

FUNDAMENTOS LOGICOS DE LA PARSIMONIA EN LA SISTEMATICA FILOGENETICA

LUIS A. FERNÁNDEZ* - SERGIO M. OVRUSKI**

Desde mucho tiempo atrás, el hombre se ha abocado a dar nombres y a clasificar a los seres vivos, buscando fundamentalmente dar un cierto orden a la diversidad biológica.

Aristóteles fue el primero en intentar una clasificación de los organismos, basándose en semejanzas estructurales. Pero fue Linneo, durante el siglo XVIII, quien elaboró un sistema completo y más comprensible de clasificación, tanto para plantas como para animales. Su esquema de clasificación agrupa a los organismos en una serie ascendente de niveles jerárquicos, basados en la similitud de los caracteres morfológicos.

A partir de las ideas evolutivas de Wallace y Darwin, a finales del siglo pasado, se considera que la clasificación biológica debe representar las relaciones naturales de parentesco entre los organismos, es decir poner de manifiesto la genealogía.

Autores como Huxley (1940), Mayr (1942, 1963, 1969) y Simpson (1944, 1945, 1953, 1960, 1961), entre otros, dieron un sen-

* Lic. en Cs. Biológicas. Fundación Miguel Lillo. Secc. Ictiología.

** Lic. en Cs. Biológicas. Inst. Sup. de Entomología (INSUE) - Fac. de Cs. Naturales.

tido evolutivo a la clasificación, dando lugar a la Escuela de Sistemática Evolutiva. Esta escuela muestra las relaciones de semejanza entre los grupos por medio de árboles filogenéticos donde se representa el cambio evolutivo, indicando además los ancestros que son grupos reales y extinguidos (generalmente fósiles). Las clasificaciones obtenidas por esta escuela tienen una gran carga subjetiva debido a la relevancia dada a preconceptos como zona adaptativa, grado evolutivo, etc. (Srocchi y Domínguez, 1992).

Como contraposición a ésta, surgen en la década del '50 dos escuelas; la de Taxonomía Numérica y la de Sistemática Filogenética, las cuales pretenden a través de metodologías explícitas, pero notablemente diferentes, dar mayor consistencia al estudio de la sistemática ante la imprecisión y subjetividad de la escuela evolutiva. La primera de ellas está sustentada por las ideas de Sokal y Sneath (1963), quienes tratan de hacer clasificación. Dichos autores definen a la Taxonomía Numérica como el agrupamiento por métodos numéricos de unidades taxonómicas en taxones en base a sus estados de carácter.

Esta escuela en su afán de convertirse en una ciencia empírica excluye de la clasificación a la evolución, pues sus resultados no pretenden ser congruentes con la filogenia (Scrocchi y Domínguez, 1992). Excluye, por lo tanto, conceptos no operacionales como especie biológica, especie críptica, etc. La Taxonomía Numérica trabaja con unidades taxonómicas operacionales (OTU en inglés), lo que permite utilizar cualquier tipo de unidades, sean individuos, poblaciones o especie.

Hull (1970) denomina **filéticas** a las escuelas que reflejan en la clasificación a la evolución, y **fenéticas** a las escuelas que no la incluyen, como es el caso de la taxonomía numérica.

La escuela de sistemática filogenética fue impulsada por Hennig (1968) y sostiene que el estudio de la filogenia debe ser una ciencia empírica y que los caracteres derivados compartidos son los únicos que proveen evidencias de relaciones genealógicas.

Dicha escuela utiliza diagramas jerárquicos llamados cladogramas (del griego: *clados* = 'rama'), los cuales expresan los cambios sucesivos de caracteres en secuencias históricas. La clasificación se construye a partir de las ramificaciones, tratando de reflejar la historia evolutiva del grupo considerando una línea ancestro descendiente, es decir su filogenia.

Esta última escuela ha adquirido numerosos adeptos con el correr de los años, llegando a ser hasta el momento la más importante.

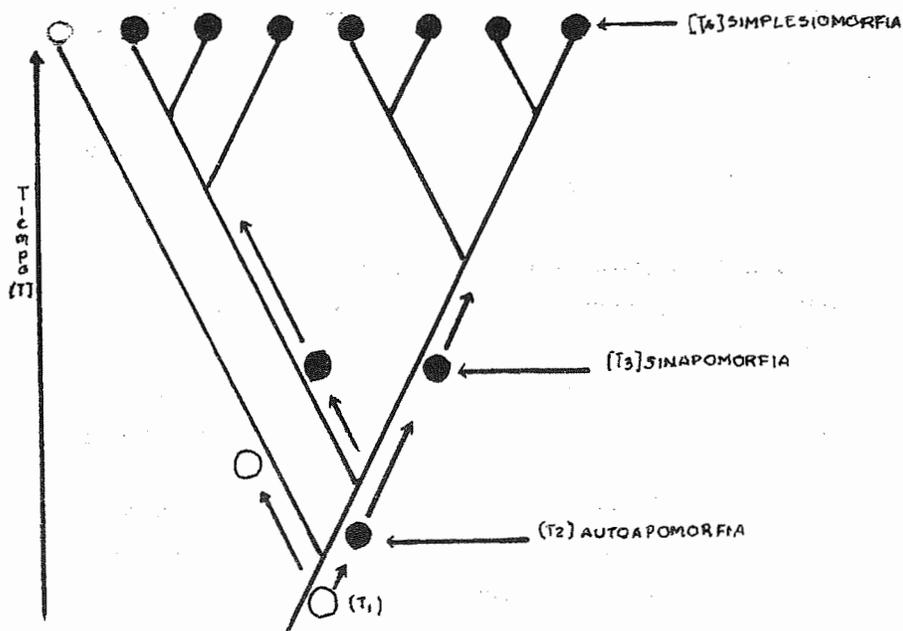
Según Wiley (1975) la metodología filogenética es testeable dentro de la filosofía popperiana por la relación existente entre hipótesis de homología y filogenia.

Homología es la correspondencia entre dos o más características de los organismos que es causada por continuidad de información (Roth, 1988).

Hay dos tipos de caracteres homólogos: *plesiomórficos*, los que aparecieron anteriormente en el tiempo y que originaron por transformación el carácter derivado que es el *apomórfico*. Los caracteres derivados compartidos entre dos o más unidades biológicas se denominan *sinapomorfía*, aquellos caracteres que definen una unidad biológica se llaman *autapomorfía*.

Estos caracteres son relativos, dependiendo del nivel de universalidad de la hipótesis filogenética (Wiley, 1975). Por ejemplo, si una autapomorfía pasa al descendiente sin cambios es una sinapomorfía y si nuevamente pasa sin cambios es una simple siomorfía

(Scrocchi y Domínguez, 1992).

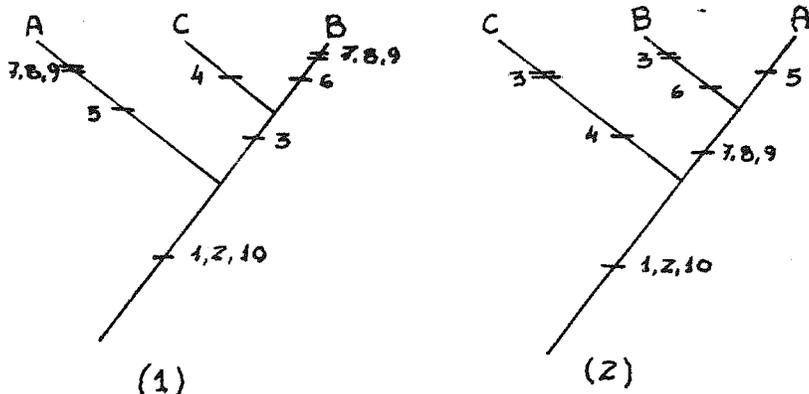


Otros tipos de caracteres son los homoplasias y analogías, los cuales son irrelevantes para el estudio de las relaciones de parentesco. Las homoplasias, según la definición de Scrocchi y Domínguez, 1992) son caracteres que muestran similitudes estructurales y tienen la misma topología, pero se originaron independientemente uno del otro, cada uno a partir de diferentes caracteres preexistentes o a partir del mismo carácter preexistente, pero en épocas diferentes en distintas especies. Las analogías son caracteres con funciones semejantes, aunque con distinta topología.

Una situación muy común al finalizar un análisis cladista es que se obtienen diferentes genealogías según la distribución de los

distintos caracteres a explicar. Así tenemos los taxones A, B y C y hemos considerado, digamos 10 caracteres (ver fig. 2). ¿Qué hacer si la distribución de algunos de ellos favorece el agrupamiento de (B C) A y otros (A B) C?

Ante este problema lo preferible es optar por la genealogía más parsimoniosa, es decir el cladograma número 2.



1. Relevancia de la Parsimonia

Parsimonia es una palabra que proviene del latín, cuyo significado es "frugalidad", pero normalmente es usada en el sentido de economía del razonamiento.

El uso inicial de la Parsimonia en un contexto científico puede remontarse a Aristóteles quien dijo que "Dios y la naturaleza nunca operan superfluamente sino siempre con el menor esfuerzo" (Kluge, 1984).

Ockham, desde un punto de vista metodológico, según Kluge (1984), sostuvo como regla científica: "no nos está permitido afirmar algo como cierto o mantener que ciertos casos existen, a menos que estemos forzados por la evidencia, o por revelación o por experiencia o por deducciones lógicas desde verdades reveladas a proposiciones verificadas por la observación".

El concepto de parsimonia pudo haber sido invocado antes de Ockham por Durand de Saint-Purcain y Nicole d'Oresme, quienes defendieron las hipótesis más simples de las complejas (Kluge, 1984).

Según Newton, citado por Sober (1983), "no debemos admitir más causas en los casos naturales que aquellos que sean verdaderos y suficientes para explicar sus apariencias". Esta suposición resalta el principio de inferencia científica, de que las "teorías simples minimizan la cantidad de heterogeneidad en un dominio".

Este concepto de simplicidad también está sostenido por Popper (1968) al considerar que las teorías más simples requieren un menor número de hipótesis ad hoc, por lo tanto son más falsables.

Muchos autores consideran que la simplificación es crucial en la resolución de un problema, pero según Bunge (1969), el inconveniente de eliminar una gran cantidad de datos trae aparejado un contenido de información que se parece al problema inicial.

En sistemática este argumento de simplicidad está relajado en la elección de la genealogía más simple entre dos o más alternativas.

2. Parsimonia en la sistemática filogenética

La mayoría de los autores que trabajan en sistemática filo-

genética reconocen que las genealogías descansan en el principio de la parsimonia. Pero, por otro lado, existen criterios opuestos que sustentan que la parsimonia es innecesaria.

En base a estas opiniones totalmente distintas, Farris en 1983, publica un extenso trabajo titulado *Bases lógicas del análisis filogenético*, en el cual da nuevamente al criterio de la parsimonia un sentido lógico descartando aquel meramente metodológico.

Según Farris algunas de las críticas al criterio de la parsimonia tienden a excluir las posibilidades de que la filogenia sea estudiada empíricamente; otras críticas parecen sólo cuestionar la parsimonia bajo el sustento de que su aplicación depende especialmente de la suposición que las homoplasias son raras en la evolución, y otros criterios descartan directamente a las sinapomorfias en favor de una similitud global como guía de relación de parentesco.

Otros autores que se ocuparon de la parsimonia en la sistemática filogenética fueron: Brady (1983, 1985); Crisci (1982); Pinna (1991); Sober (1985, 1986).

3. Hipótesis Ad hoc

Farris, a lo largo de su trabajo, usa el término parsimonia en el sentido que las "genealogías más parsimoniosas son aquellas que minimizan los requerimientos para hipótesis ad hoc de homoplasias". Sustenta esto diciendo que minimizar hipótesis ad hoc de homoplasias en una genealogía, es una idea ya existente en el trabajo de Hennig (1968). Dicho autor defiende el análisis filogenético ya que "los estados de homología son considerados como tales en ausencia de evidencias que demuestren lo contrario". De este principio, según Farris, se deduce que las homoplasias no deben ser

postuladas más allá de lo necesario y esto es lo que afirma la parsimonia. También existe una conexión entre la parsimonia y la idea de Popper, ya que este autor sustenta que las hipótesis ad hoc deben ser minimizadas en la investigación científica.

Popper (1968) sustenta lo anterior argumentando que la elección de las hipótesis más parsimoniosas, las más simples, es más que un modo de evitar la muerte al finalizar el análisis. Esto es, según Gaffney (1979), citado por Kluge (1984), "un corolario del criterio de falsificación para testear hipótesis".

Según Popper (1968) no es tan importante el número de ejemplos que corroboren una hipótesis como la severidad de varios tests, los cuales dependen del grado de testabilidad y de la simplicidad de las hipótesis. Kluge (1984), citando a Beatty y Fink (1979), sostiene que las hipótesis más simples son más falseables, ya que permiten excepciones y son a priori menos probables que las hipótesis más complejas; la simplicidad es una característica científica.

Farris, continuando con su defensa del criterio de parsimonia, considera a las sinapomorfías como una consecuencia de ésta. La parsimonia intenta evitar los caracteres con origen múltiple que no indican relación de parentesco; busca por el contrario las sinapomorfías que sí proveen evidencias de un único origen estableciendo así relaciones de parentesco. Solamente aquellos caracteres conflictivos con una genealogía requieren hipótesis ad hoc de homoplasias, necesarias únicamente para defender una genealogía.

4. Poder explicativo

La mayoría de las críticas a la parsimonia se deben a la falta de una explicación de por qué las hipótesis ad hoc deben ser minimi-

zadas.

Farris, para explicar esta duda, cita trabajos suyos del 79, 80, 82 y trabajos de Sober del 75 y 82.

En estos trabajos Farris demostró que las genealogías más parsimoniosas son descriptivamente más informativas, porque permiten resumir a los caracteres. Mientras que los trabajos de Sober dan importancia a la calidad de información de las teorías en relación a la simplicidad. Sober concluye que la parsimonia corresponde o es equivalente a simplicidad de información. Farris, en su trabajo del 83, resume esas ideas anteriores bajo el concepto de "Poder explicativo de una genealogía". Este poder explicativo es medido justamente por el grado en que pueden faltar homoplasias en una genealogía. Si la genealogía que se está tratando requiere de hipótesis ad hoc de homoplasias, el poder explicativo de esta genealogía estará disminuido, y lo que se debe buscar son genealogías con mayor poder explicativo.

En general decidir el poder explicativo de una genealogía puede ser una tarea compleja, pero según Farris esto es simplificado por el hecho de que las genealogías sólo proveen una clase de explicación.

Una genealogía no explica en sí misma, porque un grupo adquiere un nuevo carácter mientras su grupo hermano conserva el rasgo ancestral, ni ofrece explicación de por qué caracteres idénticos surgen en forma independiente en distintos linajes.

Una determinada genealogía es capaz de explicar rasgos de similitud entre organismos sólo cuando ella pueda organizarlos como caracteres compartidos en virtud de un ancestro común. Pero cualquier carácter compartido por organismos se debe a un descendiente común o porque ese carácter es una homoplasia. Justamente lo

que sustenta en su trabajo es que al criterio de parsimonia no le importa descubrir los procesos evolutivos sino de proveer una teoría que explique lo mejor posible aquellos datos disponibles.

Las hipótesis más parsimoniosas deben ser defendidas porque mantienen al investigador alejado de su autoritarismo o apriorismo (Wiley, 1975).

5. Modelo estocástico

Felsenstein (1978, 1979) objeta a la parsimonia desde un punto de vista estadístico. Este autor sugiere que las genealogías deben estar inferidas por procedimientos de estimación estadística. Elabora un modelo estocástico de evolución, al cual aplica el principio de máxima probabilidad. La genealogía que contenga la más alta probabilidad será la elegida para el dato observado (Farris, 1983).

La estimación de probabilidad máxima bajo las mismas condiciones produce el árbol correcto; esta propiedad estadística es llamada consistencia.

Los argumentos de Felsenstein dependen de una fuerte suposición. Como por ejemplo, la velocidad de cambio de los caracteres es homogénea entre los linajes, lo que podría llevar a pensar que el cangrejo cacerola evolucionó más lentamente que los insectos (Farris, 1983).

Felsenstein critica a la parsimonia aduciendo que es irreal ya que requiere de supuestos, mientras que el método probabilístico no los necesita. Aunque en realidad demuestra lo contrario.

Farris considera que la coincidencia entre la máxima probabilidad y la parsimonia se debe a un aspecto puramente técnico. Además, objeta al modelo probabilístico porque sostiene que es un

método estadístico que se emplea en un modelo experimental, lo que lo convierte en inaplicable en la naturaleza. Este método no puede evidenciar las homologías; y la dependencia de la parsimonia sobre la homoplasia, es en el análisis de Felsenstein una consecuencia de su modelo.

Las hipótesis ad hoc disminuyen el poder explicativo de una genealogía. Por eso es importante asegurar que las homoplasias sean lógicamente independientes, ya que de otra manera el número de homoplasias necesarias no reflejarían las hipótesis ad hoc requeridas para una genealogía. Si dos caracteres están lógicamente relacionados, la homoplasia en uno de los caracteres implicaría la homoplasia en el otro, entonces tendríamos una hipótesis ad hoc de más, ya que bastaría una única hipótesis de homoplasia para ambos (Farris, 1983).

6. Lengths (Longitudes)

El método lengths permite tomar a los caracteres de cada rama de un árbol filogenético y sumarlos como longitudes o distancias con el fin de evidenciar las homoplasias cuantitativamente.

Si tales lengths son resumidos en las ramas del árbol, el resultado es el total de homoplasias requeridas para esa genealogía. Kluge y Farris (1969) usan el concepto de lengths en la formulación del método de Wagner y los principios básicos son descriptos por Farris (1970).

La técnica de lengths ha permitido un considerable progreso en el método de análisis filogenético. Sin embargo, ha causado probablemente más error que cualquiera de los otros métodos. Tiene varios inconvenientes, ya que es incapaz de cualquier interpretación

en términos de orígenes de caracteres, no hay un ancestro hipotético y la evaluación de los árboles por tal método no tiene nada que hacer con el criterio filogenético de la parsimonia. La coincidencia de la parsimonia con el lengths es una analogía, por lo que este método no tiene justificación. También Farris critica a este método porque se volvió muy técnico y una vez que las ideas han sido reducidas a fórmulas, es fácil olvidarse de dónde vienen éstas y simplemente modificando las fórmulas se crean nuevos métodos sin base lógica alguna.

Podría decirse que este método cuenta los pasos que da un carácter y no las hipótesis ad hoc como lo hace la parsimonia. Parece ser esto una cuestión meramente formal, pero en realidad se debe a que el lengths perdió los fundamentos puramente lógicos. Y esto nos lleva a que el lengths carezca de poder explicativo.

Parecería que es más conveniente tener hipótesis únicas para explicar cada caso de homoplasia por separado. Así cualquier genealogía podría ser defendida en cualquier carácter por alguna premisa que implique que todas las similitudes en aquel carácter son homoplasias (Farris, 1983).

7. Suposiciones encubiertas

Según Farris el peligro de usar suposiciones encubiertas puede ser rápidamente visto en la práctica científica. Por ejemplo, supongamos que se hace un experimento para evaluar una teoría; varias observaciones corroboran la teoría, pero unas pocas no lo hacen. Para salvar la teoría se agrega una premisa: por ejemplo, el instrumento para observar es defectuoso. Esta actitud contradice la idea de que más peso tienen las observaciones no coincidentes que las

afirmaciones que verifican la teoría.

Aún la mejor de las teorías raramente conforma a todas las observaciones y así las teorías están mejor fundadas en la medida que las observaciones no coincidentes son raras.

La legitimidad del procedimiento depende de la validez de los postulados usados. Si los mecanismos postulados pueden ser corroborados por otro recurso de evidencia, su uso para defender la teoría original es justificado y constituye mejoras o extensión de la teoría original.

Farris, trata claramente este punto aduciendo que las suposiciones encubiertas deben ser prohibidas en el estudio científico, no solamente porque son ad hoc, sino porque descartan evidencias y carecen de poder explicativo.

Por lo general es mejor tener una hipótesis que explique las relaciones entre 20 taxas, que tener una hipótesis para cada una de las taxas; aún la hipótesis que separe una taxa de las restantes 19 es preferible porque va a tener un mínimo de poder explicativo.

8. Irreversibilidad

Hay métodos en sistemática que consideran a la evolución como un proceso unidireccional. Esta idea trae como consecuencia una restricción a priori: los caracteres son irreversibles.

La evolución unidireccional es cierta para algunos caracteres, pero la posibilidad de justificar la irreversibilidad como una restricción a priori sobre conclusiones es difícilmente sostenible. La irreversibilidad fue aplicada en el análisis de caracteres, tales como rasgos morfométricos para lo cual la evolución parece no actuar.

La presuposición de irreversibilidad no tiene sustento empíri-

co legítimo, en cambio la parsimonia permite la suposición que la reversión es posible y que aquella irreversibilidad no es por tanto verdadera. Cualquier conjunto de caracteres podría aparecer consistente con el postulado de irreversibilidad. Siempre es técnicamente posible construir un árbol en el que todas homoplasias tomen forma de paralelismos, de esta manera un carácter nunca podría cambiar la teoría (Farris, 1983).

Para Farris los puntos de vista de irreversibilidad y de reversibilidad compiten como teorías. La posibilidad de reversión no puede ser rechazada por el análisis de parsimonia, sería solamente un modo de testear una demanda empírica. La irreversibilidad por el contrario es ciertamente una demanda empírica, difícilmente testea-ble.

En realidad, es bastante posible para una reconstrucción parsimoniosa carecer de requerimientos de reversión. Mientras la irreversibilidad y la posibilidad de reversión parecen ser teorías alternativas, no lo son. La primera es una teoría que prohíbe conclusiones que podrían parecer sustentadas por observaciones, la segunda es simplemente una actitud. Sin tal actitud ninguna ciencia empírica sería posible. La irreversibilidad no tiene poder explicativo mientras que la reversibilidad sí.

9. Agrupamiento fenético y métodos clique

El agrupamiento fenético, considerado por Farris como no filogenético, se basa en similitudes globales que establecen relaciones genealógicas. Este método sostiene que los índices de cambio evolutivo son constantes, rechazando las sinapomorfias y no considerando a las homoplasias como tales. Selecciona un árbol por ha-

llazgo de un modelo de velocidad de cambio evolutivo constante que permite observar similitudes.

Los métodos clique reconocen sólo el conjunto de caracteres que permiten definir un grupo taxonómico, eliminando las homoplasias.

Algunos autores como Farris y Kluge (1979) han observado que este método detecta las homoplasias y sirve de herramienta para analizar caracteres. Pero esta capacidad es una característica del análisis parsimonioso.

Farris critica especialmente estos métodos porque tienen conjeturas ocultas para eliminar las homoplasias. Además existen numerosos caracteres excluidos, los cuales pueden o no ser homoplasias, con la consiguiente pérdida de poder explicativo.

Los métodos cliques son contradictorios a la idea de Hennig, quien insistió en que la sistemática filogenética tiene conformidad con toda la evidencia disponible.

10. Método Umbral

Felsenstein (1981) desarrolló un método al que lo llamó "umbral". Según Farris este método es una variable de los métodos clique. La única diferencia es que puede haber un determinado número de homoplasias hasta alcanzar un límite especificado, el umbral.

Farris critica este método porque tiene los mismos defectos que los métodos cliques. Además señala que Felsenstein se contradice totalmente, ya que en un trabajo de 1978 consideró a los cliques y a la parsimonia inconsistentes; por lo tanto, esta definición también abarcaría al método umbral.

11. Conclusiones

Las conclusiones a las que llega Farris en su trabajo de 1983 son las siguientes:

* El análisis de parsimonia es realista, pero no porque hace suposiciones correctas sobre el curso de la evolución.

* La parsimonia tiene supuestos como: la evolución no es irreversible; las velocidades de evolución no son constantes; los caracteres no evolucionan de acuerdo a procesos estadísticos idénticos; una conclusión de homoplasia no implica otras.

* El uso de la parsimonia depende del criterio de que la verdad de las teorías de evolución es una cuestión abierta sujeta a investigación empírica.

* La diferencia entre parsimonia y suposiciones, es que la parsimonia no ofrece barreras a las teorías evolutivas.

* El análisis filogenético se basa necesariamente en la parsimonia porque es el único criterio que lleva al agrupamiento en base a sinapomorfias.

* Sólo la sinapomorfía provee evidencias de relaciones de parentesco, pero el intento de usar similitudes como evidencias necesariamente descansa en suposiciones no corroboradas.

* El análisis filogenético es el más empírico para explicar el criterio de parsimonia. Elige entre hipótesis alternativas de relaciones, nada más que en base a su poder explicativo, diferenciándose así de todos los otros criterios.

* La sistemática filogenética provee una base lógica para el estudio empírico de las relaciones entre organismos.

AGRADECIMIENTOS

A los Dres. Eduardo Domínguez y Gustavo Scrocchi, por sus sugerencias y ayuda brindada en la preparación del trabajo.

Al Prof. Dr. Jorge Saltor, por su revisión crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- BRADY, R. H. (1983). "Parsimony, hierarchy and biological implications", en *Advances in cladistics* N. I. Platnick y V. A. Funk, eds. Columbia Univ. Press Nueva York, pp. 4 - 60.
- (1985). "On the independence of systematics". *Cladistics* 1 (2): 113 - 126.
- BUNGE, M. (1969). *La investigación científica. Su estrategia y su filosofía*. Ed. Ariel, Barcelona, 955 pp.
- CRISCI, J. V. (1982). *Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription?* *J. Theor. Biol.* 97:35 - 41.
- FARRIS, J. S. (1983). "The logical basis of phylogenetic analysis". En *Advances in cladistics*, vol. II: Proceedings of the second meeting of the Willi Henning Society. N. I. Platnick y V. A. Funk (eds.). Columbia Univ. Press. Nueva York, pp. 7 - 36.
- FARRIS, J. S.; KLUGE, A. G. (1979). "A botanical clique". *Syst. Zool.* 28: 400 - 411.
- FELSENSTEIN, J. (1979). "Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationships". *Syst. Zool.* 28: 49 - 62.
- (1981). "A likelihood approach to character weighting and what it tells us about parsimony and compatibility". *Biol. J. Linnean Soc.*, 16: 183 - 196.
- HENNIG, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Bs. As. 353 pp.
- HULL, D. L. (1970). "Contemporary systematic philosophies". *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 19 - 54.
- HUXLEY, J. (1940). *The new systematic*. Oxford University Press, Londres. 583.
- KLUGE, A. G. (1984). "La relevance of parsimony to phylogenetic inference". En *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. T. Duncan y T. F. Stuessy (eds.). Columbia Univ. Press. Nueva York, pp. 24 - 38.

- KLUGE, A. G.; FARRIS, J. S. (1969). "Cuantitative phyletics and the evolution of anurans". *Syst. Zool.* 18: 1 - 32.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York. 334 pp.
- (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge. 797 pp.
- (1969). *Principles of systematic zoology*. Mc Graw- Hill, New York. 228 pp.
- PINNA, M. C. C. de (1991). "Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm". *Cladistics* 7: 367 - 394.
- POPPER, K. (1968). *The logic of scientific discovery*. Harper and Row. Nueva York.
- ROTH, U. L. (1988). "The biological basis of homology". En C. J. Humphries (eds.), *Ontogeny and Systematics*. British Museum Press, London. 12 pp.
- SCROCCHI, G.; DOMINGUEZ, E. (1992). *Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía*. Opera Lilloana 20, 120 pp.
- SIMPSON, G.G. (1953). *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press, New York, 434 pp.
- (1960). "The history of life". En Tax. (eds.) *The evolution of life*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 117 - 180.
- SIMPSON, G.G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. Columbia Univ. Press. New York. 247 pp.
- SOBER, E. (1983). "Parsimony methods in systematics". En *Advances in cladistics*. 2. N. I. Platnick y V.A. Funk (eds.). Columbia Univ. Press. Nueva York, pp. 37 - 47.
- (1985). "A likelihood justification of parsimony". *Cladistics* 1 (3): 209-233.
- (1986). "Parsimony and character weighting". *Cladistics* 2 (1): 28 - 42.
- SOKAL, R.R.; SNEATH, P.H.A. (1963). *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco, California, 359 pp.
- WILLEY, E.O. (1975). "Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Book and other evolutionary taxonomist". *Syst. Zool.* 24: 233-243.