

SISTEMÁTICA Y MACROEVOLUCIÓN



Megaloceros

Megaloceros may be the largest deer ever to have lived. It belongs to the group called artiodactyla - hoofed mammals that usually have an even number of toes. Many also have horns or antlers. But few of these are as extraordinary as the ones you see here.

Generally, only male artiodactyla have antlers. In living deer, they are used during the mating season for wrestling with, or and attracting females, and then. This means that Megaloceros to immense orders every

Sistemática (systema= ordenamiento) "Estudio científico de las clases y diversidad de los organismos y de todas las relaciones entre ellos" (Simpson, 1961; Crisci, 1978).

Taxonomía (*taxis*= ordenamiento, *nomos*= ley). "Estudio teórico de la clasificación, incluyendo sus bases, principios, procedimientos y reglas" (Crisci & López Armengol, 1983).

Nomenclatura: Es una disciplina normativa, auxiliar de la taxonomía, encargada de dar los nombres (y las reglas correspondientes).

En la actualidad tienden a utilizarse como sinónimos ya que la clasificación debe reflejar la ancestralidad común.

Linneo

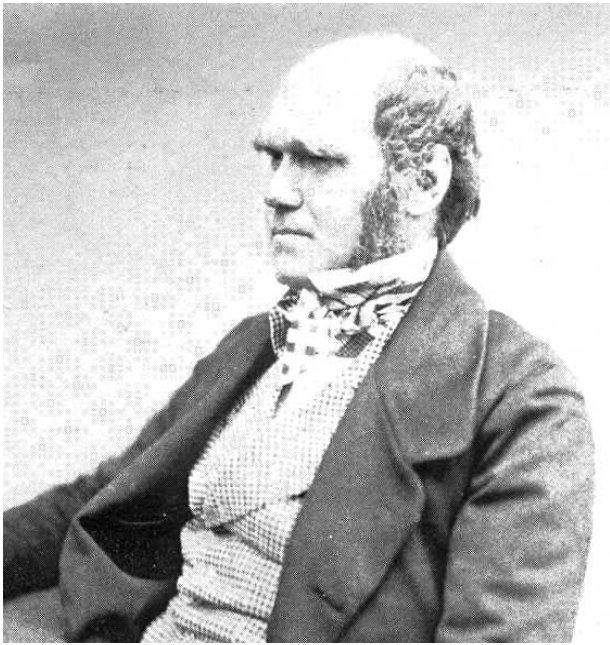
Sistema de clasificación jerárquico, con cuatro categorías: clase, orden, género y especie. Por debajo del nivel de especie reconocía variedades.

Publicó la obra “Systema naturae” (12 ediciones entre 1735-1768), que es un catálogo metódico de plantas, animales y minerales ordenados en grupos subordinados.

Propuso un sistema de nomenclatura científica universal, con una nomenclatura binominal para las especies.

La 10ª edición de “Systema naturae” (1758) se considera el punto de partida de la nomenclatura zoológica, y la obra “Species Plantarum”, el punto de partida de la nomenclatura botánica.





Darwin (1809 -1882)



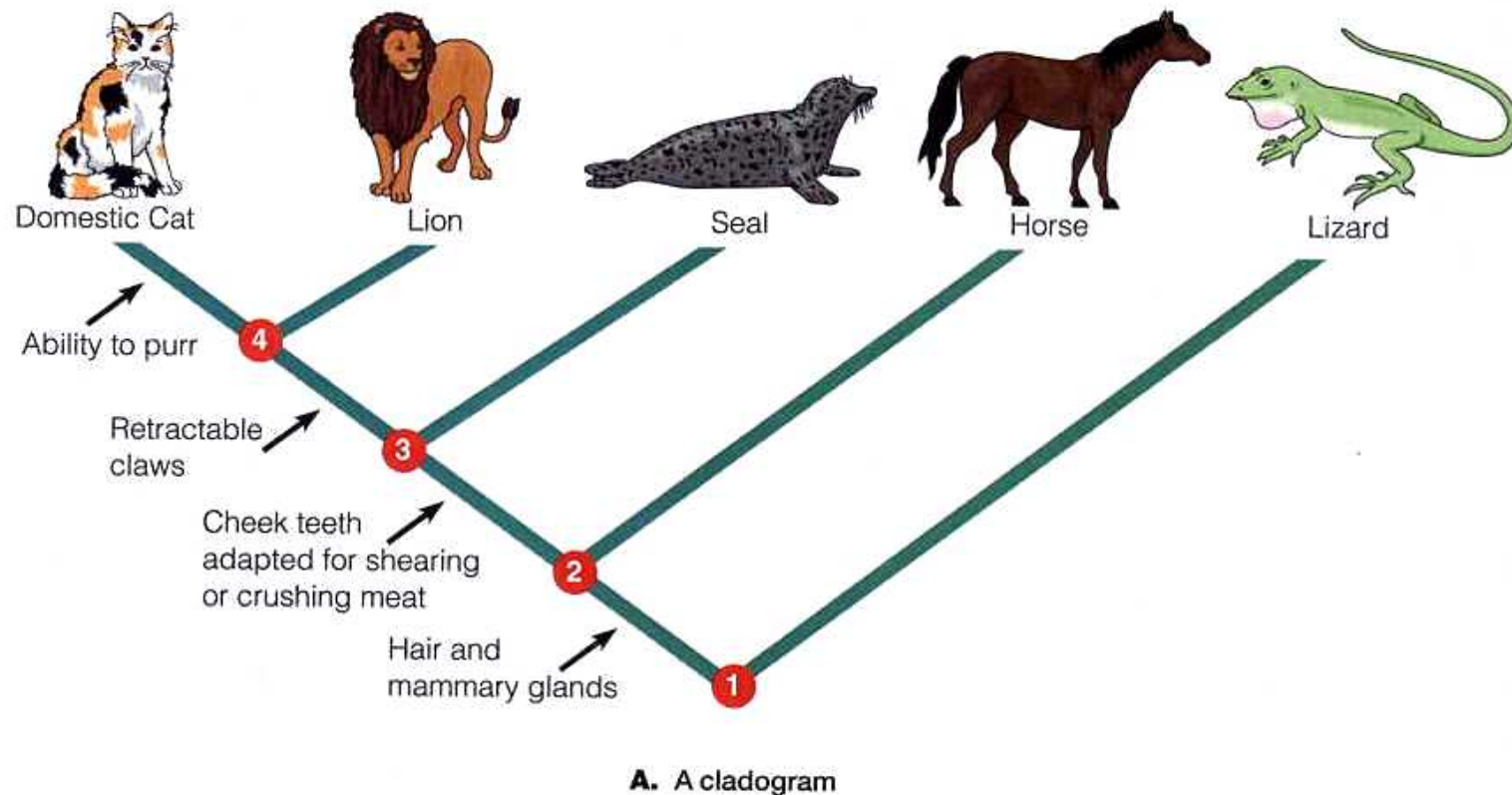
Wallace (1823-1913)

Teoría de evolución por Selección Natural

Darwin - Wallace

- 1) Gradualismo.
- 2) Selección Natural.
- 3) Comunidad de descendencia.
- 4) Extrapolacionismo.
- 5) Herencia mezclada.
- 6) Herencia de los caracteres adquiridos

Comunidad de descendencia: todos los seres vivos comparten ancestros comunes en el pasado. A partir de ellos han divergido evolutivamente. Cuando más reciente sea esa divergencia (es decir que compartan un ancestro común más cercano en el tiempo) mayor será la cantidad de características comunes que compartan 2 especies entre sí. Esto explica la distribución jerárquica del parecido entre las especies.



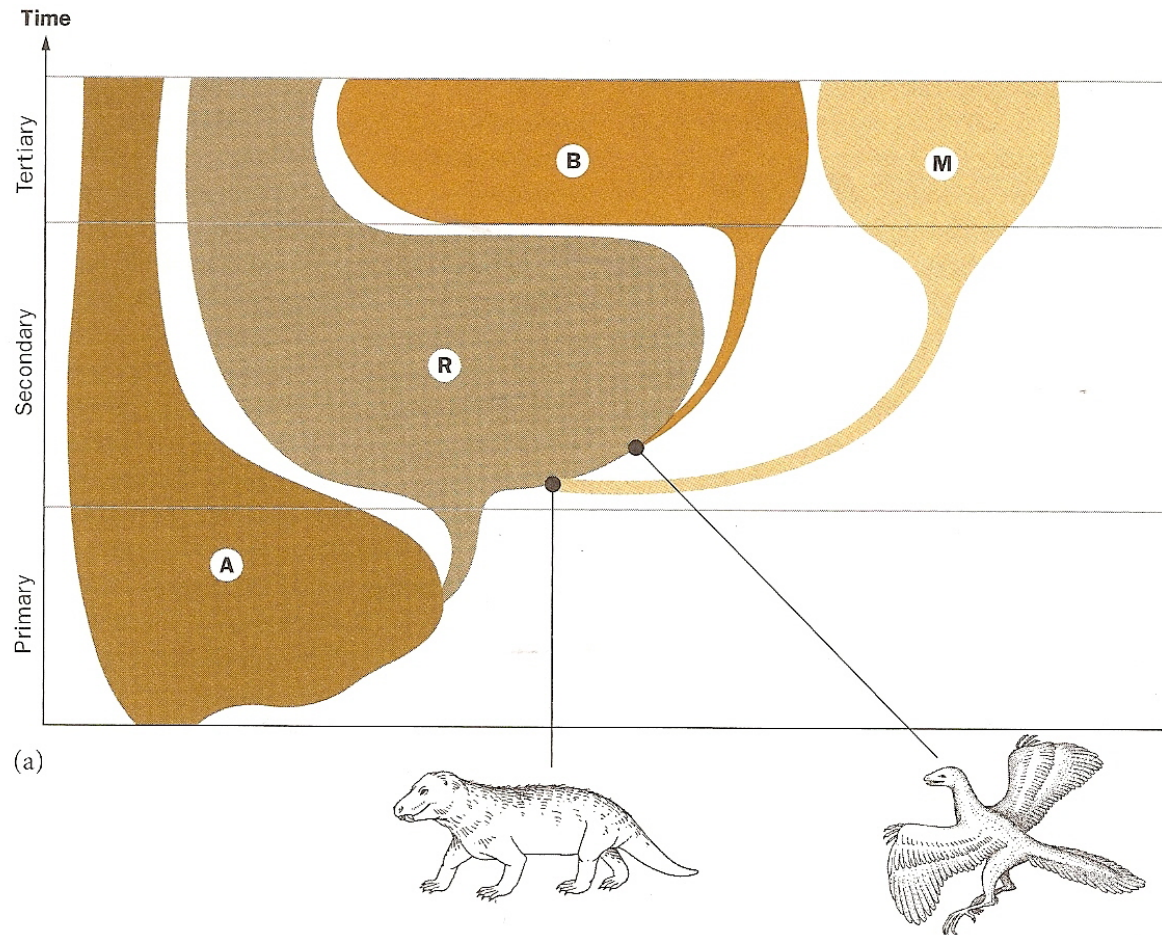
Darwin

Destacó la necesidad de que la clasificación de los organismos reflejara su filogenia.

Importante distinguir entre genealogía (quién desciende de quién) y filogenia (comunidad de descendencia o ancestralidad común).

Muchas veces ambas nociones han sido mezcladas. Ej.

“Branching bubbles (Alfred Romer).



Arboles:

Dendrogramas: es término neutro, sinónimo de árbol.

Cladograma: es un árbol construido en base a un análisis cladístico y expresa relaciones de ancestralidad común.

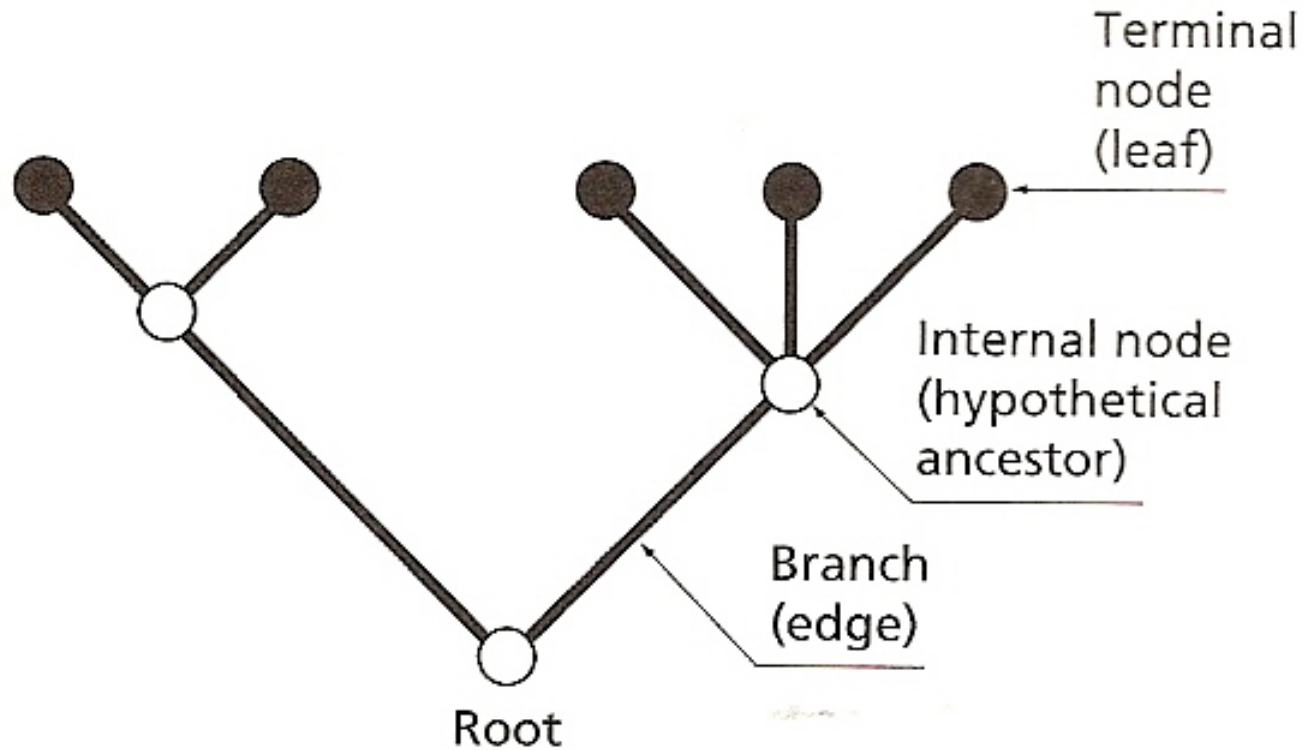
Fenograma: es un árbol contruido en base a las características fenéticas de los taxones.

Filogramas: es un cladograma cuyos largos de rama son proporcionales a la divergencia entre los taxones (número de cambios de estado de los caracteres).

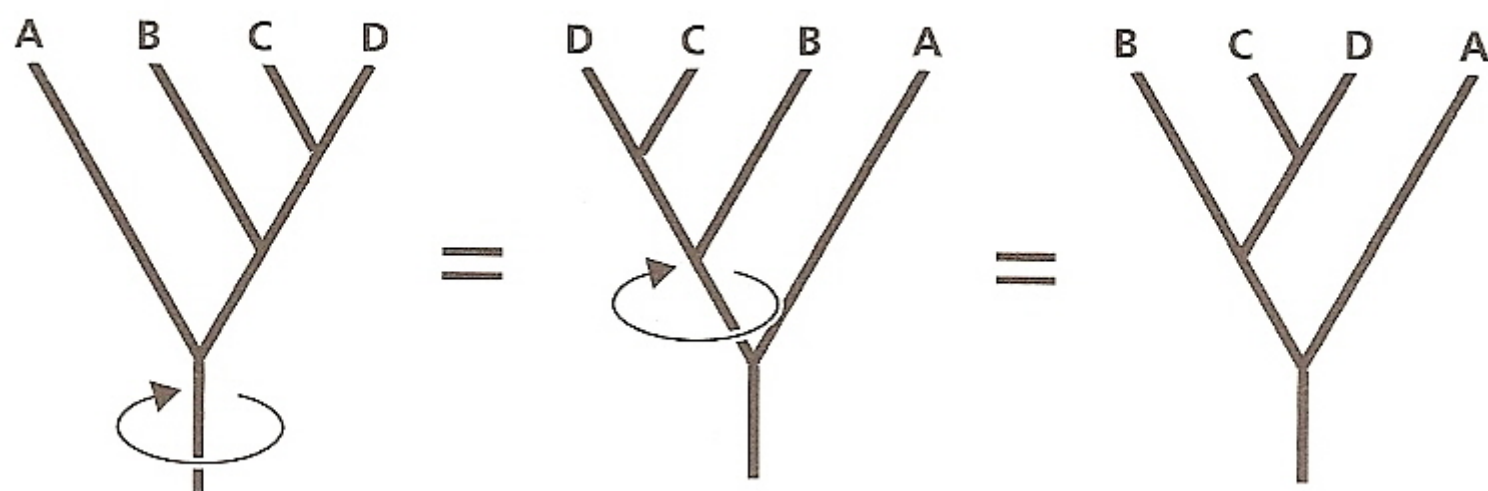
Filogenia: es un árbol que expresa las relaciones de ancestralidad común.

Arbol filogenético: es un diagrama ramificado en el cual están explícitas las relaciones genealógicas entre los taxa considerados.

Terminología de los cladogramas



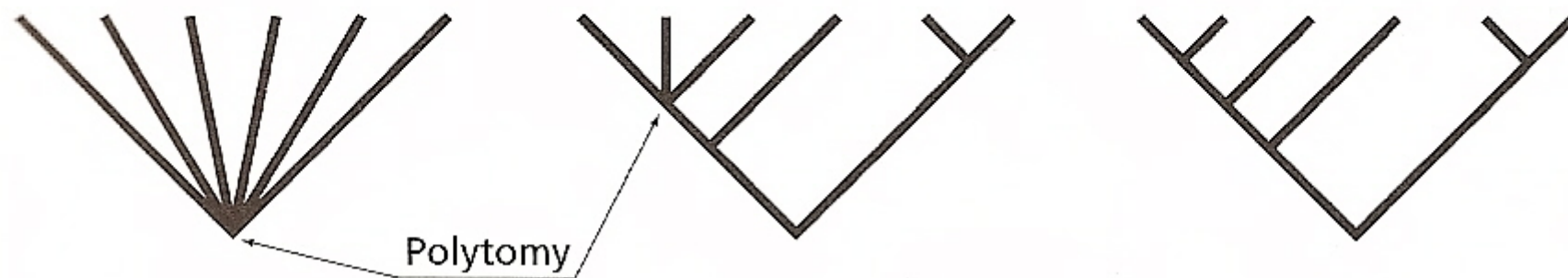
Muy importante recordar que aquí en los nodos sólo hay ancestros hipotéticos.



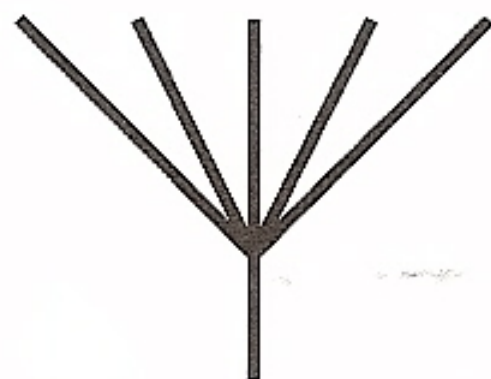
Star tree

Partially resolved

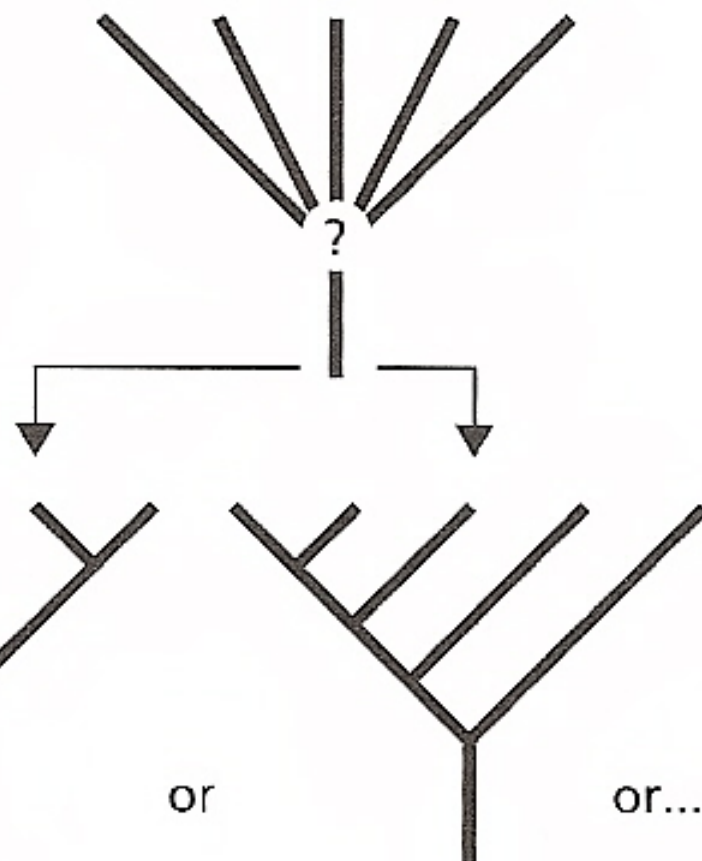
Fully resolved



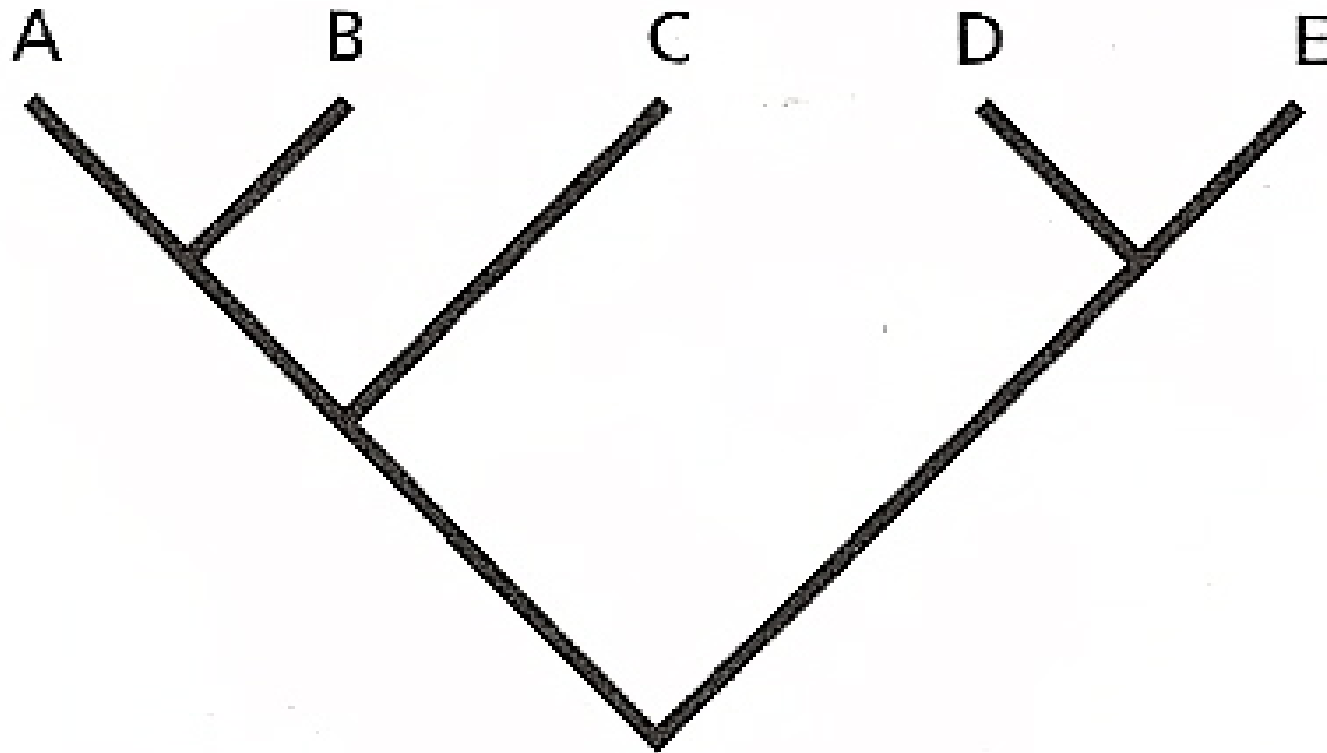
'Hard' polytomy
(simultaneous
divergence)



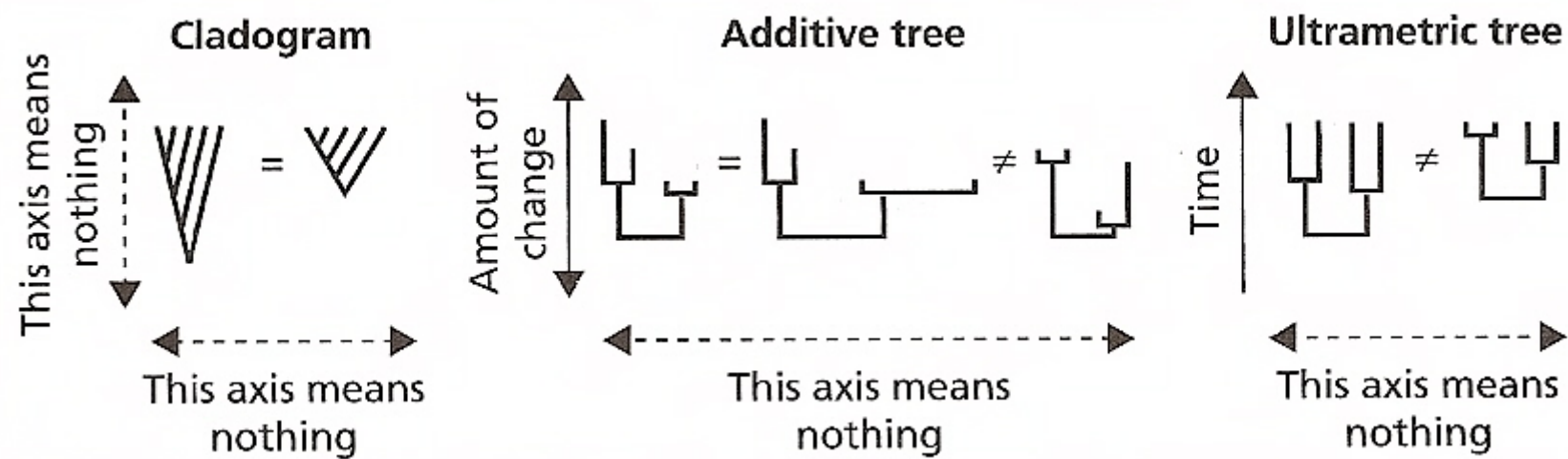
'Soft' polytomy
(uncertainty)



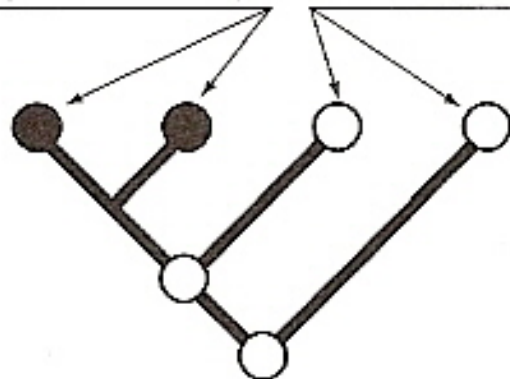
Notación parentética



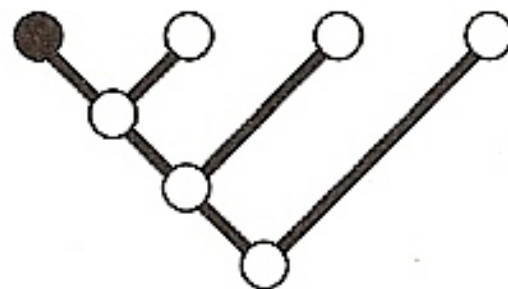
$((A,B),C),(D,E))$



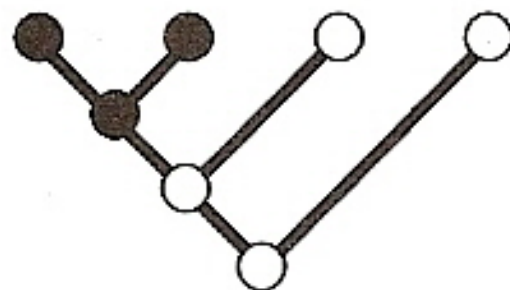
Apomorphy Plesiomorphy



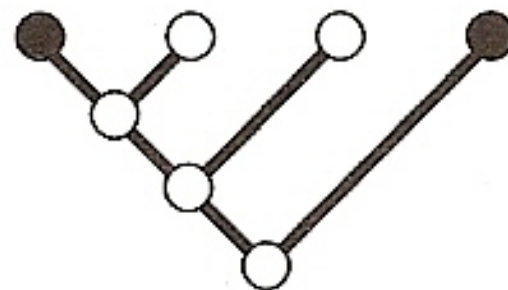
Autapomorphy

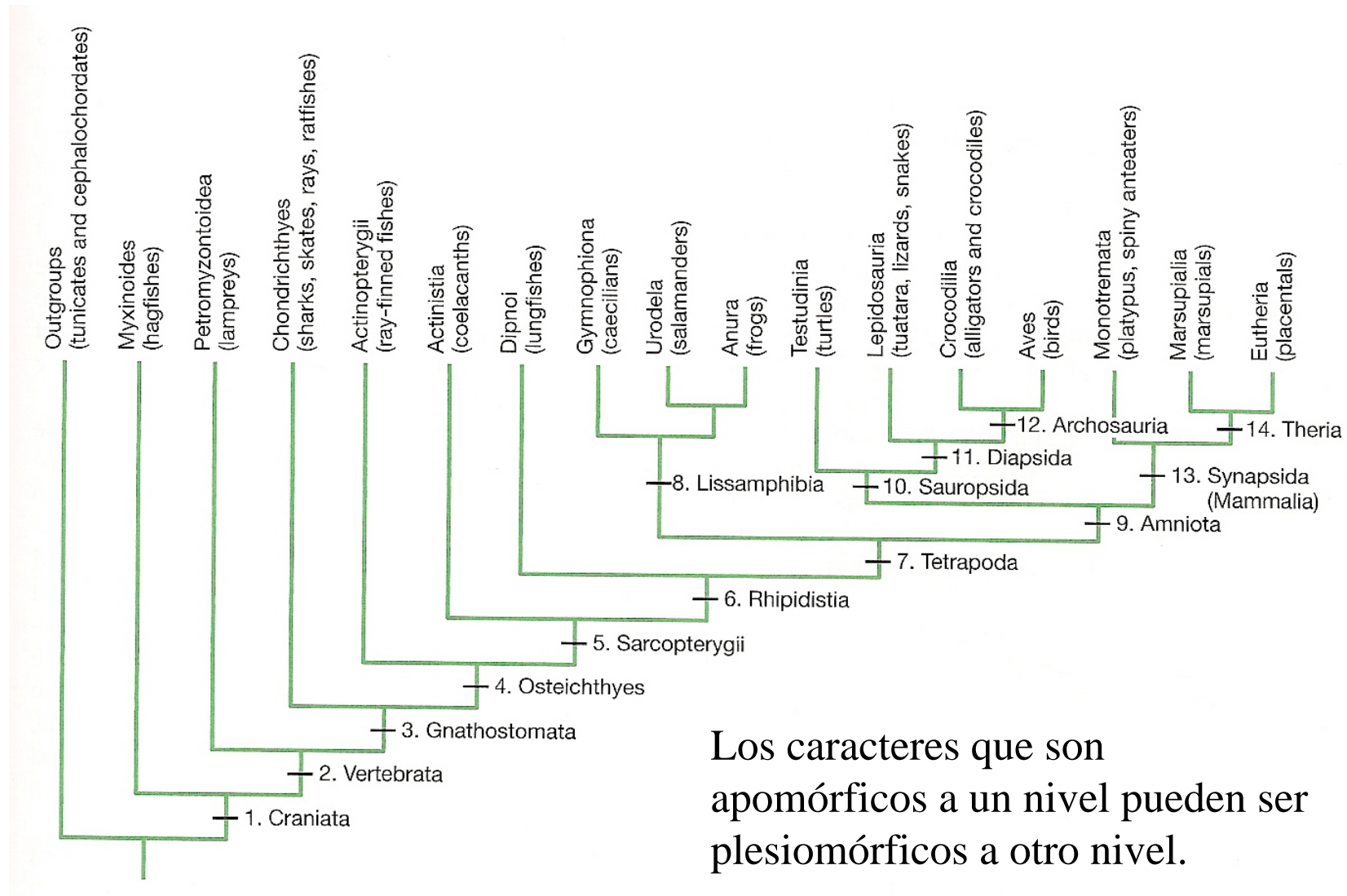


Synapomorphy



Homoplasy





Los caracteres que son apomórficos a un nivel pueden ser plesiomórficos a otro nivel.

1 presencia de cráneo, 2 vertebras, 3 mandíbulas y miembros pares, 4 pulmón o vejiga natatoria, 5 tipo de aleta y su soporte esquelético, 7 quiridio, 8 características de la piel y el oído interno, 9 corion, amnios y alantoides, 10 beta queratina, 11 dos fenestras temporales, 12 fenestra anteorbital, 13 fenestra temporal inferior, 14 molar tribosfénico



Owen (1804-1892)

Homología: similitud verdadera.

“the same organ...under every variety of form and function”

Homoplasia: similitud superficial.

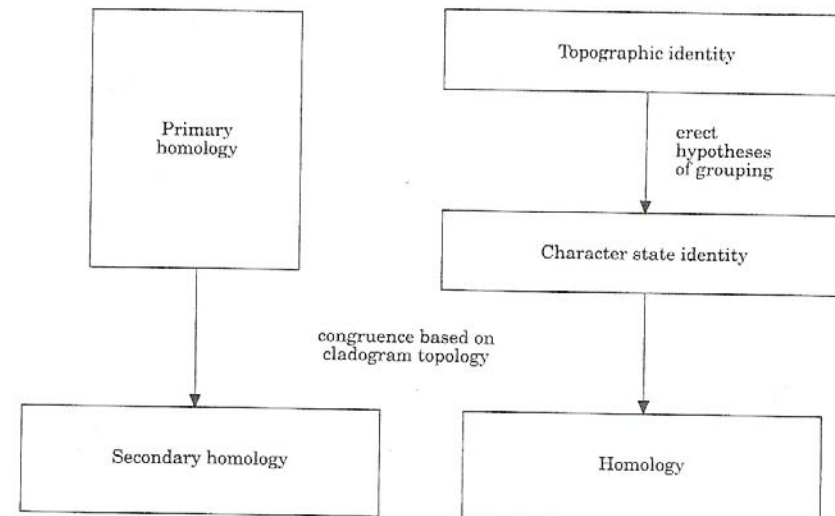
Criterios de Remane (1898-1976):

Posición (similitud de relaciones topograficas)

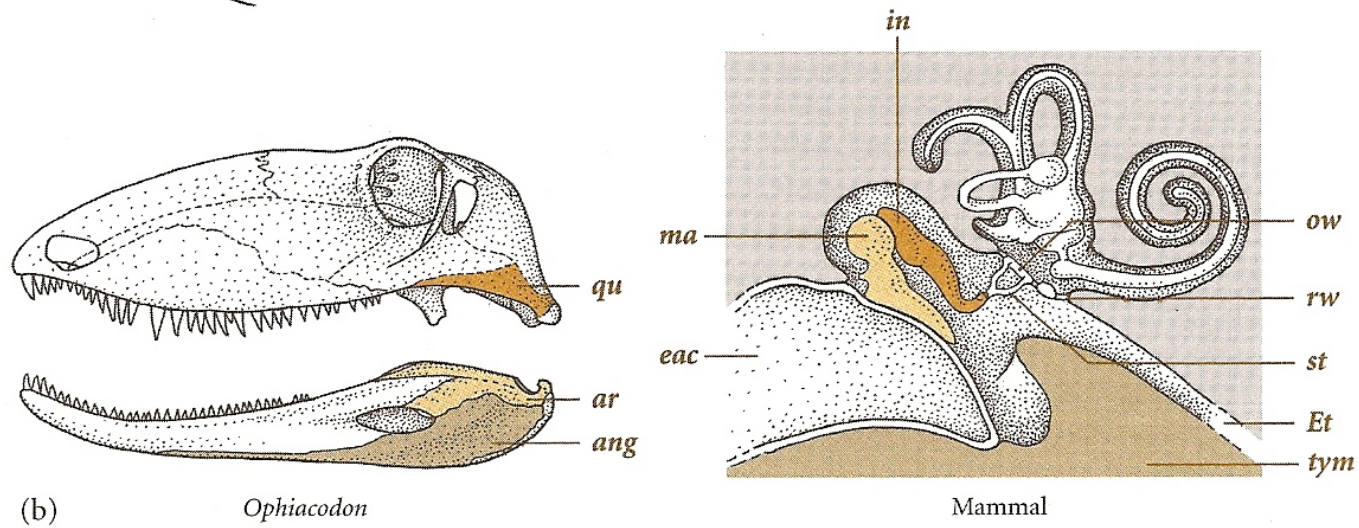
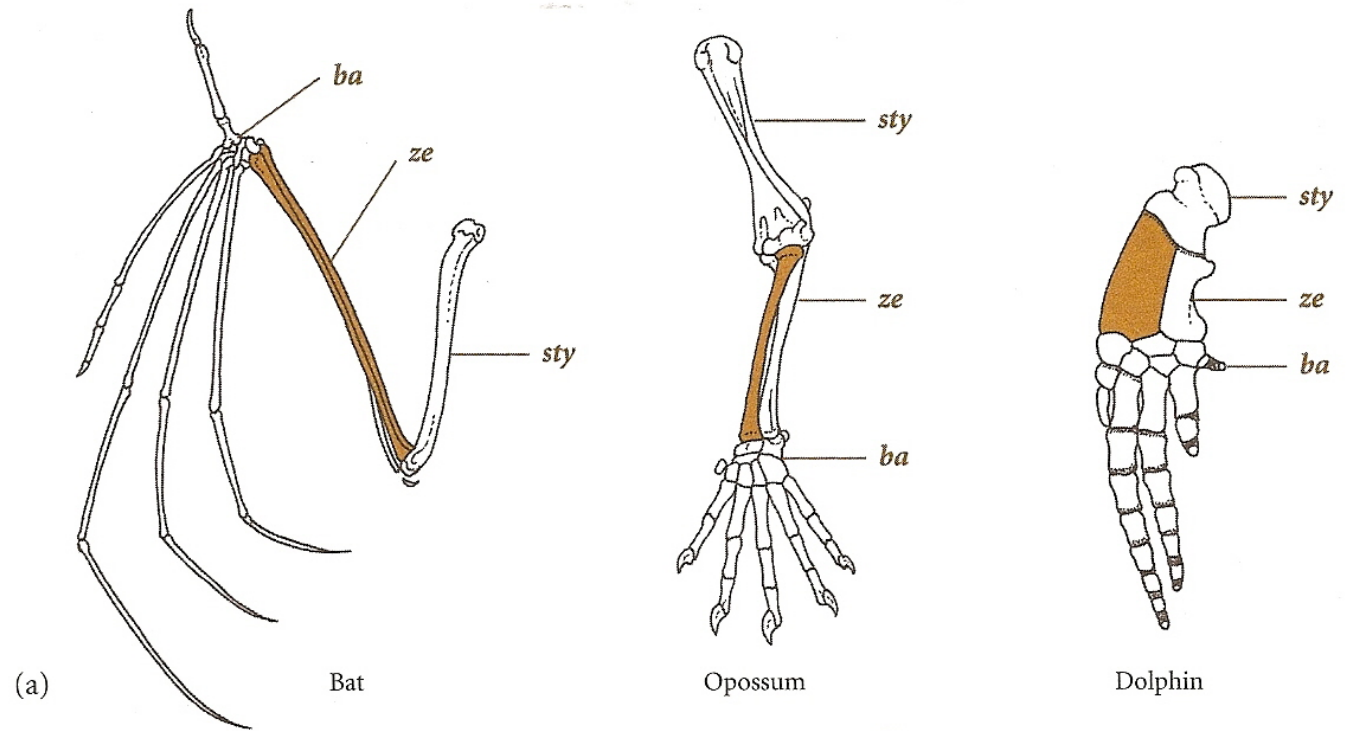
Similitud de estructura fina.

Conección a través de formas intermedias.

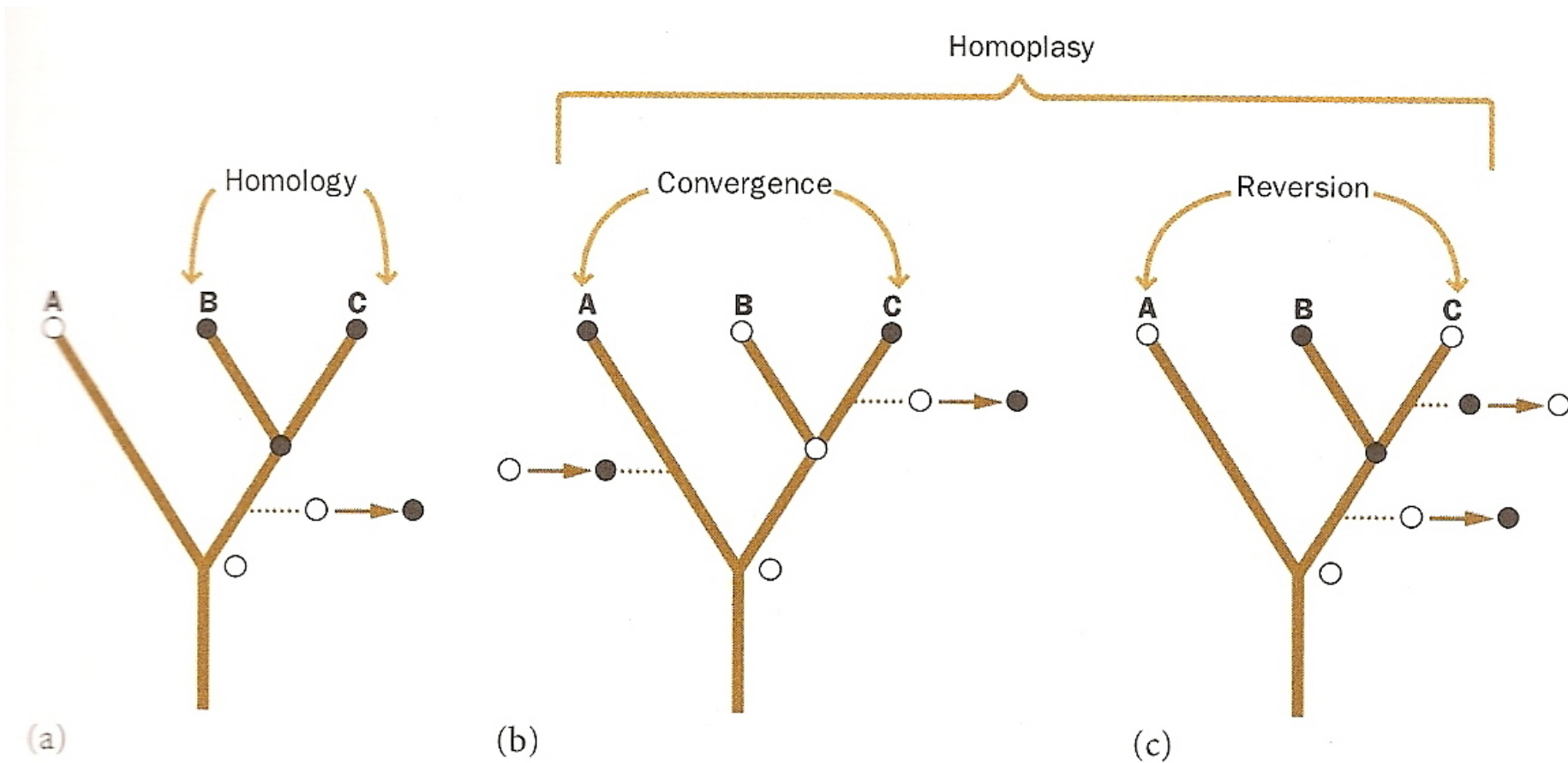
Pinna 1991 Brower & Schawaroch 1996



Ejemplos de caracteres homólogos



Homología, Homoplasia (Convergencia, paralelismo, reversión).

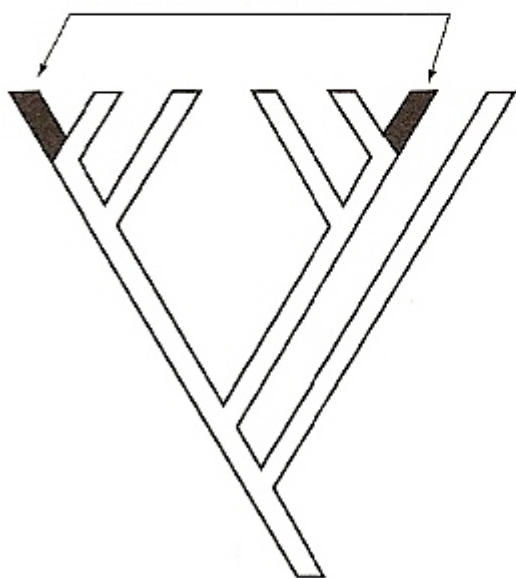


Una estructura es **Homóloga** cuando es heredado de un ancestro común.

Una estructura es **Homoplásica** cuando no es heredada de un ancestro común.

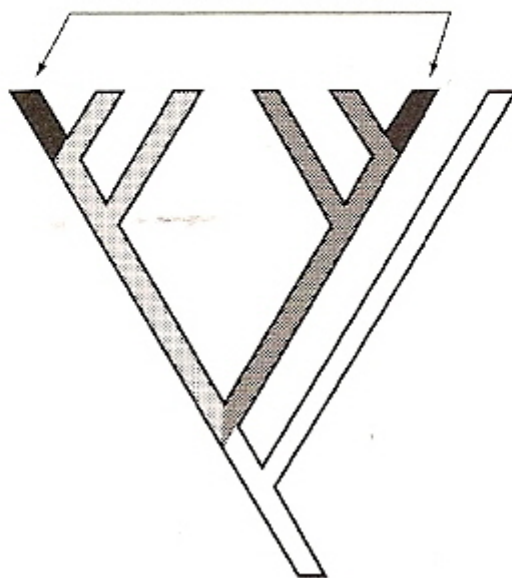
Parallel evolution

Independent evolution of
same feature from same
ancestral condition



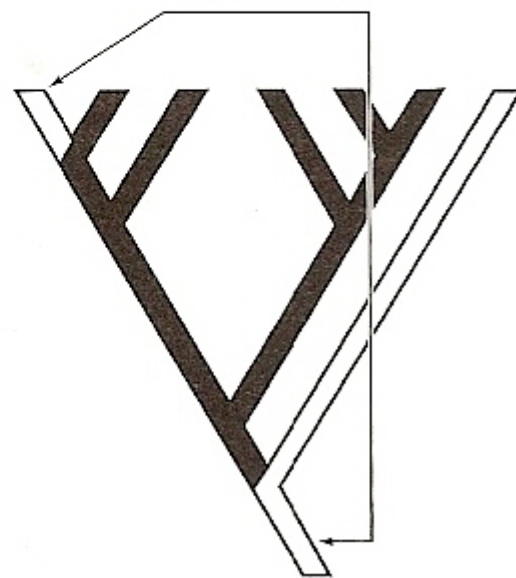
Convergent evolution

Independent evolution of
same feature from different
ancestral condition



Secondary loss

Reversion to
ancestral
condition

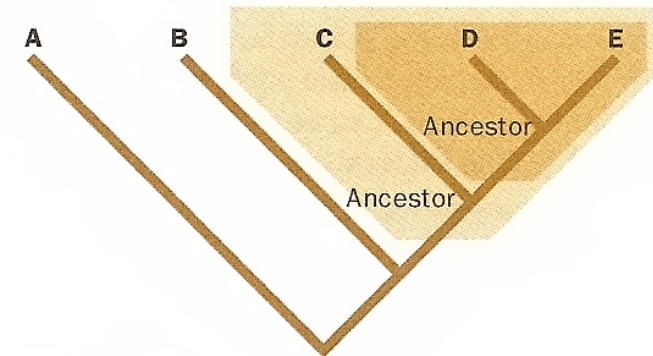


Tipos de grupos

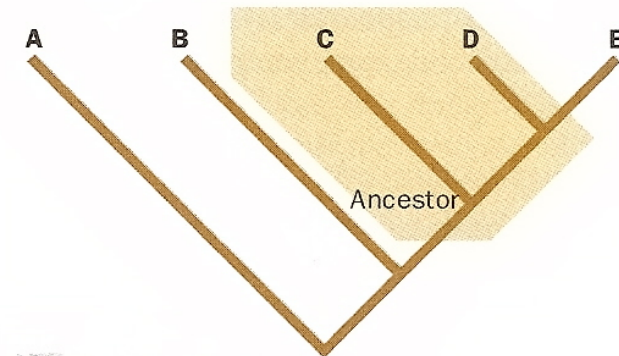
Monofiléticos: aquellos que contienen al ancestro en común mas reciente y todos sus descendientes.

Parafiléticos: aquellos que contienen al ancestro en común mas reciente, pero no a todos sus descendientes (= es lo que queda luego de que uno mas taxa fueron removidos de un grupo monofilético).

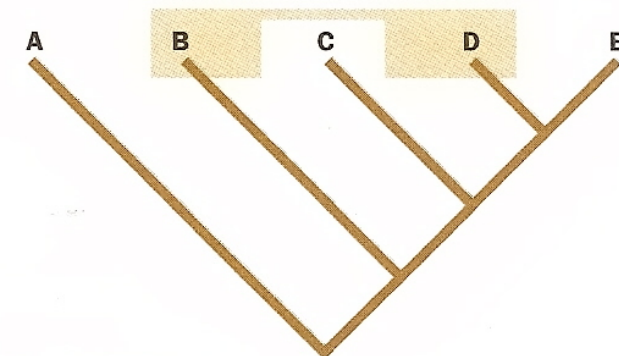
Polifiléticos: aquellos que agrupan taxa en base a convergencias o caracteres homoplásicos.



a. Monophyletic groups



b. Paraphyletic group



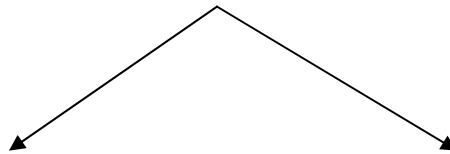
c. Polyphyletic group

Todas las clasificaciones se basan en el parecido para agrupar a los taxones. Pero dependiendo de que similitud utilicen podemos distinguir a las tres escuelas taxonómicas principales contemporáneas.

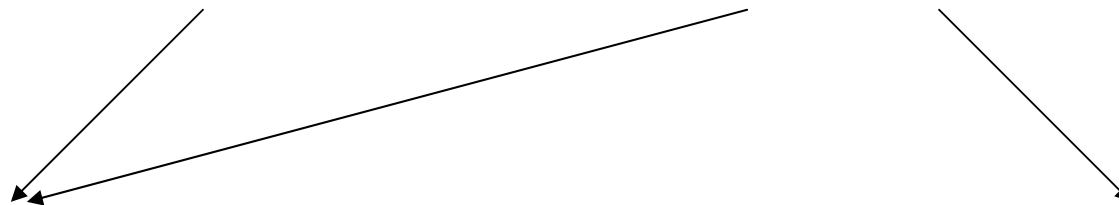
SISTEMATICA NUMÉRICA O FENETISMO



$\text{SIMILITUD TOTAL} = \text{SIM. HOMÓLOGA} + \text{SIM. HOMOPLASICA}$



$\text{SIM. ANCESTRAL} + \text{SIM. DERIVADA}$
PLESIOMORFIA SINAPOMORFIA



SISTEMATICA CLÁSICA

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA
O CLADISMO



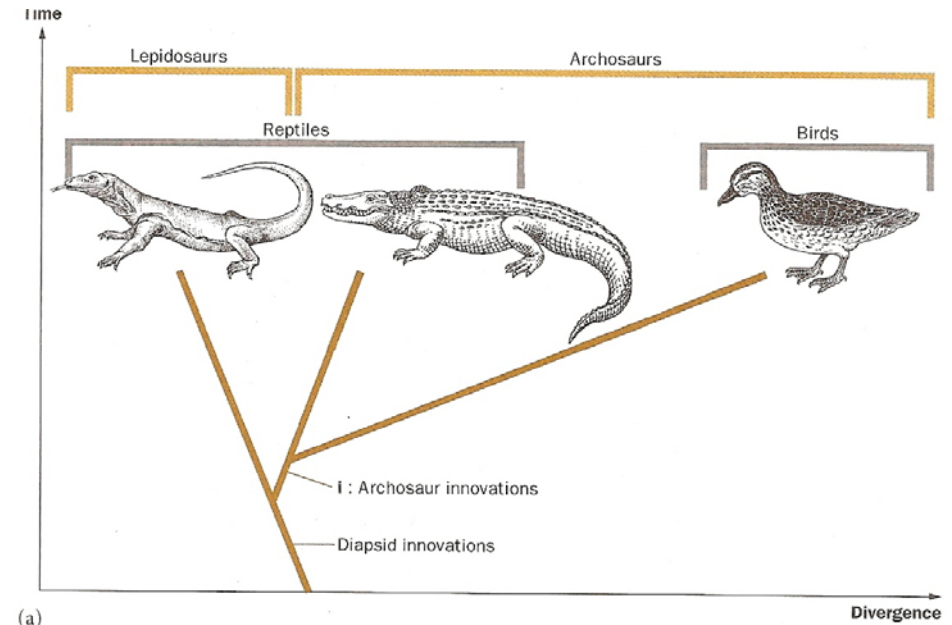
Los resultados de la aplicación de los diferentes enfoques sistemáticos son muy distintos.

La **sistemática clásica** utiliza además el concepto de grado.

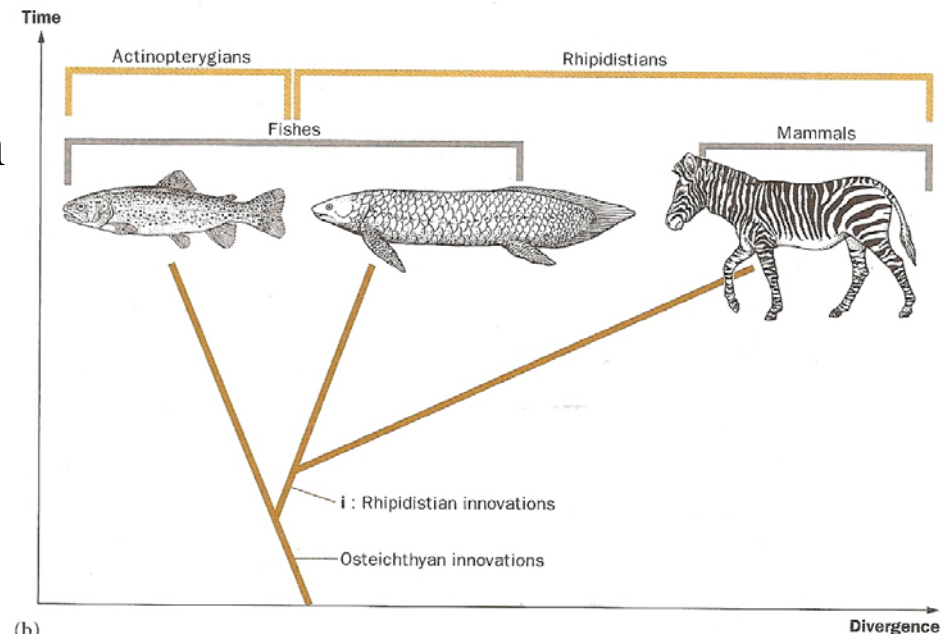
La utilización del parecido plesiomórfico y el concepto de grado la lleva a definir grupos parafiléticos.

Aplica los rangos taxonómicos en la clasificación de manera arbitraria y por lo tanto ésta no refleja la filogenia.

La clasificación debe reflejar no sólo la ancestralidad común sino también el grado, etc.



(a)



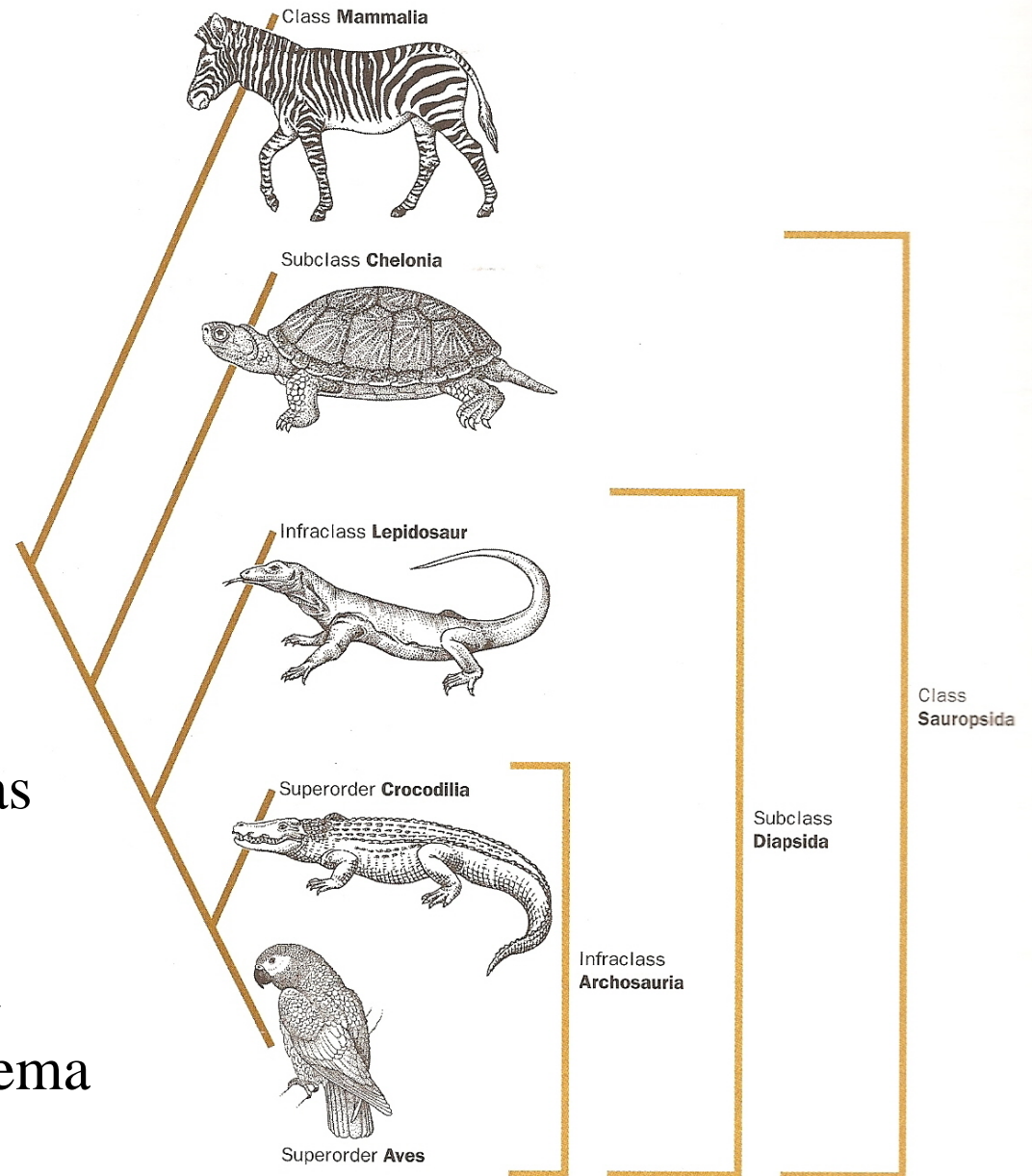
(b)

El **cladismo**, aplica el criterio de parsimonia (minimización de los cambios evolutivos).

El uso de los caracteres sinapomórficos garantiza la definición de grupos monofiléticos.

La clasificación cladística (secuenciación) refleja exactamente la filogenia de las especies.

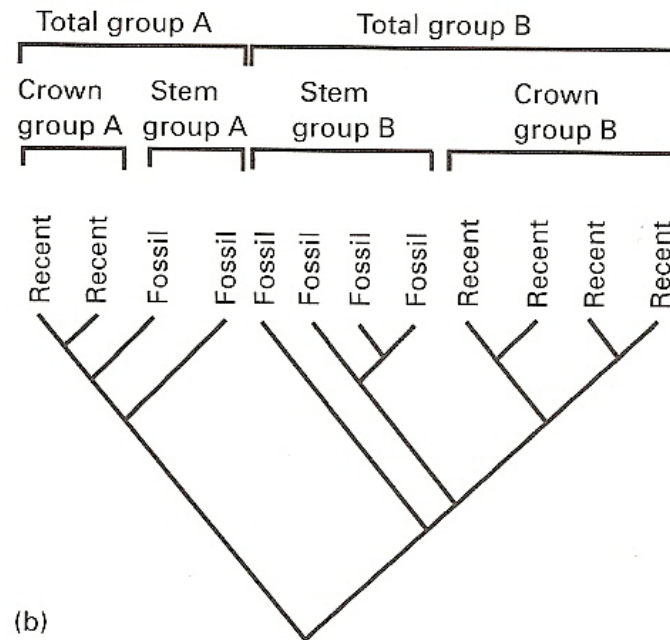
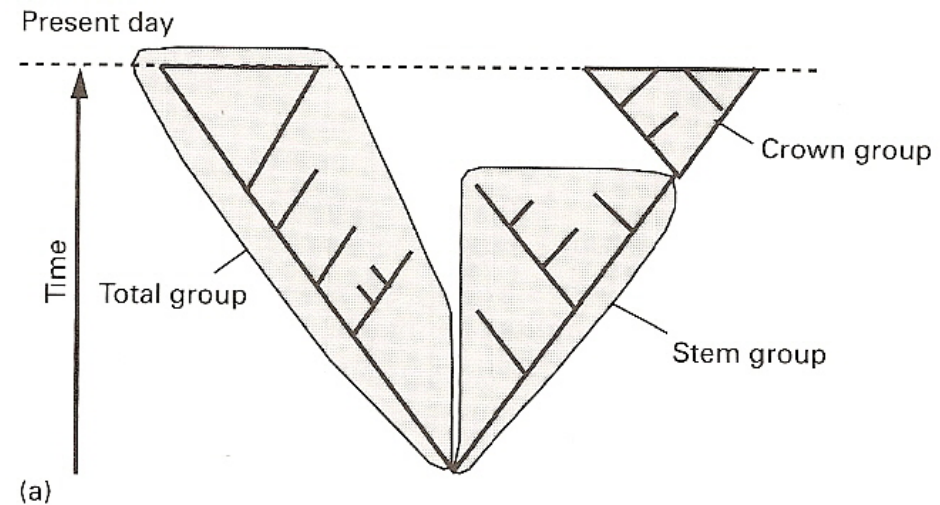
El rango taxonómico no tiene mayor importancia en un sistema de clasificación cladista.



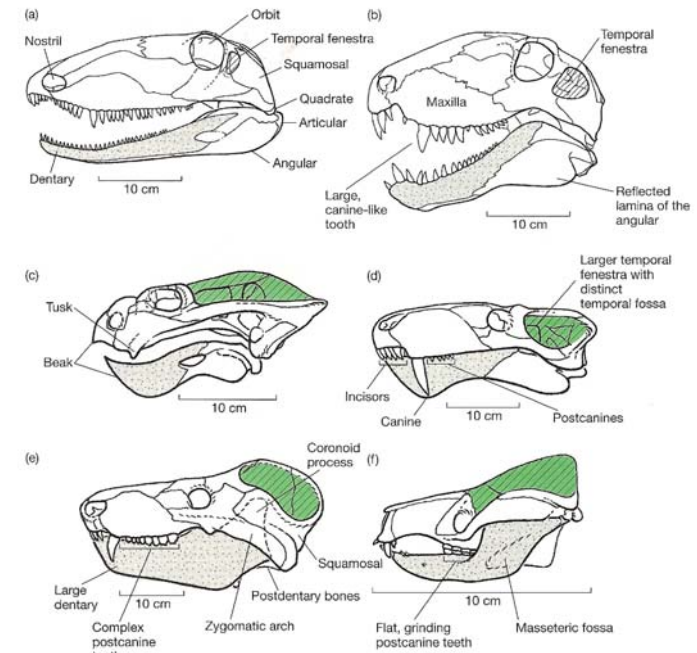
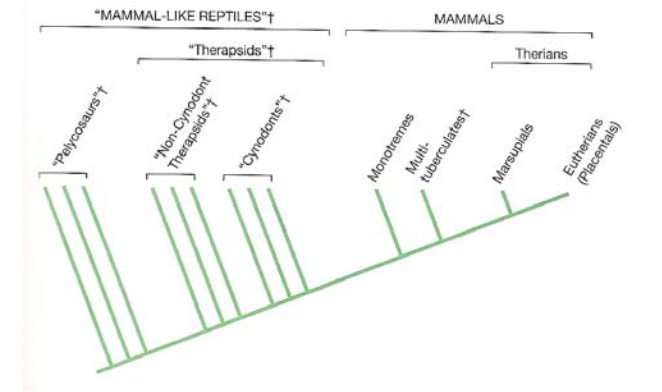
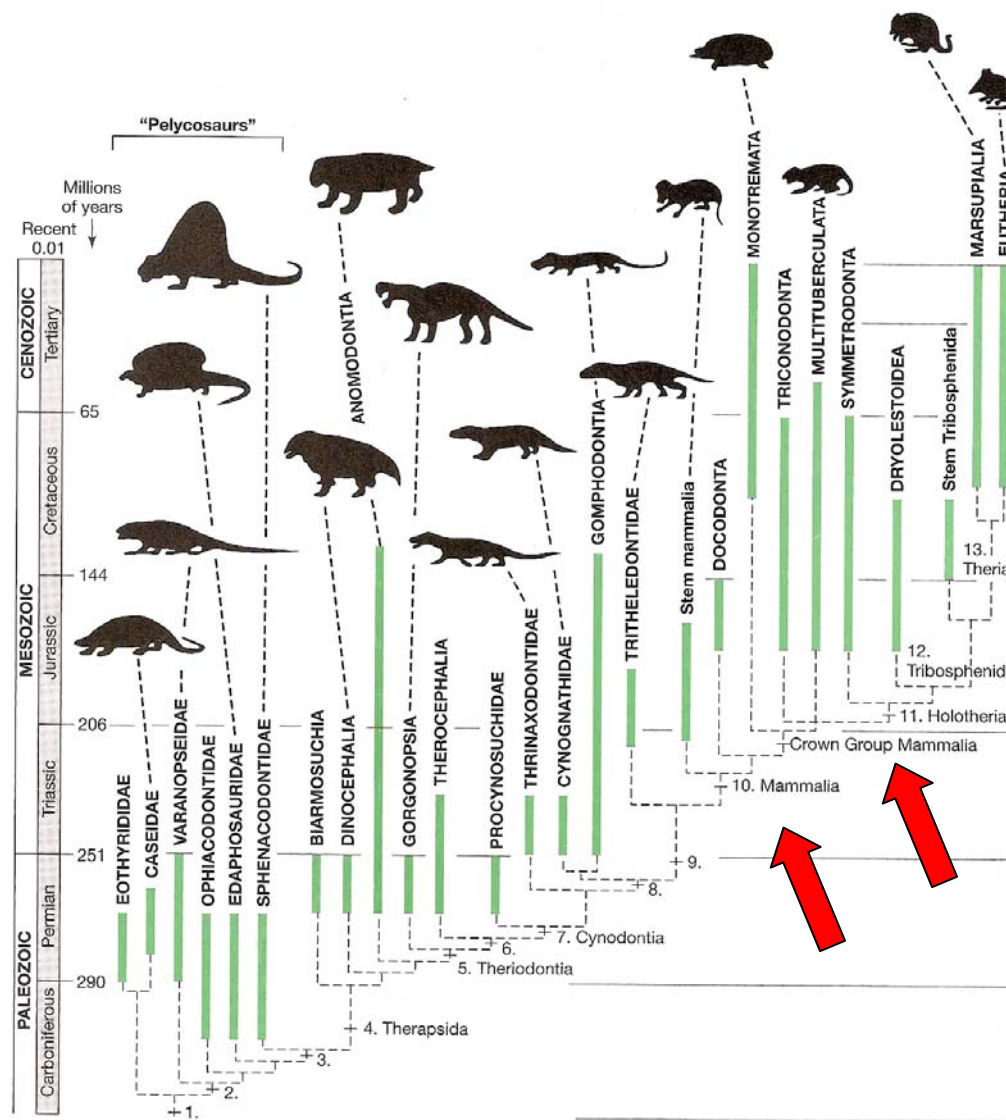
Los fósiles presentan un problema especial en la clasificación cladística.

Hennig (1969) y Jefferies (1979) formalizan una solución:

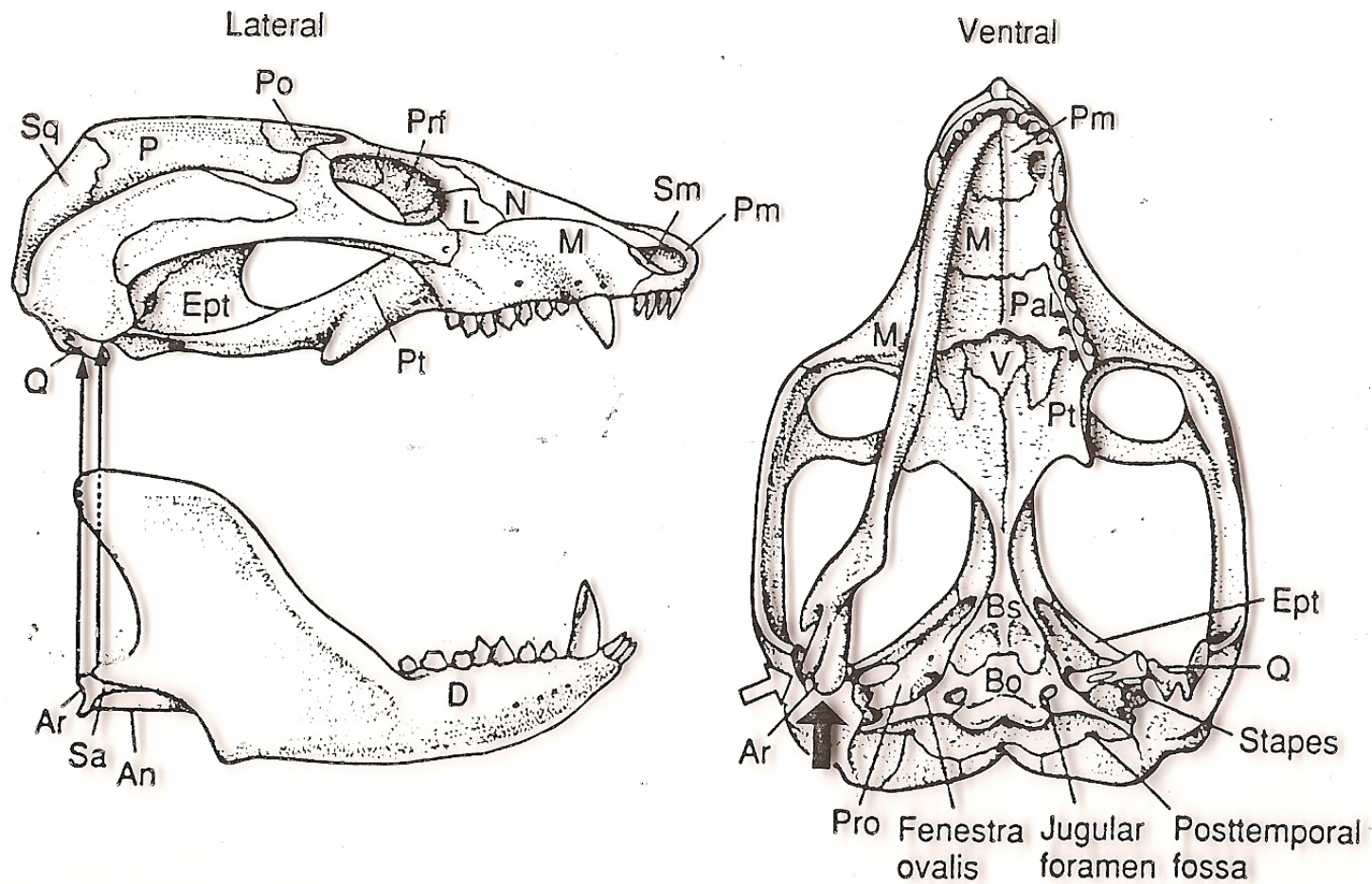
- 1) **Crown group:** es un grupo monofilético conformado por el ancestro común más reciente de las especies actuales y todos sus descendientes (incluyendo los fósiles).
- 2) **Stem Group:** es parafilético y está formado por todas las formas fósiles que están más cercanamente emparentadas al crown group que a otro grupo.
- 3) **Total Group:** es la suma del Crown y el Stem groups.



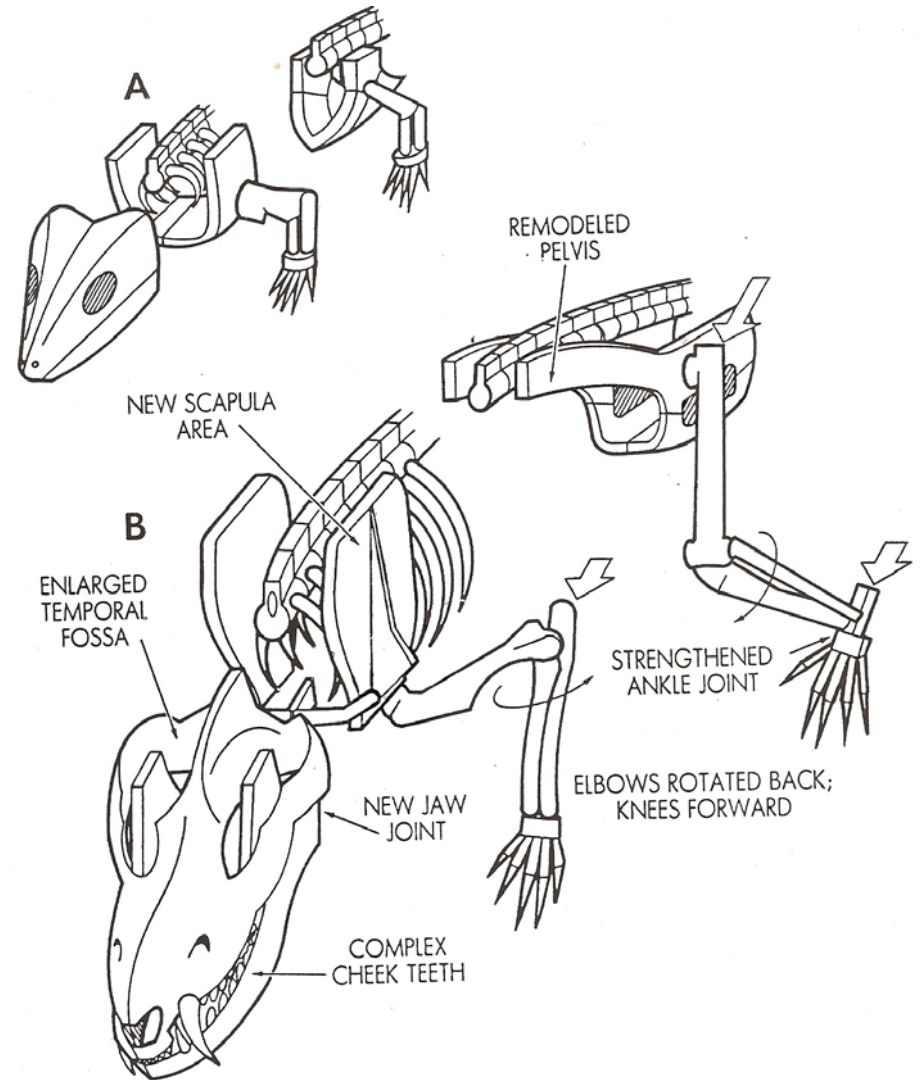
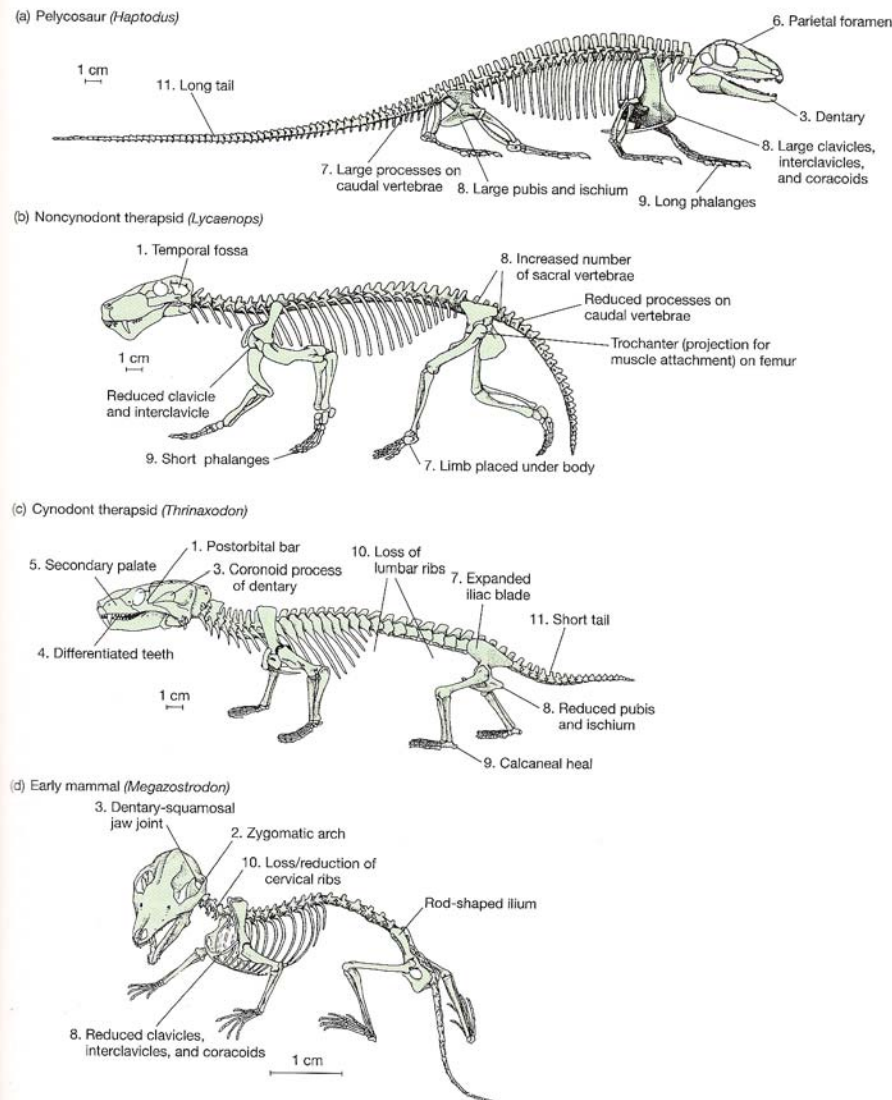
Ej. La definición de Mamífero



10. Mammalia: Articulaci3n Dentario Escamosal.

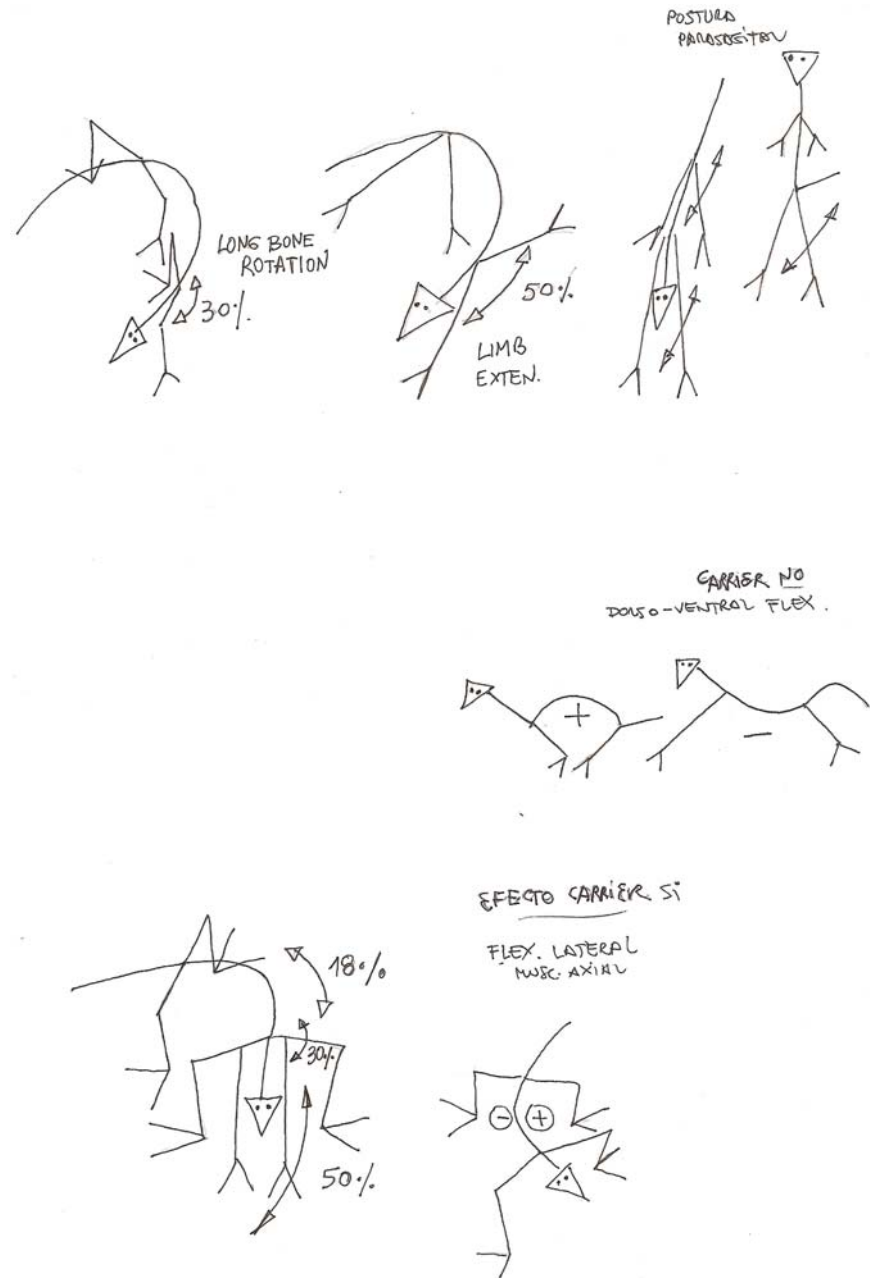


Probaignognathus (Trithelodontidae) poseía una articulación mandibular doble, entre el articular y el cuadrado, y entre el dentario y el escamosal.

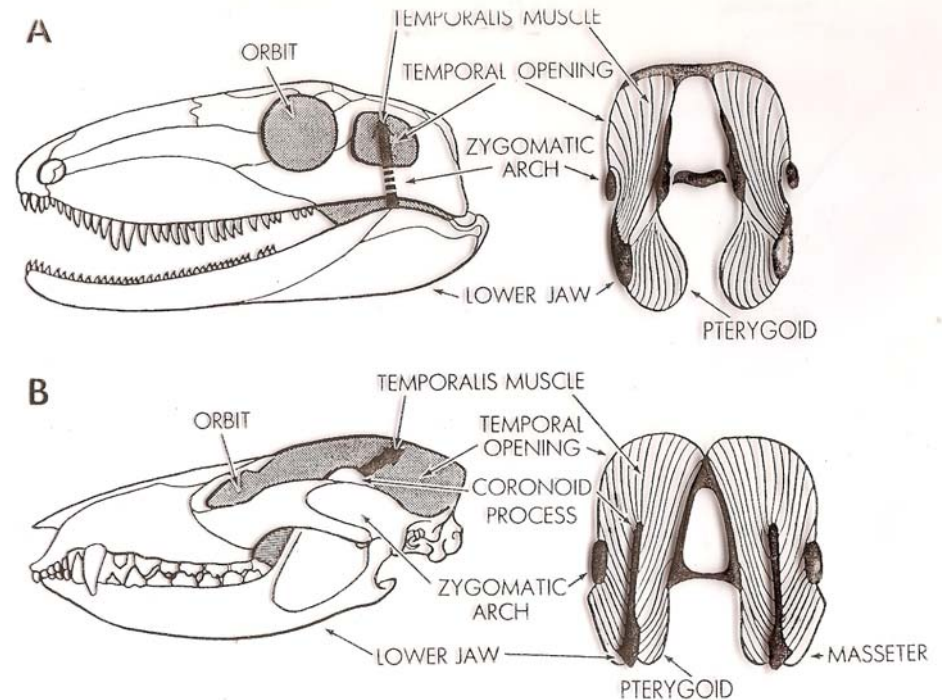
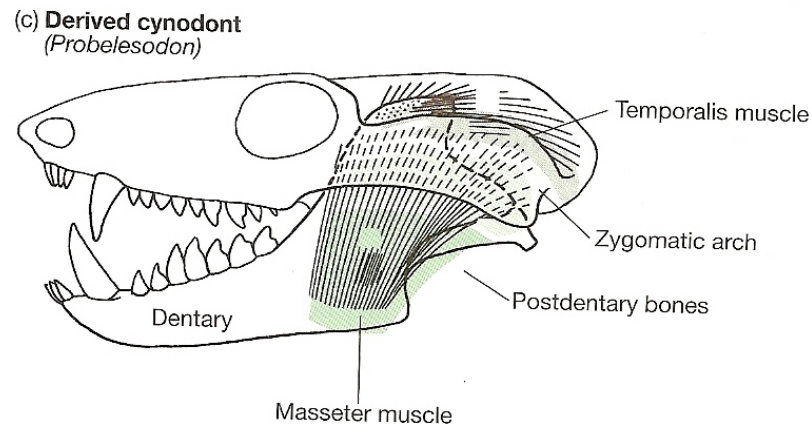
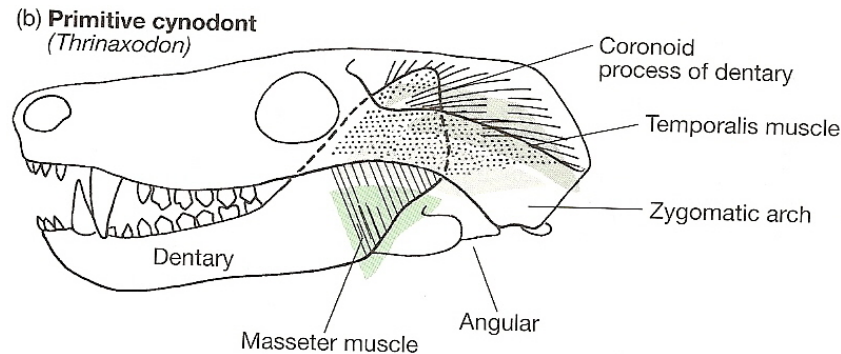
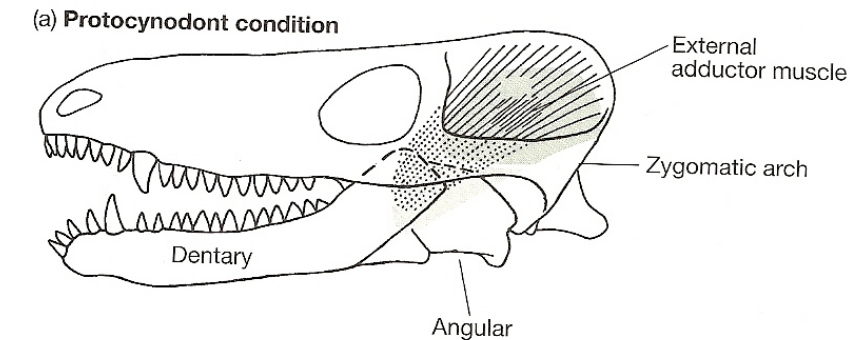


La parasagitalidad (primero de los miembros posteriores y más tardíamente de los anteriores es otro rasgo importante en la evolución de los Synapsidos, que se relaciona con un aumento del avance durante el paso y de la stamina, por liberación del efecto Carrier. Relacionarlo con la evolución de la endotermia.

Figure 8.25 Lateral undulatory locomotion from fishes to tetrapods. Lateral swimming motions of fishes are incorporated into the basic pattern of terrestrial locomotion of primitive tetrapods. (a) Side to side sweeps of the body of an eel exert a force against the surrounding water as the fish travels forward. (b) Similar lateral undulations of a shark's body push against the water and drive the fish forward. (c) Lateral undulations of a salamander do not press the body against its terrestrial surroundings. But these undulations serve to advance each foot forward, plant it, and then rotate the body about this point of pivot for locomotion on land.



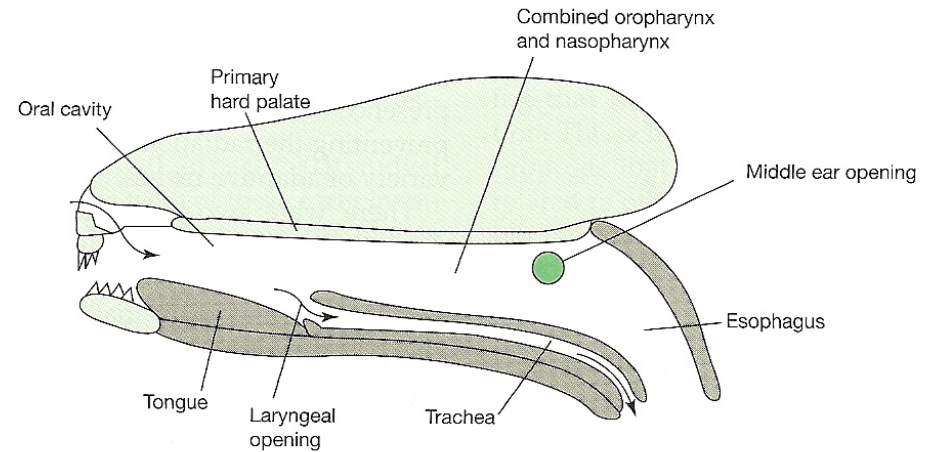
El desarrollo del dentario está acompañada del desarrollo de la musculatura aductora y la diferenciación de un nuevo paquete muscular (masetero).



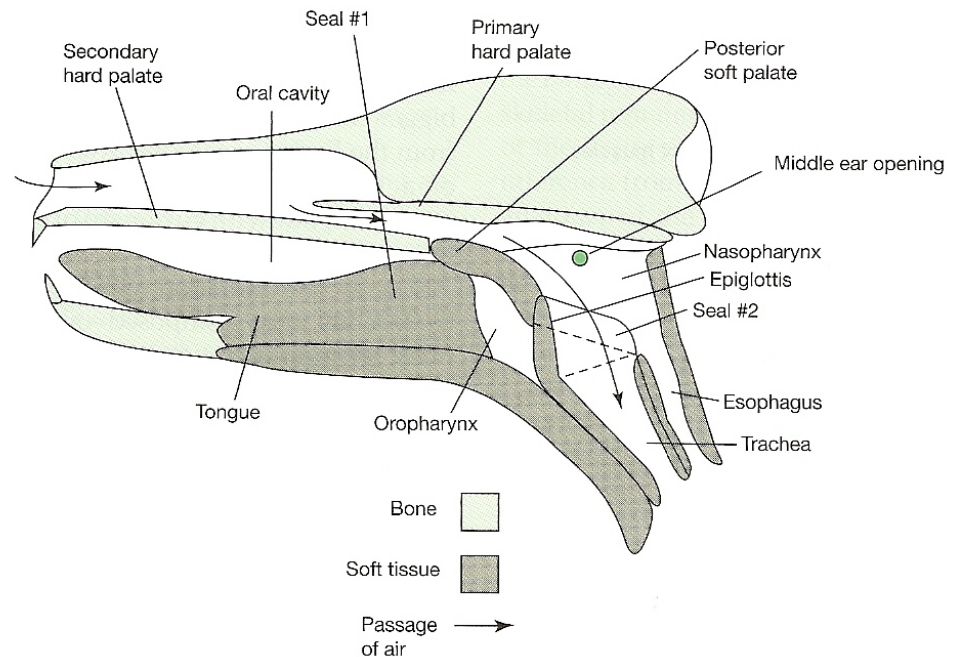
Junto con el músculo temporal y el m. pterigoides forman una abrazadera de la mandíbula. Relacionarlo con la heterodoncia y los complejos movimientos masticatorios.

En la evolución de los Synapsidos aparece también un paladar secundario. Esto permite respirar mientras se procesa el alimento en la cavidad oral. Asimismo es fundamental para la realización de succión durante el amamantamiento. Relacionar con la heterodoncia.

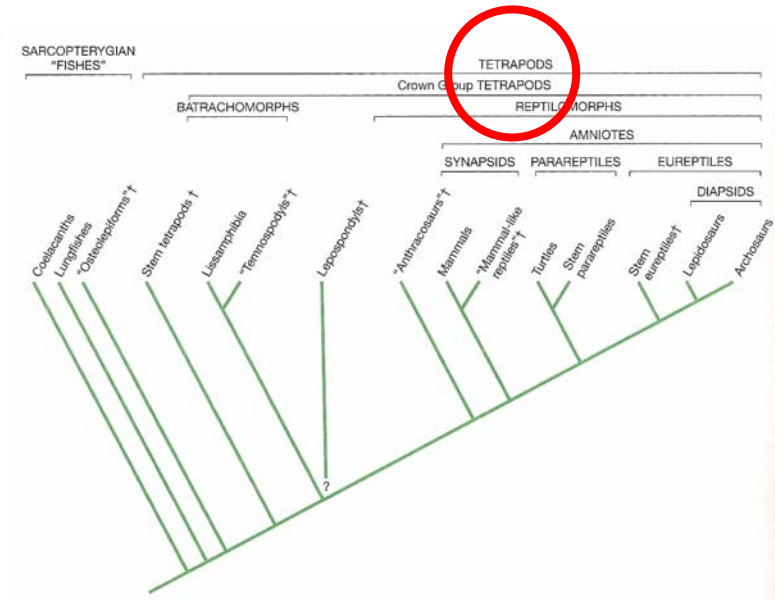
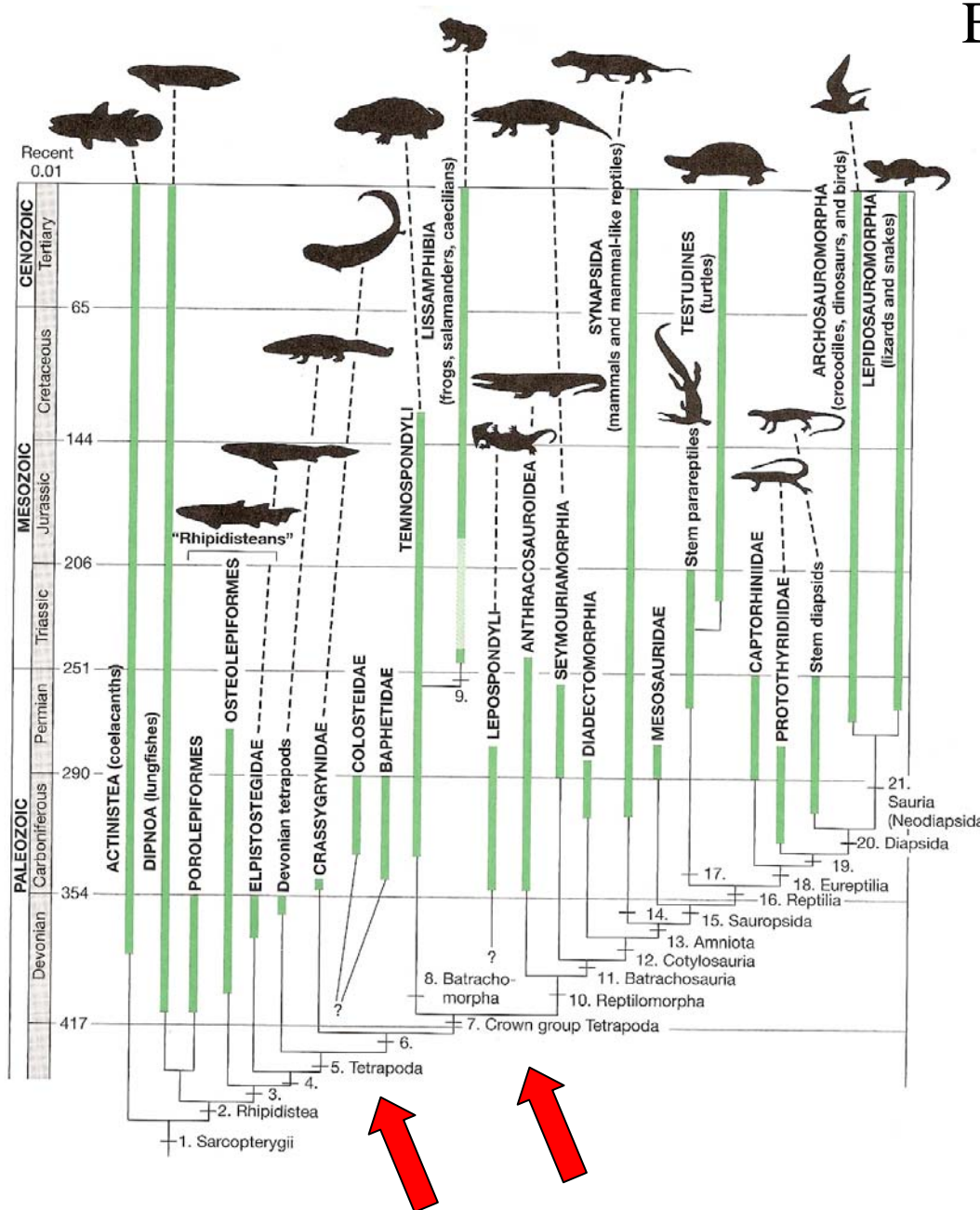
Lizard



Mammal

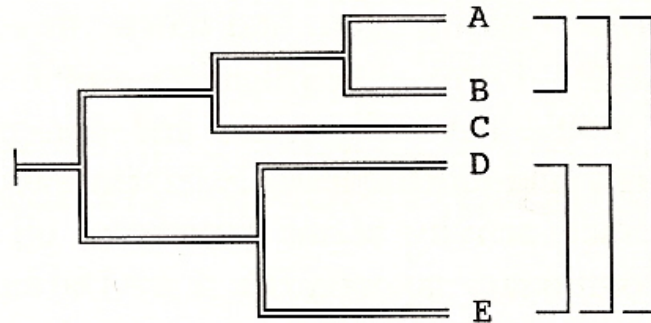


Ej. La definición de Tetrapoda

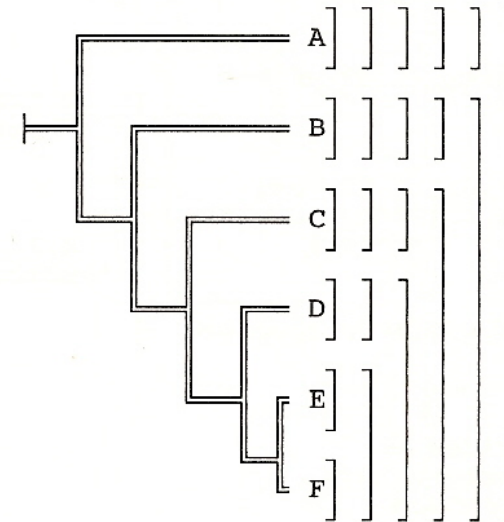


La sinapomorfía que define a los tetrápodos es la aparición del quiridio. Es decir miembros pares con un autopodio con dedos. La definición como grupo corona es más restrictiva pues sólo involucra al ancestro común de lissamphibia y amniotas más todos sus descendientes.

La clasificación debe reflejar el cladograma. Entonces cómo hago para traducirlo a palabras sin generar ambigüedades?



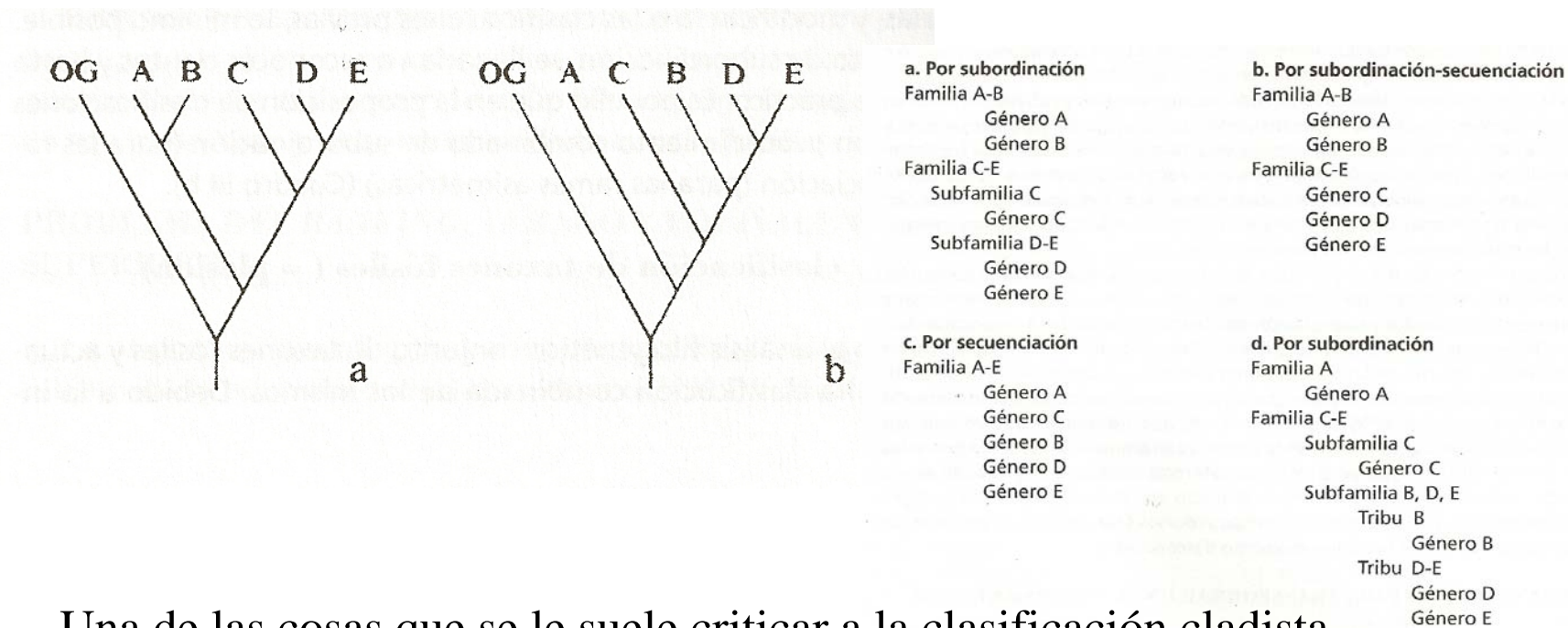
Order A-E
 Family D,E
 Genus D,E
 species D
 species E
 Family A-C
 Genus A,B
 species A
 species B
 Genus C
 species C



Phylum A-F
 Class A
 Order A
 Family A
 Genus A
 species A
 Class B-F
 Order B
 Family B
 Genus B
 species B
 Order C-F
 Family C
 Genus C
 species C
 Family D-F
 Genus D
 species D
 Genus E, F
 species E
 species F

Un problema que podría darse es que no alcanzarían las categorías para nombrar a todos los grupos monofiléticos que se van formando, especialmente en aquellos árboles que son pectinados.

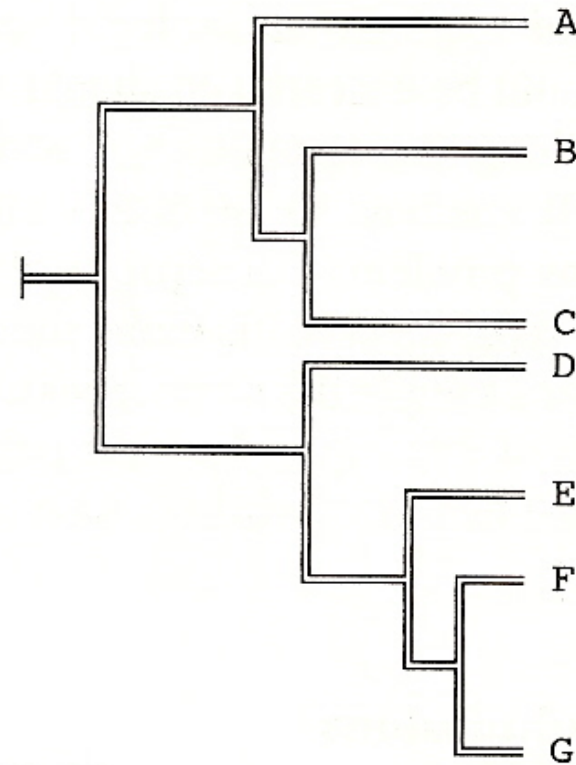
Para transformar un cladograma en una clasificación se han propuesto una serie de convenciones. Las más importantes son la subordinación y la secuenciación (esta última evita el problema del exceso de categorías intermedias y permite retener los rangos clásicos si se desea (ej. Clase Aves)).



Una de las cosas que se le suele criticar a la clasificación cladista es que no retiene la información sobre el parecido.

Secuenciación:

Nelson (1972, 1973) sugiere listar los taxa en secuencia, tal que cada uno es el grupo hermano de los que siguen a continuación.



Class A-G

Subclass A,B,C

Order A

Order B

Order C

Subclass D,E,F,G

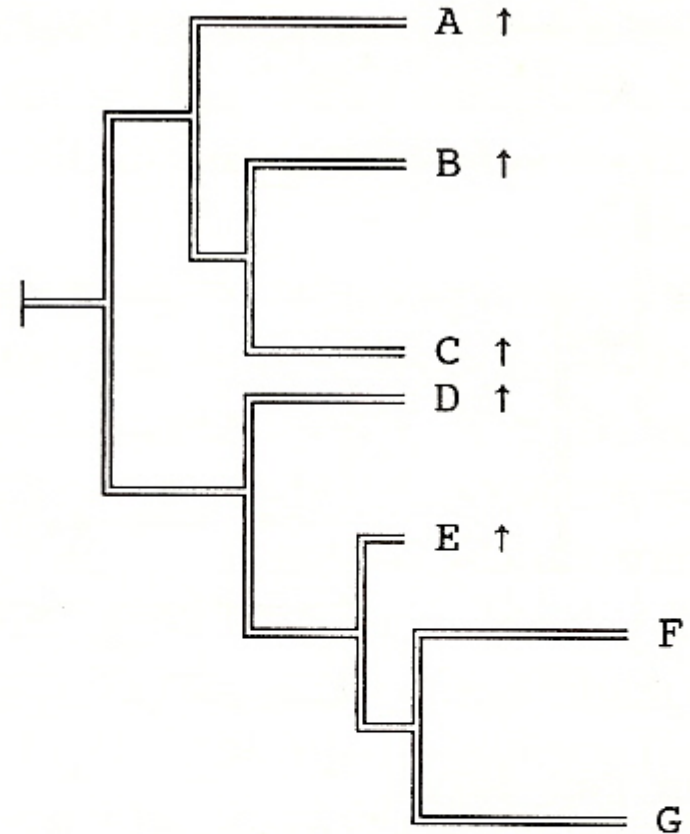
Order D

Order E

Order F

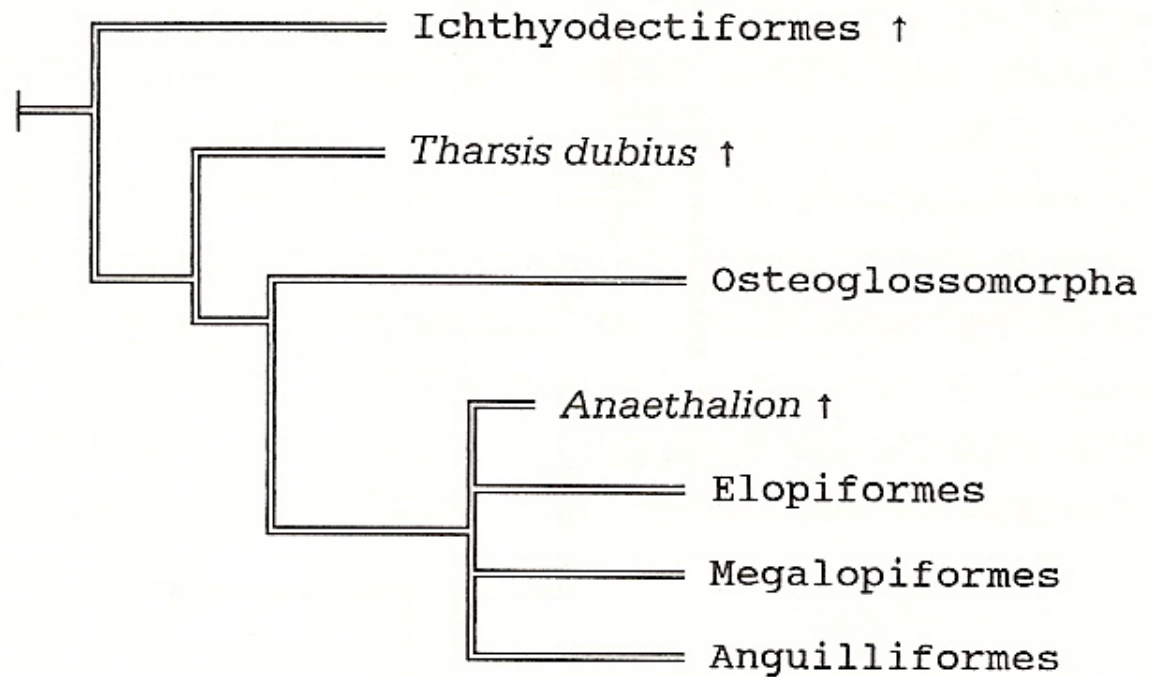
Order G

Nelson sugiere que los fósiles del stem group reciban el mismo rango del grupo hermano actual y sean denotados con una daga (†), pero Patterson y Rosen (1977) proponen emplear un nuevo nombre de rango, el plesión.



Class F–G
 plesion Subclass A–C
 Family A
 Family B
 Family C
 plesion D
 plesion E
 Subclass F
 Subclass G

También se propone el utilizar el *incertae sedis* para aquellos grupos cuya posición no puede ser claramente establecida. Cuando se encuentra una politomía se aplica el término *sedis mutabilis*.







Subdivision Teleostei
 plesion Ichthyodectiformes †
 plesion *Tharsis dubius* †
 Supercohort Osteoglossomorpha
 Supercohort Elopocephala
 Elopomorpha plesion *incertae sedis* *Anaethalion* †
 Order Elopiformes *sedis mutabilis*
 Order Megalopiformes *sedis mutabilis*
 Order Anguilliformes *sedis mutabilis*

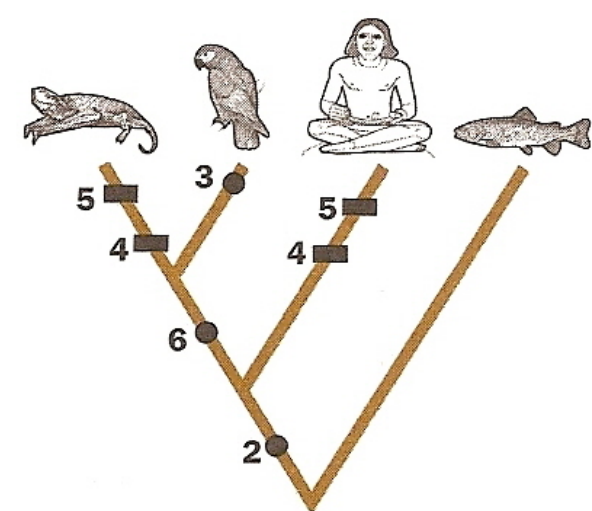
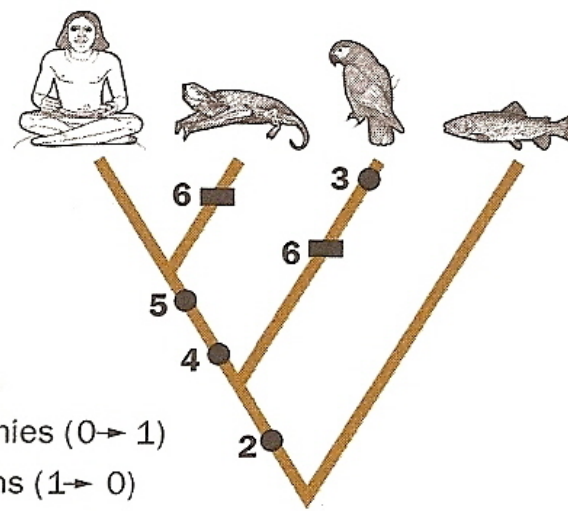
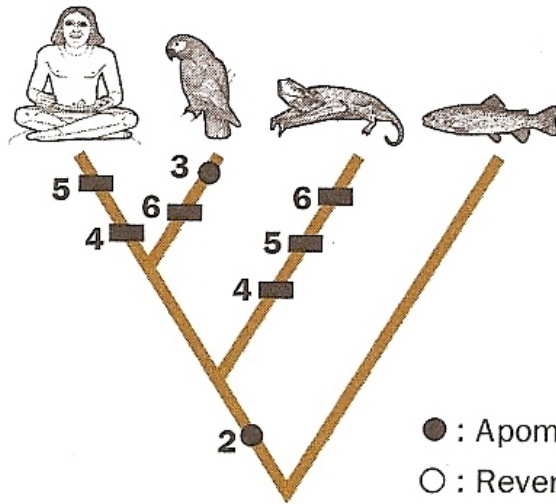
Construcción de árboles





Cladogramas:

En este ejemplo quiero resolver las relaciones entre los humanos, los murciélagos y las aves (que conforman mi grupo interno o ingroup), utilizando como grupo externo (outgroup) a los peces.

Se considera que el estado plesiomórfico de los caracteres es el que presenta mi outgroup y se lo codifica como “0”

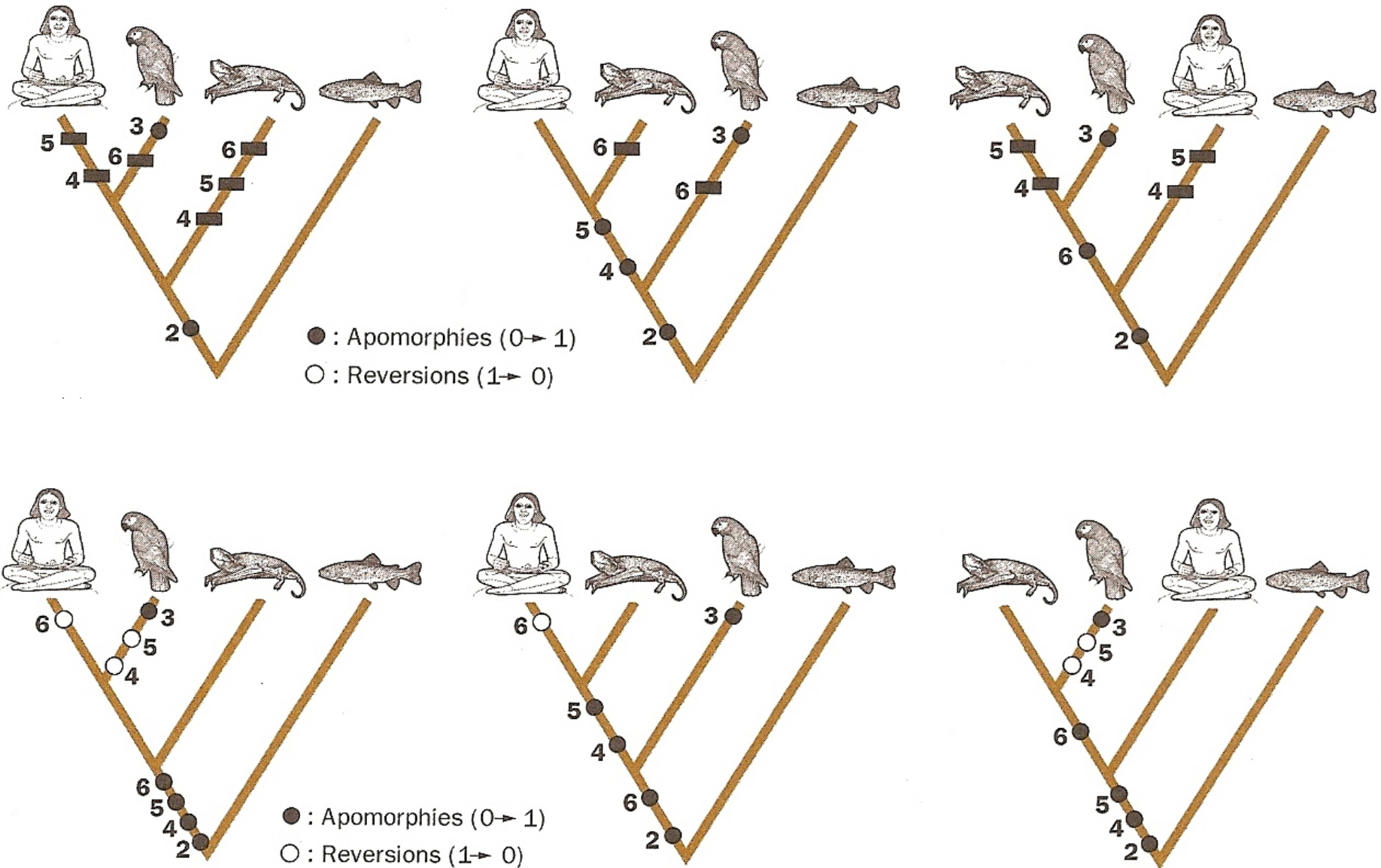
				
	Human	Bat	Bird	Trout
1 Jaw	0	0	0	0
2 Paired appendage	1	1	1	0
3 Teeth	0	0	1	0
4 Composition of the lower jaw	1	1	0	0
5 Vitellus reserves of the egg	1	1	0	0
6 Wings	0	1	1	0



				
	Human	Bat	Bird	Trout
1 Jaw	0	0	0	0
2 Paired appendage	1	1	1	0
3 Teeth	0	0	1	0
4 Composition of the lower jaw	1	1	0	0
5 Vitellus reserves of the egg	1	1	0	0
6 Wings	0	1	1	0

Existen 3 posibles árboles que resuelven las relaciones entre las formas del ingroup.

Dada la estructura de cada uno de los árboles de arriba, la cantidad de cambios evolutivos necesarios para acomodar la distribución de los estados de los caracteres entre los miembros del ingroup es 8, 6 y 7 pasos, respectivamente. En consecuencia la hipótesis más parsimoniosa de relación entre las especies (la que implica menor homoplasia) corresponde con el árbol del medio.

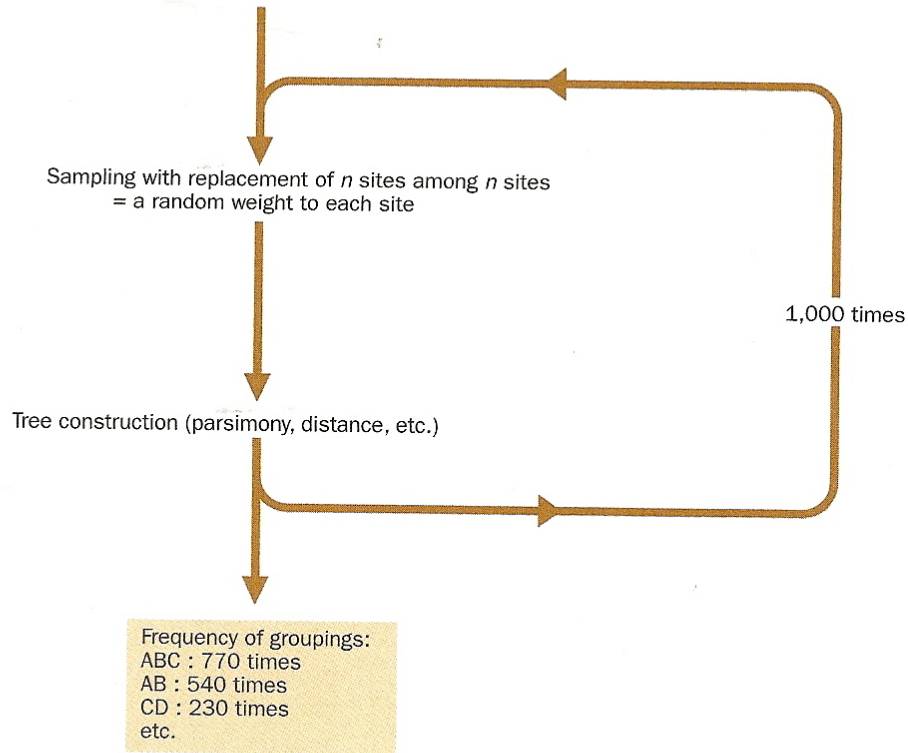


Los mismos resultados se pueden obtener adelantando los cambios y aplicando reversiones.

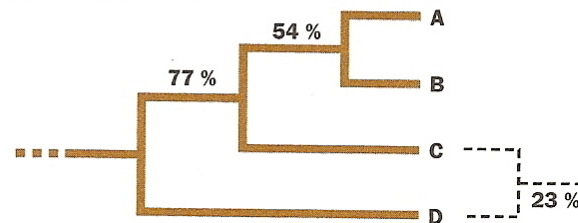
Robustez de un cladograma

Aligned sequences : p species and n sites :

species A..... AGGTC TAGCCG ATTTCGA...
species B..... AGGTC TAACCG TTTTCGA...
species C..... AGGGC TAACCG ATTTCGA...
species D...**p** AGGGCAAACCG TTTTCCA...
:
:

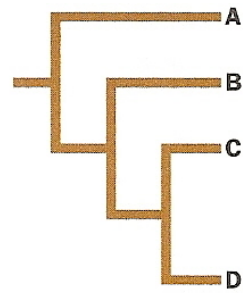


Majority consensus

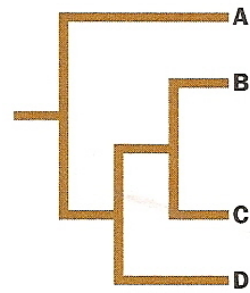


Percentages: "Bootstrap proportions"

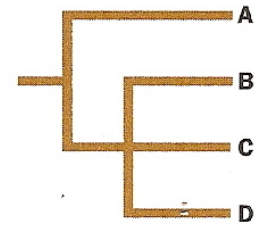
Consenso de árboles



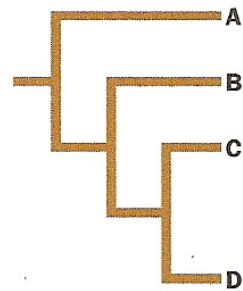
(a) T1



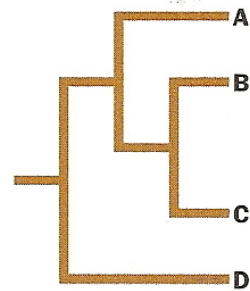
T2



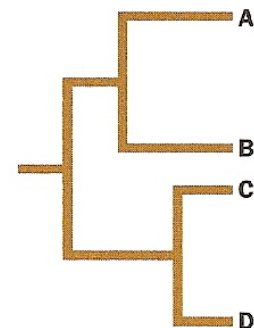
Strict consensus



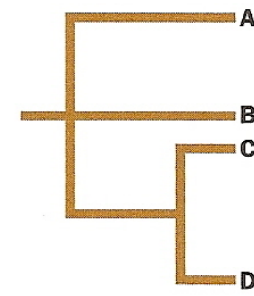
(b) T1



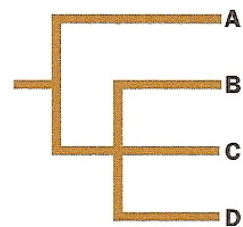
T2



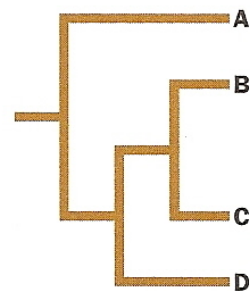
T3



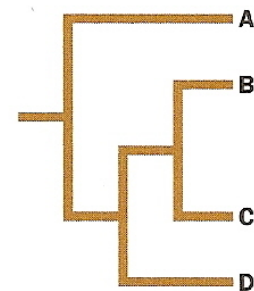
Majority consensus



(c) T1



T2

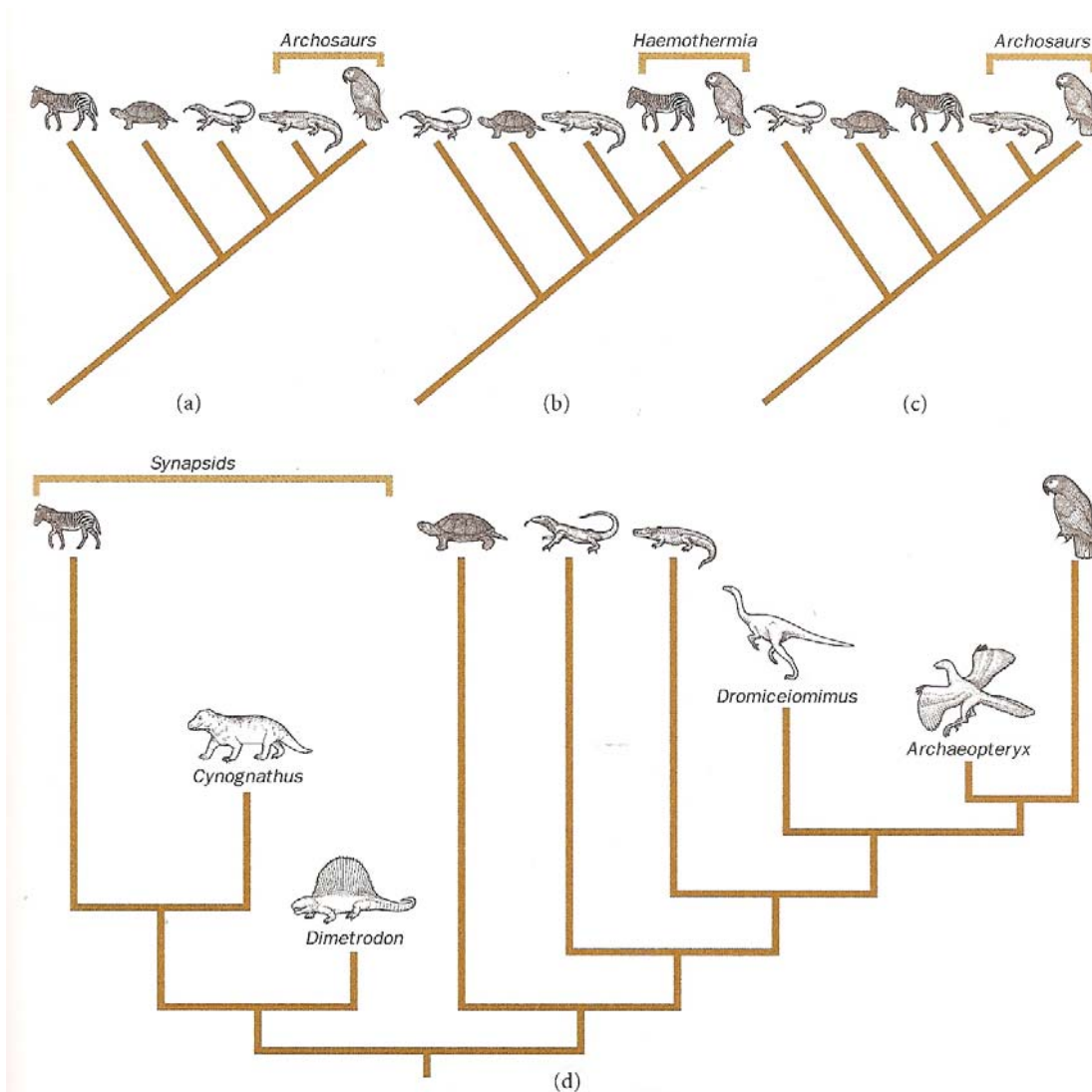


Semi-strict consensus

Resumiendo los pasos del análisis

- 1) Elección del ingroup.
- 2) Análisis de caracteres.
- 3) Elección del/los outgroups.
- 4) Construcción de la matriz.
- 5) Búsqueda del árbol óptimo (x ej. usando parsimonia).
- 6) Evaluación de los árboles
- 7) Consenso
- 8) Reevaluación de caracteres.

Importancia de los fósiles en la reconstrucción filogenética



Patterson (1981): los fósiles no son importantes.

Gardiner (1982), Løvtrup (1985): Haemothermia.

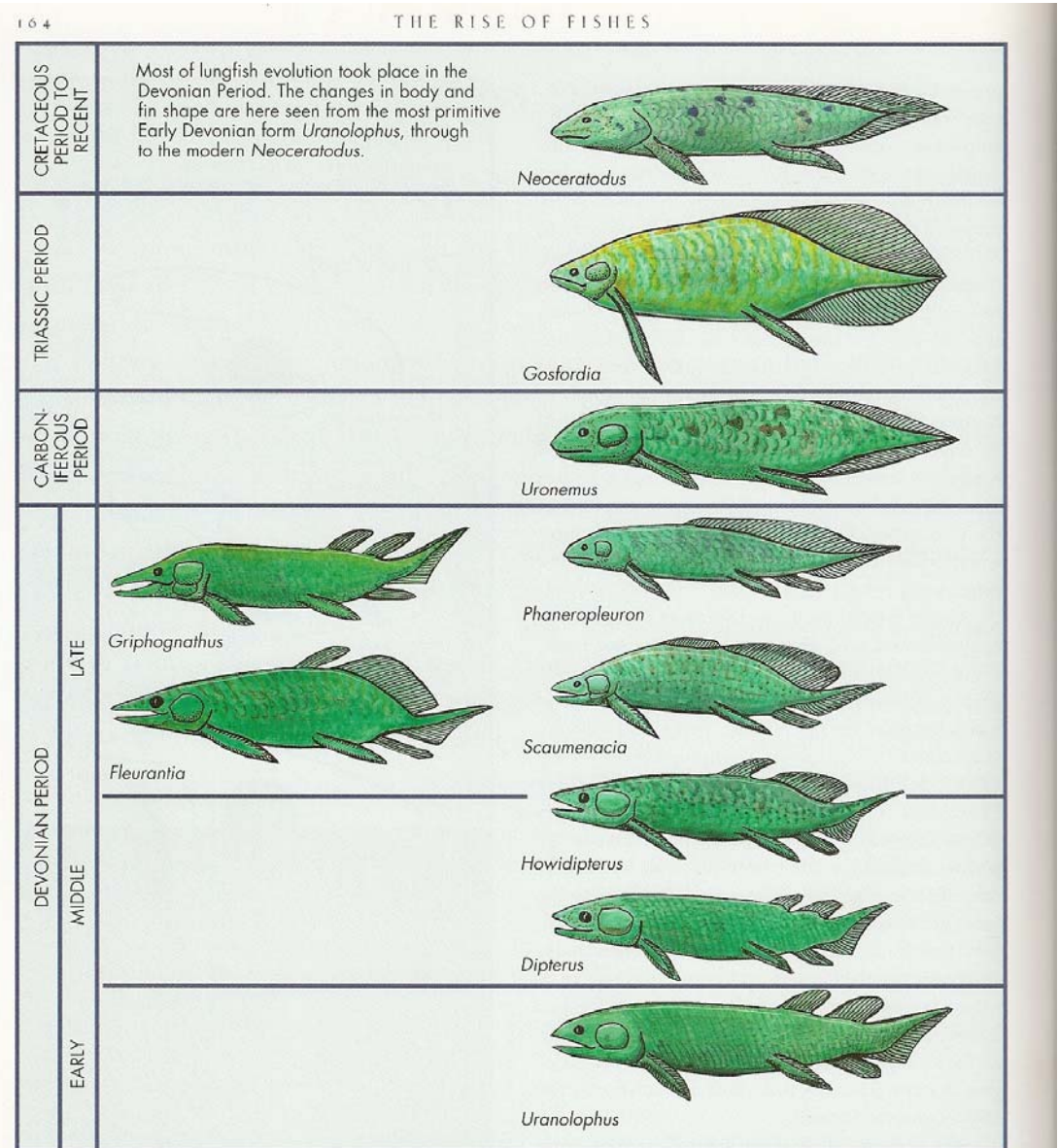
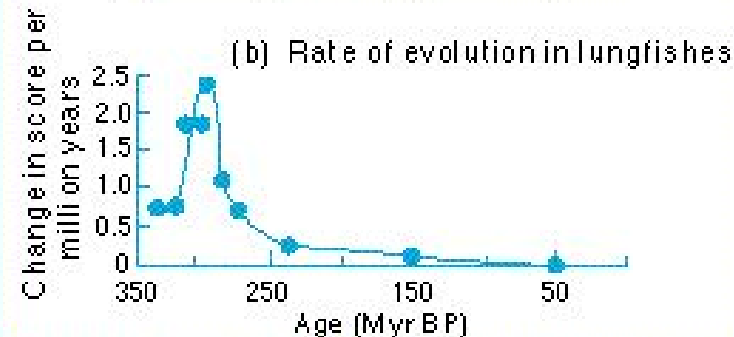
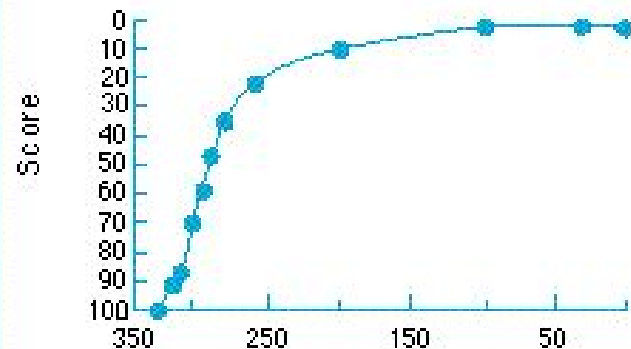
Gauthier (1988): agrega más fósiles, ppal. Synapsidos y se “arregla” la filogenia.

Conclusión: los fósiles presentan combinaciones de caracteres novedosas que ayudan a una mejor análisis, aunque no son en sí más importantes que las especies actuales.

Fósiles vivientes

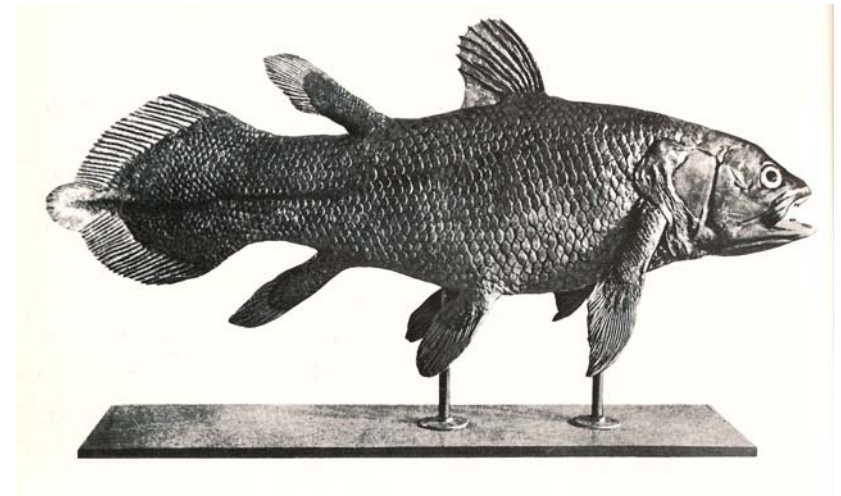
Se dice de aquellos organismos actuales que se parecen a un fósil (esto se debe a que no han cambiado mucho desde ese entonces). Ej. Dipnoos

(a) Modernization of a lungfish character complex



Ej. 2 *Latimeria chalumnae*

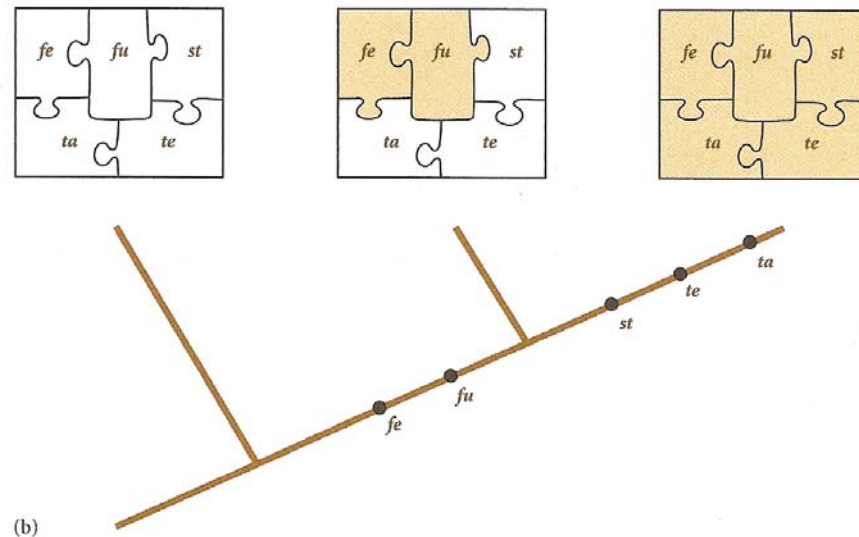
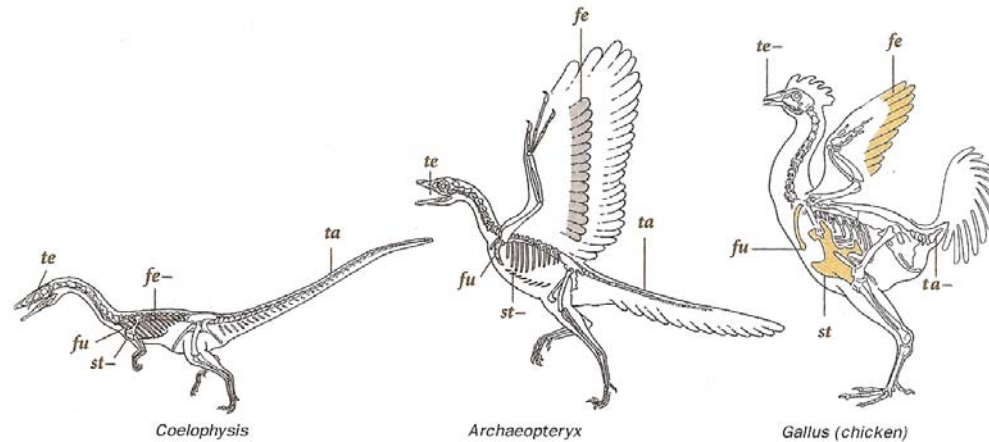
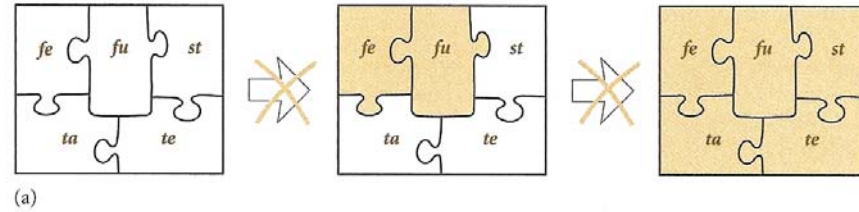
El primer ejemplar fue capturado en 1938 en el océano Índico sobre la costa Sudafricana, se trataba de una forma muy similar a fósiles de más de 80 M de años. Recién en 1952 se capturó el segundo ejemplar. En 1999 se encontró un ejemplar en Indonesia, considerado una segunda especie.



Intermedios

(intermedios estructurales).

Son aquellos organismos actuales o fósiles con un mosaico de características. No se los considera ancestros. Ej. *Archaeopteryx*

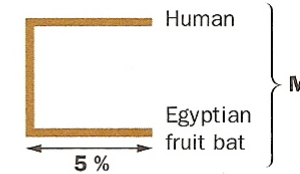


Árboles fenéticos

UPGMA

	Common carp	Human	Egyptian fruit bat	Chicken
Common carp	0.00			
Human	52.11	0.00		
Egyptian fruit bat	50.70	9.93	0.00	
Chicken	52.82	29.79	31.21	0.00

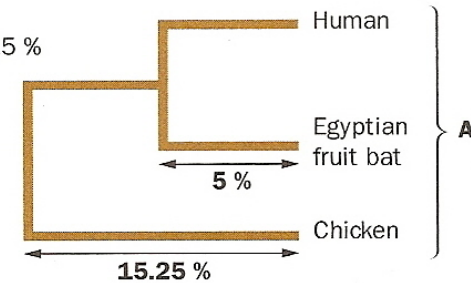
- Shortest distance :
 $d(\text{Human, fruit bat}) \approx 10\%$
 Rooted at $10/2 = 5\%$



- $d(M, \text{carp}) = (52.11 + 50.70)/2 = 51.40\%$
 $d(M, \text{chicken}) = (29.79 + 31.21)/2 = 30.5\%$

	M	Carp	Chicken
M	0.00		
Carp	51.4	0.00	
Chicken	30.5	52.82	0.00

- Shortest distance :
 $d(M, \text{chicken}) = 30.5\%$
 Rooted at $30.5/2 = 15.25\%$



C91b	25.77	0.00
A	0.00	
	A	C91b

- $d(A, \text{carp}) = (25.85 + 27.4)/2 = 25.11\%$
 Rooted at $25.11/2 = 12.55\%$

