

4

CONTROVERSIAS EN SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Irene Goyenechea y Atilano Contreras-Ramos

Introducción

La sistemática filogenética o cladística es la escuela de pensamiento en sistemática fundamentada en las propuestas hennigianas y es utilizada ampliamente para realizar hipótesis de relaciones genealógicas. No obstante, existen controversias en varios aspectos importantes que pueden confundir, al lector poco familiarizado con el tema, sobre si un estudio está bien realizado; por lo que puede ser cuestionable si el método es tan universal como se dice en los libros de texto. Algunas de las controversias que existen están relacionadas con qué tipo de caracteres se deben usar para hacer filogenias (morfológicos o moleculares), cómo analizar los resultados si los caracteres son de diferente tipo (congruencia taxonómica o evidencia total) y cuál es el modelo evolutivo de cambio en los caracteres que debe asumirse para analizar los datos (parsimonia, máxima verosimilitud, análisis bayesiano). En este capítulo se exponen de manera introductoria estos puntos de debate. Además, se revisan algunas de las referencias que son obligadas para profundizar en estos temas.

Datos morfológicos vs. moleculares

Desde que los datos moleculares (p. ej., alozimas, secuencias de DNA) se incorporaron a los análisis filogenéticos, ha existido un debate sobre si éstos o los morfológicos resultan mejores como fuente de información para estimar la filogenia (Patterson *et al.*, 1993). Algunos investigadores piensan que los caracteres morfológicos no son informativos y “generan ruido” en los análisis (p. ej., Sibley y Ahlquist, 1987), pero otros piensan que los caracteres moleculares brindan una señal muy débil (p. ej., Kluge, 1983). Sin embargo, este es un falso debate. De acuerdo a Moritz y Hillis (1996) este conflicto entre los tipos de caracteres se ha exagerado puesto que el objetivo de la sistemática molecular no ha sido refutar las hipótesis filogenéticas

realizadas con caracteres morfológicos, sino que los datos moleculares pueden auxiliar cuando la variación morfológica es limitada y la homología de los caracteres morfológicos no es clara.

Para Wiley (1981), los caracteres moleculares no son la panacea en la reconstrucción filogenética, pero está de acuerdo en que proporcionan información útil que se puede incorporar a otros conjuntos de datos compatibles, dentro de un esquema filogenético. El mismo autor comenta críticamente que no siempre se llegará a la verdad mientras más cerca del gen nos encontremos. De hecho, se pueden elegir caracteres no homólogos que sean estructuralmente similares. Es decir, la homoplasia se presenta tanto en caracteres moleculares como en los morfológicos.

Aunque periódicamente aparecen argumentos a favor de un tipo de datos sistemáticos sobre el otro, muchos taxónomos reconocen que ambos enfoques tienen sus propias ventajas y desventajas. Sin embargo, debido a que en los últimos años las opiniones a favor de los análisis con caracteres moleculares se han incrementado, se ha propiciado que los puntos de crítica de los morfológicos se vean disminuidos. La discusión que se da entre los partidarios de los caracteres morfológicos y moleculares se ha centrado al menos en los siguientes puntos: el tamaño del conjunto de datos, la facilidad para la obtención de los datos, el costo de los análisis e incluso cuestiones filosóficas, como puede ser el uso de un determinado concepto de especie.

El tamaño del conjunto de datos es una ventaja para los caracteres moleculares, pues toda la información heredable de un organismo está codificada en el DNA de sus genes, por lo tanto el conjunto de datos es enorme. Además, pueden proporcionar un registro filogenético que abarca desde tiempos muy recientes hasta muy cercano al origen de la vida sobre la tierra (Hillis, 1987). Por ejemplo, entre las secuencias que evolucionan más rápido están las

del DNA mitocondrial. Estudios con este tipo de material son útiles para investigar la filogenia de las poblaciones dentro de una misma especie, así como para recuperar las filogenias de complejos de especies cercanamente emparentadas. Las alozimas se han usado para detectar especies crípticas y para recobrar filogenias de especies morfológicamente similares (Moritz y Hillis, 1996), aunque inicialmente fueron utilizadas para detectar variación intraespecífica. Por otro lado, algunas secuencias génicas evolucionan muy lento, por lo que se pueden establecer homologías a lo largo de muchos grupos taxonómicos. Entre estas están el DNA ribosómico, el cual se usa para reconstruir la base y las relaciones de grupos mayores del árbol de la vida. Otras secuencias de DNA evolucionan a tasas intermedias entre el mitocondrial y el ribosómico. Así, en principio cualquier pregunta al nivel filogenético puede ser respondida.

Los datos morfológicos, en cambio, siempre serán menos que los que se pueden obtener de la secuenciación del DNA. Pero tienen la ventaja de que se pueden obtener de fósiles y de ejemplares conservados en colecciones de museos, lo cual es muy útil cuando se estudian taxones raros o difíciles de recolectar en campo. A diferencia de los datos moleculares, los morfológicos no requieren de los tejidos frescos para poder ser analizados y pueden ser interpretados directamente en el contexto de la filogenia (Hillis, 1987). No obstante, este argumento ha cambiado, pues en algunos casos ya se puede extraer DNA de organismos conservados en museos. Por otra parte, el costo de los análisis morfológicos es menor que el de los moleculares. Aunque estos últimos se han vuelto cada vez más accesibles económicamente, nunca se compararán con la facilidad de obtención de los datos morfológicos.

El tamaño de la muestra en estudios morfológicos y moleculares también varía, puesto que muchos morfólogos deben analizar muestras grandes de ejemplares para delimitar la variación intraespecífica de un carácter, mientras que las muestras que se usan para estudios moleculares son usualmente mucho más pequeñas (a veces tan pequeñas como un individuo).

En general, se puede decir que ninguno de los dos conjuntos de datos es mejor o peor que el otro, y estudios que incorporen a ambos darán mejores descripciones e

interrelaciones de la diversidad biológica que los que se enfoquen sólo en uno de los dos tipos de caracteres (Moritz y Hillis, 1996).

El problema que el sistemático debe afrontar, según Moritz y Hillis (1996), no es cuál de los dos tipos de caracteres es mejor, sino más bien si los caracteres que se están examinando presentan variación apropiada para las preguntas planteadas, si los caracteres tienen una base genética independiente y si los datos son obtenidos y analizados de forma que se puedan comparar hipótesis filogenéticas derivadas de ellos. Algunos morfólogos critican a quienes hacen filogenias sólo de tipo molecular con el argumento de que ellos desconocen a los organismos con los que trabajan y no los podrían identificar en la naturaleza, pues el conocimiento biológico de los grupos es un punto de referencia para sustentar los resultados un análisis molecular. Al paso de los años, el uso de los caracteres moleculares ha ido en aumento y en la actualidad su aplicación es muy frecuente. En última instancia, ambos tipos de datos generan hipótesis independientes e igualmente válidas, por lo que la supuesta controversia está condenada al olvido.

Congruencia taxonómica vs. evidencia total

Cuando un sistemático tiene caracteres de varias fuentes para su estudio, por ejemplo caracteres morfológicos y moleculares en su conjunto, ¿cómo debe analizar estos datos? Algunos opinan que es mejor analizar cada conjunto de caracteres por separado (congruencia taxonómica); otros opinan que todo tipo de datos debe combinarse en una matriz de caracteres única (evidencia total), y hay algunos que toman una posición intermedia. Esta controversia se inició, hace aproximadamente quince años, cuando se incrementó la variedad de fuentes de evidencia para generar hipótesis de las relaciones filogenéticas de un grupo en cuestión. En la actualidad la balanza se ha inclinado hacia los estudios con evidencia total o congruencia de carácter. No obstante, es importante conocer los enfoques distintos y las críticas y fortalezas de cada uno.

Si las especies bajo estudio tienen una historia única, un estudio filogenético basado en un tipo de caracteres debería ser congruente con un análisis basado en otro tipo de caracteres; si se encuentra dicha congruencia se tendrá

evidencia fuerte de que se ha descubierto un patrón histórico. Por el contrario, si existen conflictos, esto indica que hay problemas que pueden ser teóricos o de método y que están obscureciendo las relaciones (Hillis, 1987).

Quienes opinan que es necesario analizar cada conjunto de datos por separado, esperan que exista congruencia taxonómica, es decir, que haya un consenso entre diferentes topologías apoyadas por diferentes conjuntos de datos. Utilizan árboles de consenso para resumir la información de agrupamientos comunes entre las topologías mejor sustentadas y obtenidas a partir de diferentes matrices de datos (Miyamoto y Fitch, 1995). El análisis se lleva a cabo en tres pasos: 1) la evidencia se divide en diferentes tipos de datos; 2) se obtienen hipótesis de relación para cada conjunto de datos, es decir, cladogramas fundamentales y 3) se realiza un consenso de las topologías obtenidas (Jones, 1993). En favor de esta forma de analizar los datos, Shaffer *et al.* (1991) argumentan que es posible detectar de forma más rápida las áreas de acuerdo o desacuerdo, las cuales pueden señalar conflictos causados por la selección natural, por diferentes tasas de evolución, por hibridación o por transferencia horizontal de genes.

De Queiroz *et al.* (1995) argumentan también que si se encuentran los mismos grupos resueltos en varios cladogramas obtenidos de datos independientes, estos son mejores estimadores de la filogenia. Algunos trabajos que se han realizado utilizando congruencia taxonómica son los de Nelson (1979), Nelson y Platnick (1981), Shaffer *et al.* (1991), Lanyon (1993) y Miyamoto y Fitch (1995).

A pesar de los argumentos a favor de la congruencia taxonómica y de los trabajos que defienden este enfoque, existen críticas en contra de ésta. Por ejemplo, si se parten los datos en análisis separados, se presupone que en la naturaleza existen distintas clases de caracteres. Otra crítica es que un consenso entre cladogramas diferentes no genera soluciones parsimoniosas para los conjuntos de caracteres originales, porque dicho resumen no podrá resolver conflictos ni ambigüedades de acuerdo con la evidencia (Kluge y Wolf, 1993). Otro punto en contra es que entre más difieran los cladogramas fundamentales menos resuelto será el cladograma que se obtenga del consenso y se perderá una gran cantidad de información (Jones *et al.*,

1993). Además, si se aplica la congruencia taxonómica, los cladogramas resultantes de cada conjunto de datos reciben el mismo valor y el árbol de consenso puede contradecir al árbol más parsimonioso obtenido con los datos unidos en evidencia total (de Queiroz *et al.*, 1995).

Una crítica adicional tiene que ver con el método de consenso elegido para analizar los datos obtenidos, pues los resultados pueden ser distintos. Otra cuestión, ligada a la anterior tiene que ver con la interpretación que puede darse a un árbol de consenso producto a su vez del consenso de varios cladogramas igualmente parsimoniosos obtenidos de un conjunto de datos, con otro consenso de cladogramas obtenidos a partir de otro tipo de evidencia (Kluge y Wolf, 1993).

El enfoque de los consensos ha sido rechazado por muchos autores debido principalmente a que el consenso estricto produce árboles menos parsimoniosos para los diferentes conjuntos de datos; la transformación detallada de caracteres no se puede inferir directamente de esos árboles y los consensos estrictos resultan en una gran pérdida de resolución (de Queiroz *et al.*, 1995). Además de la pérdida de poder descriptivo y explicativo, se ha demostrado que la congruencia taxonómica puede proporcionar un resultado erróneo (Barret *et al.*, 1991).

El segundo enfoque, más reciente en los análisis, es el de la congruencia de carácter o evidencia total, la cual combina los conjuntos de datos individuales en una misma matriz de caracteres, con la premisa de maximizar la eficiencia descriptiva y el poder explicativo de la información total (Kluge, 1989; Kluge y Wolf, 1993). Estos dos aspectos son críticos para el análisis, puesto que así los caracteres pueden ser juzgados como evidencia de relación entre especies. La evidencia total usa la congruencia de caracteres para encontrar la mejor hipótesis filogenética de un conjunto de sinapomorfías sin separarlas en tipos, que idealmente son todos los datos relevantes. Si se encuentran proposiciones igualmente parsimoniosas, se usan consensos para resumir dichas alternativas (Kluge y Wolf, 1993).

Este enfoque busca encontrar una hipótesis única que explique de mejor forma los datos, lo que en cladística involucra maximizar la congruencia de caracteres (Jones *et al.*,

1993). Jones *et al.* (1993) argumentan a favor de este enfoque asumiendo que la mejor estimación de la filogenia viene del análisis de parsimonia de toda la evidencia disponible. De esta forma, las inconsistencias en la evidencia son minimizadas por la congruencia de los caracteres. Además, ven a la evidencia total como un método que tiene poder explicativo más que incrementar la incertidumbre en la inferencia filogenética. Por último, mencionan que los estudios que incorporan tanto datos moleculares como morfológicos combinados proporcionan descripciones e interpretaciones mejores de la diversidad biológica que aquellas que se enfocan en uno de estos conjuntos de datos por separado.

Sin embargo, también existen críticas a este enfoque. Por ejemplo, Shaffer *et al.* (1991) argumentan en contra de la evidencia total basándose en que cierto tipo de datos pueden requerir de diferente tipo de análisis filogenético y que existen conflictos debido a la dependencia de los caracteres y a la homoplasia, lo cual se detecta más fácilmente si los datos se subdividen. Bull *et al.* (1993) y de Queiroz (1993) han argumentado que el uso de caracteres combinados puede obscurecer algunos patrones congruentes de caracteres que se pueden descubrir usando análisis separados de los datos. Chippindale y Wiens (1994) argumentan que si bien es cierto lo anterior, también es correcto que los seguidores del análisis combinado casi siempre llevan a cabo análisis separados de subconjuntos de información, además del análisis combinado.

Una tercera opción se encuentra en el enfoque del acuerdo previo, que incorpora características de los dos enfoques: congruencia taxonómica y evidencia total. Está basada en la premisa de que es inapropiado combinar conjuntos de datos en un sólo análisis si los árboles que resultan de los análisis separados de los conjuntos de datos son significativamente diferentes entre sí (heterogeneidad *sensu* Bull *et al.*, 1993) o están fuertemente sustentados y en conflicto. En este caso, se prefiere un análisis separado de subconjuntos de los datos disponibles y se permite la combinación de datos sólo si los árboles que resultan de estos análisis separados no están en conflicto (de Queiroz, 1993).

En general, de Queiroz *et al.* (1995) consideran un método de consenso cuando los caracteres de dos o más subconjuntos de datos no interactúan directamente entre

ellos en un análisis, sino que sólo interactúan a través de árboles derivados de ellos. Estos métodos consideran al análisis de parsimonia de Brooks, en donde dos o más árboles derivados de conjuntos de datos separados se codifican para un análisis de parsimonia como un conjunto de caracteres que reflejan la estructura del árbol (de Queiroz *et al.*, 1995). Este enfoque ha sido muy poco utilizado y hay autores (p. ej., Chippindale y Wiens, 1994) que no están de acuerdo con él, porque dicen que puede resultar en una hipótesis alterna de un grupo de taxones que no puede ser probada y puede impedir mayores explicaciones de los datos.

Finalmente, se puede concluir que en un principio la mayoría de autores prefería el análisis de los datos por separado o de congruencia taxonómica, pero la tendencia actual en la mayoría de las publicaciones es a utilizar el análisis combinado o de evidencia total.

Métodos alternativos de análisis

La parsimonia, o máxima parsimonia, ha sido durante mucho tiempo el principio metodológico, dentro de los enfoques numéricos, más usado para inferir filogenias a partir de caracteres discretos, morfológicos y moleculares (Lewis, 2001). En general, este principio se aplica seleccionando el árbol que minimice la longitud total, es decir, el número de pasos evolutivos requeridos para explicar un conjunto de datos (Swofford *et al.*, 1996). De manera sencilla, el árbol más parsimonioso es el que requiere del menor número de cambios de carácter para explicar la distribución de dichos atributos entre los taxones terminales.

Otro método que se ha utilizado con mucha frecuencia en los últimos años para datos moleculares, en particular secuencias de DNA, es el de máxima verosimilitud (*maximum likelihood*), que considera las fuerzas evolutivas y las características genéticas de los caracteres (Eguarte *et al.*, 1997), escogiendo la hipótesis que maximiza la probabilidad de observar los datos obtenidos. Considera el ajuste entre un modelo del proceso evolutivo (las probabilidades de mutación de una base en otra, la importancia de la deriva génica, etc.), los datos (secuencias de DNA) y cada uno de los árboles filogenéticos posibles. Así, se encuentra el mejor árbol o el que proporcio-

na el valor de verosimilitud más adecuado (Posada y Crandall, 1998; Swofford *et al.*, 1996).

Para calcular el valor de verosimilitud se necesita un modelo de cambio evolutivo, el cual evalúa una hipótesis acerca de la historia evolutiva en términos de la probabilidad de que un modelo del proceso evolutivo propuesto y la historia hipotetizada dará origen a los datos observados (Swofford *et al.*, 1996). Para lo anterior se ha implementado el programa de cómputo Modeltest (Posada y Crandall, 1998), que permite establecer el modelo de evolución del DNA que mejor explica los datos. Este programa aplica tasas de verosimilitud jerárquicas con el fin de estimar los valores de verosimilitud para modelos de substitución anidados y no anidados para un árbol dado (Flores-Villela *et al.*, 2000).

Un tercer método, el análisis bayesiano, ha cobrado fuerza desde finales de la década de 1990 para realizar análisis sobre todo de caracteres moleculares. Este método trata de determinar la probabilidad posterior dada una probabilidad previa o *prior*, una función de verosimilitud y ciertos datos, para lo que se utiliza el teorema de Bayes (Cummings *et al.*, 2003). Debido a que obtener las probabilidades posteriores para este tipo de datos es intratable matemáticamente, se utilizan procedimientos estocásticos para estimar las probabilidades posteriores, como por ejemplo las cadenas de Markov Montecarlo (MCMC por sus siglas en inglés; Huelsenbeck *et al.*, 2001). Así, se pueden realizar análisis de grupos de datos de cientos de taxones con modelos de evolución explícitos (Erixon *et al.*, 2003).

Cuadro 1

Comparación de las ventajas y desventajas de la parsimonia, máxima verosimilitud y análisis bayesiano al usar caracteres moleculares (modificado de Holder y Lewis, 2003)

Método	Ventajas	Desventajas
Parsimonia	Algoritmo rápido para analizar cientos de secuencias. Es robusto si las ramas del árbol son cortas (secuencias cercanamente relacionadas).	Puede no trabajar adecuadamente si existe variación amplia en las longitudes de las ramas del árbol (atracción de ramas largas).
Máxima verosimilitud	El valor de la verosimilitud refleja claramente la información que los datos aportan acerca de la filogenia bajo un modelo evolutivo dado.	Puede ser muy lenta, dependiendo de la profundidad de la búsqueda y de los recursos computacionales disponibles.
Análisis bayesiano	Muy conectado con la máxima verosimilitud. Es más rápido para evaluar el soporte de los árboles que la máxima verosimilitud.	Deben especificarse las distribuciones <i>prior</i> de los parámetros. Puede ser difícil determinar si las MCMC han corrido el tiempo suficiente.

Sin embargo, hay que notar que el resultado obtenido no es la probabilidad de que el árbol sea correcto (Felsenstein, 1981). El resultado depende de la precisión del modelo y las suposiciones incluidas en el mismo, por lo que el modelo debe describir la evolución de un estado de carácter a lo largo de todos los taxones. Además, debido a la gran cantidad de caracteres involucrados cuando se utilizan datos provenientes de ácidos nucleicos, la obtención de la probabilidad es computacionalmente intensa, pues aún cuando las computadoras hacen el problema más tratable, éste sigue siendo un problema (Siebert, 1992).

En resumen, el enfoque bayesiano estima la probabilidad posterior de la hipótesis, es decir, cuál es la probabilidad de que los árboles obtenidos sean ciertos. Estima también la probabilidad posterior de la topología, de las longitudes de rama, así como los parámetros del modelo de substitución condicionado por los datos. La inferencia bayesiana suma todos los parámetros de los árboles e integra sobre los parámetros continuos (Marcos Pérez-Losada, Brigham Young University, com. pers.). Por lo tanto, cuando se usa este método se requiere conocer, al igual que en la máxima verosimilitud, el modelo evolutivo o filogenético, es decir el

modelo a partir del cual evoluciona o se da la substitución del DNA.

Ya que originalmente los tres métodos fueron propuestos con diferentes objetivos, existen potencialmente situaciones en las que pueden entrar en conflicto. Un resumen de las ventajas y desventajas de los tres métodos se proporciona en el cuadro 1.

Parsimonia vs. máxima verosimilitud

Uno de los temas que más controversias ha desatado es el concerniente a cuál de los métodos de análisis debe aplicarse a un conjunto de datos. Sin embargo, a pesar de la cantidad de literatura sobre el tema, no existe todavía un consenso acerca del mejor método para reconstruir la filogenia. Se han realizado estudios y simulaciones por computadora para conocer experimentalmente, si es la parsimonia o la máxima verosimilitud, el método preferible para inferir filogenias bajo diversas condiciones, como son el tamaño de las ramas, las tasas de mutación y el tamaño de los conjuntos de datos (Hillis *et al.*, 1992, 1994a, 1994b; Huelsenbeck, 1995). Sin embargo, éstos se han llevado a cabo en condiciones simplificadas si se comparan con la complejidad de los datos que se desarrollan bajo diferentes suposiciones (Flores-Villela *et al.*, 2000).

La máxima verosimilitud se ha considerado uno de los mejores métodos para la reconstrucción de filogenias, pues es muy resistente a la heterogeneidad de tasas de substitución y generalmente es superior para encontrar el árbol original (Hillis *et al.*, 1994a). Sin embargo, tiene el problema de que es muy lento, pues requiere estimar todos los árboles y los cálculos de cada árbol son laboriosos para las computadoras, por lo que en la práctica es muy difícil usarlo con más de 10 taxones (Duvall *et al.*, 1993a, citado en Eguiarte *et al.*, 1997; Duvall *et al.*, 1993b). Además, existen dificultades metodológicas para incluir datos morfológicos en este tipo de análisis (Flores-Villela *et al.*, 2000).

La parsimonia incluye sólo caracteres informativos y permite analizar conjuntos de datos sin usar un modelo evolutivo, es poco sensible a datos o taxones faltantes y los programas computacionales que la implementan son accesibles aún con conjuntos de datos grandes (Wiens, 1998; Wiens y Reeder, 1997).

Mientras que la parsimonia no toma en cuenta el tamaño de las ramas cuando se evalúa un árbol, la máxima verosimilitud considera que es más probable que se den cambios en las ramas largas que en las cortas, y el cálculo del largo de éstas es un paso importante para el método. Esta diferencia explica la consistencia de la máxima verosimilitud cuando la parsimonia es inconsistente. Sin embargo, este argumento puede ser una crítica en contra de la máxima verosimilitud, ya que este método tiende a fallar cuando taxones cercanamente emparentados tienen ramas largas (Siddall, 1998). Swofford *et al.* (1996) comentan que la máxima verosimilitud se ha usado en varias áreas de investigación biológica para probar hipótesis, pero debido a la complejidad para obtener soluciones de problemas que involucran numerosas hipótesis alternativas, su uso general en taxonomía se ha retrasado. También señalan que en tanto que los métodos de parsimonia buscan soluciones que minimizan la cantidad de cambio evolutivo requerido para explicar los datos, la máxima verosimilitud calcula la cantidad de cambio real de acuerdo a un modelo evolutivo.

En general, para decidir cuál de estos métodos debe aplicarse se requiere tener en cuenta el número de caracteres y el origen de éstos, pero sobre todo, se debe asumir el marco conceptual correspondiente a cada método. Por tanto, autores como Miyamoto y Fitch (1995) sugieren tomar un criterio de optimización simple, mientras que otros como Kim (1993) o Håstad y Björklund (1998) sugieren realizar una comparación de los datos obtenidos por diferentes métodos de análisis.

Análisis bayesiano vs. parsimonia y máxima verosimilitud

La operación del algoritmo para realizar un análisis bayesiano (MCMC) puede describirse como un viaje a través del espacio de los parámetros, donde dicho espacio se define en términos de topología, longitudes de las ramas, tasas de substitución y otros. El algoritmo involucra una serie de modificaciones a los parámetros propuestos, cada una de las cuales se acepta o se rechaza en función del cambio resultante en la verosimilitud. Cuando el proceso se vuelve estacionario, la frecuencia con la cual los valores individuales de los parámetros son observados, es una estimación precisa de la probabilidad posterior (Cummings *et al.*, 2003).

Métodos tales como la máxima verosimilitud o la máxima parsimonia, basados en un criterio objetivo, consideran poco los valores observados de los parámetros durante la travesía por el espacio de los parámetros. Por el contrario, utilizan un algoritmo particular (búsqueda heurística, *branch-and-bound*, búsqueda exhaustiva) para obtener el mejor árbol determinado por el criterio usado. En el análisis bayesiano/MCMC no hay un destino particular, más bien la búsqueda es lo interesante del proceso (Cummings *et al.*, 2003).

Otras controversias respecto al análisis bayesiano tienen que ver con la solidez de la probabilidad inicial, el tamaño de la matriz de datos, y la convergencia y mezcla de las cadenas en el análisis MCMC. Debido a que cada investigador debe especificar una distribución de probabilidad inicial para todos los parámetros (topología, longitudes de rama y modelo de sustitución), distintos investigadores pueden elegir un *prior* diferente y obtener otros resultados. Entre más datos se tengan en la matriz, menos influye el *prior*, por lo que en un análisis filogenético suficientemente robusto los resultados suelen ser insensibles al *prior*. Además, es imposible saber con total certeza si las cadenas en el análisis MCMC se han mezclado y convergido correctamente.

Literatura citada

- Barret, M., M. J. Donoghue y E. Sober. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology* 40: 486-493.
- Bull, J. J., J. P. Huelsenbeck, C. W. Cunningham, D. L. Swofford y P. J. Waddell. 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42: 384-397.
- Chippindale, P. T. y J. J. Wiens. 1994. Weighting, partitioning and combining characters in phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 43: 278-287.
- Cummings, M. P., S. A. Handley, D. S. Myers, D. L. Reed, A. Rokas y K. Winka. 2003. Comparing bootstrap and posterior probability values in the four-taxon case. *Systematic Biology* 52: 477-487.
- De Queiroz, A. 1993. For consensus (sometimes). *Systematic Biology* 42: 368-372.
- De Queiroz, A., M. J. Donoghue y J. Kim. 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 657-681.
- Duvall, M. R., M. T. Clegg, M. W. Chase, W. D. Clark, J. W. Kress, H. G. Hills, L. E. Eguiarte, F. J. Smith, B. S. Gaut, E. A. Zimmer y G. H. Learn, Jr. 1993a. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from rbcL sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 607-619. Citado en: Eguiarte, L. E., V. Souza, J. Nuñez-Farfán y B. Hernández-Baños. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60: 169-181.
- Duvall, M. R., G. H. Learn, Jr., L. E. Eguiarte y M. T. Clegg. 1993b. Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 4641-4644.
- Eguiarte, L. E., V. Souza, J. Nuñez-Farfán y B. Hernández-Baños. 1997. El análisis filogenético: métodos, problemas y perspectivas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60: 169-181.
- Erixon, P., B. Svennblad, T. Britton y B. Oxelman. 2003. Reliability of Bayesian posterior probabilities and bootstrap frequencies in phylogenetics. *Systematic Biology* 52: 665-673.
- 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.
- Flores-Villela, O., K. M. Kjer, M. Benabib y J. W. Sites, Jr. 2000. Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of the basal groups of the lizard genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Systematic Biology* 49: 713-739.
- Håstad, O. y M. Björklund. 1998. Nucleotide substitution models and estimation of phylogeny. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1381-1389.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23-42.
- Hillis, D. M., J. J. Bull, M. E. White, M. R. Badgett y J. J. Molineux. 1992. Experimental phylogenetics: generation of a known phylogeny. *Science* 255: 589-592.
- Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck y C. W. Cunningham. 1994a. Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science* 264: 671-677.
- Hillis, D. M., J. P. Huelsenbeck y D. L. Swofford. 1994b. Hoblobin of phylogenetics? *Nature* 36: 363-364.
- Hillis, D. M., C. Moritz y B. K. Mable (eds.). 1996. *Molecular systematics*, 2da ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Holder, M. y P. O. Lewis. 2003. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature Reviews* 4: 275-284.
- Huelsenbeck, J. P. 1995. Performance of phylogenetic methods in simulation. *Systematic Biology* 44: 17-48.
- Huelsenbeck, J. P., F. Ronquist, R. Nielsen y J. P. Bollback. 2001. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. *Science* 294: 2310-2314.
- Jones, T. R., A. G. Kluge y A. J. Wolf. 1993. When theories and methodologies clash: a phylogenetic reanalysis of the North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Systematic Biology* 42: 92-102.
- Kim, J. 1993. Improving the accuracy of phylogenetic estimation by combining different methods. *Systematic Biology* 42: 331-340.
- Kluge, A. G. 1983. *Cladistics and the classification of the great apes*, pp.

- 151-177. En: R. L. Ciohan y T. Stuessy (eds.). *Cladistics, perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York.
- Kluge, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7-25.
- Kluge, A. G. y A. J. Wolf. 1993. Cladistics: what's in a word? *Cladistics* 9: 183-199.
- Lanyon, S. M. 1993. Phylogenetic frameworks: towards a firmer foundation for the comparative approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 45-61.
- Lewis, P. O. 2001. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 30-37.
- Miyamoto, M. M. y W. M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44: 64-76.
- Moritz, C. y D. M. Hillis. 1996. Molecular systematics: context and controversies, pp. 1-13. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.). *Molecular systematics*, 2da ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions, with a historical note on Adanson's *Familles Des Plantes* (1763-1764). *Systematic Zoology* 28: 1-21.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Patterson, C., D. M. Williams y C. J. Humphries. 1993. Congruence between molecular and morphological phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 153-188.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Shaffer, H. B., J. M. Clark y F. Kraus. 1991. When molecules and morphology clash: a phylogenetic analysis of North American ambystomatid salamanders (Caudata: Ambystomatidae). *Systematic Zoology* 40: 284-303.
- Sibley, C. G. y J. E. Ahlquist. 1987. DNA hybridization evidence of hominid phylogeny: results from an expanded data set. *Journal of Molecular Evolution* 26: 99-121.
- Siddall, M. E. 1998. Success of parsimony in the four-taxon case: long-branch repulsion by likelihood in the Farris Zone. *Cladistics* 14: 209-220.
- Siebert, D. J. 1992. Tree statistics; trees and 'confidence'; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution, pp. 72-88. En: P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams (eds.). *Cladistics: a practical course in systematics*. Oxford University Press, Oxford.
- Swofford, D. L., G. J. Olsen, P. J. Wadden y D. M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference, pp. 407-514. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.). *Molecular systematics*, 2da ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Wiens, J. J. 1998. Does adding characters with missing data increase or decrease phylogenetic accuracy? *Systematic Biology* 47: 625-640.
- Wiens, J. J. y T. W. Reeder. 1997. Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs* 11: 1-101.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York.