formal y explícitamente comunicadas, sino que además su validez se puede examinar o refutar críticamente. Sólo a través del proceso continuo de conjeturar y refutar se puede aceptar tentativamente lo que es inferencia filogenética científica y confiable. Sin conocimiento de la verdadera filogenia y de la historia de evolución de caracteres, las inferencias justificadas como las más parsimoniosas son las que pueden



aceptarse tentativamente como hipótesis válidas de filogenia.

Mediante el uso apropiado de los métodos cladísticos se promueve entonces una actitud permanente de evaluación crítica de inferencias filogenéticas. Transfiriendo las ideas de Harper (1990) sobre las consecuencias de promover una actitud crítica en la educación de la ciencia, también se puede anticipar que la expansión de esta actitud crítica en la investigación sistemática en Hispanoamérica puede traer controversias adicionales a las que son usuales en la sistemática actual. Esta actitud crítica incluso es posible que amenace la estabilidad de ciertos prejuicios, por ejemplo: sobre el tipo de investigación taxonómica que es posible hacer en nuestro medio, sobre el mérito académico relativo de los estudios sistemáticos y sobre el *status* de autoridad académica de algunos taxónomos. No obstante, si se quiere evitar el positivismo y convencionalismo, y si se quiere avanzar hacia una sistemática moderna en Hispanoamérica, entonces tenemos que encarar estas posibles controversias. Sólo el proceso iterativo de inferir y refutar mediante el principio de parsimonia promovido por los métodos cladísticos traerá una revitalización y reconocimiento de la sistemática en Hispanoamérica como ciencia.

### Agradecimientos

Las revisiones de Dolores González, Teresa Mejía, Nisao Ogata y Victoria Sosa (Sistemática Vegetal, Instituto de Ecología) ayudaron en la preparación inicial de este manuscrito. Agradezco especialmente las sugerencias de los siguientes tres investigadores de la Universidad Nacional Autónoma de México: Alfredo Bueno, David Espinosa (ambos de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza) y Jorge Llorente (Museo de Zoología, Facultad de Ciencias). También expreso mi gratitud por los extensos comentarios y aclaraciones conceptuales de dos investigadores de la Universidad de Sao Paulo, Brasil: Nelson Papavero (Instituto de Estudios Avanzados) y Dalton de Souza (Facultad de Ciencias y Letras Riberão Preto). Finalmente agradezco las sugerencias y correcciones de dos revisores anónimos y de Ken Oyama, Editor de este Boletín. El presente trabajo se elaboró gracias al apoyo económico del Instituto de Ecología, A. C. mediante la cuenta 902-14.

### Literatura citada

Abbott LA, Bisby FA, Rogers DJ. 1985. *Taxonomic analysis in Biology: Computers, models and databases*. Columbia University Press, New York.

- Angeles PA. 1981. *Dictionary of philosophy*. Barnes & Noble, New York.
- Ashlock PD. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. *Systematic Zoology* 28:441-450.
- Baudouin J. 1991. *Karl Popper*. Colección: ¿Qué sé? La orientación del pensamiento de la modernidad. Publicaciones Cruz, S. A., México.
- Beatty J. and Fink W.L. 1979. Review of "Simplicity" by Elliot Sober. *Systematic Zoology* 28:643-651.
- Bock W.J. 1974. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Systematic Zoology* 22:375-392.
- Bock W.J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification. in Hecht M.K., Goody P.C. and Hecht B.M. Eds. *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Press, New York. pp. 851-895.
- Brady R.H. 1983. Parsimony, hierarchy, and biological implications. En: Platnick N.I. and Funk V.A. Eds. *Advances in Cladistics*, vol. 2. Columbia University Press, New York. pp. 49-60.
- Bunge M. 1969. *La investigación científica*. Ediciones Ariel, Barcelona.
- Bunge M. 1989. *La ciencia, su método y su filosofía*. Siglo Veinte, Nueva Imagen, México, D. F.
- Camín J.H. and Sokal R.R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19:311-326.
- Cartmill M. 1981. Hypothesis testing and phylogeny reconstruction. *Zeitschrift Zoologische Systematik Evolutionsforsch* 19:73-96.
- Cavalli-Sforza L.L. and Edwards A.W. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *Evolution* 21:550-570.
- Colless DH. 1971. The phenogram as an estimate of phylogeny. *Systematic Zoology* 19:352-362.
- Cracraft J. 1983. The significance of phylogenetic classifications for systematic and evolutionary biology. En: Felsenstein J. Eds. *Numerical taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp. 1-17.
- Crisci J.V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *Journal of Theoretical Biology* 97:35-41.
- Cronquist A. 1987. A botanical critique of cladism. *Botanical Review* 53:1-52.
- De Luna E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* 33:63-79.
- Duncan T. 1984. Willy Hennig, character compatibility, Wagner parsimony, and the "Dendrogrammaceae" revisited. *Taxon* 33:698-704.
- Edwards A.W.F. and Cavalli-Sforza L.L. 1964. Reconstruction of evolutionary trees. En: Heywood V.H. and McNeill J. Eds. *Phenetic and phylogenetic classification*. Systematics Association, London. pp. 67-76.
- Eldredge N. and Cracraft J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York.

- Estabrook G.F. 1972. Cladistic methodology: a discussion of the theoretical basis for the induction of evolutionary history. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:427-456.
- Farris J.S. 1979. Naturalness, information, invariance, and the consequences of phenetic criteria. *Systematic Zoology* 29:360-381.
- Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick N.I. and Funk V.A. Eds. *Advances in Cladistics*. Columbia University Press, New York. pp. 7-36.
- Farris J.S. and Kluge A.G. 1986. Synapomorphy, parsimony, and evidence. *Taxon* 35:298-306.
- Felsenstein J. 1973. Maximum likelihood and minimum steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Systematic Zoology* 22:240-249.
- Felsenstein J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27:401-410.
- Felsenstein J. 1981. A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility. *Biological Journal of the Linnean Society* 16:183-196.
- Felsenstein J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. *Quarterly Review of Biology* 57:127-141.
- Felsenstein J. 1983. Parsimony in systematics: biological and statistical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:313-333.
- Felsenstein J. and Sober E. 1986. Parsimony and likelihood: An exchange. *Systematic Zoology* 35:617-626.
- Friday A.E. 1982. Parsimony, simplicity, and what actually happened. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74:329-335.
- Giere R.N. 1979. *Understanding scientific reasoning*. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Harper A.E. 1990. Critical evaluation - the only reliable road to knowledge. *BioScience* 40:46-47.
- Hull D.L. 1979. The limits of cladism. *Systematic Zoology* 28:416-440.
- Kluge A.G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. En: Duncan T. and Stuessy T.F. Eds. *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York. pp. 24-38.
- Llorente J. 1990. *La búsqueda del método natural*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Mayr E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? *Zeitschrift Zoologische Systematik Evolutionsforsch* 12:94-128.
- Mayr E. 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr E., Linsley E.G. and Usinger R.L. 1953. *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw Hill, New York.
- McNeill J. 1979. Purposeful phenetics. *Systematic Zoology* 28:465-482.
- Mickey M.F. 1983. Introduction (Parsimony). En: Platnick N.I. and Funk V.A. Eds. *Advances in Cladistics*. Columbia University Press, New York. pp. 3-5.
- Nei M., Tajima F. and Tateno Y. 1983. Accuracy of phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data. *Journal of Molecular Evolution* 19:153-170.
- Nelson G. 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Systematic Zoology* 19:373-384.
- Panchen A.L. 1982. The use of parsimony in testing phylogenetic hypothesis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 74:305-328.
- Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. En: Joysey K.A. and Friday A.E. Eds. *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press, London.
- Platnick N.I. and Gaffney E.S. 1978. Systematics and the Popperian paradigm. *Systematic Zoology* 27:381-388.
- Platt J.R. 1964. Strong inference. *Science* 146:347-353.
- Popper K.R. 1959. *The logic of scientific discovery*. Harper & Row, New York.
- Popper K.R. 1963. *Conjectures and refutations: The growth of scientific knowledge*. Harper & Row, New York.
- Reichenbach H. 1945. *Objetivos y métodos del conocimiento físico*. El Colegio de México, México, D. F.
- Reichenbach H. 1953. *La filosofía de la ciencia*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Reichenbach H. 1956. *The direction of time*. University of California Press, Berkeley.
- Rohlf F.J., Chang W.S., Sokal R.R. and Kim J. 1990. Accuracy of estimated phylogenies: effects of tree topology and evolutionary model. *Evolution* 44:1671-1684.
- Salmon W. 1984. *Scientific explanation and the causal structure of the world*. Princeton University Press, Princeton.
- Sanderson M.J. 1991. In search of homoplastic tendencies: Statistical inference of topological patterns in homoplasy. *Evolution* 45:351-358.
- Sanderson M.J. and Donoghue M.J. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution* 43:1781-1795.
- Serrano J.A. 1990. *Filosofía de la ciencia*. Editorial Trillas, Mexico, D. F.
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- Sneath P.H.A. 1983. Philosophy and method in biological classification. En: Felsenstein J. Eds. *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp 22-37.
- Sneath P.H.A. and Sokal R.R. 1973. *Numerical Taxonomy; the principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Sober E. 1975. *Simplicity*. Clarendon Press, Oxford.
- Sober E. 1983a. Parsimony in systematics: philosophical issues. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:335-357.
- Sober E. 1983b. Parsimony methods in systematics. En: Platnick N.I. and Funk V.A. Eds. *Advances in cladistics*. Columbia University Press, New York. pp. 37-47.
- Sober E. 1984. Common cause explanation. *Philosophy of Science* 51:212-233.
- Sober E. 1988. *Reconstructing the past. Parsimony, evolution and inference*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge.

- Sokal R.R. 1983. The phenetics-cladistics controversy: a personal view. En: Felsenstein J. Eds. *Numerical Taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. pp. 38-41.
- Sokal R.R. 1986. Phenetic taxonomy: Theory and Methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:423-442.
- Sokal R.R. and Sneath P.H.A. 1963. *Principles of numerical taxonomy*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Stace C.A. 1989. *Plant taxonomy and biosystematics*. Edward Arnold, London.
- Stevens P.F. 1986. Evolutionary classifications in botany, 1960-1985. *Journal of the Arnold Arboretum* **67**:313-339.
- Stuessy, T.F. 1990. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press, New York.
- Villaseñor J.L. and Dávila P. 1992. *Breve introducción a la metodología cladística*, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Wiley E.O. 1975. Karl Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology* **24**:233-243.
- 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. and Funk V.A. 1991. *The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Lawrence.
- Wilkinson M. 1991. Homoplasy and parsimony analysis. *Systematic Zoology* **40**:105-109.