

FILOGENIAS Y METODO COMPARATIVO: IDENTIFICACION Y EVALUACION DE HIPOTESIS EVOLUTIVAS Y ESTABLECIMIENTO DE CRITERIOS PARA CONSERVAR ESPECIES EN RIESGO.

Juan Francisco ORNELAS

Departamento de Ecología y Comportamiento Animal
Instituto de Ecología, A.C.

Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, MEXICO
Correo electrónico: ornelasj@sun.ieco.conacyt.mx

RESUMEN

El propósito principal de esta revisión es promover la discusión acerca del impacto que ha tenido el uso de las filogenias y el método comparativo en diversos campos de la biología moderna. La combinación entre el método comparativo y las filogenias es usada para (1) inferir los estados ancestrales de patrones morfológicos, ecológicos y conductuales para sugerir patrones evolutivos de cambio, (2) desarrollar hipótesis acerca de los procesos de cambio evolutivo, (3) probar asociación evolutiva entre dos o más caracteres que pudiesen sugerir procesos coevolutivos y de limitantes evolutivas, y (4) corregir problemas de independencia de datos correspondientes a especies (*e.g.*, problemas estadísticos en análisis interespecíficos que no son de naturaleza evolutiva). Por otro lado, la manera de evaluar hipótesis de adaptación ha cambiado dramáticamente en las últimas dos décadas. A pesar de que los avances en técnicas moleculares y de reconstrucción filogenética que permiten evaluar hipótesis de adaptación de una manera robusta, se siguen invocando argumentos adaptacionistas o usando aproximaciones experimentales para explicar correlaciones evolutivas. Mi intención en este artículo es enfatizar el uso de filogenias en la interpretación de hipótesis evolutivas y de adaptación, hipótesis de origen y transición de caracteres, correlación evolutiva entre dos o más caracteres, coevolución, diversificación filogenética, y el papel de las filogenias y el método comparativo en la identificación de especies en riesgo y su conservación. Para ello, reviso ocho ejemplos que incluyen casos de estudio sobre la evolución: (1) de plantas dioicas con semillas dispersadas por animales, (2) del gregarismo en larvas de mariposas con una coloración aposemática, (3) de las alas reducidas entre macrolepidópteros de bosques estables, (4) del robo de néctar entre colibríes con tomios aserrados, (5) de flores con mecanismos de defensa en contra de "aprovechados", (6) de los cambios de hospedero por la química de las plantas, (7) de la nectarivoría entre colibríes y su radiación adaptativa, y (8) de la tendencia hacia la generalización de hospederos por tordos parásitos de cría. Los primeros dos sistemas son usados principalmente para explicar los problemas metodológicos en el uso de filogenias y los seis restantes conforman una revisión conceptual del uso de filogenias en la evaluación de hipótesis de adaptación y en biología/ecología evolutiva. Por último, reviso como las filogenias se pueden utilizar para establecer prioridades en la conservación de especies e identificación de procesos biológicos que están determinando distintos niveles de "susceptibilidad" a la extinción por cuestiones de origen filogenético.

Palabras Claves: Adaptación, cladística, cladogénesis, coespeciación, conservación, correlación evolutiva, filogenias.

ABSTRACT

The main purpose of this review is to promote discussion on the impact of modern phylogenetic comparative methods has had on several fields of biology. The combining of comparative methods and phylogenies is used (1) to infer the ancestral states of morphological, ecological and behavioral patterns and to suggest evolutionary patterns of change, (2) to develop hypotheses about the processes of evolutionary change, (3) to test evolutionary association between two or more characters that might suggest coevolutionary processes or evolutionary constraints, and (4) to correct the nonindependence of species data (e.g. statistical problems of interspecific analyses that are not evolutionary in nature). Because of this, the evaluation of adaptation hypotheses has changed dramatically in the last two decades. Now, advances in molecular techniques and phylogenetic reconstruction methods allow researchers to evaluate hypotheses of adaptation using a more robust approach, but Darwinian argumentation or experimental approaches are still used to explain correlation over evolutionary time. My interest here is to emphasize the use of phylogenies when testing hypotheses of adaptation and evolution, hypotheses of origin and transition of characters, evolutionary association of two or more characters, coevolution, phylogenetic diversification, and the role that phylogenies and the comparative methods might play on the identification and conservation of species at risk. For this reason, I revise eight study cases, including the evolution of (1) dioecy among plants with fleshy fruits dispersed by animals, (2) gregariousness among butterfly larva promoted by aposematic coloration, (3) wing reduction among macrolepidopteran living on stable forests, (4) nectar robbing among bill-serrated hummingbirds, (5) plant chemistry on herbivore host shifts, (6) floral defenses against "aprovechados" that rob nectar, (7) nectarivory among hummingbirds and their adaptive radiation, and (8) host generalization among parasitic cowbirds. The first two systems are used mainly to explain some of the methodological problems and the remaining six conform a conceptual revision of the use of phylogenies for testing hypotheses of adaptation and in biology/evolutionary ecology. Lastly, I revise how phylogenies can be used to establish conservation priorities and to identify biological processes that might determine different levels of susceptibility to extinction because of phylogenetic origin.

Key Words: Adaptation, character correlation, cladistics, cladogenesis, conservation, cospeciation, phylogenies.

INTRODUCCION

El pensamiento darwiniano creció con la idea de que la diversidad biológica evolucionó a través de una combinación de procesos genealógicos y ambientales. Aunque hoy día los biólogos aceptan esta idea en la práctica los estudios filogenéticos y ecológicos se llevan a cabo de manera independiente. Esto es un problema, ya que para dar explicaciones evolutivas se requiere como referencia tanto la reconstrucción de las relaciones filogenéticas del grupo bajo estudio como la de sus ambientes donde han evolucionado. Es por tanto necesario que en nuestros programas de investigación integremos la información morfológica, ecológica, y conductual, con la información histórica sobre los organismos que estudiamos, para producir una imagen más robusta de la evolución.

En décadas recientes, varios conceptos de la sistemática han sido revitalizados mediante metodologías para desarrollar hipótesis sobre la evolución de caracteres y grupos taxonómicos (p.ej. de Luna 1995, de Luna & Mishler 1996), y de igual

manera el uso de una aproximación filogenética ha beneficiado a la ecología evolutiva mediante la identificación de patrones ecológicos y de posibles adaptaciones (p.ej. Wanntorp *et al.* 1990, Brooks & McLennan 1991, Reeve & Sherman 1993). Aunque es cada vez más común ver en la literatura como los investigadores usan filogenias en la interpretación de patrones biológicos, el desarrollo de la biología se ha caracterizado por carecer de un enfoque comparativo-evolutivo (Piñero 1996).

El propósito de ésta revisión es informar al lector de esta revista sobre la importancia del uso de filogenias en la interpretación de hipótesis evolutivas. En la presente revisión enfatizo la pluralidad de enfoques utilizados en la literatura para la interpretación de hipótesis evolutivas y detallo aspectos metodológicos, a fin de estimular su uso entre biólogos de todas las disciplinas. A pesar de que existen excelentes revisiones sobre la importancia del uso de filogenias en biología evolutiva (p.ej. Losos & Miles 1994) y de que algunos de los estudios incluidos aquí han sido utilizados en revisiones previas, la diversidad en tópicos y problemáticas de los ocho estudios de caso seleccionados dará al lector un panorama general de las innumerables posibilidades y las bondades del método comparativo y el uso de filogenias en programas de investigación en biología evolutiva. Los estudios de caso seleccionados me permitirán explicar como es que un enfoque filogenético puede ayudar a encontrar nuevas direcciones en nuestros programas de investigación y abordar algunos de los tópicos más relevantes en biología evolutiva; la reconstrucción de filogenias también nos puede ayudar a detectar nuevas observaciones y luego proponer hipótesis alternativas sugeridas por éstas. Luego discuto de manera extensiva sobre el concepto de adaptación y sobre la identificación de adaptaciones con la ayuda de las filogenias. Después reviso varios conceptos de suma importancia en biología evolutiva, incluyendo la correlación evolutiva que es revisada a través de los estudios de (1) dioicismo entre plantas con semillas dispersadas por animales (Givnish 1980), (2) gregarismo entre larvas de mariposas con colores aposemáticos (Sillén-Tullberg 1988), y (3) el reduccionismo entre macrolepidópteros que viven en bosques estables (Hunter 1995); la facilitación evolutiva es revisada a través de los casos de (1) robo de nectar entre colibríes con tomios aserrados (Ornelas 1994) y (2) flores que se defienden en contra de "aprovechados" (Inouye 1983); la relación entre la cladogénesis, coespeciación e innovaciones clave en interacciones a través de casos como (1) los escarabajos que cambian de hospedero siguiendo la química de las plantas (Becerra 1997), (2) el hábito de la nectarivoría entre colibríes y su diversificación filogenética (Ornelas 1996), y (3) de la tendencia entre los tordos parásitos de cría hacia la generalización de hospederos (Lanyon 1992).

IDENTIFICACION DE ADAPTACIONES

Desde los tiempos de Darwin, un punto central en biología evolutiva ha sido poder explicar el porqué de la existencia de rasgos llamativos entre algunos organismos (Futuyma 1986). En este sentido, se busca una explicación genealógica para los rasgos entre los ancestros del organismo o entre las condiciones actuales de vida de los organismos para interpretarlos como adaptaciones, como un ensamblaje funcional entre el organismo y su medio ambiente (Brooks & McLennan 1991). Por otro lado, esto no excluye la posibilidad de que los caracteres adaptativos puedan ser identificados al correlacionar rasgos particulares de un organismo con variables ambientales de relevancia (Dunbar 1982), por lo que se podría postular que dos especies que comparten ciertos rasgos han evolucionado bajo presiones selectivas similares y se asume que el ambiente en el que viven hoy día es el mismo en el que sus ancestros vivieron o que éste ha cambiado poco desde el origen de estas especies.

En nuestro afán por explicar el porqué de esos rasgos en aquellos organismos que estimulan nuestra admiración, se asume *a priori* que son adaptaciones. Sin embargo, esto no siempre es cierto, ya que puede ser sólo el resultado de nuestra intuición, p.ej. asumir que un rasgo es adaptativo puede ser una tautología. Por ejemplo, un botánico evolutivo al explicar la razón de ser de las brácteas en flores tubulares con grandes volúmenes de néctar, propone que su función es de protección en contra de robadores de néctar y que la evolución de éstas ha sido moldeada por la selección natural. No existe un límite en generar posibles explicaciones y escenarios de como se han originado y evolucionado aquellos rasgos que provocan nuestra admiración, lo importante aquí es revisar cómo se pueden evaluar estos escenarios evolutivos.

Aunque invocar argumentos de selección natural no es justificación suficiente para que un rasgo sea adaptativo, una aproximación filogenética ofrece la posibilidad de evaluar hipótesis de una manera complementaria. Los procesos evolutivos y sus interacciones tienen una influencia en la diversificación de ciertos grupos de organismos. Una de las contribuciones más importantes de los análisis filogenéticos para los estudios de adaptación es que nos permite descubrir aquellos rasgos que son caracteres ancestrales persistentes (simplesiomorfias, Fig. 1C; Wanntorp *et al.* 1990). Esto es importante cuando un ecólogo de la conducta quiere entender porqué los miembros de una especie se comportan de la manera en que lo hacen con rasgos que han persistido a lo largo de su evolución.

Sobre la pregunta de si las filogenias son de utilidad en averiguar las causas y consecuencias de la evolución de tal o cual carácter, Wanntorp (1983) y Coddington (1988) argumentan que una adaptación se reconoce cuando la evolución de una morfología derivada (apomorfia; Fig. 1C) prueba ser: (a) una

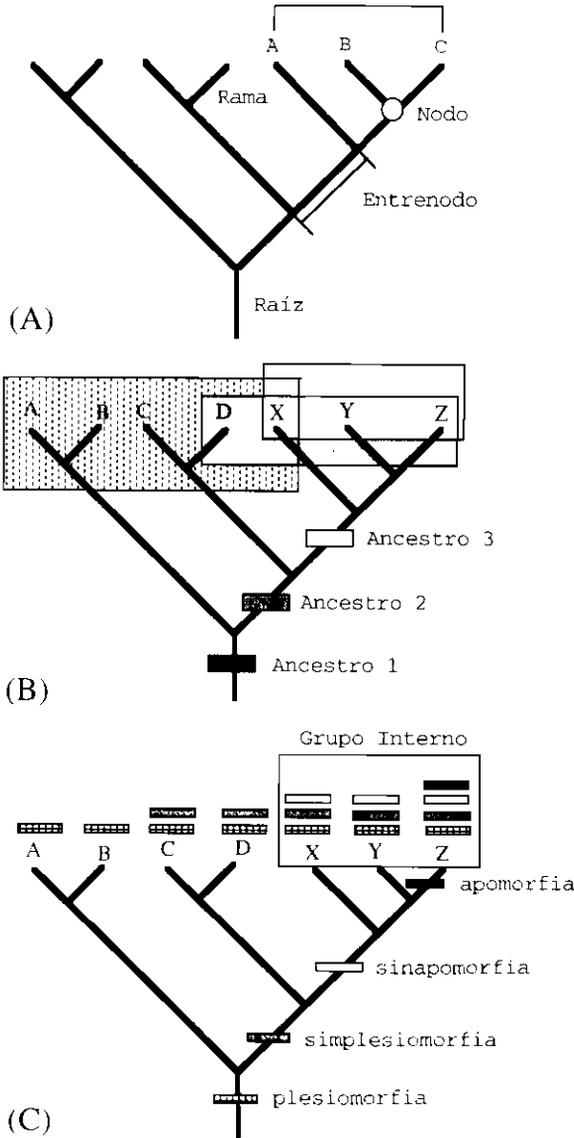


Figura 1

Ilustración que muestra la información básica para (a) identificar los componentes de un árbol filogenético, (b) distinguir entre los grupos que comparten una ancestría común (monofiléticos) y los grupos de organismos artificiales (parafiléticos y polifiléticos), (c) e identificar el tipo de caracteres de acuerdo a su posición a lo largo de un árbol filogenético.

coincidencia con el origen de una función derivada, o (b) una ventaja en desempeño. Esto se puede determinar mediante comparaciones entre organismos relacionados que tienen el carácter ancestral (plesiomorfia; Fig. 1C y 2).

En general, no solo se reconoce que el concepto de adaptación es complejo y pobremente definido (Futuyma 1986), sino que existe una serie de problemas metodológicos para poder reconocer adaptaciones. Como he mencionado, uno de ellos es que no todas las características que llaman la atención son adaptaciones, y otro es que resulta difícil demostrar la función y la historia de esos rasgos (Futuyma 1986). Gould & Vrba (1982) proponen que una adaptación es aquel rasgo que ha sido construido y moldeado por la selección natural para su función actual; para aquellos rasgos que originalmente fueron construidos para algo más que su función actual proponen el término de exaptación (Fig. 2). Dado que el concepto de adaptación adquiere diferentes significados en otras áreas (p.ej. fisiología), y que hay definiciones que operacionalmente son muy útiles (Sober 1984, Reeve & Sherman 1993), para esta revisión adopto solo aquellas que tienen un componente histórico que aunque puedan ser más restrictivas que las definiciones de tipo operacional (Reeve & Sherman 1993), son conceptualmente de mayor utilidad (Harvey & Pagel 1991). En consecuencia, una adaptación podría distinguirse de una exaptación usando métodos cladísticos como un carácter derivado que evolucionó en un grupo filogenético en respuesta a un agente de selección específico (Coddington 1988, Harvey & Pagel 1991). Esta definición tiene el problema de que no todas las apomorfias son resultado de la selección natural sino que otros factores pudieron haber influenciado su origen (e.g., deriva génica; de Pinna & Salles 1990, Reeve & Sherman 1993). Aunque Coddington (1988) expresa de manera repetida que las adaptaciones son solo aquellas sinapomorfias (Fig. 1C) que han aparecido vía selección, las pruebas que propone no permiten distinguir entre aquellas sinapomorfias que son adaptaciones de las que no lo son (de Pinna & Salles 1990).

Un estudio riguroso que identifique adaptaciones correctamente debe ir acompañado de un análisis filogenético (Futuyma 1986, Wanntorp *et al.* 1990, Brooks & McLennan 1991), ya que no es suficiente trazar una correlación entre especies con uno u otro rasgo, pues aquellas ecológicamente similares pueden también estar cercanamente emparentadas y por lo tanto compartir rasgos solo por tener un ancestro común (inercia filogenética). Por ejemplo, supongamos que se propone a raíz de una manipulación experimental que la evolución del tamaño de la nidada en la gaviota *Larus argentatus* (tres huevos) es como un "seguro de vida" ante la pérdida del primer o segundo huevo. Sin embargo, de pronto se descubre que todos las gaviotas en el género *Larus* ponen tres huevos y que el tamaño de la nidada de los ancestros de las gaviotas fue de cuatro.

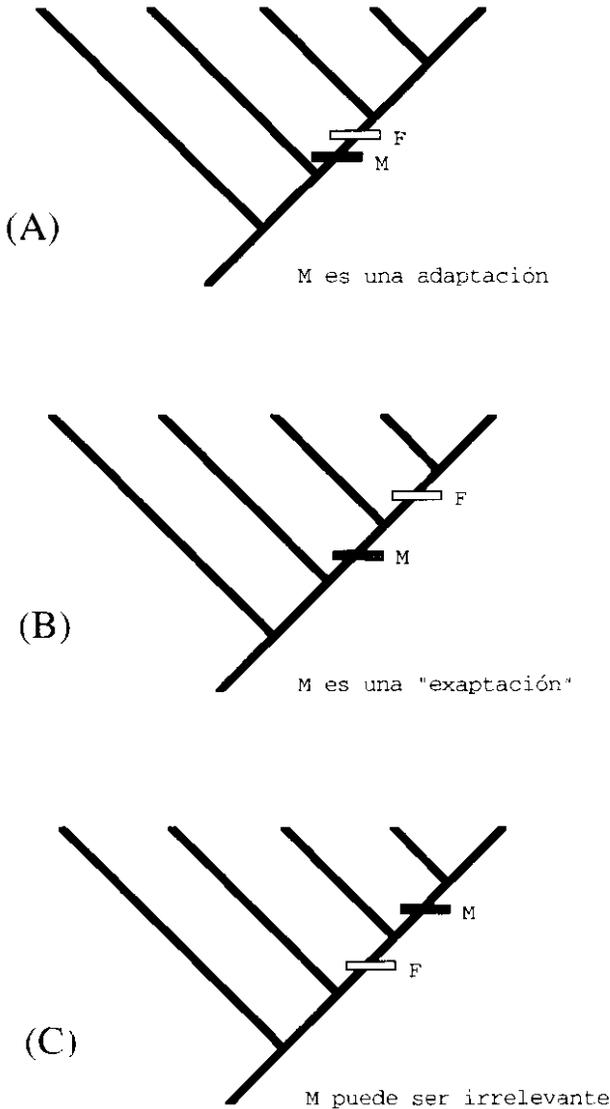


Figura 2

Identificación de adaptaciones usando filogenias. (a) si la morfología (M) aparece de manera simultánea a la función (F) y ésta antes del siguiente evento de especiación, entonces M debe interpretarse como una adaptación, (b) si M aparece antes que F, pero ésta última aparece después del siguiente evento de especiación, entonces M debe interpretarse como una exaptación, y (c) si F aparece antes que M, entonces la aparición de M es irrelevante para explicar F (c) (Modificado de Donoghue 1989).

Es decir, el tamaño de la nidada entre gaviotas se ha reducido a lo largo del tiempo, probablemente por razones distintas a la función que se le adjudica hoy día. Es muy importante también que cuando se propongan hipótesis de adaptación, los caracteres en discusión estén atados sin ambigüedades al nodo basal del grupo en consideración, de otra manera no se podría saber si el carácter es homólogo entre los taxa que lo comparten (de Pinna & Salles 1990).

Una distinción importante que hacen Brooks & McLennan (1991) sobre las adaptaciones que resultan por convergencia y las que lo hacen por divergencia, es que se demuestran de manera distinta y que se requiere de las filogenias para demostrarlo. La evolución convergente en diferentes linajes es considerada una de las evidencias más fuertes de adaptación, aunque frecuentemente se postula sin demostrarlo filogenéticamente (Wanntorp *et al.* 1990). Por otro lado, si ocurren cambios recientes estos deben ser identificados como adaptaciones por divergencia si están asociados a la aparición de especies descendientes (Coddington 1988, Wanntorp *et al.* 1990).

Las correlaciones entre especies que con frecuencia aparecen en la literatura ecológica no están basadas en evidencia independiente que identifique al rasgo bajo estudio como una adaptación a la circunstancia ecológica. Por lo tanto, las especies como tales no pueden ser tratadas como puntos independientes (Clutton-Brock & Harvey 1979, Wanntorp *et al.* 1990). Debido a este problema de independencia, para la identificación correcta (o refutación) de una adaptación es importante documentar que el rasgo ha aparecido de manera independiente durante la historia evolutiva del grupo, y determinar el contexto selectivo particular de cada uno de esos eventos evolutivos (Nilsson 1983, Wanntorp *et al.* 1990). Esto sólo se logra evaluando el rasgo en el contexto de una hipótesis de filogenia previamente establecida.

Hay dos maneras de acercarse a la evaluación rigurosa de una hipótesis de adaptación. Primero, se usan técnicas estadísticas para poder predecir una asociación adaptativa entre dos caracteres o entre un carácter y una variable ambiental (Felsenstein 1985, Ridley 1983, Grafen 1992, Harvey & Pagel 1991, Pagel 1992a), usando la información de las relaciones filogenéticas reconstruidas para minimizar el problema de independencia. Segundo, se han comenzado a usar reconstrucciones filogenéticas para probar directamente hipótesis de evolución de caracteres adaptativos (Frumhoff & Reeve 1994). El procedimiento consiste en sobreponer los caracteres de interés sobre cladogramas independientemente derivados para determinar el tiempo y dirección de las transiciones históricas entre los estados de los caracteres.

Las pruebas filogenéticas que usan el segundo procedimiento permiten discriminar los siguientes tipos de hipótesis: (a) para determinar si un carácter se originó entre las poblaciones ancestrales a través de selección natural y por

razones distintas a su función actual (Coddington 1988, 1990), (b) para definir si la presencia de un carácter en un taxón no resulta de una restricción filogenética (McLennan *et al.* 1988, Brooks & McLennan 1991), y (c) para evaluar si la evolución de un carácter fue facilitado por la presencia de otro (Sillén-Tullberg 1988, Carpenter 1989, 1991, Donoghue 1989, Prum 1990, Brooks & McLennan 1991, Sillén-Tullberg & Møller 1993). Aunque cada vez es más frecuente el uso de filogenias para probar hipótesis de adaptación, el poder explicativo de las pruebas filogenéticas usadas es más limitado de lo que en general se reconoce. Primero, las homoplasias (reversión de caracteres y evolución paralela en taxa relacionados), son características importantes para estudiar y reconocer adaptaciones, pero solo pueden ser reconocidas mediante análisis filogenéticos. Segundo, la variación en el tiempo de los ambientes actuales puede limitar la inferencia adecuada de estado de los caracteres ancestrales, p.ej. los ambientes están cambiando constantemente. Por esto, Frumhoff & Reeve (1994) señalan que las hipótesis del tipo (a) y (b) no pueden ser probadas de manera absoluta, y las del tipo (c) solo se logra aplicando cuidadosamente las pruebas filogenéticas.

Para probar hipótesis de adaptación usando una aproximación filogenética, primero hay que suponer que estamos sobreponiendo caracteres sobre la filogenia correcta. Si se tratase de hipótesis filogenéticas preliminares, la problemática sería distinta y habría que considerar otras aproximaciones (Felsenstein 1985, Armbruster 1992, Losos 1994). También se asume que al sobreponer caracteres sobre cladogramas generados independientemente se obtendrá una visión precisa de la secuencia histórica de las transiciones entre estados (usando criterios de parsimonia y optimización). Sin embargo, solo se obtiene una visión correcta de la secuencia de las transiciones si la tasa de cambios entre linajes es baja comparada con la tasa de divergencia taxonómica (cladogénesis). Asumir esto es ser poco realista, ya que debido a la potencialidad de cambio dentro de los linajes, las tasas de cambio pueden diferir entre clados.

En conclusión, las hipótesis de adaptación suponen que los estados de los caracteres de rasgos diferentes han aparecido con una secuencia particular. Las pruebas filogenéticas diseñadas para explorar hipótesis de adaptación tienen por lo menos dos problemas: (1) cuando el tiempo y la dirección de transiciones históricas entre estados de caracteres no pueden ser determinados porque los estados ancestrales tienen que ver con varios caracteres, y (2) cuando la asociación selectiva entre caracteres es fuerte, ambos caracteres aparecen en la misma rama del cladograma y su orden de aparición permanece sin resolver. En el primer caso, el problema puede ser minimizado cuando alguna secuencia de la transición hipotetizada puede ser encontrada en múltiples linajes independientes (p.ej. Prum 1990), pero para el segundo caso, solo se obtiene una secuencia

histórica ya que la asociación selectiva es relativamente débil y la tasa de cladogénesis es relativamente alta.

El conocimiento de la distribución filogenética de rasgos, su desempeño, y regímenes selectivos no son suficiente evidencia para identificar adaptaciones (Leroi *et al.* 1994). Los patrones filogenéticos frecuentemente sugieren que un rasgo es una adaptación cuando en realidad no lo es, o que no es una adaptación cuando en realidad lo es (Leroi *et al.* 1994). Por ello, una explicación adaptativa completa de acuerdo a estos autores requiere de la demostración en la adecuación relativa de una adaptación putativa y la del rasgo que está suplantando, así como de información sobre sus bases genéticas.

CORRELACION EVOLUTIVA

La correlación evolutiva entre dos caracteres puede o no ser debida a la adaptación como un proceso (Pagel 1992a, Leroi *et al.* 1994). Hay que demostrar como primer paso que en efecto la correlación existe, y luego mediante el uso de argumentos de diseño y desempeño que esta correlación como rasgo es adaptativa (Reeve & Sherman 1993).

Dioicismo entre plantas dispersadas por animales. Una hipótesis de mucha controversia entre los botánicos es que la evolución del dioicismo, la separación de los órganos masculinos y femeninos en individuos diferentes, es más frecuente entre plantas dispersadas por animales. Givnish (1980) observó que 339 gimnospermas son monoicas con semillas dispersadas por el viento, 402 son dioicas con propágulos jugosos dispersados por animales, 45 son monoicas con propágulos jugosos, y 18 son dioicas con propágulos secos. Mediante una tabla de contingencia, Givnish demostró que hay una asociación significativa entre el dioicismo y la presencia de propágulos jugosos, y, usando argumentos ecológicos sobre la polinización y dispersión de semillas, concluyó que la asociación tenía un significado adaptativo.

Hay tres problemas metodológicos básicos con el trabajo de Givnish. Primero, hay un problema de "independencia" ya que Givnish asume que la ocurrencia de tal o cual especie en cada categoría (por ejemplo, especies dioicas con propágulos jugosos) es evidencia independiente de la asociación, sin embargo, ignora que algunas especies pueden estar cercanamente emparentadas y compartir caracteres que evolucionaron sólo una vez en su ancestro común. Esto es, puede ser meramente el resultado de una "inercia filogenética". Givnish se da cuenta del problema y trata de resolverlo usando a las familias como unidades de comparación. Sin embargo, esta aproximación puede sobreestimar el número de orígenes de los caracteres en cuestión sobre todo si los grupos comparten un

origen común (Donoghue 1989). Segundo, una simple correlación entre caracteres no establece su polaridad, es decir, el orden en el cual estos evolucionaron. Para saber si el carácter en cuestión es adaptativo o no, o si la asociación tiene implicaciones adaptativas, hay que establecer el orden de origen de los caracteres para elegir y establecer posibles explicaciones evolutivas. Por ésto, la aproximación usada por Givnish no resuelve la "secuencia de los eventos" (optimización; Coddington 1988, Wanntorp *et al.* 1990), ya que es posible que el dioicismo haya evolucionado antes o después que los propágulos jugosos (Donoghue 1989, Fig. 3). Tercero, la asociación entre el sistema reproductivo y el modo de dispersión pudo haber evolucionado independientemente en respuesta a un tercer factor no considerado (Fig. 3), es decir, la "causalidad" de un rasgo es difícil de probar.

Lo que se desprende de los puntos discutidos en el párrafo anterior, es que si no se toman en cuenta las relaciones filogenéticas, las correlaciones que son centrales en argumentaciones evolutivas como la del trabajo de Givnish, podrían tener interpretaciones sesgadas ya que la distribución de los estados de los caracteres en dichas correlaciones han sido estimadas de manera inadecuada (Donoghue 1989).

Agregación en larvas de mariposas con coloración aposemática. Sillén-Tullberg (1988) sugirió que la coloración de alerta (aposemática) ha evolucionado nueve veces entre larvas solitarias de mariposas pero nunca sucedió entre larvas gregarias. Es decir, la agregación de las larvas evoluciona con mayor frecuencia entre larvas que tienen una coloración críptica que entre aquellas con coloración aposemática. Para ello, el autor infirió relaciones filogenéticas a partir de clasificaciones de varios grupos de mariposas y luego determinó el número mínimo de orígenes. En 15 casos, este autor encontró que la coloración aposemática apareció primero que el gregarismo. Sillén-Tullberg (1988) concluye que la evolución del sabor desagradable entre larvas de mariposas predispuso al gregarismo. Sin embargo, al sobreponer la distribución de los estados de los caracteres sobre una hipótesis filogenética del grupo estudiado (Fig. 4), su conclusión se debilita ya que la asociación no parece ser tan contundente (Wanntorp *et al.* 1990, Read & Nee 1995). Aunque Sillén-Tullberg adoptó una aproximación que explícitamente sigue la secuencia de los cambios en caracteres discretos, no pudo determinar exitosamente la secuencia del origen.

Se han desarrollado una serie de metodologías para resolver algunos de los problemas discutidos en los dos ejemplos anteriores (p.ej. Wanntorp *et al.* 1990). Sin embargo, uno de los problemas más comunes a los que se enfrenta el investigador es que no cuenta con una hipótesis filogenética para el sistema de trabajo que le interesa. ¿Qué se hace cuando no hay una filogenia?

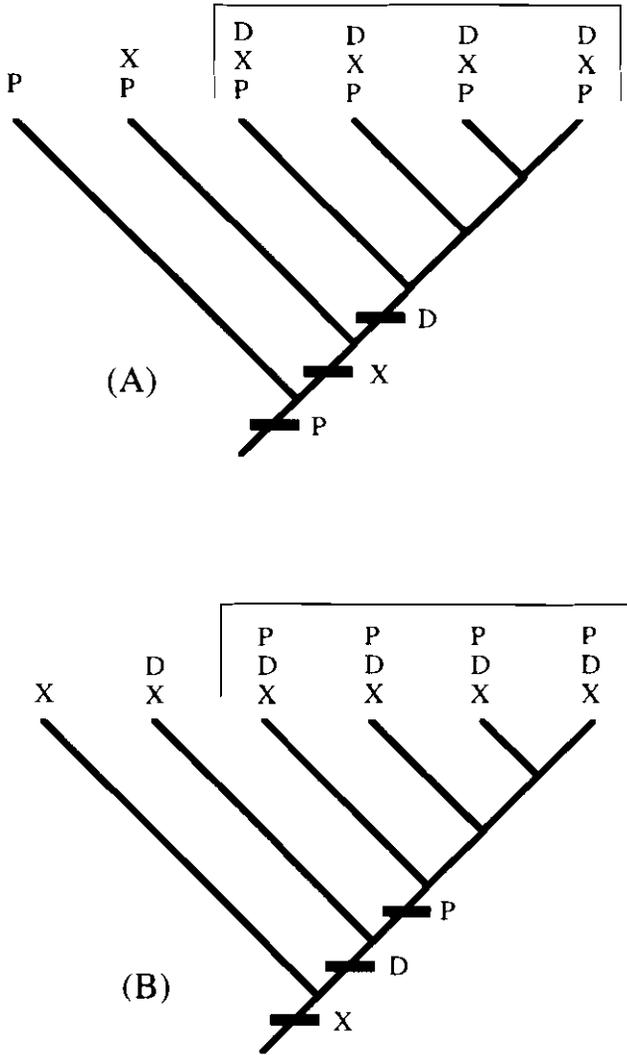


Figura 3

Hipótesis filogenéticas que ilustran la evolución de caracteres en donde las correlaciones no establecen la secuencia de los eventos evolutivos. En el cladograma (a) se ilustra la evolución de propágulos jugosos (P) antes del dioicismo (D) y en el cladograma (b) la evolución del dioicismo antes de la presencia de propágulos jugosos. En ambos casos, hay una fuerte asociación de caracteres y un tercer factor (X) pudo haber influenciado la evolución del dioicismo y/o de los propágulos jugosos (Donoghue 1989).

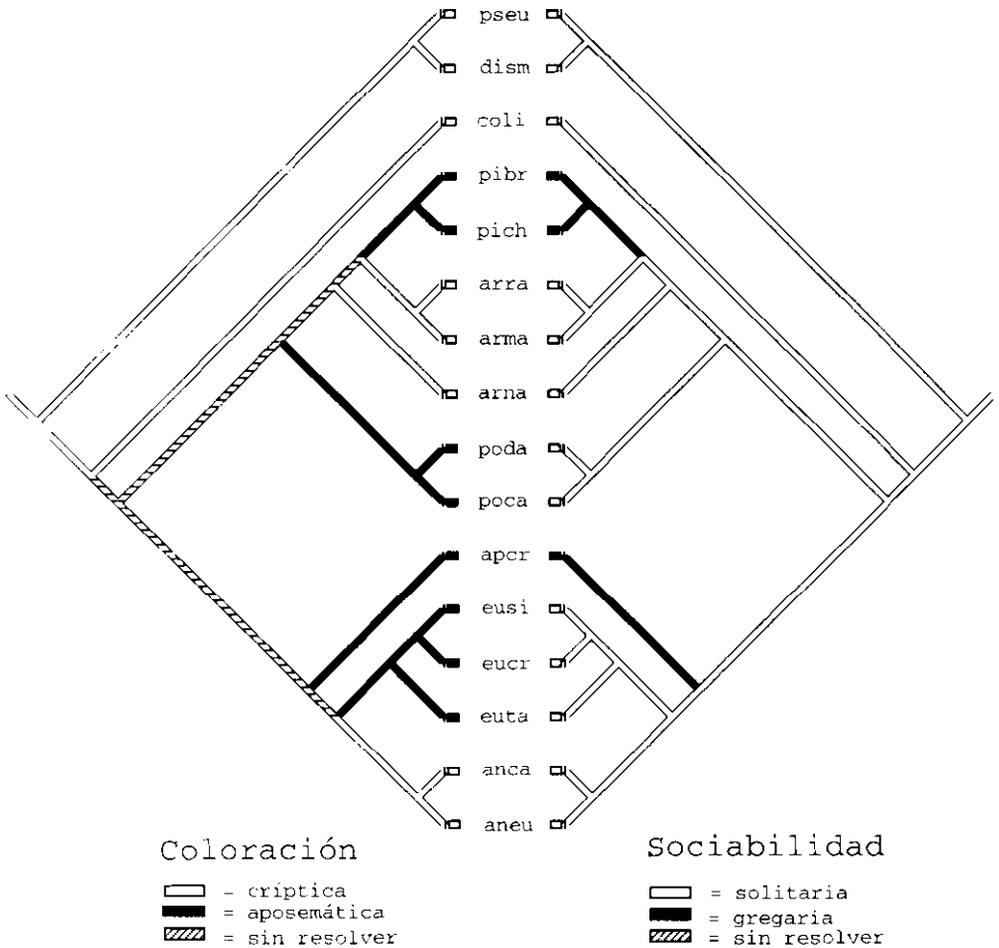


Figura 4

Sobreposición de los estados de la coloración de larvas de mariposas macrolepidópteras (críptica vs aposemática) y la sociabilidad (solitaria vs gregaria) sobre una hipótesis filogenética sugerida por Read & Nee (1995) para ilustrar que la asociación sugerida entre estos caracteres por Sillén-Tullberg (1988) no es contundente (Modificado de Read & Nee 1995).

Se han propuesto varios métodos estadísticos (análisis anidados de varianza y regresiones múltiples para identificar niveles taxonómicos adecuados para la comparación) que podrían resolver, por ejemplo, que las especies generalmente no pueden ser tratadas como puntos estadísticamente independientes (Pagel 1992b, Purvis *et al.* 1994). Estas pruebas, aunque por supuesto son mejores aproximaciones que la de ignorar el problema de independencia (Pagel 1992b, Purvis *et al.* 1994), no substituyen a las filogenias (Felsenstein 1985, Pagel & Harvey 1988, Wanntorp *et al.* 1990, Harvey & Pagel 1991).

Por otro lado, si se cuenta con una hipótesis filogenética hay varias maneras de resolver el problema de la no-independencia. Felsenstein (1985) fue el primero en desarrollar un método para el análisis comparativo de variables continuas que evita el problema de la no independencia, sobre todo para aquellos casos en donde se puede probar la independencia de cambios en dos "caracteres continuos" de acuerdo a algún modelo evolutivo. El método consiste en hacer comparaciones independientes entre pares de especies y nodos altos en una filogenia, en donde las diferencias entre dos especies que comparten un ancestro común es independiente de sus diferencias filogenéticas. Luego la misma lógica es usada comparativamente con otros pares de especies para probar la relación comparativa (Pagel 1992b). Su propuesta metodológica desafortunadamente requiere de filogenias con ramificaciones dicotómicas que usualmente no están disponibles (Martins & Garland 1991, Pagel 1992b). Grafen (1989) y Pagel (1992b) desarrollaron posteriormente aproximaciones similares a la de Felsenstein pero que no requieren de filogenias ramificadas dicotómicamente. El método que requería de un modelo de evolución particular, es decir, de información sobre la duración y edad de los linajes, ha sido modificado de modo que no es necesario conocer la longitud de las ramas en el árbol filogenético ni que esté perfectamente definido (Martins & Garland 1991, Pagel 1992b). Aunque estos métodos no requieren de información sobre la cantidad de cambio a lo largo de las ramas de los árboles filogenéticos, solo se pueden aplicar para casos en donde existe una correlación general entre cambios de caracteres en una sola dirección y de la misma magnitud.

Ridley (1983) por su parte propone una alternativa para aquellos casos en los que se cuenta con "caracteres discretos". Para poder utilizar su propuesta, los caracteres de interés son sobrepuestos en cladogramas bien resueltos para poder establecer el número de eventos evolutivos independientes. Luego, se caracterizan los estados de los caracteres de los nodos internos con los del grupo externo, como un proceso de comparación sucesiva. Ridley sugiere que para probar asociación entre caracteres: (a) hay que anotar el estado del otro caracter en esa rama del árbol, cada vez que un cambio ocurre en un caracter de interés, (b) luego hay que ensamblar los resultados en una tabla de contingencia de los dos caracteres que muestre la frecuencia de cada una de las cuatro combinaciones, y

finalmente, (c) calcular la probabilidad de la distribución observada. Aunque caracterizando los nodos internos no es posible identificar de manera correcta todas las soluciones parsimoniosas y la secuencia de los caracteres no siempre es clara, la aproximación de Ridley es mejor que simplemente tratar a las especies como si hubiésemos evolucionado de manera independiente.

Donoghue (1989) vuelve a evaluar la hipótesis de Givnish (1980) de que hay una asociación histórica entre el modo de dispersión y el sistema reproductivo en plantas con semillas, pero de una manera distinta. Dado que el modo de dispersión es cuestionable en algunos grupos fósiles de plantas, Donoghue usa dos esquemas alternativos de optimización: (1) en donde los taxa fósiles y todas las ramas sin solución fueron dispersados por el viento, y (2) en donde estas son dispersados por animales. Donoghue observa que el problema depende de la distribución de la variable independiente (modo de dispersión). Esto es, si la dispersión por animales fuese muy rara entre las plantas con semillas, debería haber una relación altamente significativa entre el dioicismo y la dispersión de semillas, aún cuando el dioicismo se originase de igual manera entre linajes evolutivos con propágulos secos y propágulos jugosos.

Maddison (1990) diseñó una prueba estadística (*The concentrated-changes test*) para determinar los procesos que llevan a la correlación evolutiva. La prueba funciona bajo la hipótesis nula de que el número de veces que un carácter, distribuido al azar a lo largo de las ramas del árbol, se gane o se pierda, es independiente de la condición del segundo carácter. A diferencia de otras propuestas como la de Felsenstein, la prueba de Maddison no depende de un modelo específico de evolución ni requiere del conocimiento de la duración de las líneas evolutivas. Lo único que se necesita es conocer los estados de los caracteres entre los ancestros (nodos internos).

Aún cuando para el caso de las plantas con semillas existen dudas sobre las relaciones filogenéticas y la optimización de caracteres, la prueba de Maddison se puede aplicar con los dos esquemas de alternativos de optimización propuestos por Donoghue. Para preguntar si el dioicismo ha evolucionado más frecuentemente a lo esperado al azar en plantas con semillas dispersadas por animales, Donoghue (1989) usa un árbol de consenso en donde sobrepone los caracteres bajo investigación. Cabe aclarar aquí que si la mejor hipótesis filogenética es un árbol de consenso con politomías, la prueba se tiene que hacer después de resolver el árbol dicotómicamente (Maddison & Maddison 1992).

La correlación entre estados de caracteres depende críticamente de cómo se interpreta su aparición simultánea. El ejercicio de Donoghue indica que: (a) se requiere de información más completa sobre los sistemas reproductivos y modos de dispersión en grupos primitivos de plantas con semillas, antes de llevar a cabo una prueba más rigurosa, y (b) los resultados de la prueba de Maddison dependen

del esquema de optimización que se usa (las diferencias en el tratamiento del carácter de dispersión). Por ello, los resultados del análisis de Donoghue son difíciles de evaluar ya que no es claro si el cambio de las frecuencias observadas difieren de la expectación nula: el dioicismo evoluciona al azar con respecto al modo de dispersión de propágulos. Además, la asociación entre caracteres encontrada por Donoghue solo es evidente para el caso de las coníferas, no así para la porción del cladograma que corresponde a las angiospermas (Fig. 5).

Como hemos visto, una variedad de modelos nulos han sido usados para probar asociaciones entre caracteres. Estos modelos asumen que las regiones particulares de un árbol filogenético son independientes en sus probabilidades de evolución de caracteres. Esto es, las ramas a lo largo de una filogenia son independientes con respecto a sus posibilidades evolutivas (Read & Nee 1995). Por ejemplo, la probabilidad de que un carácter aparezca en una rama del árbol filogenético es mayor si el carácter se presenta también en la rama contigua. Sin embargo, los linajes específicos no son estadísticamente independientes y los modelos sufren de "pseudoreplicación".

Un sinnúmero de factores puede afectar la probabilidad en diferentes linajes de poseer un estado particular en un carácter por razones que nada tienen que ver con otro carácter con el que se le asocia. Esto es, sabemos que es más probable que un estado particular de algún carácter puede ser compartido por especies cercanamente emparentadas, cuando se compara con especies obtenidas al azar de una muestra total. Por esto, la prueba de Maddison tiene los siguientes problemas: (1) es influenciada por la "topología del árbol" ya que asume que todas las ramas en una filogenia nacen de la misma manera y son independientes, (2) el valor final de probabilidad de asociación es sensible a la "inclusión" o "exclusión" de taxa, y (3) las ramas en un árbol seguramente representan periodos variables de tiempo que afectan la probabilidad de cambio (Frumhoff & Reeve 1994).

Read & Nee (1995) sugieren un diseño pareado como una aproximación alternativa para resolver de alguna manera los problemas planteados a raíz del trabajo de Donoghue. En su metodología, las probabilidades de cambio evolutivo varían a través del árbol (a diferencia del de Maddison 1990) y no se requiere la especificación de un modelo evolutivo (como el de Felsenstein 1985). El diseño pareado funciona porque: (1) los linajes a cada lado de un nodo constituyen un par natural que comparten todo hasta que se presente una divergencia, (2) las ramas no son el foco ni la unidad de comparación para el análisis, pero si los taxa hermanos que difieren en la expresión de dos caracteres, (3) este modelo nulo evita la pseudoreplicación ya que los estados alternos de un carácter son asignados al azar en cada comparación de taxa hermanos y son independientes de la topología del árbol, y (4) al usarse solo las puntas del árbol se reduce el efecto de la topología del árbol en la probabilidad final para probar el efecto de un carácter (Read & Nee 1995).

Para usar esta aproximación, se comienza por las puntas del árbol y se identifican los taxa hermanos que difieran en el estado del supuesto carácter independiente. Luego, para identificar las comparaciones a realizar se deben seleccionar solo aquellas en donde cada taxón terminal aparezca una vez y en donde las rutas que unan taxa no deben cruzarse. Una vez que se tengan todas las comparaciones, se observa si los taxa hermanos difieren en el supuesto carácter dependiente y se determina el número de veces que el estado de x en ese linaje muestra más de un estado particular de y . Finalmente, usando una prueba binomial y bajo un modelo nulo de ubicación del estado de x , se puede preguntar si una posible configuración ocurre con mayor frecuencia a lo esperado por puro azar.

A pesar de la identificación de algunos problemas con el método de Maddison, este ofrece la posibilidad de abordar una de las preguntas más interesantes ¿la aparición de un carácter facilita o restringe la evolución de otro(s) carácter(es)? Con esta información podemos luego establecer los procesos que han llevado a una correlación evolutiva entre caracteres (Maddison 1996).

Alas reducidas entre macrolepidópteros de bosques. En cada grupo de insectos hay especies que han perdido su capacidad de vuelo (Roff 1990, Wagner & Liebherr 1992). Se ha sugerido que esta pérdida entre insectos está asociado a la estabilidad de sus hábitats, ya que se ha observado que la mayoría de las especies de insectos retienen su capacidad de vuelo en hábitats de poca estabilidad (Roff 1990, 1994, Sattler 1991, Hunter 1995).

Hunter (1995) evalúa una serie de rasgos (fenología, número de hospederos, dispersión de huevos, fecundidad, dinámica de poblaciones) posiblemente asociados a la reducción de alas entre macrolepidópteros de bosques con alas reducidas y los contrasta con especies de alas alargadas. En su estudio usa varios métodos filogenéticos para analizar sus datos (Maddison 1990, Proctor 1991, Møller & Birkhead 1992, Sillén-Tullberg 1993), ya que cuenta con rasgos continuos y discretos, y porque el comportamiento y la robustez de los métodos filogenéticos disponibles no son del todo entendidos. Aunque la reducción de alas frecuentemente evoluciona en macrolepidópteros que viven en hábitats estables (Roff 1990, 1994), Hunter encontró que el factor clave parece ser la alimentación durante la primavera. Además, la reducción de las alas está fuertemente asociada con otros rasgos correlacionados que podrían generar dinámicas de poblaciones inestables (Hunter 1995). El eclecticismo metodológico usado por Hunter es interesante y plural ya que combina metodologías (filogenéticas y otras más tradicionales) para datos continuos y discretos, pero esta aproximación metodológica no es la solución más robusta para la interpretación de los resultados.

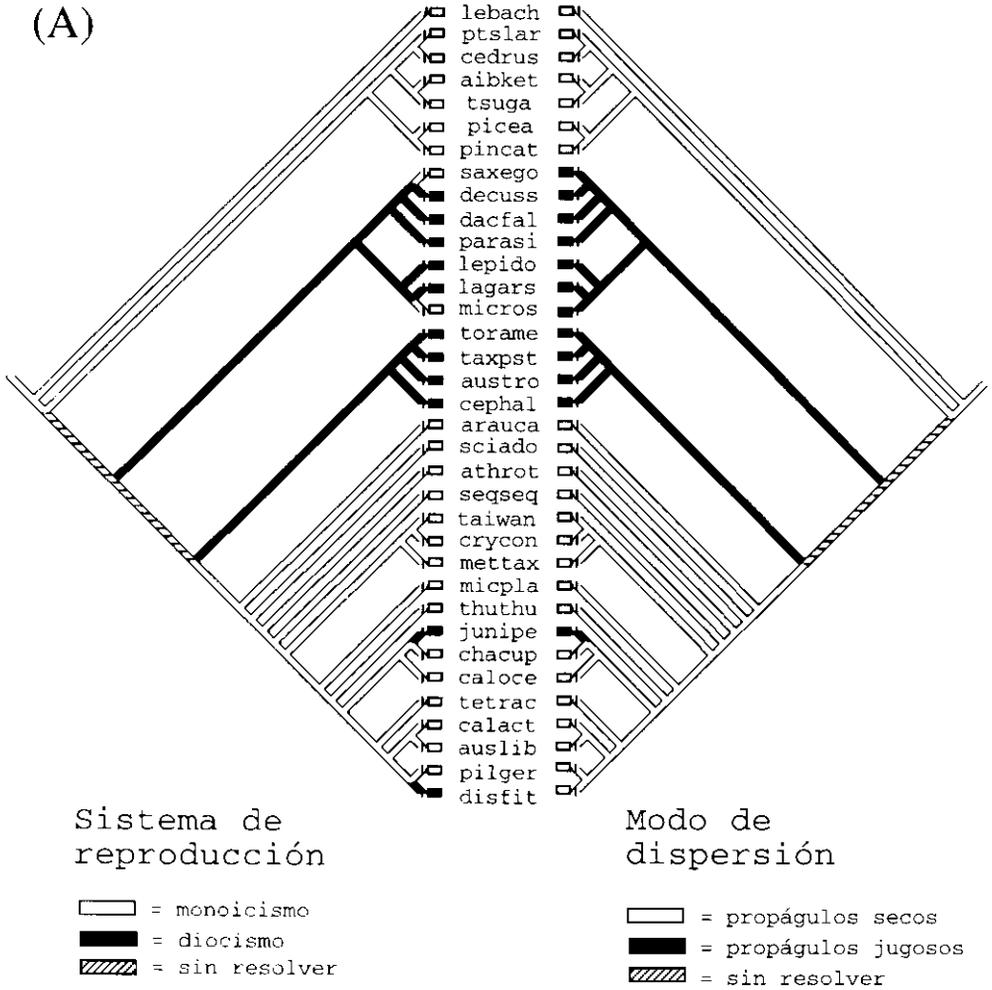
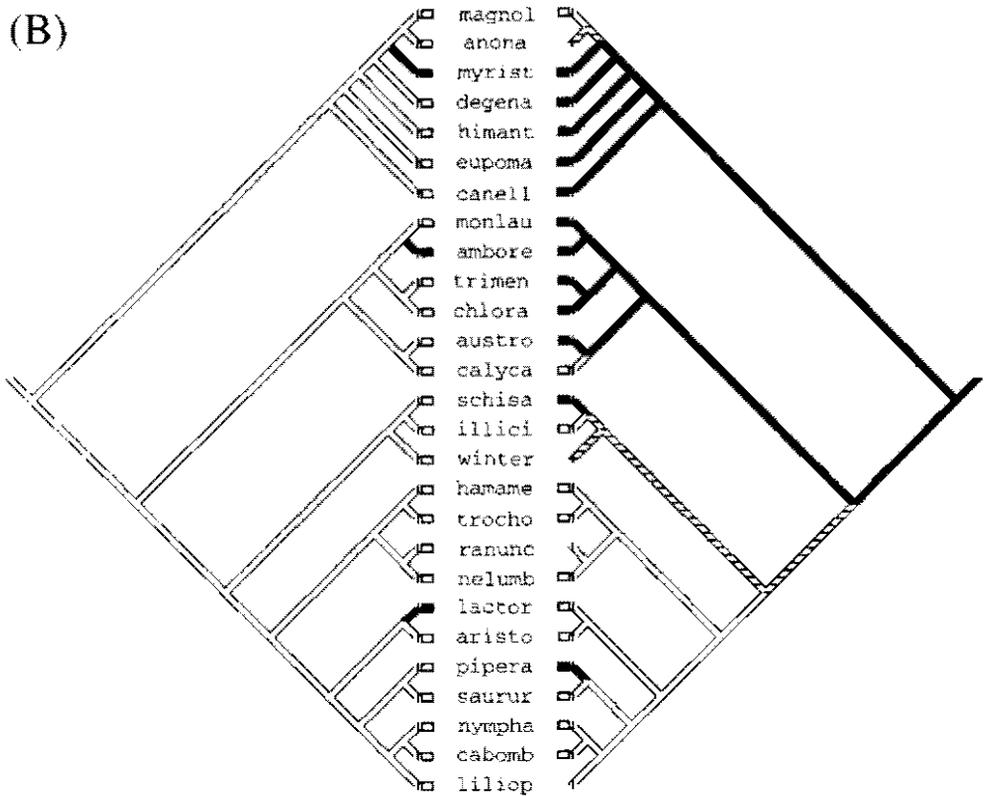


Figura 5

Asociación entre el sistema de reproducción (monoicisimo vs dioicisimo) y el modo de dispersión (propágulos secos vs propágulos jugosos) en familias de (a) coníferas y (b) angiospermas (Donoghue 1989). La asociación entre caracteres es muy fuerte para el caso de las coníferas pero no para el de las angiospermas.

(B)



Sistema de reproducción

-  = monoicismo
-  = dioicismo
-  = sin resolver

Modo de dispersión

-  = propágulos secos
-  = propágulos jugosos
-  = sin resolver

Figura 5. Continuación

FACILITACION EVOLUTIVA

El establecimiento de una relación entre dos o más caracteres usando métodos cladísticos es el primer paso para entender los procesos que llevan hacia una correlación evolutiva y para investigar si la aparición de un carácter a lo largo de un árbol filogenético ha facilitado (o restringido) la evolución de otro (Maddison 1996).

Robo de néctar entre colibríes con tomios aserrados. La diversidad morfológica y conductual entre colibríes, exceptuando los caracteres resultantes de selección sexual (Ornelas 1995), se puede relacionar con las distintas formas en que explotan los recursos florales (Futuyma 1989). De hecho, la manera en que los colibríes usan los recursos florales y como se los reparten en una determinada comunidad, puede tener consecuencias evolutivas (Feinsinger 1983). Por ejemplo, algunos colibríes roban el néctar floral perforando la base de corolas de tubo largo sin tocar las estructuras reproductivas de las flores (Ornelas 1994). La forma y tamaño de los picos de los colibríes se ha interpretado como un diseño perfecto que coincide para la explotación del néctar en flores (Stiles 1995), sin embargo, se han ignorado otras morfologías que pueden ayudar a predecir la interacción entre colibríes y sus flores.

El efecto de los colibríes robadores de néctar en la interacción entre las plantas y sus polinizadores legítimos ha sido analizado como una cadena de interacciones interdependientes (p.ej. Wootton 1993) comúnmente solo bajo la perspectiva de uno de los componentes del mutualismo (Colwell *et al.* 1974, McDade & Kinsman 1980, Stiles 1985, Feinsinger *et al.* 1987, Arizmendi 1994). Esta manera de aproximarse al problema ha impedido conocer de manera concluyente el efecto de los robadores de néctar en interacciones múltiples. Una aproximación alternativa es averiguar si cambiando la densidad del robador de néctar, la naturaleza de la interacción entre la planta y su polinizador legítimo se altera (Soberón & Martínez del Río 1985). El costo que el robo de néctar impone tanto a las plantas como a sus polinizadores legítimos no necesariamente tiene que ser alto (Arizmendi 1994, Arizmendi *et al.* 1996), pero al menos los colibríes que se comportan como "aprovechados" (*sensu* Soberón & Martínez del Río 1985) obtienen beneficios obvios.

Ornelas (1994) hipotetizó que los tomios conspicuamente aserrados de 28 géneros de colibríes (25% de todas las especies) facilitan el robo de néctar de corolas de tubo largo. El acceso a estos recursos es importante desde el punto de vista de los colibríes, ya que son las flores de tubos largos las que contienen grandes volúmenes de néctar y son, generalmente, inaccesibles a colibríes con picos cortos. Sin embargo, para documentar que la asociación entre colibríes con

tomios aserrados y la aparición de la conducta del robo de néctar es histórica, hay que presentar evidencias de tipo filogenético y resolver los problemas metodológicos discutidos hasta aquí.

Hasta el momento se ha discutido poco en la literatura los problemas asociados al uso de solo un árbol filogenético para sobreponer la distribución de los estados y luego probar correlaciones (Losos 1994, Purvis *et al.* 1994, Ornelas 1995). Por ejemplo, Donoghue (1989) usó solo el árbol de consenso para estudiar los modos de dispersión y de sistemas reproductivos en plantas con semillas. Exploré la correlación evolutiva entre los picos con tomios aserrados y el robo de néctar comparando varios árboles igualmente parsimoniosos obtenidos mediante varias metodologías de búsqueda (Ornelas 1995). En 300 árboles filogenéticos de igual longitud, apliqué la prueba de Maddison (1990) para encontrar una asociación significativa en solo el 80% de las topologías exploradas (Ornelas, datos no publicados). Por otro lado, usando el diseño pareado sugerido por Read & Nee (1995), encontré que las siete comparaciones de taxa hermanos apoyan la idea de que la evolución de picos con tomios aserrados incrementa las posibilidades de que evolucione el robo de néctar (Fig. 6). También, usando una aproximación filogenética, pruebo si el origen evolutivo de estos picos es único (aparecen en un linaje y luego se diversificaron filogenéticamente), o múltiple (aparecen independientemente en linajes diferentes). Mis resultados indican que el origen de los picos con tomios aserrados en colibríes es múltiple y que su asociación con el robo de néctar evolucionó de manera independiente en la familia al menos siete veces (Ornelas 1995, datos no publicados); es decir, la correlación evolutiva entre estos dos caracteres sugiere que con la aparición de las aserraciones en el pico de algunos colibríes, hay una evolución adaptativa inmediata del robo de néctar.

Flores protegidas en contra de robadores de néctar. Las plantas polinizadas por animales generalmente ofrecen recompensas que sólo ciertos visitantes pueden obtener. Estas recompensas, sin embargo, no siempre están debidamente protegidas en contra de "aprovechados" (*sensu* Soberón & Martínez del Río 1985); el néctar floral es frecuentemente robado por aprovechados (McDade & Kinsman 1980, Snow 1981, Arizmendi 1994, Ornelas 1994, Arizmendi *et al.* 1996). Los posibles efectos, directos e indirectos, que los robadores y ladrones de néctar tienen sobre la interacción planta-polinizador incluyen: (1) una reducción en la adecuación de la planta y de sus polinizadores al modificarse la calidad y disponibilidad de la recompensa y (2) una modificación en la ecología y la evolución de la interacción planta-polinizador (Dawkins & Krebs 1979, McDade & Kinsman 1980, Soberón & Martínez del Río 1985, Arizmendi 1994, Ornelas 1994, Arizmendi *et al.* 1996).

De ser los aprovechados una fuerte presión selectiva sobre interacciones mutualistas, como la que ocurre entre colibríes y las plantas polinizadas por ellos, los mutualistas deberían de contrarrestar el efecto de los aprovechados adoptando estrategias de protección de la recompensa. Es decir, deberíamos observar la aparición de adaptaciones para poder excluir a los aprovechados en el contexto de la interacción. Se han descrito varias respuestas de las plantas como adaptaciones en contra de aprovechados (Inouye 1983), que incluyen la evolución de características florales tales como el alargamiento de las corolas, engrosamiento del tejido floral, presentación de la recompensa en inflorescencias densas, protección con brácteas de los nectarios, y nectarios extraflorales (NEF's). También se han sugerido modificaciones fisiológicas, como la evolución de químicos que actúan como repelentes (Guerrant & Fiedler 1981) y néctares diluidos (Bolten & Feinsinger 1978). Por otro lado, las plantas podrían establecer alianzas con otros organismos a fin de obtener protección de los aprovechados.

Para demostrar de manera concluyente que las características descritas en el párrafo anterior son adaptaciones en contra de aprovechados, y que éstas han evolucionado en el contexto de la interacción mutualista, es necesario usar una aproximación filogenética. Por ejemplo, para probar que los NEF's han evolucionado para funcionar como atrayente de hormigas que defienden a la planta en contra de herbívoros (Bentley 1977) o como distracción para romper asociaciones que se establecen entre hormigas y los homópteros que cuidan (Becerra & Venable 1989), es necesario explorar el orden de aparición de los NEF's sobre la filogenia de la interacción. Podríamos predecir una serie de correlaciones en caso de caracteres que excluyen aprovechados en comparaciones de grupos hermanos y, dependiendo del sistema, deberíamos observarlos (o más desarrollados) en plantas con flores de tubos largos ya que son éstas las que contienen volúmenes más altos de néctar. Por ejemplo, los grupos de plantas con flores de tubos largos deberían tener más NEF's que sus grupos hermanos con flores de corolas cortas.

COEVOLUCION

Los patrones filogenéticos son de gran utilidad en el campo de la ecología para probar hipótesis de coevolución como resultado de los efectos que hay en interacciones entre plantas y animales (Wanntorp *et al.* 1990, Maddison & Maddison 1992). Una de las maneras en que esta aproximación ha sido utilizada ya extensivamente como hemos visto en la sección anterior, es preguntando que tanto la existencia de un rasgo sesga la evolución de un segundo rasgo (*e.g.*, Höglund 1989, Oakes 1992). Sin embargo, una posibilidad apenas explorada es

preguntarse si hay una asociación evolutiva entre dos clados que interactúan (Maddison 1996).

Cambios de hospedero por la química de las plantas. Una de las preguntas más fascinantes en biología evolutiva es la correspondencia evolutiva entre clados de grupos que interactúan estrechamente. Las interacciones parásito-hospedero, planta-polinizador, planta-hormiga, y planta-dispersor de semillas han sido usados como modelos en biología evolutiva para investigar si hay una asociación evolutiva entre clados (Futuyma 1986); si la formación de especies dentro de un grupo de organismos (p.ej. plantas polinizadas por animales) es influenciada por los cambios conductuales que ocurren entre algunos miembros del grupo de organismos con los que interactúa (p.ej. un colibrí que adopta alguna preferencia entre las flores que visita de una población), y que estos luego se diferencian de aquellos que mantienen su conducta. La correspondencia estrecha comúnmente observada entre la taxonomía de parásitos y sus hospederos, ha conducido a postular que los parásitos y sus hospederos han especiado en sincronía (Hafner & Nadler 1988), en cuyo caso se esperaría que la topología del árbol filogenético de un grupo de parásitos fuese idéntica a la topología del de sus hospederos (Fig. 7).

La interacción entre grupos de plantas que poseen defensas químicas en contra de herbívoros ofrece la posibilidad de (1) explorar si existe una correspondencia evolutiva entre clados, (2) determinar que rasgos han aparecido a lo largo de su evolución y en el contexto de la interacción, y de (3) investigar si la cladogénesis de ambos grupos ha sido mediada por la aparición y desaparición de defensas y contradefensas en la interacción (Fig. 7).

La exploración de los factores que han dirigido la evolución de los cambios de hospedero por los insectos fitófagos ha sido una pregunta central en estudios de interacciones planta-animal (Ehrlich & Raven 1964, Mitter *et al.* 1991, Becerra 1997). Algunos estudios han demostrado cierta correspondencia entre filogenias de insectos fitófagos y sus hospederos (Mitter *et al.* 1991), sugiriendo que el patrón de cladogénesis de los hospederos está asociado a la de los insectos herbívoros y que los cambios que han hecho de hospedero son mediados por las defensas químicas de las plantas.

Becerra & Venable (1990) describieron la interacción entre especies del género *Bursera* y las larvas de escarabajos que se alimentan de sus hojas (*Blepharida*). Los miembros de *Bursera* producen terpenos, repelentes tóxicos contra insectos herbívoros, que se distribuyen de manera reticulada en canales de resina en la corteza de los tallos y en las hojas. En algunas especies estas resinas pueden estar bajo considerable presión y producir un "chisquete" cuando las hojas son dañadas por las larvas de escarabajos del género *Blepharida* (Becerra & Venable 1990), retardando el crecimiento y disminuyendo la sobrevivencia de las larvas (Becerra 1994).

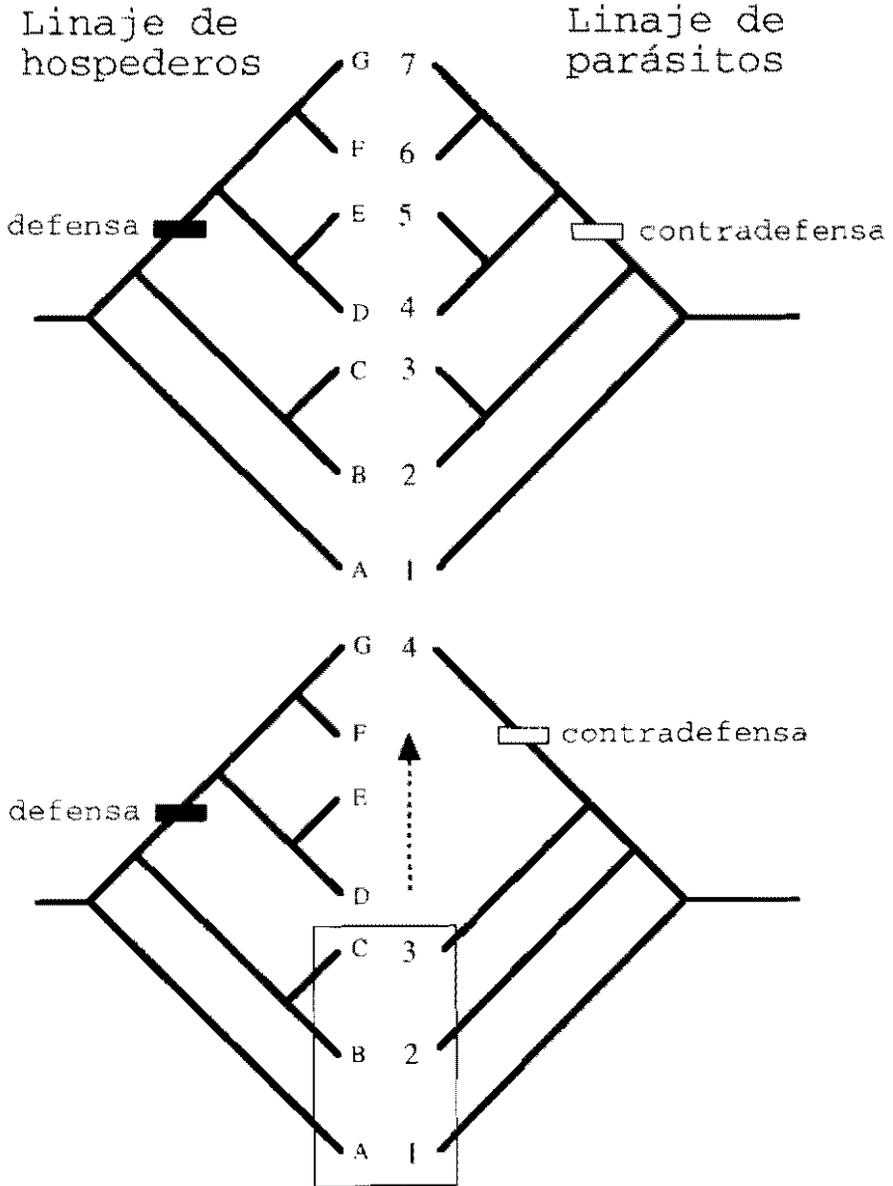


Figura 7

Diagrama que ilustra la asociación entre los clados de un grupo de parásitos y el de sus hospederos. Las defensas y contradefensas mostradas en el diagrama han aparecido en el contexto de la interacción parásito-hospedero de acuerdo a un modelo nulo de coespeciación sincrónica.

Para investigar el efecto que los repelentes tóxicos de *Bursera* han tenido en el cambio de hospedero de las larvas de escarabajos *Blepharida*, Becerra (1997) comparó la topología de la filogenia molecular de los escarabajos con la topología de un dendrograma para *Bursera* construido en base a la química de los repelentes tóxicos. Después Becerra investigó la importancia de la cladogénesis de *Bursera* sobre el modo en que las larvas de escarabajos han cambiado de hospedero, midiendo la similitud que existía entre las topologías de ambas filogenias reconstruidas con datos moleculares. Para ello, Becerra sobrepuso gráficamente la distribución de los caracteres (Maddison & Maddison 1992), y utilizó dos técnicas estadísticas, la sobreposición de árboles (Page 1992), y la estimación del coeficiente de distorsión de Farris (Farris 1973); los resultados de su análisis sugieren que la relación entre las dos filogenias moleculares se debe en gran parte a la correlación entre la filogenia de *Bursera* y el dendrograma químico, pero la relación entre la filogenia de *Blepharida* y el dendrograma de *Bursera* no depende de dicha correlación. Por ello, las comparaciones hechas por Becerra en donde controló la correlación entre la filogenia molecular de *Bursera* y el dendrograma químico, le indicaron que la química de las plantas hospederas influyeron más que la filogenia misma de *Bursera* en la evolución de su uso por parte de los escarabajos (Becerra 1997). El elegante trabajo de Becerra seguramente estimulará la construcción de comparaciones similares en otro tipo de interacciones biológicas para determinar posibles asociaciones evolutivas y el efecto de éstas en la cladogénesis de los grupos que han interactuado estrechamente a lo largo de su evolución.

INNOVACIONES CLAVE

Existen varios métodos para estudiar la hipótesis de una "innovación clave" (p.ej. Mitter *et al.* 1988). Sin embargo, éstos métodos carecen de una definición precisa de que las innovaciones clave son caracteres que están asociados a altas tasas de especiación en los clados en los que aparecen. El concepto de radiación adaptativa ha sido invocado para explicar la diversificación de ciertos taxa (Ralph & van Riper 1985, Pratt 1989, Meyer 1993). Varios investigadores han propuesto ejemplos en donde los cambios morfológicos asociados a la ecología de los organismos han evolucionado varias veces bajo las mismas condiciones (Fitzpatrick 1985, Cracraft & Prum 1988, Grant & Grant 1989, Losos 1992, Schluter 1993, Michel 1994, Ornelas 1996). Sin embargo, para todos los casos hay poca evidencia que indique como se produce la diversificación filogenética.

La radiación adaptativa, entendida como la diversificación filogenética de un clado a través del uso de una variedad de recursos (Schluter & McPhail 1993), se ha invocado ampliamente para explicar historias de vida y rasgos llamativos en

ciertos clados, pero la aplicación del concepto en ese caso no siempre está justificado (Eldredge & Cracraft 1980, Cracraft 1982, West-Eberhard 1989, Wanntorp *et al.* 1990). Para probar rigurosamente una hipótesis de radiación adaptativa, es necesario averiguar si los cambios adaptativos en cuestión se repiten de manera independiente en varios clados y si a esto le sigue una diversificación filogenética acelerada. Es decir, se tiene que demostrar cuáles son los efectos que los rasgos en cuestión tienen en la diversificación filogenética de un clado (p.ej. asociación de las innovaciones clave a altas tasas de especiación en los clados en los que aparecen) y luego demostrar como diferentes líneas evolutivas han invadido zonas adaptativas diferentes (Ornelas 1996).

Mitter *et al.* (1988) utilizaron el concepto de innovaciones clave para explicar la radiación adaptativa de insectos fitófagos, demostrando que la adquisición del hábito de la fitofagia (innovación clave) entre varios grupos de insectos era seguida por una diversificación filogenética acelerada. Sin embargo, la adquisición de caracteres novedosos no es la única manera en que los individuos (o líneas evolutivas de organismos) puedan invadir zonas adaptativas nuevas y luego diversificarse filogenéticamente. En la actualidad, el concepto de "innovaciones clave" combina mecanismos ecológicos distintos que se supone permiten a los organismos explotar nuevos recursos y hábitats y que luego pueda dar lugar a una radiación adaptativa (Wanntorp *et al.* 1990, Brooks & McLennan 1991). Por ejemplo, un mecanismo como la competencia interespecífica por recursos puede teóricamente favorecer la evolución de una divergencia por desplazamiento de caracteres (por ejemplo, la explotación del néctar floral por colibríes utilizando distintas estrategias de forrajeo), pero son pocos los casos en donde esto se ha demostrado (Grant 1985, Losos 1990, Schluter & McPhail 1993). Para demostrar si la diversificación morfológica y uso de recursos entre especies nuevas es un efecto de la competencia, hay que probar que la dirección en la evolución de un rasgo morfológico de una especie es afectada por la especie con la que está compitiendo por recursos (Cracraft 1982, Schluter & McPhail 1993).

Diversificación filogenética de los colibríes. La correlación evolutiva entre la adquisición de picos con tomios aserrados y el hábito de robar néctar floral de varios grupos de colibríes (Ornelas 1995) y los efectos que el robo de néctar pueda tener sobre la evolución de las plantas, sus polinizadores, y la interacción (McDade & Kinsman 1980, Ornelas 1995, Arizmendi *et al.* 1996), sugieren que la aparición de la asociación podría estar ligada a una diversificación filogenética en colibríes. Sin embargo, una prueba comparativa acompañada de una argumentación ecológica no son suficiente evidencia para sugerir que se trata de una radiación adaptativa (Ornelas 1996). Se podría debatir que los picos con tomios aserrados constituyen una "innovación clave" y que la evolución de estos picos produjo un

cambio en como los colibríes explotarían el néctar floral (Ornelas 1995, 1996). Sin embargo, para que una innovación clave se acepte como tal, debe incluirse una prueba comparativa y una argumentación de un mecanismo ecológico. En este caso, la prueba comparativa usando argumentos de diseño y desempeño debe contrastar clados de colibríes que adquirieron los tomios aserrados independientemente con clados que carecen de éstos, y luego desarrollar un grupo de hipótesis que unifiquen la innovación clave (tomios aserrados) con un aumento en las tasas de especiación y una baja en las tasas de extinción. Hasta aquí suena como una buena historia para ser contada, sin embargo, ¿qué evidencia existe que apoye la argumentación anteriormente descrita?

A diferencia de los colibríes que revolotean para extraer el néctar de las flores, los robadores de néctar explotan los recursos florales perforando la base de las corolas y esto podría ser una ruta para diversificarse filogenéticamente (Ornelas 1996). Este escenario evolutivo supone que los colibríes con tomios aserrados han escapado de un ambiente altamente competitivo compuesto por colibríes territorialistas de picos cortos, de un alargamiento de sus picos y de una carrera armamentista para especializarse en flores de tubos largos, y de una posible manipulación por parte de las plantas que requieren polinizadores fieles y efectivos (Ornelas 1996). La morfopotencialidad en forma y tamaño de los picos de colibríes, que les permite especializarse en ciertos grupos de plantas y explotar sus recursos florales de diversas formas, podría ser propuesta como una de las vías de diversificación filogenética, tal como ha sido propuesto en otros grupos de animales (Meyer 1993), pero la relación no es causal y la diversificación filogenética de los colibríes podría estar caracterizada por múltiples innovaciones (sinapomorfias).

Bleiweiss (1990) encontró que la alta diversidad de especies de grupos generalistas de colibríes está dada por su movilidad intermedia, mientras que los grupos de colibríes muy especializados ecológicamente tienden a ser menos diversos en especies y a tener movimientos en distribuciones restringidas. De acuerdo a Bleiweiss, la correlación entre diversidad y movilidad es facilitada sólo cuando hay una extrema heterogeneidad ambiental (p.ej. topográfica). La conexión entre especialización ecológica y diversificación filogenética de colibríes ha sido sugerida en la literatura, sin embargo, esta dicotomía entre generalistas y especialistas no considera que una posible consecuencia en la proliferación de formas, particularmente cuando la especialización es de tipo ecológica, no es solo la producción de nuevas especies capaces de explotar nuevos recursos, sino también un incremento en las tasas de extinción. Dado que los especialistas son más sensibles a la extinción, los argumentos presentados por Bleiweiss son solo una interpretación de los patrones de diversidad entre colibríes (Ornelas 1996), pues estaríamos subestimando la producción de diversidad entre linajes de

especialistas. De la misma manera, el contraste entre especialistas y generalistas realizado por Bleiweiss es adecuado solo si asumimos que ambos forman grupos monofiléticos y que tienen la misma edad (Stiles 1995).

La variación morfológica de picos de los colibríes puede ser el argumento principal para explicar los diversos modos de explotación de los recursos florales, sin embargo, a nivel individual hay una gran plasticidad en su conducta de forrajeo. Por ejemplo, los individuos cambian sus estrategias de forrajeo dependiendo de como la disponibilidad de los recursos fluctúa en un ambiente cambiante (Ornelas 1995). Sin embargo, para entender los patrones de variación en tasas de especiación y extinción, y los efectos que las innovaciones clave han tenido sobre la diversificación filogenética de los colibríes hay que empezar por abandonar el reduccionismo típico de nuestros programas de investigación e invocar explicaciones múltiples.

Es claro que muchos problemas en macroevolución son puestos bajo la sombrilla de "radiación adaptativa", pero para probarlo de una manera rigurosa hay que adoptar una aproximación filogenética y con un punto de vista más plural. La diversificación filogenética de los colibríes probablemente se ha manifestado a través de varios pulsos en la producción de especies causados por múltiples sinapomorfias (Ornelas 1996). La adquisición del hábito de la nectarivoría por los ancestros de los colibríes quizás fue el primer pulso en producción de especies, otro pulso importante al lograr sintetizar los azúcares de una manera novedosa (Martínez del Río 1990), y otros pulsos de igual importancia variando su morfología y conducta para explotar el néctar floral (Ornelas 1996). Para probar si la diversificación filogenética de los colibríes ha sido a través de varios pulsos como lo estoy sugiriendo, el siguiente paso sería investigar si, como en el caso de los insectos fitófagos, el hábito de la nectarivoría y pulsos asociados han causado la proliferación de formas en los grupos de aves que se alimentan preferentemente de néctar, de manera independiente. Esto parece ser apoyado por el hecho de que los colibríes y otros grupos de aves nectarívoras son más diversos en especies que cualquiera de los grupos hermanos o cercanamente emparentados.

Generalización de hospederos entre tordos parásitos de cría. El género *Molothrus* (Emberizidae: Icterinae) es un grupo monofilético de cinco especies de tordos parásitos, de las cuales cuatro de ellas son parásitos de cría obligados (aves que ponen sus huevos en los nidos de otras especies de aves para que estas los incuben y eventualmente cuiden a sus crías), y sólo los miembros de una especie crían a sus propios pichones (Mermoz 1996). Lanyon (1992) reconstruyó las relaciones filogenéticas de los tordos parásitos usando secuenciación de ADN mitocondrial y encontró que el origen del parasitismo de cría es único en el grupo. A raíz de dicho estudio, Lanyon también postuló que los tordos parásitos tienden

a ser generalistas en la selección de sus hospederos. La tendencia de un parasitismo de cría generalista es sustentado sobreponiendo en la filogenia molecular, el número de especies de aves parasitadas por los tordos, en donde la especie de origen más reciente ha llegado a parasitar alrededor de 216 especies mientras que la de origen más primitivo se ha especializado en una sola especie (Fig. 8A). Aunque el uso de filogenias para formular hipótesis de trabajo es afortunado, y en este caso existe una tendencia evolutiva de la especialización hacia la generalización de hospederos, Lanyon falla en su intento debido a que la reconstrucción filogenética de los tordos parásitos de cría no permite conocer los cambios que han ocurrido a lo largo de cada una de las ramas del árbol filogenético, por lo que la transición de la especialización hacia la generalización incluso pudo haber sido en sentido inverso (Fig. 8B). Es decir, es posible que los ancestros del tordo parásito de cría especialista (*M. rufoaxillaris*) haya sido en realidad un generalista en el uso de hospederos y que a lo largo de su evolución haya llegado a la especialización de hoy día. Por otro lado, es interesante notar que, si el uso de hospederos sigue la trayectoria propuesta por Lanyon, se podría esperar una extinción masiva de los hospederos explotados por la especie de tordo generalista, ya que su explotación por los parásitos de cría es un evento reciente por lo que no han sido capaces de responder ante tal presión selectiva (Fig. 8B). Una vez que ocurra dicha extinción masiva, alguna de las especies sobrevivientes tendrá que responder al parasitismo de cría intensificado con una contradefensa lo que iniciaría un proceso de especialización (Fig. 8B).

CONSERVACION

La conservación y uso de recursos bióticos requiere la identificación de nombres taxonómicos que reflejen una entidad filogenética natural (Mishler & de Luna 1997), ya que solamente con este tipo de entidades taxonómicas es posible identificar los procesos ecológicos, biogeográficos y evolutivos que están ligados a su posible extinción.

La conservación de especies ha ignorado prácticamente el uso de filogenias en la identificación de especies en riesgo (López-Portillo & Ornelas, en prensa). Sin embargo, se está iniciando el uso de técnicas desarrolladas por biólogos conservacionistas con un enfoque cladístico para detectar especies de singular importancia para la ciencia y conservación de especies (Vane-Wright *et al.* 1991, Faith 1992a, 1992b) y para establecer prioridades para administrar los esfuerzos de la conservación (Mishler & de Luna 1997).

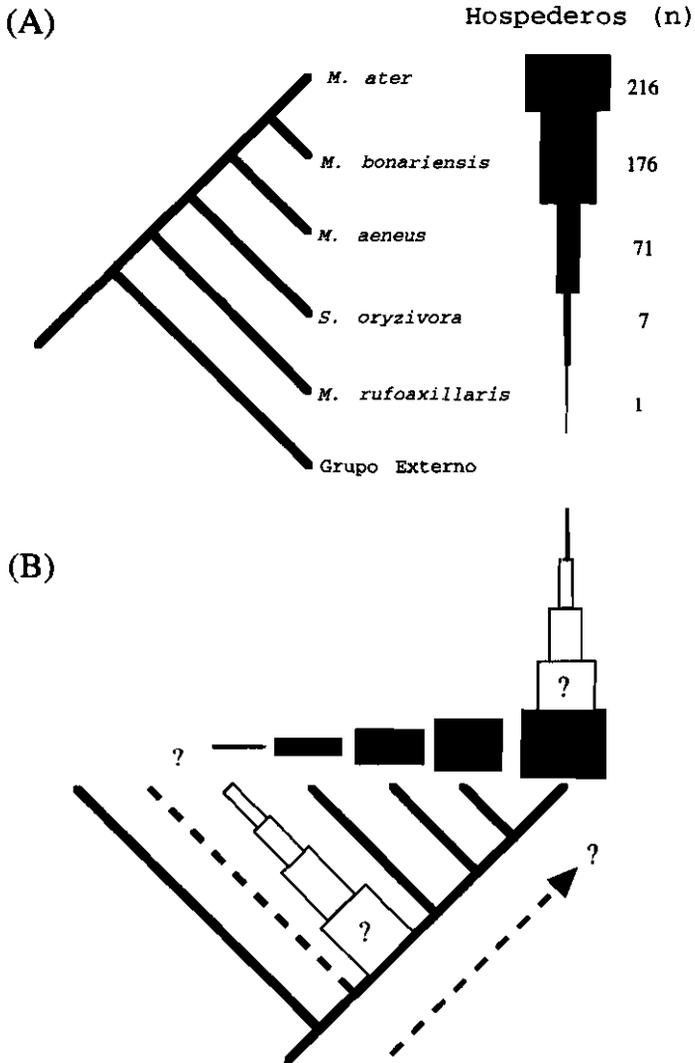


Figura 8

Parasitismo por tordos americanos y la tendencia evolutiva de la generalización, (a) hipótesis filogenética propuesta por Lanyon (1996) para los tordos americanos donde sobrepone la distribución de especies de hospederos y postula una tendencia hacia la generalización entre tordos en uso de hospederos, (b) los problemas encontrados a la hipótesis de la generalización de hospederos (ver texto).

Para establecer prioridades en los esfuerzos de conservación e identificar especies en riesgo, se podrían usar los siguientes criterios: (1) seleccionar aquellas taxa que aparecen en la base de un grupo monofilético o en la base de las ramas más grandes ya que son de gran importancia en la reconstrucción filogenética de un grupo, (2) seleccionar taxa con muchas autopomorfias que, aunque no son filogenéticamente informativos, pueden reflejar eventos evolutivos importantes ya que han acumulado muchos cambios en su historia, y (3) seleccionar taxa que tienen una mayor distancia patrística, es decir, la cantidad de cambio en número de caracteres entre grupos monofiléticos sin contar al ancestro común (Fig. 9).

Como he discutido aquí, las filogenias son de gran utilidad para identificar las razones por las cuales un carácter dado ha evolucionado y cuales de ellos son adaptaciones. También, las filogenias son muy útiles para establecer prioridades en la conservación de especies y hasta se podrían usar para identificar los procesos biológicos que están determinando distintos niveles de "susceptibilidad" a la extinción por cuestiones de origen filogenético.

CONCLUSION

La incorporación de información filogenética en nuestros programas de investigación no solo permite identificar, interpretar y evaluar hipótesis evolutivas y de adaptación, sino también nos permite avanzar en el entendimiento sobre el origen y transición de caracteres, en la interpretación de correlación evolutiva entre caracteres, y retomar ideas abandonadas sobre coevolución, diversificación filogenética y asociación de linajes. La conclusión más importante sobre el uso de información filogenética es que el planteamiento de comparaciones entre taxa y diseños experimentales en disciplinas como la ecología, permite por un lado integrar la información generada en disciplinas como la sistemática y la ecología, y por el otro, abandonar el reduccionismo que ha caracterizado a ambas disciplinas por décadas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Efraín de Luna, Carlos Fragoso, Roberto Keller, Jorge López Portillo, Nisao Ogata, Raúl Ortíz Pulido, Victoria Sosa, Guadalupe Williams-Linera, y tres revisores anónimos por sus comentarios críticos y por estimular la construcción de esta revisión. El ensayo se escribió con el apoyo de una beca de repatriación a través del Fondo para Retener en México y Repatriar a los Investigadores Mexicanos del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), y el estímulo de los estudiantes graduados de los posgrados de Ecología y Manejo de Recursos Naturales y Sistemática.

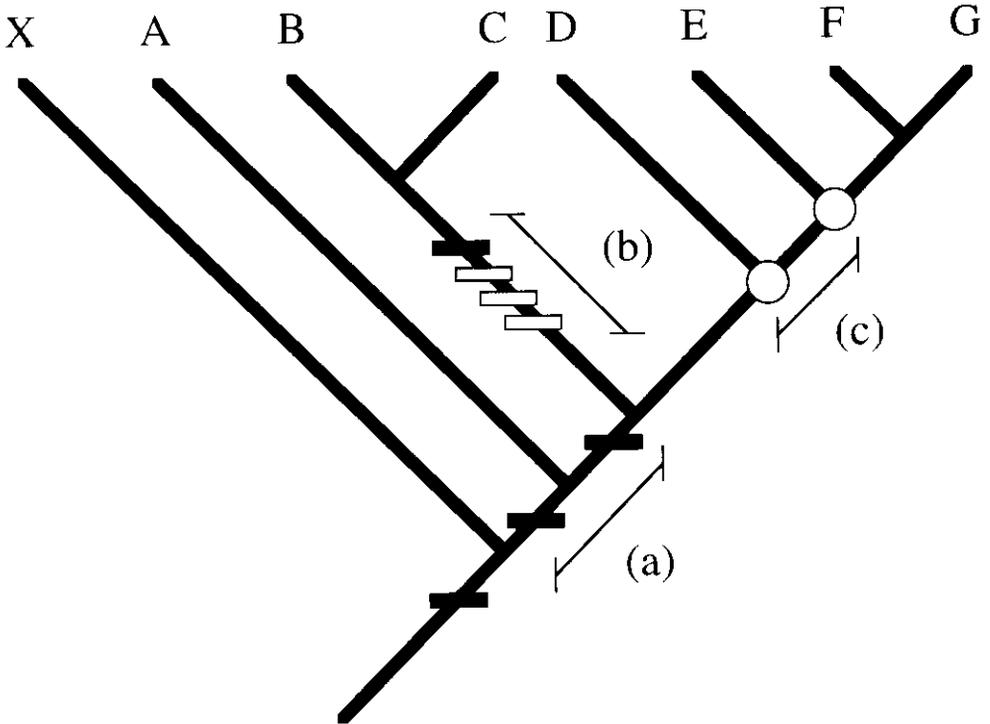


Figura 9

Criterios propuestos para identificar y conservar especies o grupos de especies en riesgo, (a) taxa basales de importancia para la ciencia por permitir la reconstrucción filogenética de un grupo, (b) taxa con muchas autopomorfias por reflejar eventos de diversificación filogenética seguida por extinciones, (c) taxa con mayor distancia patristica.

LITERATURA CITADA

- Arizmendi, M.C.** 1994. Interacciones ecológicas múltiples: el caso del sistema mutualista colibríes-plantas y el ladrón de néctar *Diglossa baritula* (Aves: Passeriformes). Tesis Doctorado (Ecología), U.N.A.M., México, D.F. 154 pp.
- Arizmendi, M.C., C.A. Domínguez, & R. Dirzo.** 1996. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators on the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119-127.
- Armbruster, W.S.** 1992. Phylogeny and the evolution of plant-animal interactions. *BioScience* 42: 12-20.
- Becerra, J.X.I.** 1994. Squirt-gun defense in *Bursera* and the chrysomelid counterploy. *Ecology* 77: 1991-1996.

- , 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Becerra, J.X.I. & D.L. Venable.** 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 55: 276-280.
- , 1990. Rapid-terpene-bath and "squirt-gun" defense in *Bursera schlechtendalii* and the counterploy of chrysomelid beetles. *Biotropica* 22: 320-323.
- Bentley, B.L.** 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- Bleiweiss, R.** 1990. Ecological causes of clade diversity in hummingbirds. Pag. 354-380 *In*: R.M. Ross & W.D. Allmon (Eds.) *Causes of Evolution, a paleontological perspective*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, U.S.A.
- Bolten, A.B. & P. Feinsinger.** 1978. Why do hummingbird flowers secrete dilute nectar? *Biotropica* 10: 307-309.
- Brooks, D.R. & D.A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior: a research program in comparative biology*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, U.S.A. 434 pp.
- Carpenter, J.M.** 1989. Testing scenarios: wasp social behavior. *Cladistics* 5: 131-144.
- , 1991. Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. Pag. 7-32 *In*: K.G. Ross & R.W. Matthews (Eds.) *The Social Biology of Wasps*. Cornell University Press, Ithaca, NY, U.S.A.
- Clutton-Brock, T. & P. Harvey.** 1979. Comparison and adaptation. *Proc. Soc. Lond. B., Biol. Sci.* 205: 547-565.
- Coddington, J.** 1988. Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics* 4: 3-22.
- , 1990. Bridges between evolutionary pattern and process. *Cladistics* 6: 379-386.
- Colwell, R.K., B.J. Betts, P. Bunnell, F.L. Carpenter & P. Feinsinger.** 1974. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea*, and its evolutionary implications. *The Condor* 76: 447-452.
- Cracraft, J.** 1982. A nonequilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. *Syst. Zool.* 31: 348-365.
- Cracraft, J. & R.O. Prum.** 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historic congruence in some neotropical birds. *Evolution* 42: 603-620.
- Dawkins, R. & J.R. Krebs.** 1979. Arms races between and within species. *Proc. Royal Soc. London B.* 205:489-511.
- De Luna, E.** 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Bot. Mex.* 33: 63-79.
- De Luna, E. & B.D. Mishler.** 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Bot. Soc. Bot. México.* 59: 131-146.
- De Pinna, M.C.C. & L.O. Salles.** 1990. Cladistic tests of adaptational hypotheses: a reply to Coddington. *Cladistics* 6: 373-377.
- Donoghue, M.J.** 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43: 1137-1156.
- Dunbar, R.I.M.** 1982. Adaptation, fitness, and the evolutionary tautology. Pag. 9-28 *In*: King's College Sociobiology Group (ed.) *Current Problems in Sociobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Ehrlich, P.R. & P.H. Raven.** 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Eldredge, N. & J. Cracraft.** 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, NY, U.S.A. 349 pp.
- Faith, D.** 1992a. Systematics and conservation: on predicting the future diversity of subsets of taxa. *Cladistics* 8: 361-373.
- , 1992b. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61: 1-10.
- Farris, J.S.** 1973. On comparing the shapes of taxonomic trees. *Syst. Zool.* 22: 50-54.
- Feinsinger, P.** 1983. Coevolution and Pollination. Pag. 282-310 *In:* D.J. Futuyma & M. Slatkin (Eds.) *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, U.S.A.
- Feinsinger, P., J.H. Beach, Y.B. Linhart, W.H. Busby & K.G. Murray.** 1987. Disturbance, pollinator predictability, and pollination success among Costa Rican cloud forest plants. *Ecology* 68: 1294-1305.
- Felsenstein, J.** 1985. Phylogenies and the comparative method. *Amer. Naturalist*. 125: 1-15.
- Fitzpatrick, J.W.** 1985. Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. Pages 447-470 *In:* P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely, & F.G. Ridgely (Eds.). *Neotropical Ornithology*. Ornithol. Monogr. 36.
- Frumhoff, P.C. & H.K. Reeve.** 1994. Using phylogenies to test hypotheses of adaptation: a critique of some current proposals. *Evolution* 48: 172-180.
- Futuyma, D.J.** 1986. *Evolutionary Biology*. 2nd. Ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, U.S.A. 600 pp.
- , 1989. Macroevolutionary consequences of speciation: inferences from phytophagous insects. Pag. 557-578 *In:* D. Otte & J.A. Endler (Eds.) *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, U.S.A.
- Givnish, T.J.** 1980. Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants: dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959-972.
- Gould, S.J. & E. Vrba.** 1982. Exaptation — a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Grafen, A.** 1989. The phylogenetic regression. *Phil. Trans. R. Soc. B (Lond.)* 326: 19-157.
- , 1992. The uniqueness of the phylogenetic regression. *J. Theor. Biol.* 156: 405-423.
- Grant, P.R.** 1985. Climatic fluctuations on the Galapagos islands and their influence on Darwin's finches. Pag. 471-483 *In:* P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely, & F.G. Ridgely (Eds.) *Neotropical Ornithology*. Ornithol. Monogr. 36.
- Grant, B.R. & P.R. Grant.** 1989. *Evolutionary Dynamics of a Natural Population. The large cactus finch of the Galapagos*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. 350 pp.
- Guerrant, E.O. & P.L. Fiedler.** 1981. Flower defenses against nectar-pilferage by ants. *Biotropica* 13: 25-33.
- Hafner, M.S. & S.A. Nadler.** 1988. Phylogenetic trees support the coevolution of parasites and their hosts. *Nature* 332: 258-259.
- Harvey, P.H. & M.D. Pagel.** 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, New York, NY, U.S.A. 239 pp.
- Höglund, J.** 1989. Size and plumage dimorphism in lekking birds: a comparative analysis. *Amer. Naturalist*. 134: 72-87.

- Hunter, A.F. 1995. The ecology and evolution of reduced wings in forest macrolepidoptera. *Evol. Ecol.* 9: 275-287.
- Inouye, D.W. 1983. The ecology of nectar robbing. Pag. 153-173 *In:* B. Bentley & T. Elias (Eds.) *The Biology of Nectaries*. Columbia Univ. Press, New York, NY, U.S.A.
- Lanyon, S.M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (Icterinae): a phylogenetic perspective. *Science* 225: 77-79.
- Leroi, A.M., M.R. Rose & G.V. Lauder. 1994. What does the comparative method reveal about adaptation? *Amer. Naturalist*. 143: 381-402.
- López-Portillo, J. & J.F. Ornelas (en prensa). Visión jerárquica de la biodiversidad: interacciones, escalas y prioridades. *In:* P.M. Casasola & S. Gallina (Eds.) *Elementos y Estrategias para la Conservación de la Biodiversidad*. USFWS, SEMARNAP, Instituto de Ecología, A.C., CYTED, Xalapa, Veracruz, México.
- Losos, J.B. 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution* 44: 558-569.
- , 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. *Syst. Biol.* 41: 403-420.
- , 1994. An approach to the analysis of comparative data when a phylogeny is unavailable or incomplete. *Syst. Biol.* 43: 117-123.
- Losos, J.B. & D.B. Miles. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. Pages 60-98 *In:* P.C. Wainwright & S.M. Reilly (Eds.) *Ecological morphology*. University of Chicago Press, Chicago, IL, U.S.A.
- Maddison, W.P. 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree? *Evolution* 44: 539-557.
- , 1996. Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology. Pag. 47-63 *In:* D. Ferraris & S.R. Palumbi (Eds.) *Molecular Zoology: advances, strategies, and Protocols*. Wiley-Liss, Inc.
- , & D.R. Maddison. 1992. *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution*, version 3.0. Sinauer Associates, Sunderland, MA, U.S.A. 398 pp.
- Martins, E.P. & T.J. Garland. 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution* 45: 534-557.
- Martínez del Río, C. 1990. Sugar preferences in hummingbirds: the influence of subtle chemical differences on food choice. *The Condor* 92: 1022-1030.
- McDade, L.A. & S. Kinsman. 1980. The impact of floral parasitism in two Neotropical hummingbird-pollinated plant species. *Evolution* 34: 944-958.
- McLennan, D.A., D.R. Brooks & J.D. McPhail. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: a case study using gasterosteid fishes. *Can. J. Zool.* 66: 2177-2190.
- Mermoz, M. 1996. Interacciones entre el tordo renegrado *Molothrus bonariensis* y el pecho amarillo *Pseudoleistes virescens*: estrategias del parásito de cría y mecanismos de defensa del hospedador. Tesis Doctorado (Biología), Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 132 pp.
- Meyer, A. 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 279-284.

- Michel, A.E.** 1994. Why snails radiate: a review of gastropod evolution in long-lived lakes, both recent and fossil. Pag. 285-317 *In*: K.Martens, B. Goddeeris, & G. Coulter (Eds.) *Speciation in Ancient Lakes*. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 44. Stuttgart, Alemania.
- Mishler, B.D. & E. de Luna.** 1997. Sistemática filogenética y el concepto de especie. *Bol. Soc. Bot. México*. 60: 45-57.
- Mitter, C., B. Farrel & D.G. Futuyma.** 1991. Phylogenetic studies of insect plant interactions: insights into the genesis of diversity. *Trends Ecol. Evol.* 6: 290-293.
- Mitter, C., B. Farrel & B. Wiegmann.** 1988. The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification? *Amer. Naturalist*. 132: 107-128.
- Møller, A.P. & T.R. Birkhead.** 1992. A pairwise comparative method as illustrated by copulation frequency in birds. *Amer. Naturalist*. 139: 644-656.
- Nilsson, S.G.** 1983. Evolution of leaf-abscission times: alternative hypotheses. *Oikos* 40: 318-319.
- Oakes, E.J.** 1992. Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative approaches. *Amer. Naturalist*. 140: 665-684.
- Ornelas, J.F.** 1994. Serrate tomia: an adaptation for nectar robbing in hummingbirds? *The Auk* 111: 703-710.
- , 1995. The radiation of *Amazilia*: a comparative approach to understanding the diversification of hummingbirds. Ph. D. Dissertation. The University of Arizona, Tucson, AZ, U.S.A. 259 pp.
- , 1996. Origen y evolución de los colibríes. *Revista Ciencias* 42: 38-47.
- Page, R.** 1992. *COMPONENT User's Manual, release 2.0*. The Natural History Museum, London, UK.
- Pagel, M.D.** 1992a. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond., B*. 255: 37-45.
- , 1992b. A method for the analysis of comparative data. *J. Theor. Biol.* 156:431-442.
- Pagel, M.D. & P.H. Harvey.** 1988. Recent developments in the analysis of comparative data. *The Quarterly Rev. Biol.* 63: 413-440.
- Piñero, D.** 1996. La teoría de la evolución en México. *Revista Ciencias* 42: 4-8.
- Pratt, H.D.** 1989. Species limits in Akepas (Drepanididae: *Loxops*). *The Condor* 91: 933-940.
- Proctor, H.C.** 1991. The evolution of copulation in water mites: a comparative test for nonreversing characters. *Evolution* 45: 558-567.
- Prum, R.O.** 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Ethology* 84: 202-231.
- Purvis, A., J.L. Gittleman & H-K. Luh.** 1994. Truth or consequences: effects of phylogenetic accuracy on two comparative methods. *J. Theor. Biol.* 167: 293-300.
- Ralph, C.J. & C. van Riper III.** 1985. Historical and current factors affecting Hawaiian native birds. *Bird Conserv.* 2: 7-42.
- Read, A.F. & S. Nee.** 1995. Inference from binary comparative data. *J. Theor. Biol.* 173: 99-108.
- Reeve, H.K. & P.W. Sherman.** 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Rev. Biol.* 68: 1-32.

- Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: the comparative method and adaptations for mating*. Oxford University Press, NY, U.S.A.
- Roff, D.A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecol. Monogr.* 60: 389-421.
- , 1994. The evolution of flightlessness: is history important? *Evol. Ecol.* 8: 639-657.
- Sattler, K. 1991. A review of wing reduction in Lepidoptera. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.* (Entomol.) 60: 243-288.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution* 42: 293-305.
- , 1993. The effect of biased inclusion of taxa on the correlation between characters in phylogenetic trees. *Evolution* 47: 1182-1191.
- Sillén-Tullberg, B. & A.P. Møller. 1993. The relationship between concealed ovulation and mating systems in anthropoid primates: a phylogenetic analysis. *Amer. Naturalist.* 141: 1-25.
- Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* 74: 699-709.
- Schluter, D. & A. McPhail. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 197-200.
- Snow, B.K. 1981. Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. *Bull. Brit. Ornith. Club* 101: 387-396.
- Sober, E. 1984. *The nature of selection*. The M.I.T. Press, Cambridge, UK. 383 pp.
- Soberón, J. & C. Martínez del Río. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. Pag. 192-216 In: D.H. Boucher (ed.) *The Biology of Mutualism*. Croom Helm, London, UK.
- Stiles, F.G. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. Pag. 757-787 In: P.A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely, & F.G. Buckley (Eds.) *Neotropical Ornithology*. Ornithological Monographs 36.
- , 1995. Behavioral, ecological, and morphological correlates of foraging for arthropods by the hummingbirds of a tropical wet forest. *The Condor* 97: 853-878.
- Vane-Wright, R.I., C.J. Humphries & P.H. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.* 55: 235-254.
- Wagner, D.L. & J.K. Liebherr. 1992. Flightlessness in insects. *Trends Ecol. Evol.* 7: 216-220.
- Wanntorp, H.E. 1983. Historical constraints in adaptation theory: traits and non-traits. *Oikos* 41: 157-159.
- Wanntorp, H.E., D.R. Brooks, T. Nilsson, S. Nylin, F. Ronquist, S.C. Stearns & N. Wedell. 1990. Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57: 119-132.
- West-Eberhard, J.M. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249-278.
- Wootton, J.T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *Amer. Naturalist.* 141: 71-89.

Recibido: 14 de noviembre 1996

Aceptado: 7 de enero 1998