

Diversidad filogenética: una forma de medir la historia evolutiva de la biodiversidad

RICARDO RIVERA MARTÍNEZ

Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
Calle 43 No. 130 x 32 y 34. Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán.

rrm.bio.a@gmail.com
ricardo.rivera@cicy.mx

La diversidad filogenética es una medida de la biodiversidad, la cual se basa en medir el conjunto de características y el tiempo que ha pasado para que las especies adquieran y acumulen dichas cualidades que las hacen diferentes entre sí. Existen diferentes índices que permiten cuantificar este componente, así como identificar qué tan cercanas o lejanas son las relaciones evolutivas de un conjunto de especies. Estas métricas brindan nuevas herramientas que ayudan a comprender la historia de vida de los diversos grupos biológicos y cómo se han establecido las comunidades que ahora podemos encontrar a lo largo del planeta. Además, ante un inminente cambio climático y una constante pérdida de biodiversidad, esta medida proporciona un nuevo parámetro para la biología de la conservación que considera factores como la evolución y las características acumuladas a través el tiempo. De esta manera, incorporar esta herramienta en la toma de decisiones, respecto a la protección de la biodiversidad, ha tomado mucha relevancia en los últimos años, ya que reconocer y salvaguardar estos componentes de la biodiversidad podría garantizar que se están protegiendo millones de años de evolución.

Palabras clave: Biodiversidad, conservación, evolución, filogenia, filograma, tiempo.

El Convenio sobre la Diversidad Biológica de las Naciones Unidas (ONU 1992) define el concepto de biodiversidad como la variedad de formas de vida en los distintos niveles de organización biológica, desde variaciones entre individuos de la misma especie hasta los diferentes ecosistemas, y, en general, el término ha sido entendido, aceptado y empleado por la comunidad científica. Sin embargo, durante muchas décadas, la métrica para estimar la biodiversidad ha considerado a las especies como única unidad de medida, es decir, la

biodiversidad de un sitio está definido por cuántas hay, cuáles son y en qué proporción se distribuyen las especies (Moreno 2001). Si bien, este parámetro es una forma correcta de cuantificar la biodiversidad, es solamente una evaluación a nivel de especies y deja de lado muchos componentes esenciales, como por ejemplo ¿Qué tan diferentes son los individuos de una misma especie a través de sus poblaciones? ¿Cuál es el papel funcional que cada especie ocupa en los ecosistemas? ¿Cómo se relacionan evolutivamente las especies pre-

sentes en un área? ¿Cuánto tiempo ha tenido que pasar para que las especies adquieran las características que las hacen diferentes unas de otras en una comunidad? El desarrollo tecnológico de los últimos años ha ayudado a responder estas preguntas y ha aportado múltiples herramientas para comprender mejor a la biodiversidad, pero, sobre todo, ha permitido que la biología de la conservación tenga más parámetros que considerar en la toma de decisiones y, de esta manera, priorizar los esfuerzos de salvaguardar la diversidad biológica desde un contexto evolutivo (Winter *et al.* 2012).

La diversidad filogenética es una métrica que tiene como objetivo principal medir la biodiversidad tomando en cuenta el factor evolutivo, es decir, la diversidad de características que las especies han adquirido con el paso del tiempo. Toma como referencia las relaciones filogenéticas entre las especies y cuantifica el grado de diferenciación que existe entre éstas. Desde principios de los noventas, múltiples autores aportaron distintos índices para estimar la diversidad filogenética. Todos parten de conocer las relaciones evolutivas entre las especies, es decir, conocer su filogenia. Por una parte, algunas metodologías estuvieron basadas en asignarle un valor diferencial a cada especie de acuerdo a la posición que tenían en las relaciones evolutivas. De esta manera, cada especie aportaba un valor y la diversidad filogenética estaba dada por la sumatoria de estos valores de acuerdo a las especies presentes en una comunidad (May 1990 y Vane-Wright 1991). Sin embargo, el índice que trascendió en el tiempo y fue tomado como el mejor estimador de diversidad filogenética fue el propuesto por Faith (1992), el cual sugiere cuantificar este componente evolutivo mediante la sumatoria de

las ramas de una filogenia de aquellas especies que están presentes en una comunidad. En este caso, la unidad de medida es el grado de diferenciación que existe entre los taxones y, de acuerdo con el tipo de filogenia que se esté utilizando, puede estar representando unidades de tiempo (millones de años), el cambio o la acumulación de características o que tanto ha cambiado el ADN, medido en el número de cambios en su secuencia nucleotídica. Para ejemplificar el cálculo de este índice, en la figura 1 se muestra un árbol filogenético hipotético, en donde se incluyen siete especies (A-G). Los valores debajo de cada una de las ramas indican el tiempo de divergencia evolutiva que tienen las especies en referencia al ancestro común más cercano. La comunidad uno (A) alberga a las especies A, B y C, por lo tanto, para calcular la diversidad filogenética de esta comunidad, es necesario sumar la longitud de las ramas marcadas en rojo, las cuales conectan a los tres taxones desde la base del árbol hasta las ramas terminales. El mismo procedimiento es para la comunidad dos, que incluye a las especies A, E y G.

En teoría, existe una relación positiva entre la medida de riqueza de especies y la diversidad filogenética, es decir, aquellas áreas con altos niveles de riqueza de especies suelen presentar también una mayor diversidad filogenética (V.V.). Esto se debe a que cada taxón almacena implícitamente una carga evolutiva que refleja todo su legado histórico, por lo tanto, la concentración de especies equivale también a una concentración de historia evolutiva subyacente y una acumulación de características a través del tiempo. Sin embargo, algunos eventos ecológicos y evolutivos intervienen en esta relación causando incongruencias

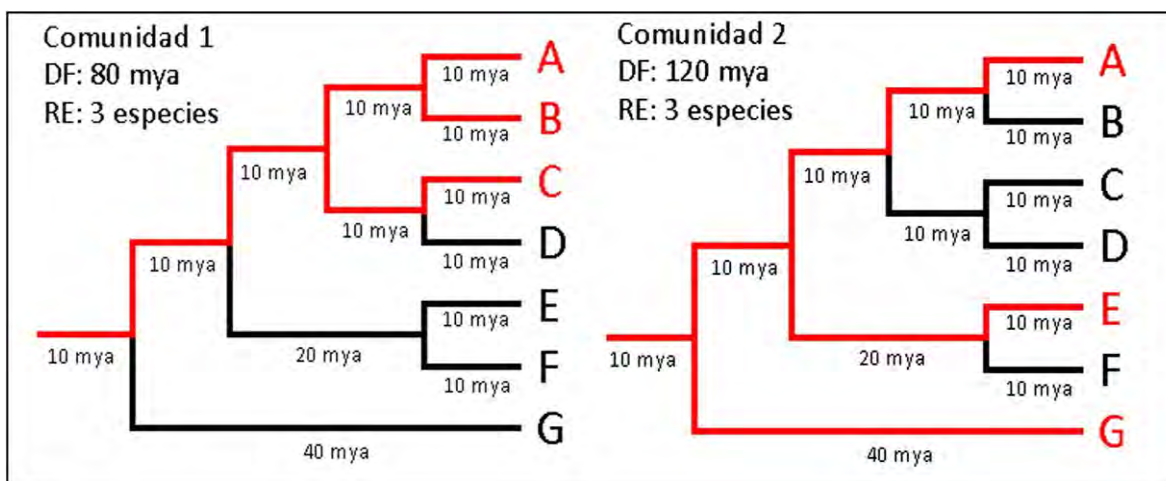


Figura 1. Ejemplos hipotéticos de dos comunidades que albergan tres especies de un grupo taxonómico relacionado entre sí. Las líneas rojas representan las ramas evolutivas que conectan a las especies de una comunidad. Los valores debajo de las ramas indican el valor de divergencia evolutiva de cada especie, el cual, en este caso, está medido en millones de años. DF: valor de diversidad filogenética. RE: valor de riqueza de especies. **A.** Comunidad 1 con tres especies y menor diversidad filogenética. **B.** Comunidad 2 con tres especies y mayor diversidad filogenética. (Preparado por Ricardo Rivera Martínez).

(Sandel 2018). Por ejemplo, Webb *et al.* (2002) mencionan que, cuando las condiciones ambientales son hostiles, solo ciertas especies con características adaptadas a estos ambientes coexisten, por lo tanto, estas especies son más similares entre sí y comparten ciertos rasgos morfológicos y funcionales, es decir, el ambiente ejerce un proceso de filtrado y en respuesta a esto, cuando se estima la diversidad filogenética en estas comunidades la diversidad de características es baja en comparación con comunidades no condicionadas por factores ambientales. En otros casos, cuando el ambiente es idóneo y los recursos no son una limitante, las especies que son más similares entre sí y que compiten por un mismo recurso no pueden coexistir, a esto se le llama exclusión competitiva. En este ti-

po de comunidades generalmente se encuentran especies muy diferentes y, al estimar su diversidad filogenética, se suele obtener una mayor diversidad de características. Por otra parte, también existen eventos evolutivos que causan incongruencias entre la relación de riqueza de especies y diversidad filogenética, por ejemplo, Sosa *et al.* (2018) y Allen *et al.* (2019) mencionan que cuando las presiones selectivas obligan a que los linajes sufran radiaciones en áreas específicas, es decir, que se dé *especiación in situ*, se concentran taxones nuevos en áreas relativamente pequeñas y al provenir de un mismo linaje, generalmente, presentan características similares y por lo tanto la diversidad filogenética es menor a lo esperado. Las áreas en donde ocurren estos eventos son conocidas



Figura 2. A. Bosque húmedo cerca de la cascada El Yugo, Hidalgo. B. Matorral xerófilo cerca de Miquihuana, Tamaulipas. (Fotografías: Ivón Mercedes Ramírez Morillo).

como “cunas” de biodiversidad. Otro fenómeno ocurre cuando las características ambientales se ven alteradas y las especies se ven obligadas a extinguirse o desplazarse hasta regiones con condiciones óptimas, en estos casos, especies de distintos linajes se reúnen en áreas específicas y estas zonas terminan albergando pocas especies, pero, generalmente, bien diferenciadas y al estimar la diversidad filogenética se obtienen valores mayores a lo esperado. A estas áreas se les denomina “museos” de biodiversidad. En nuestro ejemplo hipotético (figura 1), al comparar la comunidad uno y dos, se puede apreciar la incongruencia entre la riqueza de especies y la diversidad filogenética, es decir, ambas comunidades albergan tres especies cada una, sin embargo, la diversidad filogenética difiere entre sí, esto se debe a la posición filogenética y la cantidad de cambios evolutivos que alberga cada taxón. En la comunidad uno, por ejemplo, las especies A, B y C pertenecen a un mismo clado, por lo tanto, el aporte evolutivo de cada especie es redundante, ya

que una vez presente la especie A, la especie B o C solamente suman las pocas características que las hace diferentes. Por otra parte, en la comunidad dos, donde las especies A, E y G pertenecen a distintos clados, la sumatoria de sus ramas no resulta redundante ya que el aporte evolutivo de cada especie es único. De esta manera, la riqueza de especies puede ser un predictor de la diversidad filogenética, pero ciertas condiciones, tanto ecológicas como evolutivas, pueden hacer que esta relación sea menos relevante.

Webb *et al.* (2008) propusieron incorporar la diversidad de características y el tiempo evolutivo entre las especies de una comunidad para intentar comprender como se ha estructurado la misma, esto sugiere que, aquellas comunidades que presentan especies cercanamente emparentados se definen como estructuras comunitarias filogenéticamente agrupadas, mientras que, aquellas comunidades que presentan especies lejanamente emparentados estarían presentando estructuras comunitarias filogenéticamente sobredispersas. Ambos pa-

tronos revelan información sobre la historia evolutiva de las comunidades y sobre que eventos las han moldeado. En la figura 1, se pueden apreciar estos dos casos: la comunidad uno presenta especies cercanamente emparentadas y valores bajos de diversidad filogenética, es decir, presenta una estructura comunitaria filogenéticamente agrupada, mientras que, la comunidad dos presenta especies lejanamente emparentadas y valores de diversidad filogenética alta, por lo tanto, presenta una estructura comunitaria filogenéticamente sobredispersa. En la figura 2, se muestran dos ecosistemas contrastantes: un bosque húmedo (A) y un matorral xerófilo (B). El número y la composición de especies son diferentes, así como las características ambientales. El bosque húmedo alberga una gran cantidad de especies de múltiples linajes, esto significa que, filogenéticamente, en este ecosistema está representado una mayor proporción de historia evolutiva, es decir, hay una gran diversidad de características y visto en escala temporal, este ecosistema alberga muchos millones de años de evolución. Por otra parte, el matorral xerófilo presenta pocas especies, es decir, la representación de historia evolutiva puede ser menor que el anterior y la diversidad de características es baja por el simple hecho de que hay menos especies, esto no significa que un ecosistema sea mejor que otro, simplemente son diferentes. La historia evolutiva de estos ambientes y sus especies ha sido moldeada por eventos ecológicos, evolutivos, climáticos e históricos particulares. La diversidad filogenética es una herramienta que ayuda a comprender las relaciones evolutivas entre las especies que

los componen y los eventos que les han dado origen.

De esta manera, mediante las métricas basadas en diversidad de características acumuladas a través del tiempo, se puede estimar la diversidad biológica de una comunidad tomando en cuenta la identidad taxonómica y la historia evolutiva de las especies, así como, identificar los patrones de estructuración filogenética y correlacionarlos a variables ambientales, fenómenos históricos, ecológicos y evolutivos. Si bien, este nuevo enfoque de estudio de biodiversidad responde ciertas preguntas previamente planteadas, genera también muchas incógnitas a las cuales los investigadores deberán enfrentarse, como por ejemplo ¿Qué debemos priorizar como sitios destinados a conservación, áreas con alta concentración de especies o áreas con alta diversidad de características o historia evolutiva? ¿Qué componentes de la biodiversidad se ven salvaguardados con las legislaciones que buscan proteger los ecosistemas? ¿Qué debería ser prioridad para conservación, aquellas áreas en donde se han originado múltiples especies afines entre sí o aquellas en donde se refugian linajes antiguos y lejanamente emparentados?

Referencias

Allen J.M., Germain-Aubrey C.C., Barve N., Neubig K.M., Majure L.C., Laffan S.W. ... y Soltis P.S. 2019. Spatial phylogenetics of Florida vascular plants: the effects of calibration and uncertainty on diversity estimates. *iScience* 11: 57–70.

- Faith D.P. 1992.** Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61: 1–10.
- May R.M. 1990.** Taxonomy as destiny. *Nature* 347: 129–130.
- Moreno C.E. 2001.** Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*, vol. 1, 84 pp.
- ONU [Organización de las Naciones Unidas]. 1992.** Convenio sobre la Diversidad Biológica. <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf> (Consultado 20 de octubre 2020)
- Sandel B. 2018.** Richness-dependence of phylogenetic diversity indices. *Ecography* 41: 837–844.
- Sosa V., De-Nova J.A. y Vásquez-Cruz M. 2018.** Evolutionary history of the flora of México: Dry forests cradles and museums of endemism. *Journal of Systematics and Evolution* 56 (5): 523–536.
- Vane-Wright R.I., Humphries C.J. y Williams P.H. 1991.** What to protect? – Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation* 55 (3): 235–254.
- Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A. y Donoghue M.J. 2002.** Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Webb C.O., Ackerly D.D. y Kembel S.W. 2008.** Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24 (18): 2098–2100.
- Winter M., Devictor V. y Schweiger O. 2012.** Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution* 28 (4): 199–204.

Desde el Herbario CICY, 12: 270–275 (10-Diciembre-2020), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Rodrigo Duno de Stefano y Lilia Lorena Can Itzá. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 10 de diciembre de 2020. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura del editor de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.