

Filogenia y Clasificación de las aves ^{*}

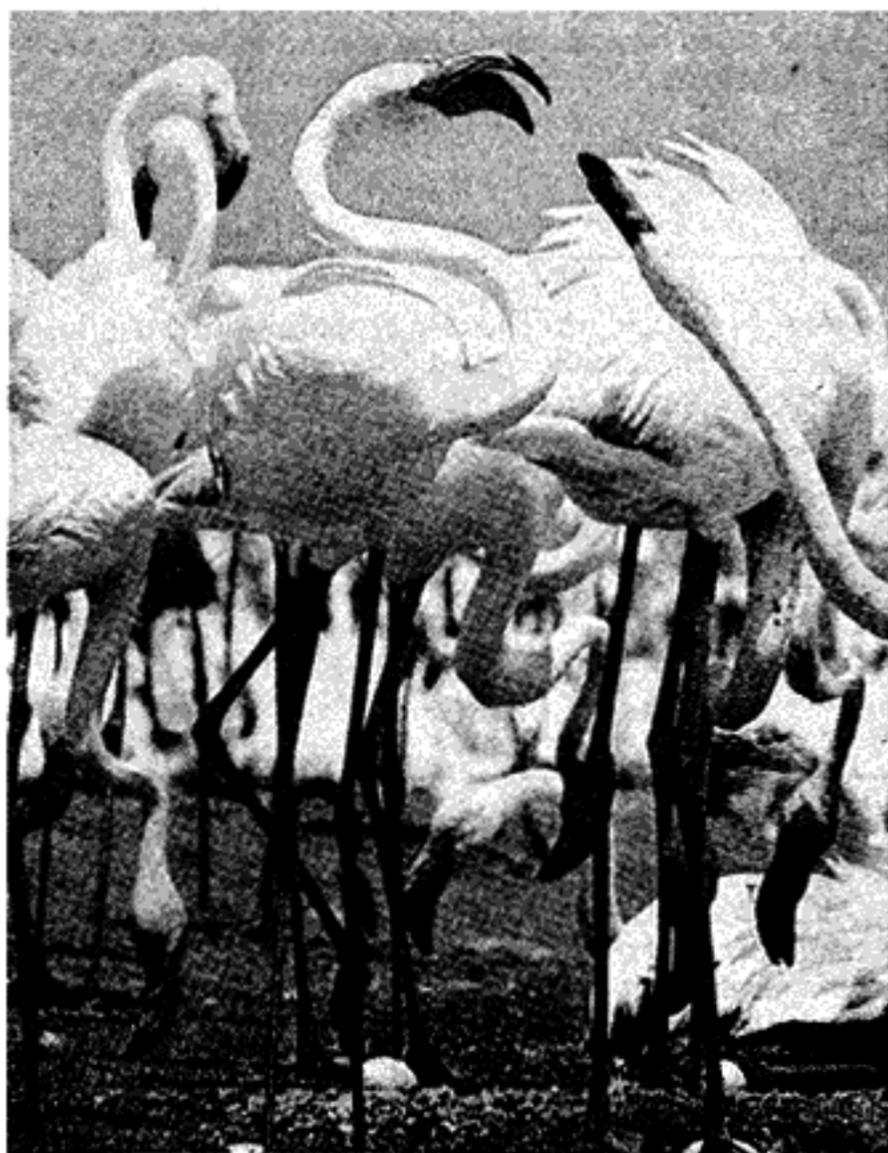
Hacia una síntesis de los diferentes enfoques actuales

ADOLFO G. NAVARRO S. ^{**}

Escribir sobre la Clase Aves es escribir tal vez, del grupo zoológico mejor conocido, más intensivamente estudiado (Diamond, 1983) y que ha atraído el interés de mayor número de personas, tanto entre científicos como legos. Sin embargo, a pesar de que las aves son actualmente el grupo de animales más utilizado en diversos aspectos de la Biología -Conducta, Ecología- y, además, tan diversas estructuralmente que la mayoría de los órdenes y familias pueden ser reconocidos fácilmente, parece ser paradójico el hecho de que la clasificación de los grupos mayores sea motivo de fuertes discusiones con opiniones encontradas. Al parecer, la misma diversidad estructural, la extinción de grupos intermedios y un registro fósil muy fragmentario, impiden determinar fácilmente las relaciones entre los taxa superiores (Sibley y Ahlquist, 1972) y la postulación de las posibles relaciones filogenéticas (genealogía, polaridad y divergencia evolutivas).

Existe un consenso general, aceptado por todos o casi todos los taxónomos, en el sentido de que algunos grupos dentro de la Clase Aves pueden ser reconocidos fácilmente siendo sus características tan evidentes, que no hay lugar a dudas acerca de su situación taxonómica. Tal es el caso de el grupo de Archaeornithes (*Archaeopteryx*), y de los dos ensambles mayores de aves actuales y fósiles, Passerinos y No-passerinos. Pero a partir de estas concepciones, tácitamente aceptadas, el empleo de diferentes filosofías y metodologías taxonómicas han traído como resultado clasificaciones diametralmente opuestas, a veces, respecto a opiniones acerca de las relaciones filogenéticas entre los grupos que, al fin de cuentas, es el objetivo central de cualquier clasificación de referencia para los organismos. Sin embargo, siempre se ha cuestionado la relativa estabilidad de la clasificación y la falta de aceptación al cambio existente entre la mayoría de los taxónomos tradicionales (Olson, 1981; Raikow,

Foto: Arthur Sarro



1985; Phillips, 1983).

El problema se visualiza claramente analizando el número de órdenes de aves actuales que proponen los sistematas desde mediados del presente siglo: v. gr. Stressemann (1959), Wetmore (1960) y Cracraft (1981); todos ellos como representan-

* Este trabajo se inició dentro del curso de *Taxonomía Zoológica Contemporánea* impartido por el M. en C. Jorge Llorente

** Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM

es de varias escuelas y pensamientos en Sistemática. No es ésta la principal fuente de discrepancia, lo es aún más el arreglo secuencial de las familias y la colocación de algunos grupos problema dentro de ellas (e.g.: *Phoenicopterus*, *Opisthocomus*).

El objetivo principal de esta revisión es analizar las diferentes metodologías y concepciones en Sistemática acerca de las relaciones entre los taxa superiores de las aves (órdenes y familias) y que han resultado en la proposición de diferentes clasificaciones, la mayoría de ellas bajo el rubro de buscar una clasificación "natural", que refleje las relaciones filogenéticas entre los grupos.

ORIGENES DE LA TAXONOMIA Y LAS TAXONOMIAS TRADICIONALES

El hombre es, por naturaleza, un animal clasificador que presenta una tendencia a agrupar las cosas de su universo de acuerdo a similitudes morfológicas, conductuales o de otros tipos, o a separarlas por sus discontinuidades, formando unidades discretas que pueden ser reconocidas y denominadas (Raven, Berlin y Breedlove, 1971). Esta es una de las bases de las diferentes taxonomías tradicionales o taxonomías "folk", las cuales, de un modo u otro, han funcionado de una manera similar al que el desarrollo histórico y metodológico de la taxonomía científica formal ha proseguido. El estudio de las taxonomías folk se refiere al conocimiento de los principios generales de las clasificaciones biológicas en el pensamiento precientífico (Berlin, 1973).

En diferentes estudios realizados con grupos indígenas en México (tzeltales), Sudamérica (guaraníes), Asia (Hanunó de las Filipinas), Norteamérica (navajos) y Oceanía (Fore de Nueva Guinea), se han percibido principios similares en el ordenamiento y categorización de unidades o grupos naturales. En aquellos grupos étnicos en que se ha llegado a profundizar acerca de los principios que rigen sus sistemas taxonómicos y nomenclaturales, se han detectado los siguientes patrones generales (Raven, Berlin y Breedlove, 1971):

- 1) Se advierten en todos los lenguajes grupos naturales discontinuos que son fácilmente reconocidos (taxa).
- 2) Esos taxa se agrupan en un menor número de clases, conocidas como categorías taxonómicas etnobiológicas (*variedad, especie, género, forma de vida e iniciador único*).
- 3) Estas categorías anteriores se arreglan jerárquicamente y los taxa asignados a cada rango o categoría son mutuamente excluyentes.
- 4) Un taxón que se encuentra en la categoría de "iniciador único", generalmente no está denominado (p.e. planta o animal).
- 5) Los taxa miembros de la categoría "forma de vida" son pocos en número (generalmente hasta 10) e incluyen a la mayoría de los taxa denominados de menor rango.
- 6) Los taxa genéricos son más numerosos que los de "forma de vida", aunque grupos de especial interés o muy aberrantes pueden no estar incluidos en alguno de ellos.

- 7) Los taxa de especie y variedad son menos numerosos que los taxa genéricos, además son generalmente bi o trinomiales con el genérico o específico al que pertenecen.
- 8) Los taxa intermedios son aquellos que se incluyen inmediatamente en una categoría de forma de vida e incluyen inmediatamente taxa genéricos. Son raros en las taxonomías tradicionales.

Los principios se encuentran generalmente en muchas culturas pero hay algunas excepciones.

Partiendo de estos principios de agrupamiento de formas similares y nominación de taxa se entienden los principios seguidos por los primeros sistematas precientíficos como Teofrasto y Dioscorides, principalmente en lo referente a clasificaciones botánicas basadas en el uso de las plantas y sus propiedades de una limitada región.

A partir de las grandes exploraciones de los siglos XV a XVII, un gran número de formas de vida antes desconocidas fueron puestas a disposición de los naturalistas, los cuales encontraron que los arreglos hechos por los autores antiguos eran insuficientes ante la cantidad de nuevos taxa que se presentaban.

El fundador de la sistemática "moderna", Carlos Linneo, utilizó en sus principios nomenclaturales un sistema similar al seguido por las taxonomías folk, siendo diferenciado de éstos en que sus arreglos tenían que ver con un número mucho mayor de especies (aunque similar en número en sus primeras clasificaciones al de algunas clasificaciones folk como la maya Tzeltal o de Yucatán, 400 a 800 especies). La comprensión de un sistema tan complejo fue facilitada mediante la creación de categorías extra (familia, orden, clase, etc.) las cuales permiten una rápida memorización y una comprensión más sencilla de los grupos de los cuales se habla. La creación de estas categorías tardó casi 100 años entre Tournefort y mediados del siglo XIX.

Un sistema de taxonomía folk está diseñado no para obtener información, sino para comunicar algo de los organismos en cuestión y dirigido a gentes que tienen conocimiento previo de las propiedades y atributos de ellos. Una de las tendencias actuales de las clasificaciones es tratar de obtener información a partir de esos esquemas de clasificación, objetivo que rara vez se alcanza (Raven, Berlin y Breedlove, 1971).

Las aves son un grupo muy conspicuo y de gran importancia estética o alimenticia, por lo cual es un buen ejemplo para ilustrar diferentes aspectos de las taxonomías tradicionales, las cuales, como ya se había mencionado, comprenden principios muy similares a pesar de las distancias geográficas y lingüísticas.

En el trabajo efectuado con la tribu Fore de Nueva Guinea, Diamond (1966) encontró que existen varias categorías altas (*tabe aké*), que incluyen a varias categorías menores o *amana aké*; una de estas categorías superiores incluye a las aves en general (*kábara*) y otra (*ámanani*) incluye solamente al casuario (*Casuaris*), un ave muy aberrante. Dentro del grupo que contiene a las aves en general, los Fores reconocen 110 *amana aké* mientras que los zoólogos reconocen 120 especies, las cuales corresponden en 93 casos una a una; en 4 casos existe un nombre diferente para machos y hembras. Esto nos habla de la gran capacidad de reconocimiento de especies que poseen los

habitantes de las diferentes regiones, llegando a veces a dar el nombre genérico correcto a especies que habitan otros lugares fuera de su área (Diamond, *op cit.*).

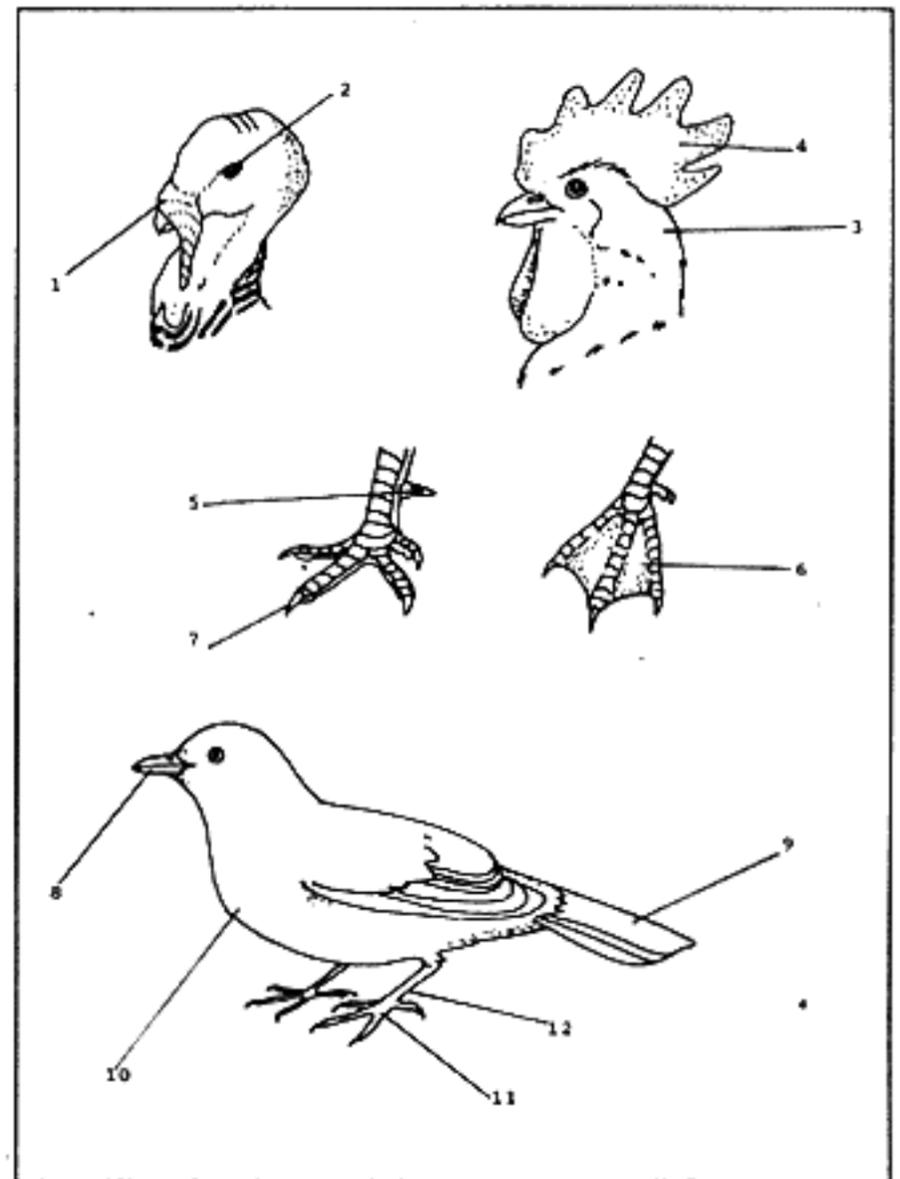
El estudio realizado con los indígenas de lengua amuzga habitantes del oeste de Oaxaca, llevó a conclusiones similares acerca de la clasificación de la avifauna regional. El estudio realizado por Cuevas-Suárez (1985), mostró la importancia de la onomatopeya y de las relaciones cercanas de los amuzgos con las aves, ya sea por alimento o porque les son de importancia cultural, en la clasificación que hacen de ellas.

La clasificación amuzga de las aves contiene como inicio un término que agrupa a todas las aves (*kinsa* = pájaros), que se refiere a un taxa "forma de vida". Como subdivisión de este grupo, existen 3 taxa intermedios, uno que se refiere a todos los pájaros (*kinsa*), otro que agrupa a los patos (*kitha*) y uno sin nombre que incluye a las aves que no caen en ninguno de los dos anteriores (Cuadro 1). A su vez, el taxón *kinsa* es subdividido en 9 taxa genéricos, tres de los cuales no tienen nombre el taxón *kitha* es subdividido en 2 genéricos y el tercer taxón intermedio se divide en 5 genéricos (Cuadro 1).

Los taxa genéricos son los más importantes psicológicamente para los amuzgos, pues son los más utilizados y más fáciles de mencionar, además de ser los primeros en ser aprendidos (Cuevas-Suárez, 1985). Una de las características por las que los amuzgos hacen su clasificación es el alimento, pues de esto depende la utilidad que las aves tengan para el individuo o sus cultivos (Cuevas-Suárez, *op cit.*).

El conocimiento de las aves que tienen los amuzgos se refleja tanto en la gran proporción de nombres derivados de los sonidos naturales de los animales (onomatopéyicos), como en el conocimiento que poseen de la anatomía y biología general de ellos (figura 1).

Figura 1.



Las culturas indígenas han demostrado tener un amplio conocimiento de los recursos del área que los rodea, como lo demuestra el preciso reconocimiento y denominación de las partes anatómicas de las aves por los Amuzgos de Guerrero y Oaxaca. Estas características son utilizadas para el reconocimiento de los diferentes grupos de aves que forman parte de su "taxonomía". 1. thandu (moco), 2. tEao (ojo), 3. co?to* (pescuezo) 4. tha?ke (cresta), 5. ?ho (espolón), 6. kin?andEag?e (piel de los dedos), 7. cO?nei (u nas), 8. cO?ndo (pico), 9. cE nc?a (plumas de la cola), 10. ci?hnda (pechuga), 11. ndEng?e (dedos), 12. n?e* (pata). (Tomado de Cuevas-Suárez, 1985).

CUADRO 1

Clasificación de las aves por los amuzgos (tomado de Cuevas-Suárez, 1985: 79)

INICIADOR	TAXA INTERMEDIOS	GENERICOS
<i>kisa</i> (pájaro)	<i>kisa</i> (pájaro)	<i>kici</i> águila
		<i>kisa</i> (Pájaro)
		...
		...
		<i>tebio</i> (tapacamino)
		...
		<i>kisio</i> (colibrí)
		<i>kitu?</i> (paloma)
		<i>kisko</i> (tortola)
	<i>kitha</i> (pato)	<i>kitha</i> (pato)
		...
		...
...	<i>kinho</i> (búho)	
...	<i>kinho</i> (gallina)	
...	<i>ngolO</i> (guajolote)	
...	<i>nd?E</i> (zopilote)	
...	<i>kindha</i> (cuervo)	

...: Se refiere a categorías taxonómicas no nominadas o categorías cubiertas (Cuevas-Suárez, 1985).

HISTORIA DE LA CLASIFICACION DE LAS AVES

Una síntesis muy completa y excelente acerca de la historia de la clasificación de la Clase Aves existe en los trabajos de Sibley (1970) para las Passeriformes, y Sibley y Ahlquist (1972) para las no-Passeriformes, de los cuales es conveniente hacer un pequeño extracto.

Las raíces de la clasificación de las aves dentro de un marco filosófico se encuentran en los pensadores clásicos, Aristóteles y Plinio; sin embargo, pasado el medioevo, los primeros que la afrontan con una metodología crítica enfocada desde un punto de vista lógico y jerárquico son Willughby y Ray (1676) en su obra *Ornithologiae*, cuyo valor principal radica en que comprende a todas las aves conocidas en su época. La principal división que hace es en "aves terrestres" y "aves acuáticas", cada una de las cuales tiene subdivisiones de acuerdo a otros caracteres.

El esquema de Willughby y Ray, ligeramente modificado es seguido por Linneo en el *Systema Naturae* (1758-59). El sistema Linneano para el arreglo de los grupos, a su vez, fué la

CUADRO 2
Clasificación propuesta por Linneo, Cuvier*

Orden de las Aves de Rapiña (Accipitres)	Familia Sindactilos	Géneros (<i>Otis, Charadrius, Tringa, Cariama</i>)
Familia Aves de Rapiña Diurnas	Géneros (<i>Merops, Alcedo, Todus, Buceros</i>)	Familia Cultrirostras
Géneros (<i>Vultur, Gypaetos, Falco</i>)		Géneros (<i>Grus, Ardea, Ciconia, Mycteria, Scopus, Anastomus, Platalea, Dromas</i>)
Familia Aves de Rapiña nocturnas	Orden Trepadores (Picae)	Familia Longirostras
Género (<i>Strix</i>)	Géneros (<i>Galbula, Picus, Jynx, Cuculus, Bucco, Trogon, Crotophaga, Ramphastos, Psittacus, Musophaga</i>)	Géneros (<i>Scolopax, Recurvirostra</i>)
Orden de los Pájaros (Passeres)	Orden Gallináceas (Gallinae)	Familia Macroactilas
Familia Dentirostres	Familia Gallinas	Géneros (<i>Parra, Palamedea, Rallus, Fulica, Glareola, Chionis, Phoenicopterus</i>)
Géneros (<i>Lanius, Muscicapa, Ampelis, Tanager, Turdus, Cinclus, Gracula, Oriolus, Moenura, Motacilla, Pipra, y otros</i>)	Géneros (<i>Alectoris, Pavo, Meleagris, Tetrao, Numida, Phasianus, Tinamus</i>)	Orden Palmípedas (Anseres)
Familia Fisirostres	Familia Palomas	Familia Braquipteros
Géneros (<i>Hirundo, Caprimulgus</i>)	Géneros (<i>Columba</i>)	Géneros (<i>Columbus, Alca, Aptenodytes</i>)
Familia Conirostres	Orden Zancudas (Grullae)	Familia Longipennas
Géneros (<i>Alauda, Parus, Emberiza, Fringilla, Loxia, Colinus, Sturnus, Corvus, Paradisea, y otros</i>)	Familia Brevipennas	Géneros (<i>Procellaria, Diomedea, Larus, Sterna, Rynchops</i>)
Familia Tenuirostres	Géneros (<i>Struthio, Casuarinus</i>)	Familia Totipalmas
Géneros (<i>Sitta, Certhia, Trochilus, Upupa</i>)	Familia Presirostres	Géneros (<i>Pelecanus, Plotus, Phaethon</i>)
		Familia Lameliostres
		Géneros (<i>Anas, Mergus</i>)

* Cuvier aumentó hasta 110 los 80 géneros que creó Linneo, subdividiéndolos en subgéneros, y Buffon. (Buffon, 1854).

pauta para la mayoría de los sistématas entre éste y la aparición del *Origen de las Especies* (Darwin, 1859), de tales seguidores se cuentan a Buffon, G. Cuvier, Brisson y Vieillot, entre otros.

Buffon (1854) sigue el esquema clasificatorio de Linneo y de Cuvier (Regne Animal, 1817), argumentando que "Cuvier mismo ha venido a darle mayor solidez (al sistema clasificatorio de Linneo), enlazando en su *Regne animal* los antiguos conocimientos con las nuevas investigaciones" (Buffon, *op. cit.*: 39). El sistema de Cuvier divide a las aves en 6 órdenes: Aves de Rapiña, Pájaros, Trepadoras, Gallináceas, Zancudas y Palmípedas, subdividiéndolas en familias y géneros (Cuadro 2).

C.L. Nitzsch (1840) fué uno de los primeros en investigar la utilidad taxonómica de otros caracteres, aparte de los caracteres morfológicos clásicos, como la pterilografía, que consiste en el estudio del arreglo y disposición de los tractos de plumas o *pterilae*.

La influencia de George Robert Gray se dejó sentir en la ornitología del siglo XIX e, inclusive, algunos de los ordenamientos sistemáticos propuestos por él en su obra *List of the Genera of Birds* (1840) siguen vigentes hasta la fecha. La obra está basada en caracteres morfológicos externos, pero ha servido como una guía para el ordenamiento de colecciones de museos y organización de las evaluaciones faunísticas.

Buscando un marco teórico diferente, algunos ornitólogos aceptaron las ideas del entomólogo Mac Leay, llamado Sistema Quinario, el cual partía de la base teórica de que cada grupo natural consistía de cinco subgrupos, arreglados en un círculo y exhibiendo afinidades con otros grupos arreglados de manera similar. En otro sistema, los grupos eran representados en un arreglo en forma de estrellas (Figura 2). La teoría quinario cayó por su propio peso mucho antes de que Darwin presentara principios sólidos para la Biología y Sistemática.

Otros intentos de establecer y representar gráficamente las relaciones entre grupos de aves provino de los trabajos de

Strickland (1841) (Figura 3) y Wallace (1856), el primero siguiendo la tendencia de los Quinaristas, y el segundo (Figura 4) argumentando que el proceso de representar las afinidades hace difícil reconocer grupos grandes.

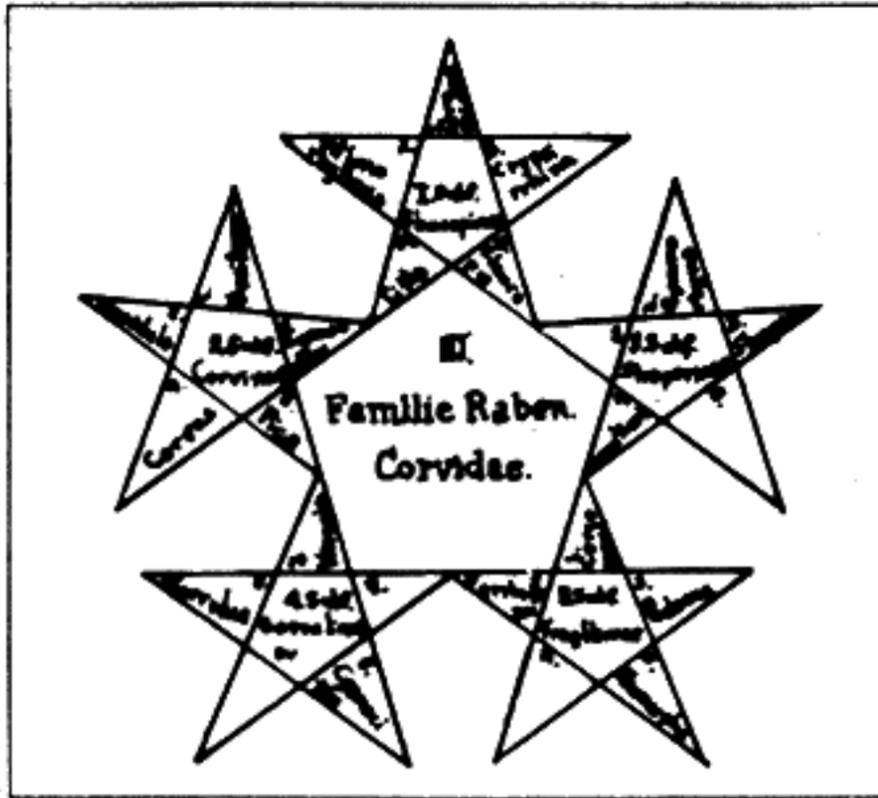
Mientras que los pre-Darwinistas carecían de un concepto unificador y dependían de los caracteres externos para la sistematización de los grupos, la aparición del *Origen de las Especies* sirvió para dar ese enfoque teórico a la evolución, para buscar la evidencia de ancestría común y el reconocimiento de la evolución convergente y sus efectos y, por lo tanto, a buscar evidencia adicional que permitiera interpretar las similitudes morfológicas.

Uno de los científicos que abrazaron con mayor entusiasmo los pensamientos de Darwin fué Thomas H. Huxley, y sus ideas acerca de la clasificación de las aves han tenido gran impacto hasta nuestros días. Su más famosa contribución la constituye la clasificación de los tipos de paladar, siendo éste el primero de una serie de intentos de búsqueda de caracteres indicativos de las relaciones entre los taxa superiores de las aves (Huxley, 1867). Dentro de esta tendencia se encuentran también los trabajos del anatomista Alfred Henry Garrod, especialmente aquellos referentes a la fórmula de los músculos y la pelvis, aún utilizados para diagnosticar algunos órdenes y familias, los huesos nasales y los tendones plantares (Garrod, 1873, 1873a, 1874, 1875).

Una obra monumental se produjo entre los años 1874-1898, el *Catalogue of the Birds in the British Museum*, en el cual colaboraron con sus ideas sistemáticas los ornitólogos europeos más renombrados de la época: Osbert Salvin, Ogilvie-Grant, P.L. Sclater y, principalmente, Richard Sharpe, entre otros. Los primeros volúmenes muestran una fuerte influencia de las ideas de Sharpe, basados en las ideas propuestas por él mismo y por Sclater (1880), quien apoya sus observaciones en los trabajos previos de Garrod y Huxley.

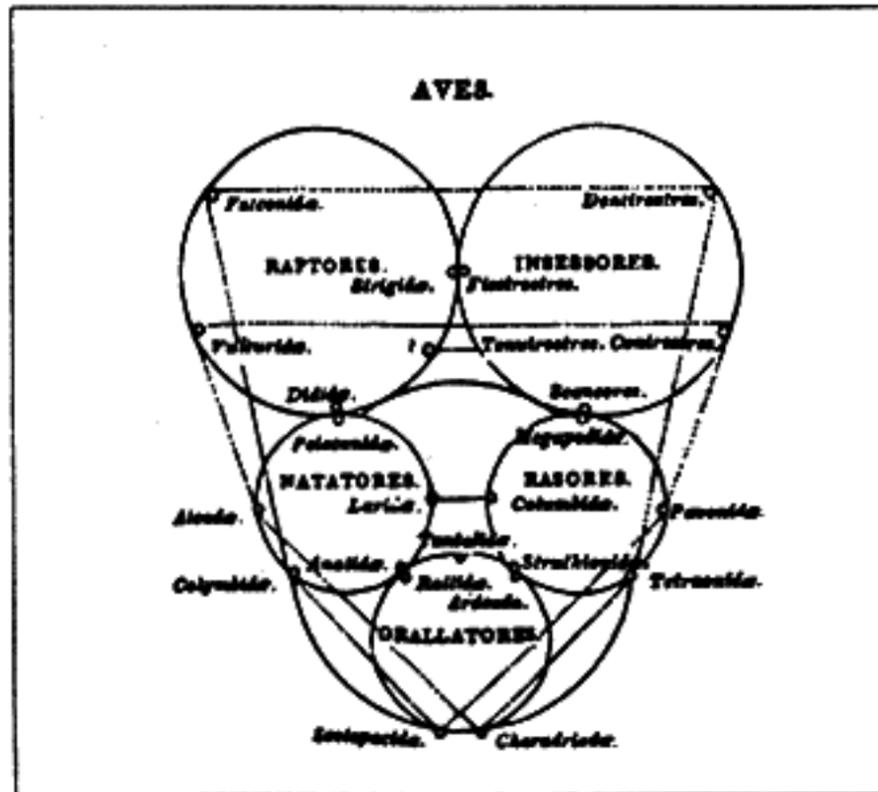
El ornitólogo alemán Max Fürbinger (1888) hizo un aporte

Figura 2.



Los Quinaristas proponían el arreglo de los grupos de acuerdo a series de cinco, cada uno a su vez subdividido en otros cinco y relacionados con otros grupos similares. Un ejemplo es el cuadro de afinidades entre los géneros y subfamilias de Corvidae (Cuervos) propuesto por Kaup en 1854. (Tomado de Nelson y Platnick, 1981).

Figura 3.



Una variante de los arreglos Quinaristas representaba los grupos en círculos. El ejemplo muestra los cinco órdenes naturales de Pájaros (Insesores, Raptores, Natadores, Rasores y Grallatores), cada uno incluyendo, teóricamente, cinco familias arregladas circularmente. Las líneas punteadas indican afinidad entre familias que ocupan posiciones análogas en órdenes diferentes. (Swainson, 1837 Tomado de Nelson y Platnick, 1981).

muy grande a la sistemática de la Clase Aves, presentando dos volúmenes acerca de anatomía y clasificación del grupo. Sin embargo, esta obra aparentemente limitada en su difusión —por estar en alemán— no tuvo el impacto que se esperaba entre los

ornitólogos ingleses y americanos.

Hans Gadow, alumno de Fürbinger, tradujo las obras de éste y, además, propuso nuevas ideas en la clasificación, utilizando las ideas de su maestro. Gadow se valió de 40 caracteres para determinar la relación entre los grupos, en lugar de los 51 usados por Fürbinger, dentro de varios grupos principales: desarrollo, esqueleto, integumento, músculos, siringe, arterias carótidas, órganos digestivos y otros caracteres llamados "ocasionales", referidos a caracteres de conducta, coloración, entre otros. La clasificación de Gadow pretendía hacer un análisis crítico del valor que los diferentes caracteres poseen, como él mismo lo explica (1892):

"El autor de una nueva clasificación debe establecer las razones que lo han llevado a la separación y agrupamiento de las aves conocidas para él. Esto significa no sólo simplemente enumerar los caracteres que empleó, sino decir cómo y por qué los utilizó..."

La clasificación de Gadow fue elaborada con un tipo primitivo de taxonomía numérica, en la cual los caracteres eran representados en tabulaciones con un símbolo número. Las aves fueron agrupadas previamente en familias, y las relaciones entre ellas eran expresadas de acuerdo al número de caracteres que compartían.

La clasificación de Gadow fue seguida en sus lineamientos generales por Ridgway (1901-1950) en su obra *Birds of North and Middle America*, posteriormente por Cory, Hellmayr y Conover (1918-1949) en su *Catalogue of Birds of the Americas*, siendo aceptado posteriormente por la American Ornithologist's Union (AOU) para su *Check-list of North American Birds* en 1931 y por Peters *et al.* (1931-1978) para su *Check-list of the Birds of the World* (Phillips, 1983), y sigue vigente hasta nuestros días, de modo que el ordenamiento que propone es el seguido por la mayoría de los sistematas "clásicos"; así, el mismo Wetmore (1930: 1) acepta que el punto de partida de la clasificación que propone es el trabajo de aquel, y que cualquier modificación encontrada se justifica por las nuevas investigaciones y "...el esquema presentado trata de ser lo más conservativo posible."

Este punto de vista conservativo, ha sido el denominador común de las clasificaciones de las aves, en su mayoría, propuestas en este siglo. De hecho, los arreglos de grupos mayores propuestos por Gadow (1893), Mayr y Amadon (1951), Wetmore (1960), y Storer (1971) son virtualmente idénticos. Siendo estas últimas las más aceptadas en el concenso general de los ornitólogos, y enriquecidas por las ideas de los propios autores y las nuevas investigaciones.

Las tres escuelas taxonómicas modernas, evolucionista, claudista y fenética, difieren en sus fundamentos y metodologías científicas. Llevadas estas diferencias al terreno de la clasificación de las aves, se han obtenido puntos de vista muy diferentes provocando grandes discusiones en los últimos 20 años.

EL ENFOQUE EVOLUCIONISTA

El aspecto dominante dentro de las diferentes clasificaciones propuestas para la clase aves, es el intento de búsqueda de un esquema clasificatorio que refleje las relaciones de los grupos, y el marco teórico más importante lo propone la escuela evolucionista.

La teoría de la clasificación evolutiva, propuesta por Darwin, en forma primaria, delimita los taxa en base a dos consideraciones: ancestría común y divergencia subsecuente. Su método es inferir relaciones, con una evaluación *a posteriori* de la similitud, que es, esencialmente, lo que los grandes maestros de la taxonomía han practicado por más de 100 años (Mayr, 1976).

La tendencia actual de la escuela evolucionista, o "eclectica" (Raikow, 1985) representada en el campo de la Ornitología principalmente por Ernst Mayr, se resume argumentando que ha tomado lo mejor de la escuela feneticista y lo mejor de la cladista, dejando a un lado dogmas como el que todos los caracteres tienen el mismo valor, o que sólo hay un proceso en la evolución, la formación de ramas (Mayr, *op cit.*)

La mayor crítica hacia la escuela evolucionista ha sido hecha en función de su flexibilidad en el concepto de construir una clasificación (Raikow, 1985). El mismo Mayr argumenta que aún conociendo la filogenia perfectamente, es posible crear diferentes clasificaciones, porque los taxa deben consistir en agrupamientos de especies que, se infiere, están más relacionados genéticamente unos con otros que con otras especies en otros grupos; esto permite innumerables ajustes para que en la delimitación de los taxa pueda facilitarse la recuperación de información (Mayr, 1976).

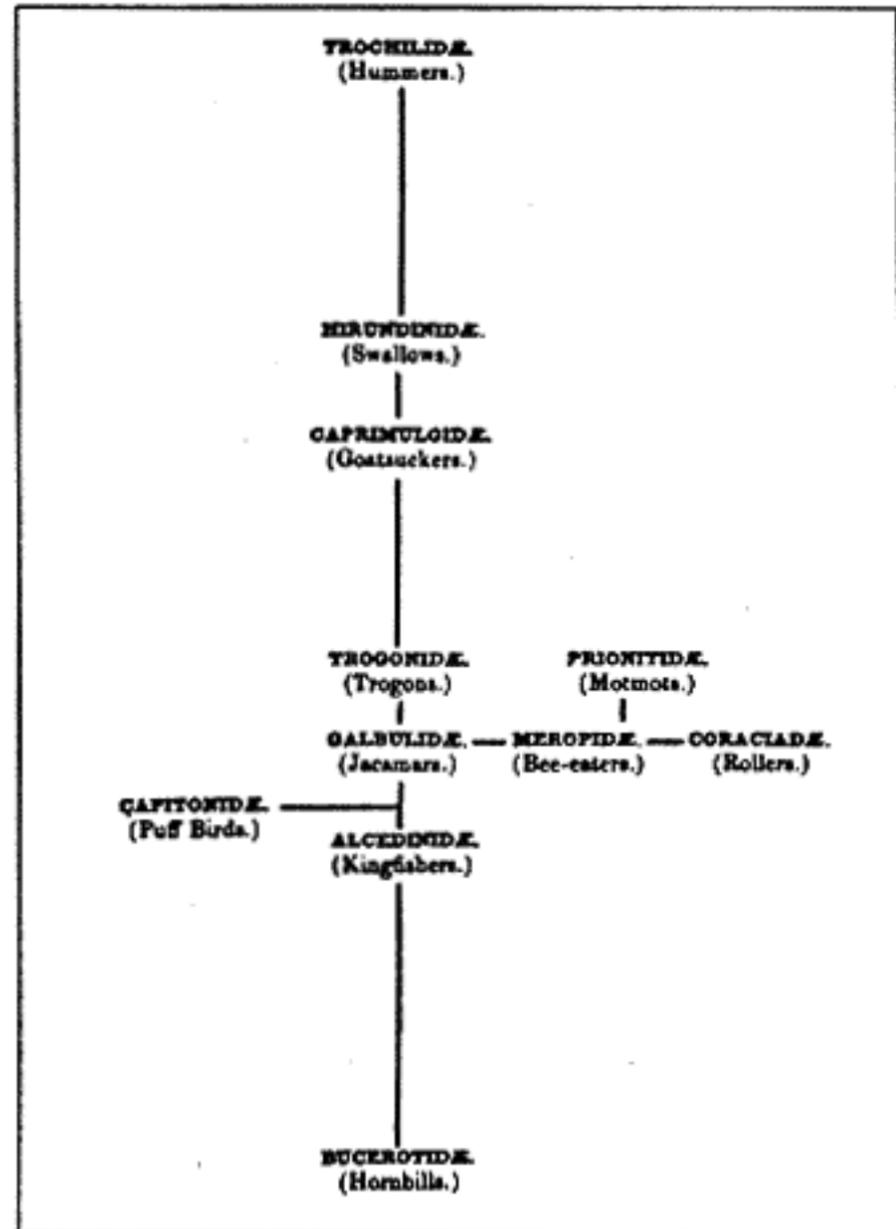
Sin embargo las clasificaciones "clásicas" utilizadas a partir de la década de los treinta descansan en aquellos arreglos sistemáticos propuestos por Gadow y Fürbinger, que a su vez son básicamente morfológicos en su concepción. Desde luego que ello se debe, en gran parte, a la existencia de numerosos ejemplares en los museos, lo que hace posible un muestreo bastante completo de la variación de los caracteres a un nivel individual, geográfico e intertaxa; además, las estructuras externas son susceptibles de ser estudiadas bajo el punto de vista de la morfología funcional (Short, 1976). La mayoría de los taxónomos clásicos se oponen al uso de nuevos caracteres, que son pobremente entendidos, complicados o que requieren de equipo sofisticado para su análisis (e.g. electroforesis).

Stresseman (1959), enfatiza que a pesar de que se han hecho enormes esfuerzos para crear un sistema que especifique con precisión el grado de relación filogenética de los grupos, los diferentes puntos de vista de los sistematas han llevado a concepciones muy distintas de las clasificaciones que se construyen; enfatizando que: "... el investigador de la filogenia de las aves se debe basar en muchas pistas indirectas y ambiguas".

La clasificación planteada por Stresseman (1959), propone un esquema con 51 órdenes, a diferencia de los 25 a 27 que sugieren Mayr y Amadon (1951), Wetmore (1960) o Storer (1971), dejando abierto el análisis acerca de las relaciones entre ellos. Las modificaciones principales que propone se refieren a la subdivisión de las Gruiformes y Coraciiformes en varios órdenes, los cuales corresponderían a los subórdenes o superfamilias de las otras clasificaciones (Cuadro 3).

La serie de clasificaciones propuestas por Wetmore (1934, 1940, 1951 y 1960) son una gran aportación al conocimiento de las relaciones filogenéticas de los grupos mayores, sobre todo tomando en cuenta la importancia que les da a los fósiles puesto que: "... sólo a través de lo que se sabe de las formas extintas podemos llegar a un agrupamiento lógico de las especies que los naturalistas han visto en estado vivo." (Wetmore, 1951). La adición de nuevos datos que afectaban el arreglo de familias y grupos mayores, especialmente en lo referente a las formas fósiles y al arreglo y relaciones de

Figura 4.



Las afinidades de las familias del orden Fissirostres, según Wallace (1856). Tomado de Nelson y Platnick (1981)

las Passeriformes llevan al autor a proponer una clasificación (Wetmore, 1960), aparentemente más estable y que: "... al principio traerá cambios en las designaciones de familias y grupos mayores de aves" (*op cit.*).

Este esquema de clasificación (Cuadro 4) se constituyó en el más aceptado por la mayoría de los ornitólogos, siendo muy parecido el propuesto previamente por Mayr y Amadon (1951) y los anteriormente propuestos por el mismo Wetmore. Su importancia radica en un arreglo conservador, que además incluye nuevos datos acerca de las relaciones de los grupos, basado, sin embargo, en las contribuciones de Gadow como el mismo Wetmore (1930) lo expresó.

La clasificación de Mayr y Amadon (1951) refleja un sistema evolucionista puro, explicando que las relaciones de los grupos de las aves tal vez nunca sean conocidas satisfactoriamente (*op cit.*: 2), y que los órdenes actuales son tan sólo ramas terminales de un gran árbol filogenético muy ramificado, por lo cual no tiene sentido decir la secuencia exacta en que son enlistados. Ellos utilizan los nombres antiguos de los órdenes.

Bajo un enfoque clásico, típicamente evolucionista como los anteriores, Storer (1971) propone una clasificación, a su vez muy similar a las otras, dentro de una escuela Mayriana. Argumenta que los taxa superiores se arreglan de acuerdo a la reconstrucción de su historia evolutiva, enriqueciéndola con datos de paleoecología y zoogeografía. Sin embargo, su concepción del agrupamiento es tan flexible que justifica la

CUADRO 3

Ordenes propuestos por Stressemann (1959).

Struthionae (Struthioniformes*)	Rhynocheti (Suborden de Gruiformes)	Musophagae (Suborden de Cuculiformes)
Rheae (Rheiformes)	Eurypygae (Suborden de Gruiformes)	Cuculi (Suborden de Cuculiformes)
Casuarii (Casuariiformes)	Cariamae (Suborden de Gruiformes)	Psittaci (Psittaciformes)
Aepyornithes (Aepyornithiformes)	Psophiae (Familia Psophiidae)	Striges (Strigiformes)
Apteryges (Dinornithiformes + Apterygiformes)	Gruae (Familias Gruidae + Aramididae)	Caprimulgi (Caprimulgiformes)
Crypturi (Tinamiformes)	Otides (Suborden de Gruiformes)	Coraciae (Coraciidae + Leptosomatidae + Brachypteracidae)
Galli (Galliformes)	Laro-Limicolae (Subórdenes Charadrii + Lari)	Halcyones (Suborden Alcedines de Coraciiformes)
Opisthocomi (Suborden de Galliformes)	Alcae (Suborden de Charadriiformes)	Meropes (Suborden de Coraciiformes)
Turnices (Suborden de Gruiformes)	Gaviae (Gaviiformes)	Momotii (Superfamilia Momotoidea)
Columbae (Suborden de Columbiformes)	Podicipedes (Podicipediformes)	Todi (Superfamilia Todoidea)
Pterocletes (Suborden de Columbiformes)	Sphenisci (Sphenisciformes)	Upupae (Upupidae + Phoeniculidae + Bucerotes)
Ralli (Superfamilia Ralloidea)	Tubinares (Procellariiformes)	Trogones (Trogoniformes)
Heliornithes (Suborden de Gruiformes)	Anseres (Suborden de Anseriformes)	Colii (Coliiformes)
Mesocnades (Suborden de Gruiformes)	Anhimae (Suborden de Anseriformes)	Apodes (Suborden de Apodiformes)
Jacanae (Superfamilia Jacanoidea del Suborden Charadrii de las Charadriiformes)	Steganopodes (Pelecaniformes)	Trochili (Suborden de Apodiformes)
Thinocori (Superfamilia Thinocoroidea del Suborden Charadrii de Charadriiformes)	Phoenicopteri (Suborden de Ciconiiformes)	Pici (Piciiformes)
	Gressores (Ardeae + Balaenicipites + Ciconiae)	Passeres (Passeriformes)
	Accipitres (Falconiformes)	

* Se indica en paréntesis las categorías taxonómicas y taxa equivalentes en la clasificación de Wetmore (1951).

subdivisión de grupos con gran cantidad de especies en Tribus, mientras que no lo hace para grupos con pocas especies, aunque haya evidencia morfológica que lo apoye.

Es bajo este panorama que las actuales clasificaciones se manejan. Sin embargo, nuevas corrientes metodológicas y nuevos descubrimientos e interpretaciones paleontológicas y filogenéticas han revolucionado el esquema clásico. Analicemos algunas de estas ideas.

EL ENFOQUE DE LA ESCUELA CLADISTA

A pesar de que la mayor parte de los debates acerca de las metodologías sistemáticas se habían llevado a cabo fuera del terreno de la Ornitología (Olson, 1982), es Joel Cracraft (1981) el que invade este campo con una serie de análisis cladistas acerca de la filogenia de ciertos grupos de aves, y que culmina con la proposición de una nueva clasificación de toda la clase.

Es muy cuestionable, desde el punto de vista de Cracraft, el consenso general que existe acerca de las relaciones entre los taxa superiores de las aves; esto se refleja en la disparidad de las clasificaciones publicadas con la verdadera filogenia del grupo, por lo que las clasificaciones difícilmente pueden llamarse filogenéticas (Cracraft, 1972).

El problema no es la clasificación en sí misma, sino el razonamiento y estudio de la filogenia, sin olvidar que la primera depende sustancialmente de la segunda, al menos en las teorías taxonómicas que consideran la evolución. Es posible que para la mayoría de los ornitólogos las afinidades filogenéticas entre las familias de aves estén bien entendidas, lo que aparentemente se puede desprender de la mayoría de las clasificaciones utilizadas. Sin embargo, mientras que por un lado se acepta la clasificación de las aves como un sistema estable, por otro se argumenta que las relaciones filogenéticas no están bien entendidas y necesitan una revisión mayor. ¿Es acaso que la mayoría de los autores han sacrificado la filogenia en favor de un sistema estable? (Cracraft, 1972).

La mayoría de los biólogos están de acuerdo en que una clasificación debe reflejar el patrón del orden que subyace en la diversidad, y la cual está dada por la historia evolutiva del grupo (Raikow, 1985).

Para establecer las relaciones filogenéticas de los grupos, Cracraft utiliza las ideas de Hennig (1966) llamada Sistemática Filogenética o Cladística, argumentando que se trata de la escuela que contiene los métodos más adecuados para determinar la filogenia dentro de los taxa supraespecíficos mediante la evolución de los estados de carácter únicos a ese linaje, la ramificación dicotómica y la compartición de caracteres primitivos y derivados (plesiomórficos y apomórficos) entre grupos hermanos.

El principal problema en este punto se refiere a la metodología para determinar el estado primitivo o derivado del carácter, aceptándose más la comparación con el grupo externo o análisis de distribución del estado del carácter, siempre y cuando se esté trabajando en el mismo nivel jerárquico y con el grupo más cercanamente relacionado (grupo hermano).

La nueva clasificación propuesta por Cracraft (1981) parte de la suposición de que la mayoría de los órdenes y familias reconocidos son monofiléticos, pero no así el ordenamiento dentro de los órdenes pues no se ha desglosado la similitud en sus componentes primitivo y derivado. Esta clasificación no es inmutable (*op cit.*: 685) y está sujeta a cambios con el trabajo futuro.

La ventaja de usar un método filogenético (cladístico) radica en que sirven para elaborar hipótesis más precisas acerca de la composición de los grupos naturales (Cracraft, 1981), y tiene una ventaja sobre el sistema tradicional o ecléctico, ya que se basa en la filogenia y todos los taxa son estrictamente monofiléticos y categorizados por un solo método (Raikow, 1985).

Puesto que la clasificación de Cracraft involucra una gran

cantidad de caracteres, es necesario crear nuevas categorías taxonómicas, reconociendo solamente 20 órdenes (Cuadro 5).

Varios aspectos de la clasificación propuesta por Cracraft fueron criticados duramente por Olson (1982), con base en la propia metodología cladista propuesta por Hennig (1966), argumentando algunas dudas acerca de la monofilia de los grupos (estrictamente las Divisiones), una mala interpretación de las relaciones a partir de los fósiles (e.g. la relación entre Ciconiidae y Cathartidae con base en *Neocathartes*), el nulo contenido informativo de la clasificación, falta de ajuste al Código de Nomenclatura Zoológica y la elevación de los grupos muy apomórficos a un nivel jerárquico mayor que el del grupo hermano (Olson, *op cit.*). Todos estos argumentos fueron respondidos por Cracraft (1983) de diversa manera.

Sin embargo, en la realidad, a pesar de que la metodología cladista propone un enfoque teóricamente aceptable, este primer intento de abarcar a todas las aves recientes fracasó, al incurrir en varios errores (metodología, desconocimiento de los caracteres y de evaluación de relaciones) como es la reunión de Strigidae en Falconiformes, una unión desechada por los taxónomos desde hace mucho tiempo (Phillips, 1983).

El análisis cladístico en grupos de jerarquía mayor dentro de las aves ha sido efectuado por varios autores como Cracraft (1982a, 1982b) para las Gruiformes y aves buceadoras extintas y fósiles, Mickevich y Parenti (1980) para las Charadriiformes, Raikow (1978, 1985) para los Oscines de 9 primarias, entre otros. Una correcta evaluación de los caracteres utilizados y un apego suficiente a los principios metodológicos puede llevar a una correcta interpretación de las relaciones filogenéticas

mediante este tipo de análisis. (Figura 5).

LA ESCUELA FENETICISTA

Por definición, la Escuela Feneticista construye las clasificaciones mediante la evaluación de la "similitud total", un aspecto que los taxónomos que buscan un sistema natural han desechado porque provoca el oscurecimiento de las relaciones debido a la convergencia y el paralelismo.

La escuela feneticista moderna o Taxonomía Numérica sigue los postulados de Sneath y Sokal (1963), quienes integran las modernas técnicas de análisis multivariado y agrupación de características a la sistemática.

Algunos trabajos feneticistas realizados en aves han apoyado o corroborado hipótesis taxonómicas de alocaión de especies en géneros, como en el caso del trabajo de Ackerman (en: Selander, 1971) con base en el análisis de agrupamiento de ciertas medidas del llamado Índice de Mahalanonis.

Un estudio fenético del suborden Lari (gaviotas y sus afines) con base en ciertas características morfológicas y osteológicas de los adultos (Schnell, 1970), fue comparado con un eladograma elaborado por Moynihan (1959), y algunos de los agrupamientos formados tuvieron congruencia. Sin embargo, no es posible evaluar la metodología feneticista a la luz de la búsqueda de relaciones filogenéticas de los grupos.

CUADRO 4
Clasificación de las aves del mundo (Wetmore, 1960).

CLASE AVES

Subclase Archaeornithes*

Orden Archaeopterygiformes*
(Archaeopteryx)

Subclase Neornithes (Aves Verdaderas)

Superorden Odontognathae* (Aves dentadas)

Orden Hesperornithiformes*

Superorden Ichthyornithes*

Orden Ichthyornithiformes*

Superorden Inapennes (Pingüinos)

Orden Sphenisciformes

Superorden Neognathae (Aves Típicas)

Orden Struthioniformes (Avestruz)

Orden Rheiformes (Ñandúes)

Orden Casuariiformes (Casuarios, Emú)

Orden Aepyornithiformes* (Aves elefante)

Orden Dinornithiformes* (Moas)

Orden Apterygiformes (Kiwis)

Orden Tinamiformes (Tinamúes)

Orden Gaviiformes (Colimbos)

Orden Podicipediformes (Zambullidores)

Orden Procellariiformes (Albatros, Petreles)

Orden Pelecaniformes

Suborden Odontopterygidae*

Suborden Phaethontes (Rabijuncos)

Suborden Pelecani (Pelecanos, y otros)

Suborden Fregatae (Fragatas)

Suborden Cladornithes*

Orden Ciconiiformes

Suborden Ardeae (Garzas)

Suborden Balaenicipites (Pico-zapato)

Suborden Ciconiae (Cigüeñas, Ibises)

Suborden Phoenicopterii (Flamencos)

Orden Anseriformes

Suborden Anhimae (Chajás)

Suborden Anseres (Patos, gansos)

Orden Falconiformes

Suborden Cathartae (Zopilotes, cóndores)

Suborden Falcones (Aguilas, halcones)

Orden Galliformes

Suborden Galli (Gallináceas)

Suborden Opisthocomi (Hoatzin)

Orden Gruiformes

Suborden Mesitornithides (Roatelos)

Suborden Turnices (Hemípodas)

Suborden Grues (Grullas y afines)

Suborden Heliornithes (Aves sol)

Suborden Rhynocheti (Kagu)

Suborden Eurypygae (Pavo de agua)

Suborden Cariamae (Cariamás)

Suborden Otides (Avutardas)

Orden Diatrymiformes*

Orden Charadriiformes

Suborden Charadrii (Aves de playa)

Suborden Lari (Gaviotas y afines)

Suborden Alcae (Alcas)

Orden Columbiformes

Suborden Pterocletes (Gangas)

Suborden Columbae (Palomas y Dodos)

Orden Psittaciformes (Loros)

Orden Cuculiformes

Suborden Musophagi (Turacos)

Suborden Cuculi (Cuculillos)

Orden Strigiformes (Búhos)

Orden Caprimulgiformes

Suborden Steatornithes (Guácharo)

Suborden Caprimulgi (Chotacabras)

Orden Apodiformes

Suborden Apodi (Vencejos)

Suborden Trochili (Colibríes)

Orden Coliiformes (Aves ratón)

Orden Trogoniformes (Trogones, quetzales)

Orden Coraciiformes

Suborden Alcedines (Martines pescadores)

Suborden Meropes (Abejarucos)

Suborden Coracii (Carracas, abubillas)

Suborden Bucerotes (Cálaos)

Orden Piciformes

Suborden Galbulae (Jacamares, Tucanes)

Suborden Pici (Carpinteros)

Orden Passeriformes

Suborden Eurylaimi (Eurilamos)

Suborden Tyranni (Suboscines)

Suborden Menurac (Aves lira)

Suborden Passeres (Oscines)

* Taxón extinto

Se da entre paréntesis un nombre común generalizado para el grupo.

CUADRO 5
Clasificación*

CLASE AVES
Subclase Archaeornithes

Suborden Accipitres

Orden Apodiformes
Suborden Trochili
Suborden Apodi

Subclase Neornithes

División 4

Orden Anseriformes
Orden Galliformes
Suborden Opisthocomi
Suborden Galli

División 9

Orden Piciformes
Suborden Galbulae
Suborden Pici
Orden Coliiformes
Orden Coraciiformes
Suborden Alcedines
Suborden Upupes
Suborden Bucerotes
Orden Passeriformes
Suborden Tyranni
Infraorden Eurylaimi
Infraorden Pitti
Infraorden Furnarii
Infraorden Tyrannomorpha
Suborden Passeres
Infraorden Muscicapi
Lanii
Bombycilli
Sitti
Meliphagi
Corvi
Passeromorpha

División 1

Cohorte Gavio-impennes
Orden Sphenisciformes
Orden Gaviiformes
Cohorte Stegano-tubinares
Orden Procellariiformes
Suborden Diomedae
Suborden Procellariae
Orden Pelecaniformes
Suborden Phaethontes
Suborden Steganopodes

División 5

Orden Gruiformes
Grupos *incertae sedis*
Suborden Grues
Suborden Ralli
Orden Charadriiformes
Suborden Alcae
Suborden Charadriomorpha
Suborden Scolopaci
Orden Columbiformes

División 2

Orden Palaeognathiformes
Suborden Tinami
Suborden Ratiti

División 6

Orden Psittaciformes

División 3

Orden Ciconiiformes
Suborden Ardeae
Suborden Ciconii
Orden Falconiformes
Suborden Cathartae

División 7

Orden Cuculiformes

División 8

Orden Caprimulgiformes
Suborden Podargi
Suborden Caprimulgi

* La clasificación se presenta a nivel de suborden, sin embargo, algunas de las modificaciones más discutidas, además del agrupamiento de algunos órdenes (ej. División 3), están por debajo de este nivel, por ejemplo, la inclusión de Strigidae en Falconiformes (División 3), de *Anhinga* en Phalacrocoracidae (División 1) o de Balaenicipitidae en Ardeae (División 1), de la Clase Aves propuesta por Cracraft (1981).

CONTRIBUCIONES DE LA BIOQUIMICA
Y LA GENETICA

En la búsqueda de nuevos caracteres que pudieran ser utilizados como buenos evaluadores de la filogenia, han sido integrados los recientes avances de las técnicas de estudio de la "anatomía comparada" de proteínas y ácidos nucleicos al análisis de algunos problemas sistemáticos particulares en las aves, e inclusive a tratar de definir la filogenia de los grupos mayores.

Las primeras aportaciones en este campo fueron en el sentido de determinar el grado de parentesco entre poblaciones en términos de números totales de sustituciones alélicas en loci genéticos (Selander, 1971).

Los técnicas más utilizados para establecer relaciones filogenéticas con base en evidencia bioquímica provienen del análisis comparativo de los patrones electroforéticos de proteínas en la clara de huevo (Sibley, 1970; Sibley y Ahlquist, 1972, 1973), separan de las proteínas de las plumas (Brush, 1976), técnicas inmunológicas (Wilson *et al.*, 1977), análisis del DNA mitocondrial (Kessler y Avise, 1984) y el análisis de la hibridación DNA-DNA (Sibley y Ahlquist, 1983 y 1986). Estas técnicas, especialmente la electroforesis de proteínas, han sido cuestionadas por su falta de precisión derivada de la propia metodología (Brush, 1979). Sin embargo, algunos autores han apoyado la utilización de este tipo de caracteres en función de estar menos sujetos a convergencia que los caracteres morfológicos (Lanyon, 1985).

Los trabajos de Sibley y Ahlquist citados critican el uso

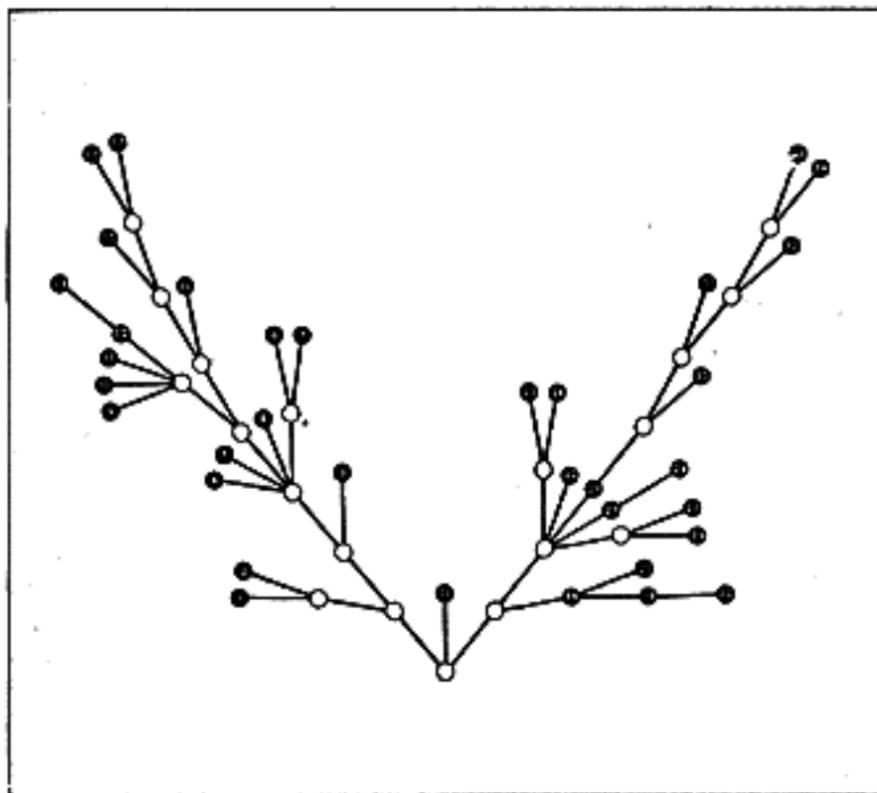
de caracteres morfológicos, pues se sujetan muchas veces a homoplasias. Las premisas que toman para la interpretación de sus datos son: que un patrón de corrimiento similar indica una relación cercana y, que la información genética está codificada en la secuencia de nucleótidos del DNA. Como la secuencia es traducida en proteínas, las proteínas son mensajes genéticos de la secuencia de nucleótidos (Sibley y Ahlquist 1970).

La interpretación taxonómica de los patrones electroforéticos descansa principalmente en el hecho de que no se produzca variación por desnaturalización de la muestra, por diferencias en la concentración o por falta de precisión de los aparatos. Si existe, evitando lo anterior, una diferencia en el número de proteínas o en su movimiento, esto se interpreta como taxonómicamente significativo.

Los trabajos elaborados por dicha técnica han servido para apoyar algunas hipótesis filogenéticas entre los grupos de status dudoso, o bien, a veces para proponer nuevas hipótesis como por ejemplo la alocaión sistemática de *Zeledonia* y *Opisthocomus* (Sibley, 1970; Sibley y Ahlquist, 1973) (Figura 6). Sin embargo, actualmente no se realizan trabajos filogenéticos utilizando este tipo de evidencia dado que no respondió a la necesidad de un entendimiento de la filogenia.

Los mismos autores han tratado de encontrar evidencia bioquímica de las relaciones filogenéticas de las aves en la técnica de hibridación del DNA-DNA (Sibley y Ahlquist, 1983), mediante el cual, proponen, se puede reconstruir el patrón de ramificación de los linajes mayores de aves.

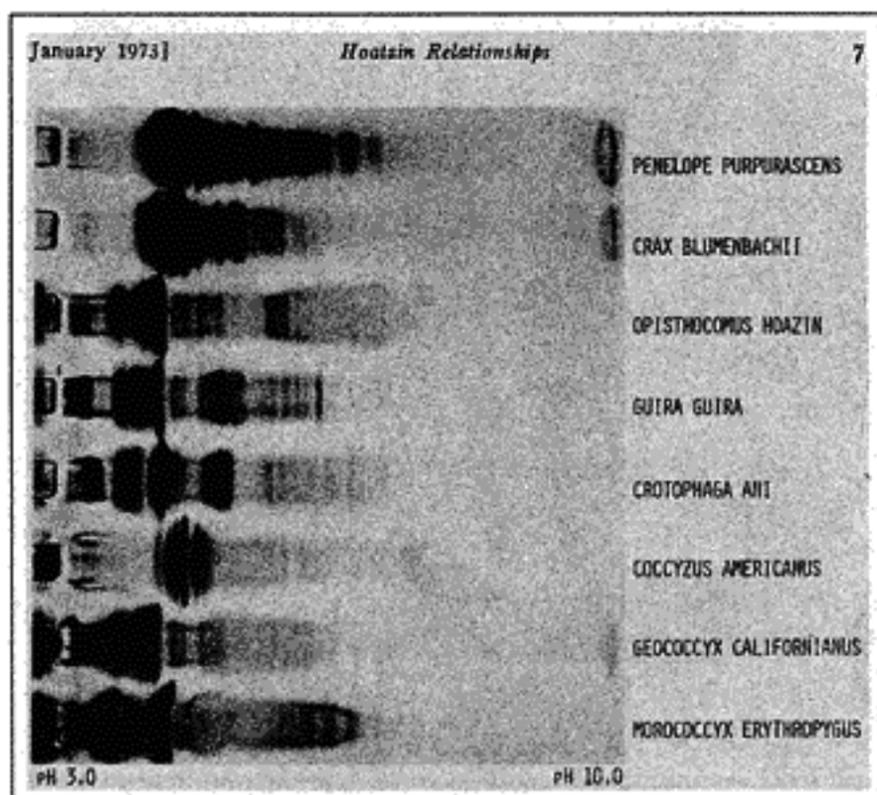
Figura 5.



La inferencia de filogenias a partir de la técnica de análisis de compatibilidad de caracteres, ha sido utilizado con éxito en ciertos grupos complejos como las aves de la playa (Charadriiformes). La figura 5a muestra el tipo de caracteres craneales utilizados en el análisis. La figura 5b muestra la estimación final de la filogenia de las Charadriiformes. Simbología: bt: frontal; j: barra yugal; l: lacrimal; lec: complejo etmoides-lacrimal; ln: barra lateral nasal; n: nostrilo; pp: procesos post-orbitales; smp: proceso suprarnéatico; vbuj: barra ventral de la mandíbula superior; zp: proceso zigomático. Nodos: 1 y 2: Jacanidae; 3: Thinocoridae; 4: Rostratulidae; 5: Phalaropodidae; 6 a 17: diferentes géneros de Scolopacidae; 18 a 20: Laridae y Stercorariidae; 22 a 34: Charadrii; 35: Alcidae. (Tomado de Strauch 1978).

La técnica consiste en medir la diferencia promedio entre los DNA de especies representativas de los grupos mayores, y utilizar esos datos en la elaboración del árbol filogenético. Esta filogenia reconstruida, asumiendo que el patrón de ramificación

Figura 6.



Comparación de los patrones electroforéticos entre Hoatzin (*Opisthocomus*) con otras especies de la familia Cuculidae (*Centropus*, *Cuculos*, *Chalcites* y *Clamator*), la familia Musophgidae (*Crinifer*) miembros de los órdenes Gruiformes (*Rallus*) y Columbiformes (*Columba*). (Tomado de Sibley y Ahlquist 1973).

y la fecha de cada evento de ramificación (cladogénesis) pueden inferirse de los datos obtenidos, da la pauta para una clasificación de las aves basada en sus relaciones genealógicas.

Es importante en esta metodología, el que se haya asumido la consideración de que el cambio genético en la historia evolutiva sea principalmente divergente y se lleve a cabo a una velocidad constante (Sibley y Ahlquist, 1986). Algunas de estas generalizaciones han sido criticadas duramente por algunos autores bajo el enfoque de que rara vez se han hecho pruebas para demostrarlas (Houde, 1987) y existe aún mucho escepticismo acerca de la utilización de estos caracteres en lugar de los tradicionales morfológicos. Pero la técnica puede sobrevalorar la cantidad de cambio o divergencia interpretándola como ramificación.

La aplicación de este tipo de análisis a algunos grupos grandes como los Suboscines (Sibley y Ahlquist, 1985), Piciformes y Passeriformes (Sibley y Ahlquist, 1986), lleva algunas veces a cambios sustanciales en la clasificación (Figura 7), o a proponer nuevos esquemas de clasificación, por ejemplo las Pelecaniformes, pingüinos y tubinares (Sibley y Ahlquist, 1986 b). Es por eso que, a pesar de las críticas, la técnica ha sido recibida con beneplácito por muchos taxónomos como fuente valiosa de caracteres filogenéticamente importantes.

Las técnicas citogenéticas, ampliamente usadas en los estudios sistemáticos de mamíferos (e.g. Gardner, 1977; Carleton, *et al.*, 1982), y reptiles, no han sido muy fructíferos cuando se aplican a las aves, posiblemente debido a que son grandes las dificultades técnicas que se presentan a causa de la gran cantidad y pequeño tamaño de los cromosomas (microcromosomas), además de que es aún muy poca la cantidad de especies de las cuales se han hecho cariotipos. Sin embargo, algunos patrones generales de importancia filogenética han sido encontrados, tal es el hecho de que grupos jóvenes que están experimentando radiación adaptativa, como los Passeriformes, son cariotípicamente más variables que grupos viejos filogenéticamente, por ejemplo, los patos, búhos y grullas (Shields, 1982).

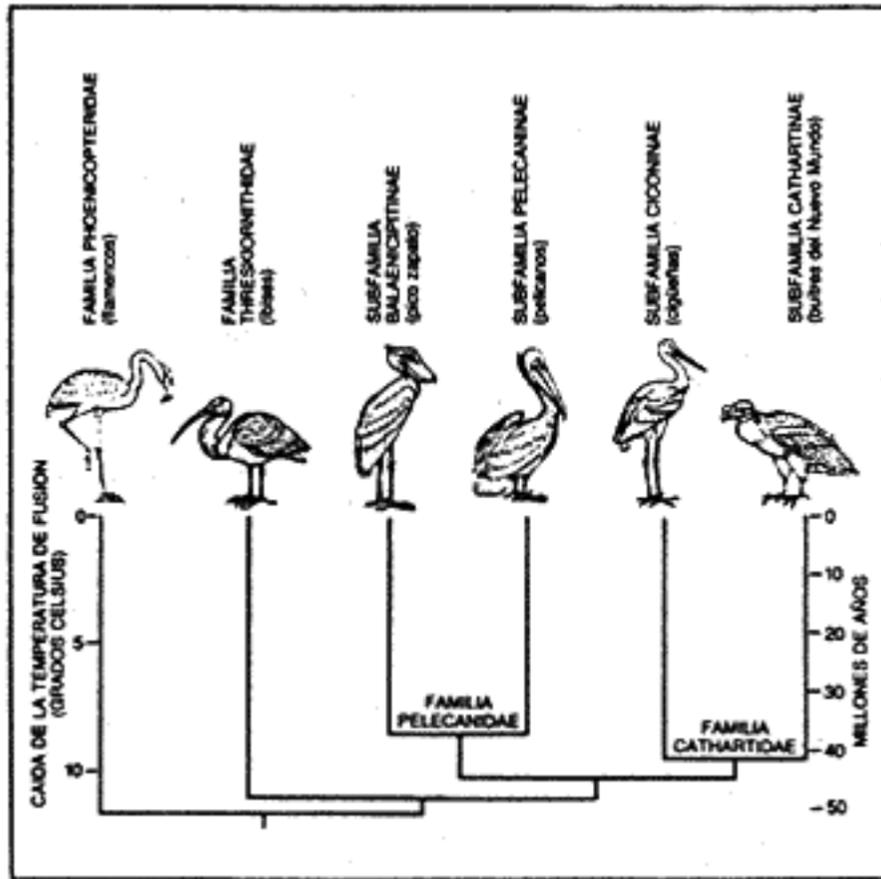
Las investigaciones acerca de la variación genética de las aves en relación a la sistemática y a los mecanismos evolutivos, utilizando la técnica de electroforesis, se han estado desarrollando desde muy recientemente (Barrowclough *et al.*, 1985). Sin embargo, sus principales aportaciones a la sistemática están dentro del nivel específico y sus relaciones (e.g. Gutiérrez, Zink y Yang, 1983, en las Galliformes).

UNA CLASIFICACION NATURAL

Después de explorar los diferentes puntos de vista y metodologías que intentan obtener un alto grado de precisión en las relaciones filogenéticas de los grupos mayores de la clase Aves, se llega a la conclusión, en la que están de acuerdo gran cantidad de autores, de que el esquema de clasificación de las aves no representa las relaciones filogenéticas dentro del grupo (Cracraft, 1981; Olson, 1981, 1985; Raikow, 1985).

Por otro lado, observamos que los arreglos taxonómicos "estandarizados" y utilizados en la actualidad (AOU, 1983, por ejemplo), continúan utilizando un arreglo conservador y parsimonioso al que incorporan tan sólo algunos cambios en grupos tradicionalmente complejos en su alocación sistemática: los flamencos (Phoenicopteridae), atrapamoscas del viejo mundo (Muscicapidae) y gorriones, calandrias y sus afines (Emberizidae).

Figura 7.



Los resultados obtenidos por medio de la técnica de Hibridación DNA-DNA han sido contradictorios, a veces, con el esquema tradicional de clasificación, como lo muestra el esquema producido para las aves zancudas, los zopilotes y ciertas Pelecaniformes. (Tomado de Sibley y Ahlquist 1987).

Conforme mayor evidencia, y de más diversas fuentes, se está acumulando, puede advertirse que son necesarios cambios radicales a la clasificación, y estos cambios, debidamente documentados, deben ser integrados de modo que se esté más cerca cada vez del sistema "natural" para el cual tantos esfuerzos se han dedicado por no menos de 200 años. Si se considera, además, que las aves han sido, tradicionalmente, el grupo en el que se han basado gran parte de las generalizaciones o teorías ecológicas y biogeográficas, se debe comprender, que no es posible adolecer de exactitud en la interpretación de las relaciones filogenéticas del grupo.

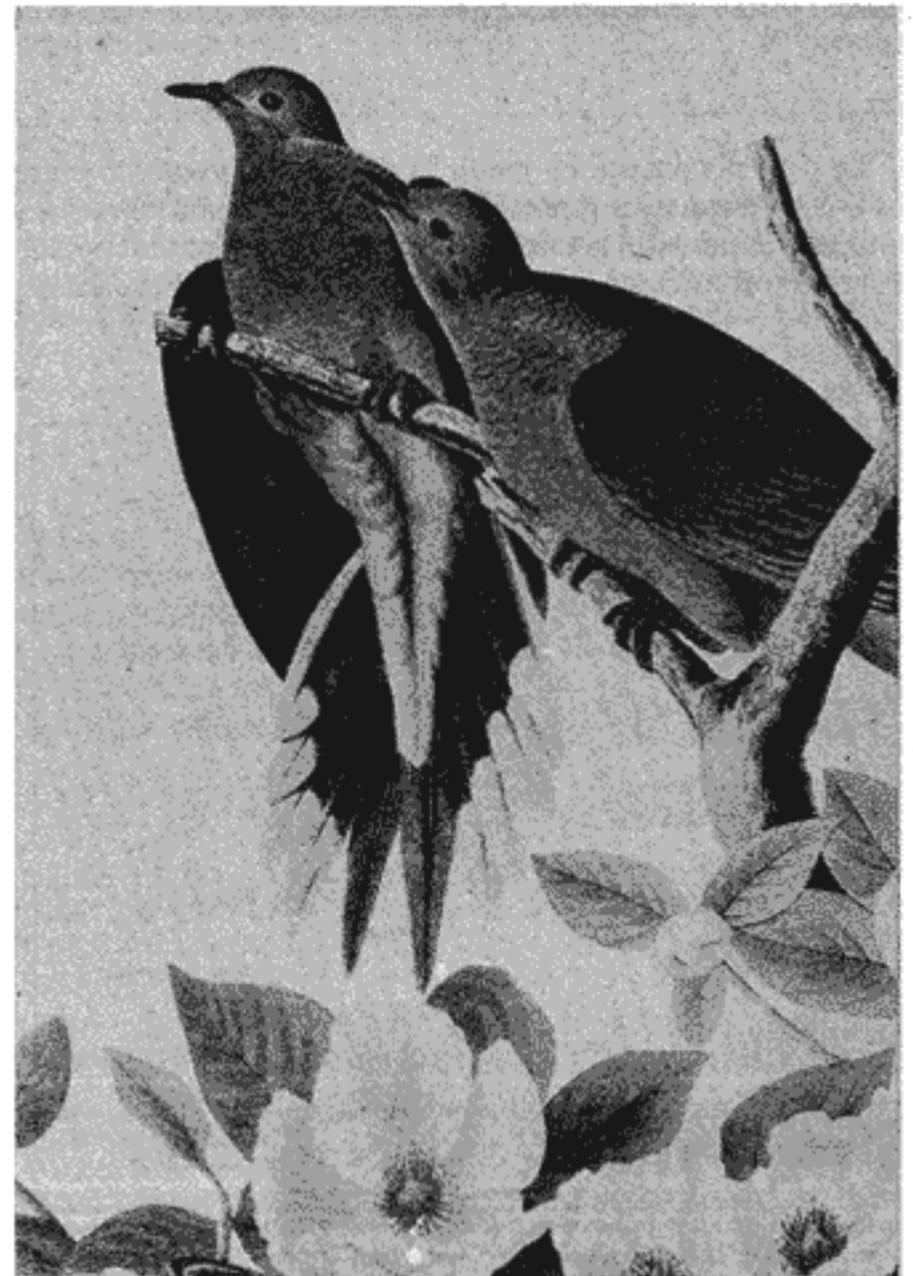
Un gran énfasis debe ser puesto en los estudios anatómicos y anatomo-funcionales, los cuales, correctamente usados, han probado ser muy valiosos en la solución de problemas dentro de grupos dudosos como los Coerebidae (Beecher, 1951) y Charadriiformes (Zusi, 1984), o para establecer relaciones entre grupos que tradicionalmente se habían considerado no emparentados como los flamencos y las aves de playa (Olson y Feduccia, 1980); los buitres del Nuevo Mundo (Cathartidae) y las Cigüeñas (Ciconiidae) (Ligon, 1967; Olson, 1985); o la eterna discusión de la colocación del Hoatzin (*Opisthocomus*) (Sibley y Ahlquist, 1973). Pero tampoco se debe desechar la gran importancia que están adquiriendo pruebas bioquímicas, en especial la hibridación del DNA, como indicadores de relaciones filogenéticas, esto es, como generadores de hipótesis, aunque no como demostración.

Consideramos que sería un grave error, sin embargo, concentrar los estudios sistemáticos solamente a la semejanza anatómica o la bioquímica, por más finas que se quieran hacer. Un análisis global de los caracteres en juego, sean de la fuente que sean, enriquece la discusión y el mismo contenido de una clasificación. Y, si además se apoya en un patrón metodológico que ofrezca las mejores oportunidades de análisis de los aspectos filogenéticos, como podría ser el cladismo,

el avance científico sería invaluable. Dicho por Wyles *et al.* (1983): "la comparación de datos anatómicos, conductuales y moleculares, por ejemplo, pueden dar un panorama acerca de los procesos que gobiernan el cambio evolutivo."

LITERATURA CITADA

- American Ornithologists' Union (1983) Check-list of North American Birds. 6th. edition, AOU (eds.), 877 pp.
- Barrowclough, G., N.K.Johnson & R.M.Zink. 1985. On the Nature of Genic Variation in Birds. In: *Current Ornithology*, vol. 2, R.F.Johnston (Ed.), Plenum Publishing Co.: 135-154.
- Beecher, W.J. 1951. Convergence in the Coerebidae. *Wilson Bull* 63: 274-287.
- Berlin, B. 1973. Folk Systematics in relation to biological classification and nomenclature. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 259-271.
- Brush, A.H. 1976. Waterfowl feather proteins: Analysis of use in taxonomic studies. *J. Zool. London* 179: 467-498.
- Brush, A.H. 1979. Comparison of Egg-white Proteins: Effect of Electrophoretic Conditions. *Biochem. Sys. and Ecol.* 7: 155-165.



Buffon, J.L. 1854. *Historia Natural*. Tomo III. (Versión en Español) Biblioteca Ilustrada de Gaspar y Roig, Madrid. pags. 39-47.

Carleton, M.D., D.E. Wilson, A.L. Gardner & M.A. Bo gan 1982. Distribution and Systematics of *Peromyscus* (Mammalia: Rodentia) of Nayarit, Mexico. *Smiths. Contrib. Zool.* 352 [iii], 46 pp.

Cory, C.B., C.E. Hellmayr & B. Conover. 1918-1949. Catalogue of the Birds of the Americas. *Publ. Field Mus. Nat. Hist. Zool. Ser.* vol 13. parts I-XI.

Cracraft, J. 1972. The relationships of the higher taxa of birds: problems in phylogenetic reasoning. *Condor* 74 (4): 379-392.

Cracraft, J. 1981. Toward a Phylogenetic Classification of the Recent Birds of the World (Class Aves). *Auk* 98: 681-714.

Cracraft, J. 1982. Phylogenetic Relationships and Transatlantic Biogeography of some Gruiform Birds. *GEOBIOS* 6: 393-402.

Cracraft, J. 1982. Phylogenetic relationships and monophyly of loons, grebes and hesperornithiform birds, with comments on the early history of birds. *Syst. Zool.* 31: 35-56.

Cracraft, J. 1983. What systematic method will ornithology adopt? - a reply to Olson (1982). *Auk* 100 (1): 233-236.

Cuevas-Suárez, Susana. 1985. *Ornitología Amuzga: un análisis etnosemántico*. Colección Científica, INAH, México. 124 pp.

Cuvier, G. 1817. *Les Oiseaux*. In: *REGNE ANIMAL*, Vol. 1. Deterville, Paris, pp. 290-540.

Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London. 502 pp.

Diamond, J.M. 1966. Zoological classification system of a primitive people. *Science* 151: 1102-1104.

Diamond, J.M. 1983. Taxonomy by nucleotides. *Nature* 305: 17-18.

Füßinger, M. 1888. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel*. II. Allgemeiner Theil. Van Holkema, Amsterdam. 875 pp.

Gadow, H. 1892. On the classification of Birds. *Proc. Zool. Soc. London*. 1892: 229-256.

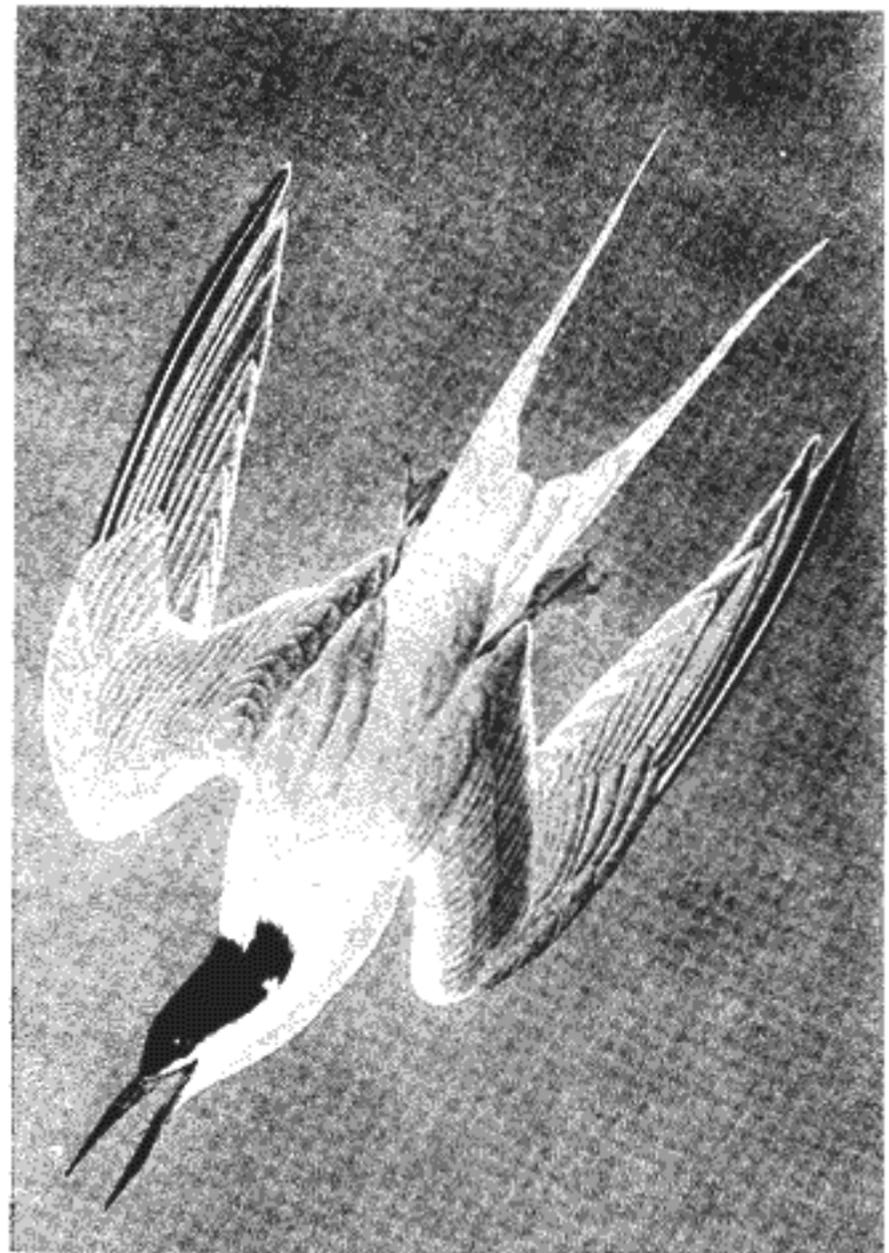
Gadow, H. 1893. *Vogel*. II.- Systematischer Theil. In: Dr. H.G. Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, vol. 6 (4), 303 pp.

Gardner, A.L. 1977. Taxonomic implications of the karyotypes of *Molossops* and *Cynomops* (Mammalia: Chiroptera). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 89 (47): 545-549.

Garrod, A.H. 1873. On certain muscles of the thigh of birds and their value in classification. Part I. *Proc. Zool. Soc. London* 1873: 626-644.

Garrod, A.H. 1874. On certain muscles of birds and their value in classification. Part II. *Proc. Zool. Soc. London* 1874: 111-12.

Garrod, A.H. 1875. On the disposition of the deep plantar tendons in different birds. *Proc. Zool. Soc. London* 1875: 339-348.



Gray, G.R. 1840. *A List of the Genera of Birds, with an indication of the typical species of each genus*. Richard and John E. Taylor, London. 80 pp.

Gutiérrez, R.J., R.M. Zink & S.Y. Yang. 1983. Genetic Variation, Systematic and Biogeographic Relationships of some Galliform Birds. *Auk* 100 (1): 33-47.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana University, Ill.

Houde, P. 1987. Critical evaluation of DNA hybridization in Avian Systematics. *Auk* 104 (1): 17-32.

Huxley, T.H. 1867. On the classification of birds and on the taxonomic value of the modification of certain cranial bones observable in that class. *Proc. Zool. Soc. London* 1867: 415-472.

Kessler, L.G. & J.C. Avise. 1984. Systematic relationships among waterfowl (Anatidae) inferred from restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA. *Syst. Zool.* 33 (4): 370-380.

Lanyon, S.M. 1985. Molecular perspective on higher-level relationships in the Tyrannoidea (Aves). *Syst. Zool.* 34 (4): 404-418.

Ligon, J.D. 1967. Relationships of the cathartid vultures. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 651: 1-26.

Linneo, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae...* 10a. ed., rev. L. Salvii, Holmiae. 2 vols.

Mayr, E. 1976. *Evolution and the diversity of life*. Belknap Press of Harvard University. p. 430-433.

Mayr, E. & D. Amadon. 1951. A classification of recent birds. *Amer. Mus. Novitates* 1496. 42 pp.

Moynihan, M. 1959. A revision of the family Laridae (Aves). *Amer. Mus. Novitates* 1928: 1-42.

Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography*. New York, Columbia University Press. pp. 111-116.

Nitzsch, C.L. 1840. *System der Pterylographie*. Eduard Anton, Halle. 228 p.

Olson, S.L. 1981. The museum tradition in ornithology a response to Ricklefs. *Auk* 98: 193-195.

Olson, S.L. 1982. A critique of Cracraft's classification of birds. *Auk* 99: 733-739.

Olson, S.L. 1985. The fossil record of birds. In: Farner, D.S., J.R. King & K.C. Parkes (eds.) *Avian Biology*, volume VIII. Academic Press. p. 80-238.

Olson, S.L. & A. Feduccia. 1980. Relationships and evolution of Flamingos (Aves: Phoenicopteridae). *Smiths. Contrib. Zool.* 316: 1-73.

Peters, J.L. et al. 1931-1978. *Check-list of birds of the world*. Vols 1-15. Cambridge- Harvard Univ. Press.

Phillips, A.R. 1983 (en prensa). Avian taxonomy and recent developments. *Memorias II Congreso Iberoamericano de Ornitología*.

Raikow, R.J. 1978. Appendicular myology and relationships of the New World nine-primaried oscines (Aves: Passeriformes). *Bull. Carnegie Mus.* 7: 1-43.

Raikow, R. 1985. Problems in avian classification. In: Johnston, R.F. (ed.), *Current Ornithology*, vol. 2. Plenum Publishing Corp., p. 187-212.

Raven, P.H., B. Berlin y D.E. Breedlove. 1971. The origins of Taxonomy. *Science* 174: 1210-1213.

Ridgway, R. 1901-1950. The birds of North and Middle America. *U.S. Natl Mus. Bull.* 50, parts 1-11 (Partes 9-11 continuadas por Herbert Friedmann).

Schnell, G.D. 1970. A phenetic study of the suborder Lari (Aves). II, Phenograms, discussion and conclusions. *Syst. Zool.* 19: 264-302.

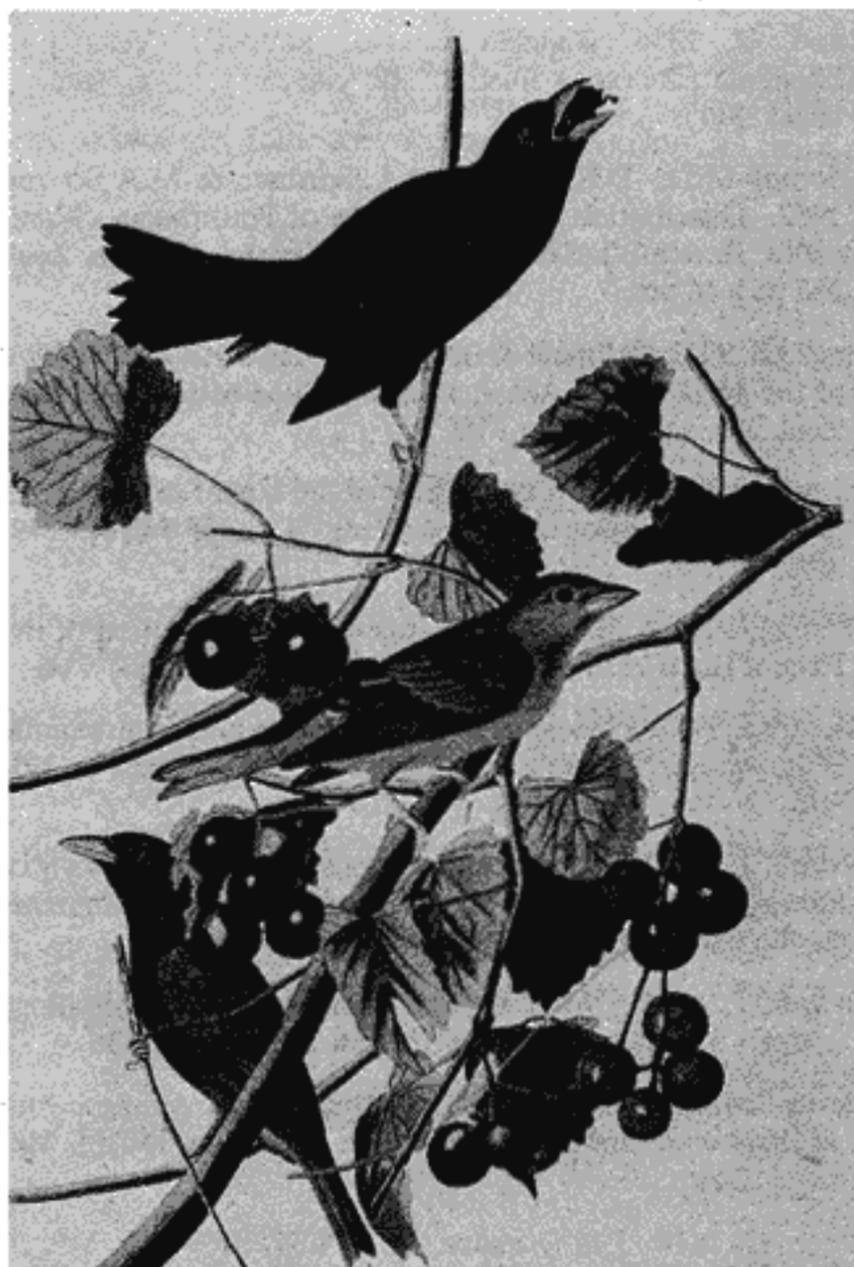
Slater, P.L. 1880. Remarks on the present state of the Systema Avium. *Ibis* 22: 340-350, 399-411.

Selander, R.K. 1971. Systematics and Speciation in birds. In: Farner, D.S., J.R. King and K.C. Parkes (eds.), *Avian Biology*, volume I. Academic Press.

Shields, G.F. 1982. Comparative avian cytogenetics: a review. *Condor* 84 (1): 45-58.

Short, L.L. 1976. The contribution of external morphology to avian classification. *Proc. 16th. Internat. Ornithol. Congr., Canberra* : 185-195.

Sibley, C.G. 1970. A comparative study of the egg-white proteins of Passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.* 32: 1-122.



Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1972. A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. *Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.* 39: 1-246.

Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1973. The relationships of the Hoatzin. *Auk* 90 (1): 1-13.

Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1983. The phylogeny and classification of birds, based on the data of DNA-DNA hybridization. *Current Ornithol.*, 1: 245-292.

Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1985. Phylogeny and classification of New World suboscine passerine birds (Passeriformes: Oligomyodi: Tyrannides). pp. 396-428 in: *Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs* 36. Am. Ornith. Union, Washington, D.C.

Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1986 b. Phylogeny of non-passerine birds, based on DNA comparisons. *Abstracts XIX Congressus Internationalis Ornithologicus, Ottawa, Canada*. 252.

Sibley, C.G. & J.E. Ahlquist. 1986 b. Reconstructin bird phylogeny by comparing DNA's. *Sci. Amer.* 254 (2): 82-93.

Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy*. W.H. Freeman Co., San Francisco.

Storer, R.W. 1971. Classification of birds. In: Farner, D.S., J.R. King & K.C. Parkes (eds.), *Avian Biology*; volume I. Academic Press.

Strauch, J.G. Jr. 1978. The phylogeny of the Charadriiformes (Aves): a new estimate using the method of character



compatibility analysis. *Trans. Zool. Soc. London* 34: 263-345.

Stressemann, E. 1959. The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk* 76 (3): 269-280.

Strickland, H.E. 1841. On the true method of discovering the natural system in zoology and botany. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 6: 184-194.

Wallace, A.R. 1856. Attempts at a natural arrangement of birds. *Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 2*, 16: 184-196.

Wetmore, A. 1930. A systematic classification of the birds of the world. *Proc. U.S. Nat. Mus.* 76 (24): 1-8.

Wetmore, A. 1934. A systematic classification of the birds of the world, revised and amended. *Smithsonian Misc. Coll.* 89 (13): 11 pp.

Wetmore, A. 1940. A systematic classification of the birds of the world. *Smithsonian Misc. Coll.* 99 (7): 11 pp.

Wetmore, A. 1951. A revised classification of the birds of the world. *Smithsonian Misc. Coll.* 117 (4): 1-22.

Wetmore, A. 1960. A classification of the birds of the world. *Smithsonian Misc. Coll.* 139 (11): 1-37.

Willughby, F. (& J. Ray). 1676. *Ornithologiae libri tres*. Royal Soc. London. 307 p.

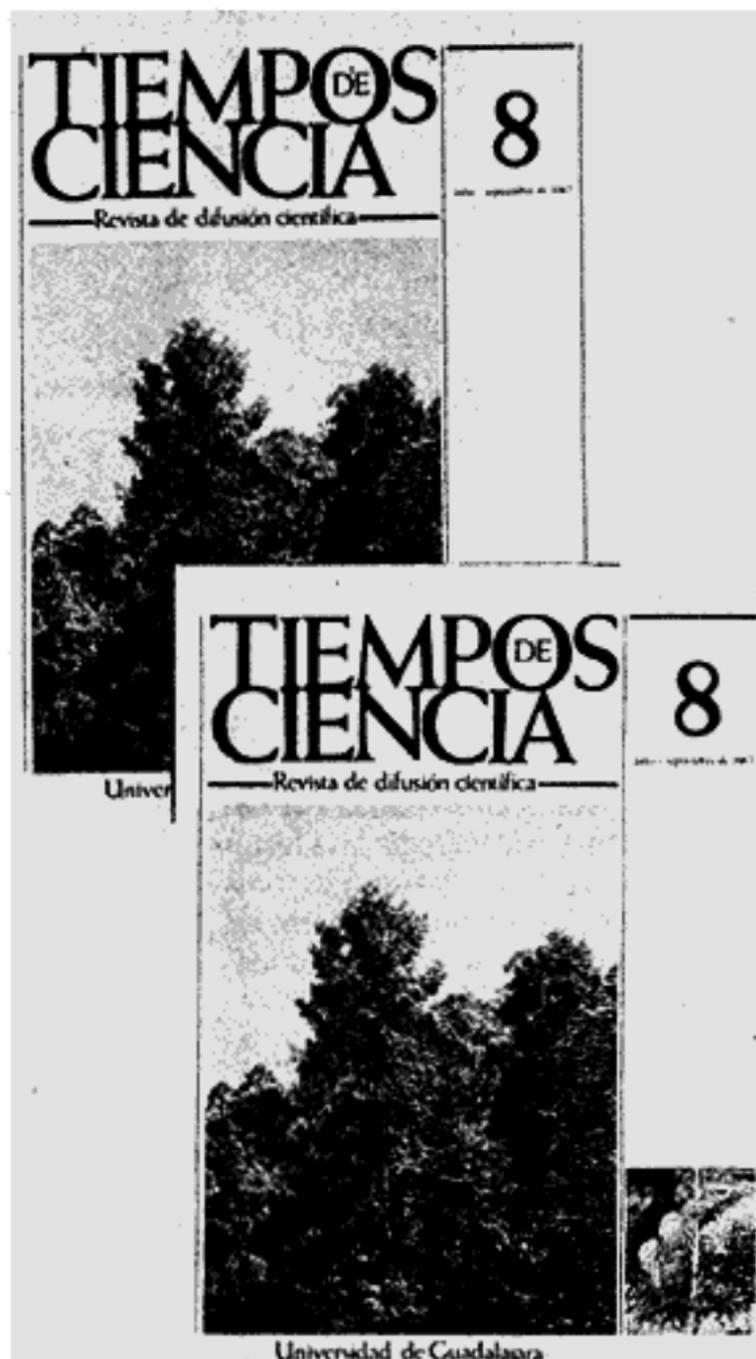
Wilson, A.C., S.S. Carlson & T.J. White. 1977. Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46: 573-639.

Wyles, J.S., J.G. Kunkel & A.C. Wilson. 1983. Birds, behavior and anatomical evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 80: 4394-4397.

Zusi, R.L. 1984. A functional and evolutionary analysis of rynchokinesis in birds. *Smithsonian Contrib. Zool.* 395: 40 pp. ⊕

**Revista de la División Científica,
Universidad de Guadalajara.**

Publica artículos científicos
en las áreas físico-matemáticas,
médico-biológicas, y ciencias sociales.



Suscripciones:
Difusión Científica de la U. de G.
Edificio Cultural y Administrativo
Av. Juárez y Tolsá Octavo piso
44100 Guadalajara, Jal., México
Tel. 25 88 88 ext. 255