

Transferencia Horizontal, Cladismo y Filogenias Culturales.

Hernán Juan Muscio

CONICET, Universidad de Buenos Aires

Abstract:

Cultural evolution, as biological evolution, might show horizontal transfer instances with effects on the genealogical patterns at different taxonomic scales. Based upon the phylogenetic analyses of simulated datasets this work shows that Tree Length (TL), Consistence Index (CI) Homoplasy Index (HI), Retention Index (RI) and the Rescaled retention index (RC) cannot detect differences between the phylogenetic of hybrid taxa and the phylogenetic signal of taxa evolved by the accumulation of mutations vertically transmitted (the cladistic model of speciation). Hence, in the comparisons of real datasets, blending and reticulated evolution cannot be distinguished from pure branching evolution through these indexes alone, as Collard *et al* (2006) pretended looking for empirical support to the branching model for culture. Bootstrapping resolution (a measure of the confidence of the phylogenetic signal of datasets) is the only index that consistently accounts for the distortion of the phylogenetic signal impacted by horizontal transfer, suggesting also possible discordances between attribute and taxón level phylogenies. Upon these results, and from the framework of Evolutionary Archaeology, a number of strategies for the documentation of horizontal transfer instances in cultural datasets are discussed.

La transferencia vertical ocurre cuando la información genética o cultural fluye desde padres a hijos (Cavalli Sforza y Feldman 1981, Boyd y Richerson 1985, Durham 1991). La transferencia horizontal (TH) abarca cualquier mecanismo por el cual el pasaje de información biológica o cultural tiene lugar entre organismos parentalmente no relacionados, lo cual puede implicar individuos pertenecientes a especies distintas. La transferencia horizontal es un proceso importante que afecta a los linajes biológicos y culturales en varias escalas, distorsionando la señal filogenética debido a la discordancia de caracteres que produce entre las entidades implicadas (Rosewich y Kistler 2000). Así, cuando opera la TH la evolución ya no puede ser descrita a la manera de un árbol con ramas que se bifurcan desde nodos, sino como una distribución más o menos reticulada de taxa relacionada (Gould 2002).

Para la discusión de los procesos de transferencia de información biológica o cultural y sus patrones empíricos es crítica la noción de “replicador”, definida por Hull (1980) como “la unidad que pasa directamente su estructura a través de la replicación. En el dominio biológico los replicadores más comunes son los genes. En el dominio cultural se ha denominado memes a estas unidades (Dawkins 1976), entre otras varias denominaciones. Lo relevante para modelar a los replicadores culturales es concebirlos como paquetes más o menos discretos y más o menos inclusivos de información hereditaria expresada materialmente en objetos culturales. Así concebidos, los replicadores culturales son instrucciones o “recetas de acción” para hacer y utilizar artefactos (O’Brien y Lyman 2003). De esta manera, las transferencias verticales y horizontales de información cultural implican la transmisión de replicadores que se manifiestan en artefactos concretos. Desde el punto de vista de la sistemática arqueológica los estados de carácter de una clase de artefactos son los *proxies* de sus replicadores, las expresiones materiales de estos.

Considerando los efectos de la TH sobre las filogenias culturales, O’Brien *et al* (2008) destacaron la necesidad de profundizar nuestro conocimiento sobre los parámetros bajo los cuales la transferencia de información entre linajes destruye el patrón de evolución ramificante o erosiona la señal filogenética de un conjunto de datos culturales. El objetivo de esta contribución es avanzar en esta línea. Simulando procesos de evolución cultural bajo distintas tasas de mutación, transmisión vertical (TV) y transmisión cultural horizontal (TH), el objetivo es explorar la manera en la cual estos parámetros afectan los patrones filogenéticos que predice el modelo cladístico.

Metodológicamente la evolución de taxa cultural fue simulada en MATLAB 7.6. Los resultados de estas simulaciones fueron analizados con PAUP (Swofford 2002). Esta investigación fue hecha en el marco del estudio arqueológico de las filogenias culturales de cerámica temprana del Noroeste de Argentina. La sección siguiente resume los procesos y las asunciones incluidos en las simulaciones.

Dos modelos de transferencia horizontal

Para estudiar los efectos de la TH sobre las filogenias culturales se utilizaron dos modelos: el modelo de transferencia horizontal simple (THS) y el modelo de transferencia horizontal anidado

(THA). Como muestra la figura 1 estos modelos se diferencian por la escala taxonómica en la cual la transferencia horizontal actúa. En el modelo simple las unidades que intercambian información son pares de unidades del mismo nivel taxonómico; donde la recombinación horizontal de variación preexistente crea novedades evolutivas - nuevos taxones- genealógicamente relacionados con sus ancestros (figura 1a). En el modelo anidado el flujo de información implica grupos monofiléticos completos. Las novedades evolutivas que surgen de la recombinación lateral en la escala del taxón (por transmisión simple) cambian paulatinamente la topología y composición del clado original (figura 1b). Entonces, el modelo de THA se enfoca en las consecuencias de los procesos de transferencia horizontal simple en la escala del clado. Ambos modelos pueden ser aplicados para el estudio de los patrones genealógicos resultantes de procesos culturales o biológicos de transferencia horizontal en distintas escalas taxonómicas. Brevemente:

Transferencia horizontal simple: Bajo el modelo simple la transferencia horizontal ocurre entre individuos no relacionados que pueden intercambiar información, independientemente de la especie o de la clase artefactual a la que pertenecen. El proceso implica la recombinación libre de información cultural o genética, que da lugar a la emergencia de taxa híbrida en el nivel de la población. En la literatura arqueológica este modelo fue introducido por O'Brien y Lyman (2003) y O'Brien *et al* (2008) para describir la transmisión horizontal entre linajes de artefactos, siendo las clases de artefactos las unidades evolutivas y los especímenes individuales las unidades fenomenológicas descritas por esas clases (ver O'Brien y Lyman 2003).

Es importante destacar que la transferencia horizontal simple tiene el rol de crear novedades evolutivas a partir de la recombinación de variación preexistente y evolutivamente distante (Ochman *et al* 2000). Así la transferencia horizontal crea genealogías en el nivel de los replicadores que son independientes de las genealogías en escalas más inclusivas, como la del organismo o el artefacto individual. En estas escalas más inclusivas los procesos genealógicos están bajo el control directo de la transferencia vertical, que opera durante la replicación de estas unidades mayores. En ausencia de transferencia horizontal, la mutación es el mecanismo que crea novedades evolutivas, que son preservadas en linajes por transferencia vertical. En este último caso el proceso no es otro que el de la divergencia evolutiva conducente a especiación por la acumulación de

mutaciones. Pero conforme aumenta la transferencia horizontal, las filogenias de los caracteres individuales dejan de representar a las filogenias en la escala del taxón (figura 1c).

En el dominio biológico el modelo de THS se puede ejemplificar por la transferencia lateral de genes, que tiene lugar en algunas especies de bacterias, y su replicación subsecuente. En un primer paso los clones resultantes de la replicación asexual adquieren lateralmente genes de otros individuos de su entorno con los cuales intercambian ADN, hibridizándose. En un segundo paso, los híbridos proliferan en la población después de episodios subsecuentes de replicación (Dikhuizen y Green 1991) y los genes extralinaje son mantenidos poblacionalmente.

En evolución cultural la THS puede dar lugar a la aparición de clases artefactuales híbridas (O'Brien *et al* 2008). Por ejemplo, a una clase de artefactos evolucionada dentro de su linaje artefactual pueden introducirse uno o más rasgos -estados de carácter- desde una fuente extralinaje. Como en el caso bacteriano, una nueva clase de artefactos compuesta por híbridos puede proliferar en el nivel de la población por la transmisión vertical y la replicación cultural.

Transferencia horizontal anidada: En el modelo anidado una colección de taxa monofilética es impactada por la transmisión horizontal simple desde una fuente extralinaje, produciendo una distribución anidada del material intercambiado a lo largo del clado receptor. En este proceso las filogenias de los caracteres y las filogenias del taxon, que originalmente son concordantes, paulatinamente dejan de serlo. Este es el caso de la estructura genética de poblaciones naturales y actuales de *Escherichia coli* que es el resultado de un índice muy alto de transmisión horizontal de genes (Dikhuizen y Green 1991; Lawrence *et al* 1992). Otro ejemplo biológicos de este proceso es la transferencia horizontal de genes de especies de hongos a especies de *Peperomia*; y la transferencia horizontal entre genes de parásitos intracelulares (e.g Plasmodium) y algas y plantas terrestres (Keeling y Palmer 2001), mostrando el impacto de la transferencia genética entre taxa independiente y evolutivamente distante que pueden implicar modos de evolución reticulada incluso en el nivel del genoma (ver Keeling y Palmer 2001).

En evolución cultural este modelo de transmisión horizontal puede ejemplificarse en aquellos casos donde un grupo histórico cultural de artefactos, pertenecientes a una tradición arqueológica, adopta algunos rasgos por transferencia lateral de una tradición separada, produciendo una distribución anidada a lo largo del grupo receptor de los rasgos transferidos. El caso de las tradiciones cerámicas del Período Temprano de las tierras altas de Argentina que adoptaron algunos rasgos de la Tradición Alfarera de San Francisco, evolucionada en las tierras bajas del Noroeste de Argentina, ejemplificaría un proceso de transferencia horizontal anidada. Procesos de THA pueden estar asociados a procesos poblacionales, como las expansiones démicas y territoriales que impactan masivamente en diversos linajes culturales locales. Un ejemplo extremo de esto último es la expansión territorial del estado Inca, que en el Noroeste Argentino llevó a la proliferación de diseños mixtos de alfarería local y cuzqueña.

Simulación de Linajes Culturales

Para los fines del análisis se generaron conjuntos de datos por simulación mediante un código escrito en Matlab 7.6. El código arroja, como resultado, conjuntos de taxa que son producto de los procesos de replicación clonal, mutación, transmisión vertical y transferencia horizontal (simple o anidada).

La transmisión horizontal se modeló como intercambios laterales en un solo sentido entre un taxón “donante” y un taxón “receptor”. Este último puede ser un taxón singular o un clado “receptor”, según el modelo simple o anidado respectivamente. Cada corrida de simulación comienza a partir de “taxa fundadora”, compuesta por receptores y donantes. Cada una de estas unidades, así como sus descendientes, son series discretas de estados de carácter en donde la cantidad de caracteres es invariable a lo largo del tiempo.

La tabla 1 ilustra el caso de un taxón donante y un taxón receptor. Los caracteres están señalados por letras en mayúscula y sus diferentes estados por números enteros positivos. Esto permite también el trabajo con series de caracteres dicotómicos. La tabla 2 muestra el caso de un taxón donante y un “clado receptor”. Nótese que en este último caso describimos cada taxón del clado

receptor mediante una x , mientras que a los estados de carácter del donante los describimos con letras minúsculas. Esta nomenclatura se respetó a lo largo de todo el trabajo.

Sobre esta base, la evolución de taxa se modeló como un proceso neutral por el cual los estados de carácter pueden cambiar por mutación o transferencia horizontal durante cada evento replicativo. Es decir, se simuló la evolución en mosaico por el cambio independiente de caracteres en cada taxón (ver O'Brien y Lyman 2003). Las unidades para segmentar el tiempo de cada corrida de simulación son eventos replicativos cuya duración no tiene una escala cultural o biológica definida.

Mutación: En cada simulación la mutación ocurre aleatoriamente a lo largo del tiempo replicativo. El parámetro de entrada que controla la frecuencia de mutación es la tasa de mutación (μ), con un rango entre 0 y 1, tal que $\mu = 0$ implica que la serie de estados no cambia, y cuando $\mu = 1$ la serie de estados del taxa evolucionando cambia por completo por unidad de tiempo.

El cambio por mutación se modeló de dos maneras. En la simulación de linajes a partir de un solo taxón fundador (sea donante o receptor), cuando ocurre la mutación los estados de carácter del taxón fundador y de sus descendientes cambian de manera aditiva, en series de caracteres multiestado. Para cada locus azarosamente elegido, el código cambia el valor de los estados de carácter sumándole siempre 1 al valor del estado anterior, generando cambios continuos a lo largo del tiempo (tabla 3). Por ejemplo, si en t_0 el taxón fundador presenta un estado de carácter $B=2$, y si este locus resulta elegido para mutación, entonces en t_1 , $B=3$. Por otra parte, en la simulación de la evolución en el nivel cladal, para ahorrar tiempo computacional se trabajó con caracteres binarios. En estos casos, la mutación simplemente ocurre por el cambio al valor opuesto de los estados de carácter azarosamente elegidos de la matriz del clado fundador. Por ejemplo, si en t_0 el clado fundador en el taxón x_1 presenta un estado de carácter $B=0$, y si este locus resulta elegido para mutación, entonces en t_1 , $B=1$.

Transferencia horizontal y vertical: Como en el caso de la mutación, la transferencia horizontal se modeló como un proceso al azar controlado por (τ) la tasa de transferencia horizontal, con un rango entre 0 y 1. Este parámetro es la frecuencia de cambios por transferencia horizontal a lo largo del tiempo. Por defecto la tasa de transferencia vertical es $(1 - \tau)$. Por lo tanto, en ausencia de

transferencia horizontal, cuando $\tau=0$, el único mecanismo de herencia es la transferencia vertical. De esta manera, por cada unidad de tiempo en el cual la mutación y la transferencia horizontal son nulas se genera una copia exacta del taxón en cuestión (tabla 4). Estos clones son el producto de la acción única de la transferencia vertical. La tabla 5 ejemplifica cuatro resultados posibles, sobre la matriz de THA, que pueden resultar de la acción conjunta o independiente (según el azar) de estos procesos.

Parámetros de simulación y análisis

Focalizando en los patrones filogenéticos en la escala del taxon, derivados de la transferencia horizontal, nos centramos en el análisis cladístico de dos conjuntos de datos obtenidos por simulación. El primero está compuesto por taxa evolucionada a partir del modelo de transferencia horizontal simple. El segundo por taxa evolucionadas a partir del modelo de transferencia horizontal anidada. En ambos conjuntos la evolución de taxa se simuló bajo mutación constante, tasa de transmisión vertical variable y tasa de transferencia horizontal variable.

Los conjuntos analizados son las series de matrices resultantes de cada corrida del código variando los parámetros inspeccionados (tabla 6). Además, para cotejar estos resultados con los esperables cuando únicamente operan la mutación y la transmisión vertical, generamos conjuntos de datos sometiendo la matriz del clado receptor de la tabla 6 a distintas tasas de mutación y dejando $\tau=0$ para todas las corridas.

Las matrices de datos se sometieron a búsquedas *branch and bound* utilizando PAUP* 4 (Swofford 2002). Para estimar la calidad de la señal filogenética ramificante de estos datos, utilizamos algunas medidas de bondad de ajuste y parsimonia de árboles y que están extendidas en el análisis cladístico. Estas son:

Longitud del árbol (LA): es el número de pasos requeridos para la construcción de un árbol. Bajo el principio de parsimonia los árboles con menor longitud son los óptimos ya que implican menores números de cambio evolutivo para explicar una filogenia.

Índice de consistencia (CI): Este índice mide la cantidad de homoplasia (similitud no debida al parentesco) de un cladograma y tiene un rango de 0 (homoplasia completa) a 1 (ausencia total de homoplasia). En la construcción de cladogramas es obligado, de acuerdo con el criterio de parsimonia, elegir el cladograma que minimice la homoplasia.

Índice de Retención (RI): es un estimador de la bondad de ajuste de los caracteres al cladograma que mide la cantidad de sinapomorfias (homologías compartidas entre dos o mas taxa), con un rango de 0 (ajuste nula) a 1 (ajuste perfecto) (Farris 1989a y b). Este índice se desempeña muy bien en la comparación entre conjuntos de datos, permitiendo evaluar el ajuste entre un conjunto de datos con el modelo de bifurcación.

Índice de Retención Reescalado (RE), es otra medida del ajuste de caracteres al árbol, pero excluyendo a aquellos que no contribuyen a su construcción (Farris 1989a,b) y a aquellos totalmente homoplásicos (Wiley *et al* 1991); al igual que el RI tiene un rango de 0 (retención nula) a 1 (retención perfecta).

Prueba de aleatorización PTP (Permutation Tail probability). Este análisis está diseñado para evaluar la estructura cladística de un conjunto de datos. En el análisis de PTP los datos son permutados al azar un número de veces, comúnmente 1000, buscando el árbol más parsimonioso para cada matriz de datos remuestreada. Luego, la señal filogenética del árbol original se considera aceptable si la probabilidad de obtener al azar un árbol igual o más parsimonioso que el original no supera un valor determinado, comúnmente de $p= 0,05$ (Kitching y Forey 1998).

Soporte Bootstrap: Este procedimiento determina el grado de confianza de una filogenia determinada, midiendo el soporte de cada nodo por su ocurrencia en un remuestreo con reemplazamiento de la matriz original. Los valores por debajo del 70 por ciento se consideran débiles. Por debajo del 50 por ciento los soportes de los nodos ya no son válidos por lo cual colapsan en politomías. Aquí trabajamos con 1000 remuestreros por matriz.

Nclados: Es el número total de clados con soporte bootstrap superior al 50 por ciento, e informa la manera en la cual un conjunto de datos se distribuyen jerárquicamente en un árbol de consenso bootstrap.

Resolución Bootstrap (RBSP): Es una medida de la confianza con la cual una filogenia da cuenta de un conjunto de datos a partir del soporte bootstrap de los nodos. Su cálculo surge del cociente entre Nclados y el total de nodos reportados en un procedimiento de bootstrap.

Valor gI . Este estadístico informa la medida en la cual la distribución de largos de árboles se aparta de una distribución normal, bajo la premisa de que un conjunto de datos con señal filogenética no trivial presenta longitudes de árboles óptimos localizados en los extremos de una distribución que no ajusta a la curva normal. Para estimar el g de cada matriz se hicieron búsquedas de 1000 árboles al azar.

Resultados

La tabla 7 expone los valores de cada una de las medidas de bondad de ajuste cladístico de 34 conjuntos de datos obtenidos a partir de la THS. El hallazgo más destacable es la persistencia del patrón ramificante –arbóreo- y de la estructura jerárquica cladística en todo el rango de tasas de transferencia horizontal, de un modo tal que conforme aumenta la transferencia horizontal aumenta la calidad de la señal cladística.

Brevemente, la homoplasia global, medida por el CI, muestra una distribución en donde los cladogramas menos homoplásicos se aglomeran en los valores extremos de la tasa de transferencia horizontal: cuando τ se aproxima a 0 y a 1, (figura 2). En la región intermedia de la distribución, el CI muestra un patrón ascendente, indicando una disminución progresiva de la homoplasia conforme aumenta la transferencia horizontal.

La longitud de árboles también muestra un aumento de la parsimonia conforme aumenta la tasa de transferencia horizontal (figura 2), por una disminución en la cantidad de cambio evolutivo requerida para explicar las filogenias. Todas las medidas de bondad de ajuste siguen esta tendencia. El RI, manteniéndose siempre por encima de 0,9 alcanza un valor de equilibrio de 1 para $\tau > 0,75$, una cantidad de transferencia horizontal altísima que implica la adopción lateral del 75 por ciento de los caracteres por evento replicativo. El PTP acepta la señal filogenética en todos los conjuntos a un

nivel de significación de 0,05, con valores similares para toda la serie de 0,001. Lo mismo ocurre con los valores de g_1 , que rechazan para todos los casos el origen azaroso de los árboles encontrados. El único test que documenta distorsión en la señal filogenética con el aumento de la transferencia horizontal es la resolución bootstrap. Su distribución muestra que para valores de $\tau > 0,01$, la señal cladística se deteriora progresivamente cayendo a niveles inaceptables (inferiores a RBSP $\sim 0,5$), para luego volver a valores que aceptan la señal filogenética para $\tau > 0,47$, una tasa de transferencia lateral altísima e improbable en conjuntos de datos reales (figura 2). La forma ascendente de la distribución de la resolución está correlacionada positivamente con la tasa de transferencia ($R^2 = 0,408655$). La baja resolución implica que para cada grupo de datos el número de árboles posibles es tan alto que la hipótesis de consenso no soporta ninguna bipartición y todas las ramas colapsan en una politomía. En síntesis, salvo la resolución (RBSP), todos los índices aquí utilizados para medir la bondad de ajuste de la señal filogenética al modelo cladístico no pueden detectar los efectos de la THS.

La tabla 8 expone los valores de cada una de las medidas de bondad de ajuste cladístico para 38 conjuntos de datos obtenidos por el modelo de THA. El primer aspecto a destacar es que para todos los valores de transferencia horizontal, el CI documenta filogenias con niveles muy bajos de homoplasia, variando entre 0,66 y 1; y con una media de 0,7433. Un patrón interesante es que la variación del CI está correlacionada con la tasa de transferencia horizontal, en una distribución con forma de U, de ajuste cuadrático y con un punto de inflexión hacia una disminución progresiva de la homoplasia en el entorno de $\tau = 0,5$ (Figura 3a). La forma de U caracteriza a las distribuciones de la longitud de árbol, el RI, el RC y Nclados (figura 3b,c,d, g). En cada uno de estos casos la señal cladística es siempre muy alta, debilitándose mínimamente conforme aumenta la tasa de transferencia horizontal hasta un umbral en el entorno de $\tau = 0,5$, luego del cual la tendencia cambia de signo hacia el aumento de la parsimonia y la disminución de la homoplasia.

Por otra parte, mientras todas las medidas de homoplasia y parsimonia (CI, LA, HI, RI, y RC) aceptan fuertemente a las filogenias para todo el rango de variación de transferencia horizontal, el PTP y la resolución permiten descartarlas en el entorno $\tau = 0,1$. El PTP, en un nivel de confianza de 0,005, muestra que la señal cladística es inaceptable para valores de $\tau > 0,125$. La resolución muestra un deterioro progresivo de la estructura jerárquica de las filogenias. La figura 4 muestra la

destrucción progresiva de la estructura cladística para valores bajos de τ . Cuando $\tau=0,032$ la señal filogenética es rechazada (RBSP=0,52) y para valores de $\tau \geq 0,066$, la señal filogenética es tan pobre que todas las ramas en el árbol de consenso colapsan en una única politomía. Nótese que en base a la resolución la señal filogenética es inaceptable para valores menores τ en relación con el PTP. De tal manera el análisis bootstrap es más sensible a la pérdida de señal filogenética por transferencia horizontal que el PTP.

Sobre esta base se puede concluir que el PTP y el análisis de bootstrap son eficientes para detectar la distorsión de la señal filogenética causada por la transferencia horizontal desde una fuente externa a un grupo monofilético y cuando la mutación es constante o nula. Con el fin de evaluar si este patrón de pérdida de la señal filogenética difiere sustancialmente al producido solamente por la acumulación de mutaciones, se generó un grupo de control compuesto por taxa en donde la mutación es la única fuente de divergencia. La tabla 9 presenta los datos obtenidos del análisis de 27 matrices generadas bajo tasas de mutación μ variables entre 0 y 1; y dejando la tasa de transferencia horizontal en $\tau = 0$ para todos los valores de μ . Como se aprecia, evaluada mediante los índices de homoplasia y parsimonia (CI, LA, HI, RI, y RC), la señal filogenética para todo el rango de variación de μ es siempre muy alta. Como en el modelo de transferencia horizontal anidada, las formas de estas distribuciones son también en U. Se ha destacado que el RI es un índice que permite la comparación interconjuntos, ya sea culturales o biológicos (Collard *et al* 2006). De tal manera, si los patrones filogenéticos producidos por la mutación y por la transferencia horizontal fueran sustancialmente diferentes, los conjuntos derivados de cada uno de estos procesos se diferenciarían por los valores del RI. En tal sentido, el test de Mann-Whitney U de las diferencias entre medianas, acepta la hipótesis de la proveniencia de ambos conjuntos de datos de una población común (Mann-Whitney U del conjunto de mutación = 430, Mann-Whitney U del conjunto de transferencia anidada 596; $p = 0,26$). Lo mismo ocurre con el resto de los índices de bondad de ajuste entre los distintos conjuntos. Los valores medios de todos los índices del conjunto generado por transferencia horizontal anidada (Mann-Whitney U= 46) provendrían de la misma población que la del conjunto generado únicamente por mutación (Mann-Whitney U 35, $p = 0,62$). Esto mismo ocurre con los índices generados por transferencia horizontal simple (Mann-Whitney U=47) que no se diferencian de los generados por mutación (Mann-Whitney U=34; $p=0,56$).

De esta manera, el análisis cladístico de conjuntos generados por transmisión horizontal simple y transmisión horizontal anidada documenta patrones de descendencia con modificación, en el nivel del taxon, indistinguibles de los resultantes de la acumulación y recombinación de mutaciones verticalmente heredadas (el modelo de bifurcación y especiación cladístico).

Discusión

Los resultados del análisis cladístico sobre los conjuntos simulados demuestran que las medidas más usadas de ramificación y bondad de ajuste cladístico, no distinguen por sí mismas los patrones resultantes de la herencia vertical de mutaciones de los emergentes de la transferencia horizontal de variación no relacionada.

Ninguno de los índices de parsimonia y bondad de ajuste, incluyendo el PTP y el bootstrapping, pueden discriminar los patrones filogenéticos, en el nivel del taxon, resultantes de estos dos procesos distintivos: la mutación y la transferencia horizontal. Esto es el resultado de procesos diferentes que producen patrones similares. En este caso, procesos de transferencia horizontal que modifican las filogenias en la escala de los caracteres producen patrones similares a la especiación por acumulación de mutaciones.

En el caso de la transferencia horizontal simple, la recombinación de variación preexistente y genealógicamente no relacionada, crea grupos de taxa monofilética indistinguibles en sus medidas de homoplasia a los que evolucionan por la acción de la mutación y la transmisión vertical. De hecho, el proceso de transferencia horizontal simple de genes entre especies distintas es comparable al proceso de recombinación de variación de linajes diferentes por reproducción sexual y transferencia vertical (Narra y Ochman 2006).

Además, salvo la resolución, y en el caso de la transmisión horizontal anidada el PTP, el resto de los índices (LA, CI, HI, RI, RC y g1) no son herramientas adecuadas para detectar taxa híbrida

entre conjuntos de datos reales. Esto es porque el incremento de la transmisión horizontal se correlaciona con el aumento de la señal bifurcante, de un modo tal que las filogenias están completamente resueltas, según estos índices, cuando la transferencia horizontal es cercana al 100 por ciento.

En la literatura biológica resultados similares fueron obtenidos de los análisis filogenéticos de híbridos con valores de CI de conjuntos mixtos indistinguibles de los valores provenientes de conjuntos no impactados por la transferencia horizontal (ver revisión en MacDade 1992). El análisis de conjuntos monofiléticos de especies de *Aphelandra* y taxa híbrida derivada de estas especies es concluyente en cuanto a que la inclusión de híbridos da por resultado filogenias altamente resueltas, y que los híbridos no distorsionan la señal filogenética más que la taxa no híbrida, por lo cual no pueden ser distinguidos sobre esta base (MacDade 1992).

Como señalamos, este estudio muestra que los procesos de transferencia horizontal de replicadores producen patrones cladísticos en el nivel del taxón con máxima resolución cuando la tasa de transferencia horizontal tiende a sus valores extremos, 0 y 1 respectivamente.

En base a la resolución bootstrap (RBSP), cuando la transferencia horizontal vincula entidades individuales del mismo nivel taxonómico (THS), como cuando un grupo monofilético comienza a incorporar elementos extragrupo (THA), las filogenias en el nivel del taxón ya no puede ser descrita por el modelo bifurcante, para tasas de transferencia superiores a $\sim 0,001$ en el caso de la THA, y de $\sim 0,003$ para la THS. La resolución nuevamente hace aceptable a las filogenias para tasas de transferencia superiores a $\sim 0,8$ para la THA, y superiores a $\sim 0,5$ para la THS. Una tasa 0.5 de transferencia horizontal implica que el 50% de los caracteres han sido transferidos de un linaje a otro. Esto, que pueden ser obtenido en conjuntos de simulaciones, es imposible en conjuntos de datos reales con matrices de caracteres que han pasado la prueba de continuidad histórica (ver O'Brien y Lyman 2003). Además, la investigación teórica sugiere que existen límites para la transferencia horizontal, que conservan la estabilidad temporal de linajes culturales (ver Richerson y Boyd 2005).

Entonces estos límites mínimos y máximos de tasas de transferencia horizontal, que puede detectar la resolución bootstrap para aceptar la señal filogenética de conjuntos de datos, son una buena

noticia para los arqueólogos evolutivos. Porque implican que la mayoría de las veces, en base al análisis bootstrap, aceptaríamos filogenias culturales que como mucho estarían distorsionadas en un 0,3 por ciento de los caracteres por la transferencia horizontal (dejando constante otras fuentes de homoplasia). Con estas tasas de transferencias obtendríamos filogenias con bajos índices de homoplasia pero con un número de politomías variable, en relación a las instancias de transferencia horizontal que ocurrieron en la historia evolutiva de los linajes bajo estudio. Y no hay ninguna razón para que la evolución -cultural o biológica- no pueda tener instancias de reticulación, y esto es lo que las politomías estarían documentando.

Un punto importante a destacar es el mal desempeño del PTP frente al análisis bootstrap para detectar instancias de transferencia horizontal. Como vimos, mientras el análisis bootstrap rechaza la señal filogenética de gran parte de los conjuntos de datos resultantes de la transferencia horizontal simple, el PTP la acepta siempre. Solo en el caso de la transferencia horizontal anidada el PTP puede detectar la distorsión de la señal filogenética, rechazando las mismas para conjuntos con tasas levemente superiores a las de rechazo por el análisis de bootstrap. El desempeño inferior del PTP frente al análisis bootstrap para evaluar la confianza y la resolución de la señal filogenética de conjuntos de datos ya fue señalado por Slowinski y Crother (1998).

Los conjuntos de datos para los que la transferencia horizontal simple y la transferencia anidada producen patrones filogenéticos de resolución bootstrap inaceptable, según el modelo cladístico, responden a la emergencia de linajes en el nivel de los caracteres con más de un ancestro común. Esto lleva la discusión a las discrepancias que pueden existir entre la filogenia en el nivel del taxón y la filogenia de los replicadores. Esta cuestión fue identificada en biología como “el problema del árbol de genes - árbol de especies” (Brower *et al* 1996), y refiere a las discrepancias posibles entre las relaciones genealógicas de moléculas genéticas individuales y las genealogías de los organismos portadores de tales moléculas. Los resultados de este trabajo señalan que este mismo problema pueden plagar las filogenias culturales, documentadas en el registro arqueológico, en términos de discrepancias “árbol de atributos-árbol de artefactos”.

Sobre la base de los datos aquí presentados, en contextos de transferencia horizontal, a medida que la resolución bootstrap declina los árboles de consenso convergen en una sola politomía. De tal modo, la resolución bootstrap es útil para documentar discrepancias potenciales entre las filogenias

de distintas escalas taxonómicas. Las medidas bajas de homoplasia y parsimonia (por ejemplo a través del CI, HI, o RI) acompañadas de una baja resolución harían sospechar la existencia de discrepancias entre la filogenia de los atributos y la de las clases de artefactos, alentando la búsqueda de patrones reticulados de evolución o simplemente la depuración de la matriz de datos.

Sobre esta base, la discusión de procesos y patrones de evolución, tal como la mezcla y la reticulación versus la filogenia y la ramificación, basada solamente en las medidas de bondad de ajuste cladístico como el CI el HI y el RI (e.g Collard *et al* 2006) está mal planteada. Dos casos ilustran el punto en cuestión. La conclusión de Collard *et al* (2006) de que la evolución cultural y la evolución biológica son igualmente ramificantes no tiene soporte alguno. Los datos empíricos presentados por los autores como evidencia contraria a la hipótesis de mezcla, la comparabilidad del CI, el HI y el RI de conjuntos biológicos y conjuntos culturales, no pueden resolver la cuestión de si los conjuntos culturales son el resultado del predominio de procesos de transferencia horizontal o vertical. Como aquí mostramos, procesos de transferencia vertical y horizontal de información dejan patrones filogenéticos en la escala del taxón con bajos niveles de homoplasia y altos índices de retención. Sería importante conocer la topología de los árboles de consenso y la resolución bootstrap de los conjuntos presentados por los autores para avanzar en esta discusión.

Un segundo ejemplo es la conclusión de Buchanan y Collard (2008) de que los conjuntos de puntas de proyectil de sitios pertenecientes al Paleoindio Temprano de Norte América contienen una señal filogenética más robusta que la de conjuntos biológicos. Esta afirmación, y el modelo de evolución ramificante de los conjuntos Clovis presentado por los autores, no está garantizada con los datos empíricos presentados: la comparabilidad entre el RI y el CI de los conjuntos biológicos y los conjuntos culturales. Estos dos índices, y especialmente el RI, no tienen ningún valor por sí mismos para distinguir entre filogenias de taxa emparentada por la acumulación de mutaciones por transferencia vertical, de filogenias de taxa híbrida. Hasta que no se ofrezca evidencia independiente de que la variación en los conjuntos de datos es homóloga y monofilética, esta cuestión no puede ser resuelta. Esto último, y nada más, es lo que los paleontólogos asumen con mayores grados de libertad que los arqueólogos y los biólogos moleculares (*contra* Tëmkin y Eldredge 2008).

Recientemente, VanPool *et al* (2008) llamaron a aplicar un principio de uniformidad de base etnográfica para defender el rol central de la transmisión vertical en la conformación de linajes culturales arqueológicos. Apelando a un gambito etnográfico, los autores sostienen que el efecto de la transferencia horizontal en las filogenias culturales arqueológicas debe ser residual, dado que en las sociedades preindustriales debieron prevalecer masivamente los sistemas de aprendizaje vertical. Sin embargo, la evidencia etnográfica es muy ambigua con respecto al predominio del aprendizaje vertical (McElreath y Strimling 2008). Pero aunque no lo fuera, estas observaciones de escala etnográfica no pueden ser asumidas como leyes explicativas del registro arqueológico, que es de larga duración (Lyman y O'Brien 1998; O'Brien y Lyman 2000). Que la transferencia vertical haya predominado en la historia evolutiva humana, especialmente entre los homínidos no humanos, es una buena hipótesis de trabajo arqueológica que el registro etnográfico no puede resolver. Si la transferencia horizontal, aumentando la flexibilidad fenotípica, proporciona ventajas selectivas (McElreath y Strimling 2008), es esperable que la variación funcional (*sensu* Dunnell 1978) sea la más sensible a su influjo, especialmente en poblaciones de humanos modernos y en entornos inestables. Esta hipótesis tiene implicaciones filogenéticas, en el nivel de las poblaciones de artefactos.

Considerando que las genealogías culturales son independientes de las genealogías de sus portadores (Cullen 2000) no hay razón para centrarse en estos últimos para describir los mecanismos de herencia de artefactos y atributos en escalas macroevolutivas. Por esto puede resultar más fructífera una definición operativa de la transferencia horizontal centrada en los artefactos, entendiéndola como los procesos de transferencia de replicadores que ocurren entre linajes culturales distantes. La discusión de estos procesos es independiente de la discusión etnográfica de los sistemas de aprendizaje de información cultural, y necesitan del desarrollo y la aplicación de metodologías pensadas en términos arqueológicos y evolutivos.

La seriación de ocurrencia de estados de carácter (*sensu* O'Brien y Lyman 2000) es una metodología adecuada para la identificación de variación homóloga y de linajes culturales, bajo el principio de continuidad histórica (ver O'Brien y Lyman 2000, 2003). De tal manera que aquellos estados de caracteres que pasan la prueba de continuidad histórica (con soporte radiocarbónico o estratigráfico) son los apropiados para la construcción de filogenias de clases de artefactos

parsimoniosas con las filogenias de los atributos. En consecuencia, la seriación de ocurrencia es una herramienta independiente para detectar no solamente la variación homóloga necesaria para la documentación de filogenias, sino para explorar, de entre el total de caracteres, cuales son los que minimizan las discrepancias “árbol de atributos-árbol de artefactos”. De la misma manera que en las filogenias de genes (Eisen 2000), un método que puede ser exitoso para documentar eventos de TH es la construcción de árboles evolutivos para muchos caracteres en clases de artefactos distantes. La transferencia horizontal debería causar que caracteres diferentes tengan árboles diferentes. Además, como en el caso de la transferencia horizontal genética, se espera que los eventos de TH afecten a un número particular de taxa, por lo cual la distribución irregular de caracteres nuevos entre un número de clases de artefactos puede documentar este proceso. En cada uno de estos casos la seriación de ocurrencia de caracteres es una herramienta útil y poco explorada (Muscio 2004); ver O’Brien y Lyman (2003) y referencias para excepciones.

Por otra parte, la aplicación de los métodos comparativos filogenéticos desarrollados en biología evolutiva para el estudio de la independencia de caracteres, ha mostrado ser de utilidad para detectar instancias de transferencia horizontal en conjuntos culturales, especialmente el método de contraste independiente (Num *et al* 2006). De tal modo, es importante explorar estos métodos en filogenias arqueológicas reales, para evaluar el grado en el cual los caracteres cambian independientemente entre las clases, y el ajuste entre la filogenia de atributos y la filogenia de los artefactos.

Ante la posibilidad cierta del flujo horizontal de información cultural entre individuos, sociedades, y linajes enteros, algunos autores plantearon que en la cultura no se pueden documentar verdaderas homologías; y que por esto la reconstrucción de filogenias culturales es una tarea difícil (Tëmkin y Eldredge 2007) o imposible (Dewar 1995, Moore 1994, 2001, Terrell 1998,2001). Esta es la expresión del problema de Galton, de la no independencia de los rasgos (Num *et al* 2006). A este problema los biólogos evolutivos no han respondido abandonando la idea de que todos los organismos están vinculados por relaciones de descendencia con modificación, sino explorando métodos para exponer estas relaciones. Considerando que la transferencia horizontal lleva a la evolución de linajes en la escala de los replicadores mismos, un punto destacado por Cullen (2000),

las cuestiones relevantes conciernen a la escala de las entidades utilizadas para la reconstrucción de filogenias y a la utilidad de las hipótesis filogenéticas que puedan derivarse del cladismo y otros métodos. Los datos aquí presentados indican que la transferencia horizontal no plantea a los evolucionistas culturales problemas radicalmente diferentes al que sortean los biólogos reconstruyendo historias evolutivas en las cuales la transferencia horizontal ha dejado sus huellas. En ambos casos, los métodos filogenéticos son herramientas adecuadas para documentar estas huellas.

Agradecimientos: Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina y el AHRC-CECD Centre for the Evolution of Human Diversity, University College, London. Agradezco profundamente a Michael O'Brien, Stephen Shennan y James Steelle por su apoyo para realizar esta investigación y por el tiempo que me brindaron para la discusión de muchas de las ideas aquí presentadas. A Daniel García Rivero le agradezco sus comentarios que enriquecieron mi trabajo y su ofrecimiento para presentar esta contribución. A Rolando Lillo le agradezco su colaboración en la escritura y puesta a punto de Evopono 3.

Bibliografía

BEIKO, R. G.; HAMILTON, N. (2006): Phylogenetic identification of lateral genetic transfer events, *BMC Evolutionary Biology* 6:15.

BOYD, R.; RICHERSON, P.J. (1985): *Culture and the evolutionary process*. Chicago: University of Chicago Press.

BUCHANAN, B.; COLLARD, M. (2008): Testing models of early Paleoindian colonization and adaptation using cladistics. *Cultural Transmission and Archaeology: Some Fundamental Issues*, O'Brien, M.J (ed). SAA Press, Washington D.C.

En: *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana.* , Capítulo 9 García Rivero, D. y Escacena Carrasco, J.L. (editores). Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.

BROWER, A.V.Z.; DESALLE, R. ; VOGLER,A. (1996): Gene trees, species trees, and systematics: A Cladistic Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* (27): 423-450

CAVALLI-SFORZA, L. L.; FELDMAN,M. (1981): *Cultural transmission and evolution: A quantitative approach*. Princeton: Princeton University Press.

COLLARD,M.; SHENNAN,S.J.; TEHRANI,J.J. (2006): Branching, blending, and the evolution of cultural similarities and differences among human populations, *Evolution and Human Behavior* 27, 169-184

CULLEN, B. S. (2000): *Contagious Ideas: On Evolution, Culture, Archaeology and Cultural Virus Theory*. Oxbow Books, London.

DAWKINS, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press. Oxford.

DEWAR, R. E. (1995): Of Nets and Trees: Untangling the Reticulate and Dendritic in Madagascar's Prehistory, *World Archaeology* (26): 301-318.

DIKHUIZEN, D . ; GREEN, L. (1991): Recombination in *Escherichia coli* and the definition of biological species. *Journal of Bacteriology*,173(22). 7257-7268.

DUNNELL, R. C. (1978): Style and function: A fundamental dichotomy, *American Antiquity* (43) :192 – 202.

DURHAM, W.H. (1991): *Coevolution: Genes, Culture and Human Diversity*. Stanford University Press, Stanford.

EISEN, J. A. (2000): Horizontal gene transfer among microbial genomes: new insights from complete genome analysis. *Current Opinion in Genetics & Development*, 10:606–611

En: *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana.* , Capitulo 9 García Rivero, D. y Escacena Carrasco, J.L. (editores). Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.

FARRIS, J. S. (1989a): The Retention Index and Homoplasy Excess, *Systematic Zoology*(38): 406-407.

(1989b). The Retention Index and the Rescaled Consistency Index, *Cladistics* (5): 417-419.

GOULD, S. J. (2002) *The Structure of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.

HULL, D. (1980). Individuality and selection. *Annual Review of ecology and Systematics* (1:1-18)

KEELING P. J.; PALMER, J.D. (2001): Lateral transfer at the gene and subgenomic levels in the evolution of eukaryotic enolase. *PNAS*, vol. 98 (19) 10745–10750

KITCHING, I ;FOREY, P. (1998)

Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis. Oxford University Press.

LAWRENCE, J.G.; OCHMAN, H.; HART, D.L. (1992): The Evolution of insertion sequences within enteric bacteria, *Genetics* 131: 9-20

LYMAN R.L.; O'BRIEN M.J. (1998): The goals of evolutionary archaeology: History and explanation. *Current Anthropology* 39: 615-52.

MCDADE, L.A. (1992): Hybrids and philogenetics systematics II. The impact of hybrids on cladistic analysis, *Evolution*, 46(5) 1329-1346.

En: *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana.*, Capítulo 9 García Rivero, D. y Escacena Carrasco, J.L. (editores). Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.

MCELREATH, R.; STRIMLING, P. (2008): When natural selection favors imitation of parents, *Current Anthropology* Volume 49, Number 2

MOORE, J. H. (1994): Putting Anthropology Back Together Again: The Ethnogenetic Critique of Cladistic Theory. *American Anthropologist*_(96): 370-396.

— (2001): Ethnogenetic Patterns in Native North America. *Archaeology, Language and History: Essays on Culture and Ethnicity*. J. E. Terrell (ed.). Westport, Bergin and Garvey: 30-56.

MUSCIO, H.J. (2004) *Dinámica Poblacional y Evolución Durante el Período Agroalfarero Temprano en el Valle de San Antonio de los Cobres, Puna de Salta, Argentina*. Tesis Doctoral, FFyL, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

NARRA H.; P., OCHMAN, H. (2006): Of what use is sex to bacteria? *Current Biology* **16**: R705–710

NUNN, C. L.; BORGERHOFF MULDER, M.; LANGLEY, S. (2006): Comparative methods for studying cultural trait evolution: A simulation study, *Cross-Cultural Research*, Vol. 40 No. 2, 177-209

O'BRIEN, M. J.; LYMAN, R. L. (2000): *Applying evolutionary archaeology*. New York: Kluwer Academic.

(2003): *Cladistics and Archaeology*. Salt Lake City: University of Utah Press.

En: *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana.* , Capítulo 9 García Rivero, D. y Escacena Carrasco, J.L. (editores). Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.

O'BRIEN M. J.; LYMAN R.L.; COLLARD C.J.; SHENNAN S.J. (2008): Phylogenetics and the evolution of cultural diversity. *Cultural Transmission and Archaeology: Some Fundamental Issues*, O'Brien, M.J (ed). SAA Press, Washington D.C.

OCHMAN, H.; LAWRENCE, J.G.; GROISMAN E.A.(2000): Lateral gene transfer and the nature of bacterial innovation, *Nature* 18;405(6784):299-304.

RICHERSON, P. J.; BOYD, R. (2005): *Not by Genes Alone: How Culture Transformed Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.

ROSENWICH , U.L. KISTLER, H.C. (2000): Role of horizontal gene transfer on the evolution of fungi. *Annual Review of Phytopathology* 38: 325-363

SLOWINSKI, J. B.; CROTHER B.I. (1998): Is the PTP Test Useful? *Cladistics* 14, 297/302

SWOFFORD, D.L. (2002): *PAUP *: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland.

TËMKIN, I.; ELDREDGE, N. (2008): Phylogenetics and material cultural evolution, *Current Anthropology* Volume 48, (1) 146-153.

TERRELL, J. E. (1988). History as a family tree, history as a tangled bank. *Antiquity*(62): 642-657.

(2001). Introduction. *Archaeology, Language, and History: Essays on Culture and Ethnicity*. J. E. Terrell. Wesport, Bergin and Garvey: 1-10.

En: *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana.* , Capitulo 9 García Rivero, D. y Escacena Carrasco, J.L. (editores). Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.

VANPOOL, T.L.; PALMER, C.T.; VANPOOL C.S. (2008): Horned serpents, Tradition and the tapestry of culture. *Cultural Transmission and Archaeology: Some Fundamental Issues*, O'Brien, M.J (ed). SAA Press, Washington D.C.

WILEY E. O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS R.; FUNK, V.A. (1991): *The Compleat Cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures*. The University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence. 158 pp., Special publication No. 19.

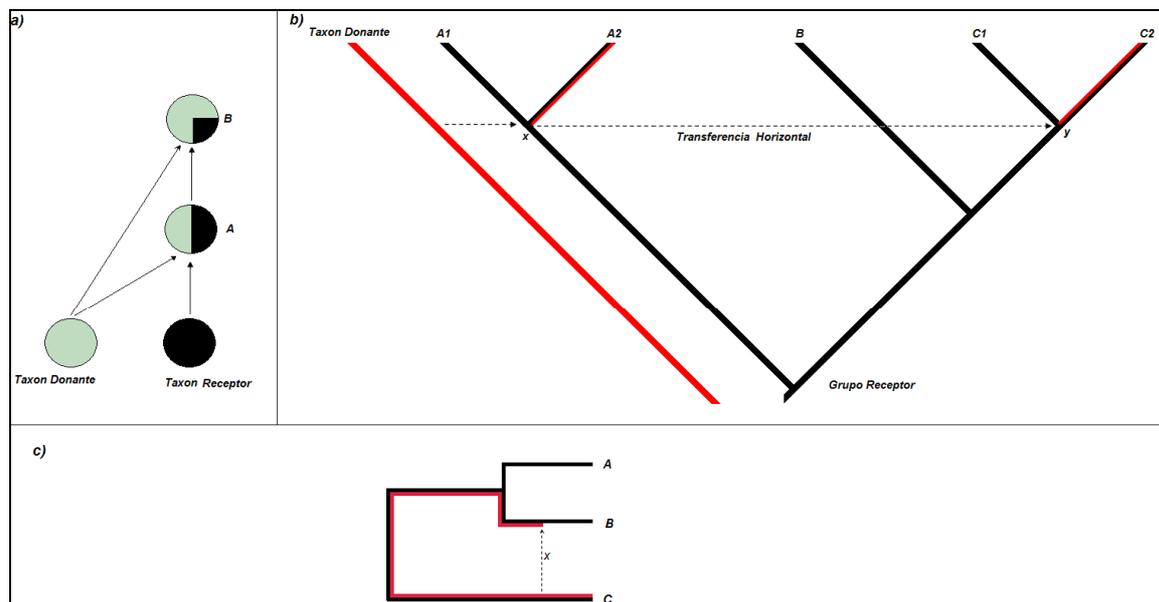


Figura 1 (a) Transferencia Horizontal Simple: Dos entidades (donante y receptor) de un mismo nivel taxonómico y filogenéticamente distantes intercambian información en un evento replicativo y producen taxa híbrida –taxa A y B- mezclando las relaciones genealógicas preexistentes. Para los fines ilustrativos la proporción de material intercambiado es del 50 y del 25 %. (b) Transferencia Horizontal Anidada: Una colección de taxa monofilética cambia su composición por la transferencia horizontal simple entre algunos de sus miembros y un taxón extragrupo. En el gráfico, dos eventos de THS desde el taxón donante en los nodos x e y originan al taxón A2 y al taxón C2, y una nueva topología con un nuevo clado (A1, A2) y con un clado más inclusivo (B(C1,C2)). (c) Discrepancias entre la filogenia de replicadores y la filogenia en el nivel del taxón por la transferencia horizontal. La transferencia del replicador x (un estado de carácter) al taxón B desde el taxón C hace que el árbol filogenético de x ubique a B y a C en el mismo grupo, mientras que el resto de los replicadores agruparía a A y B separados de C.

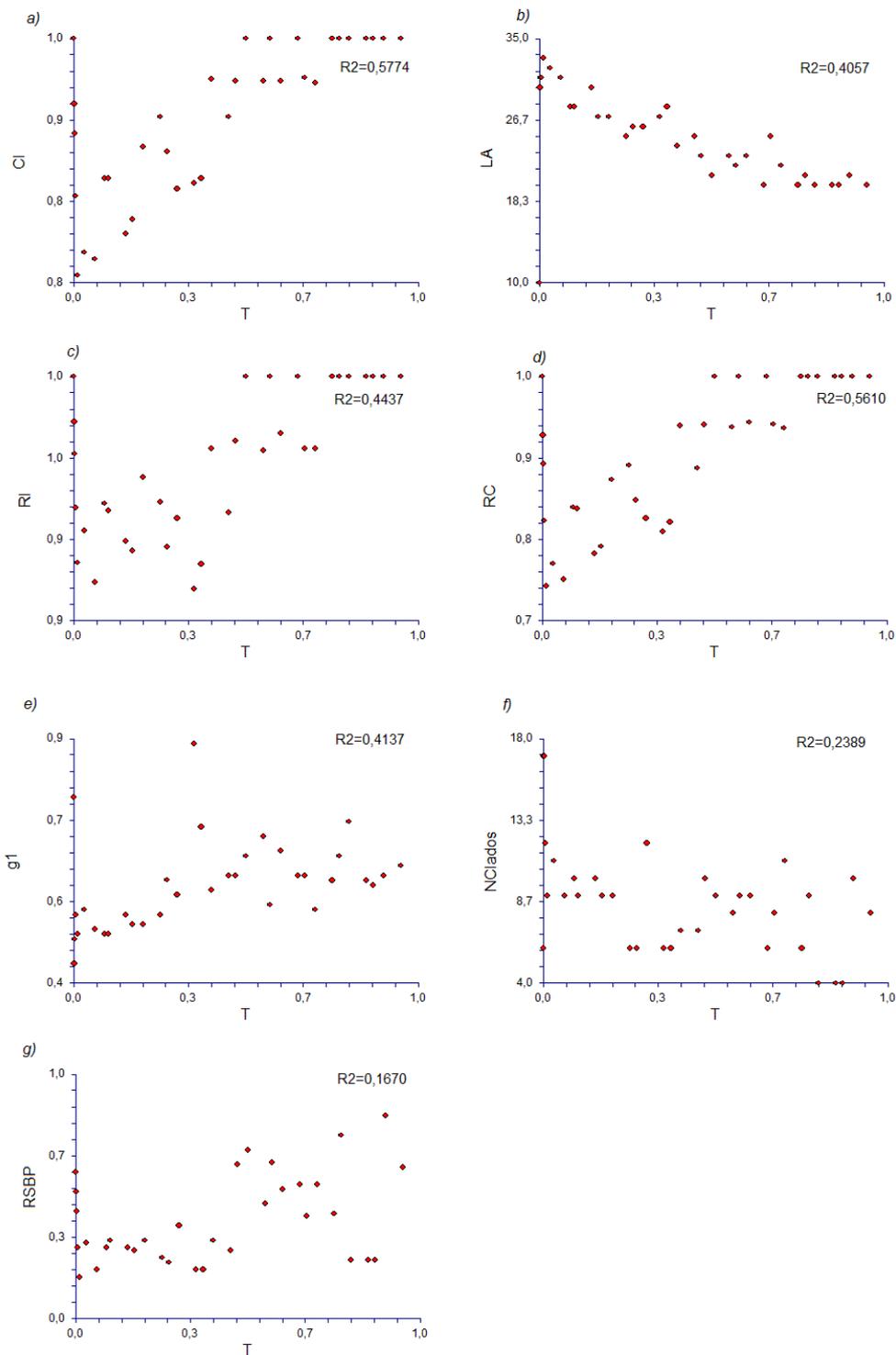


Figura 2: Distribuciones de los índices de bondad de ajuste y la tasa de transferencia horizontal, según el modelo THS.

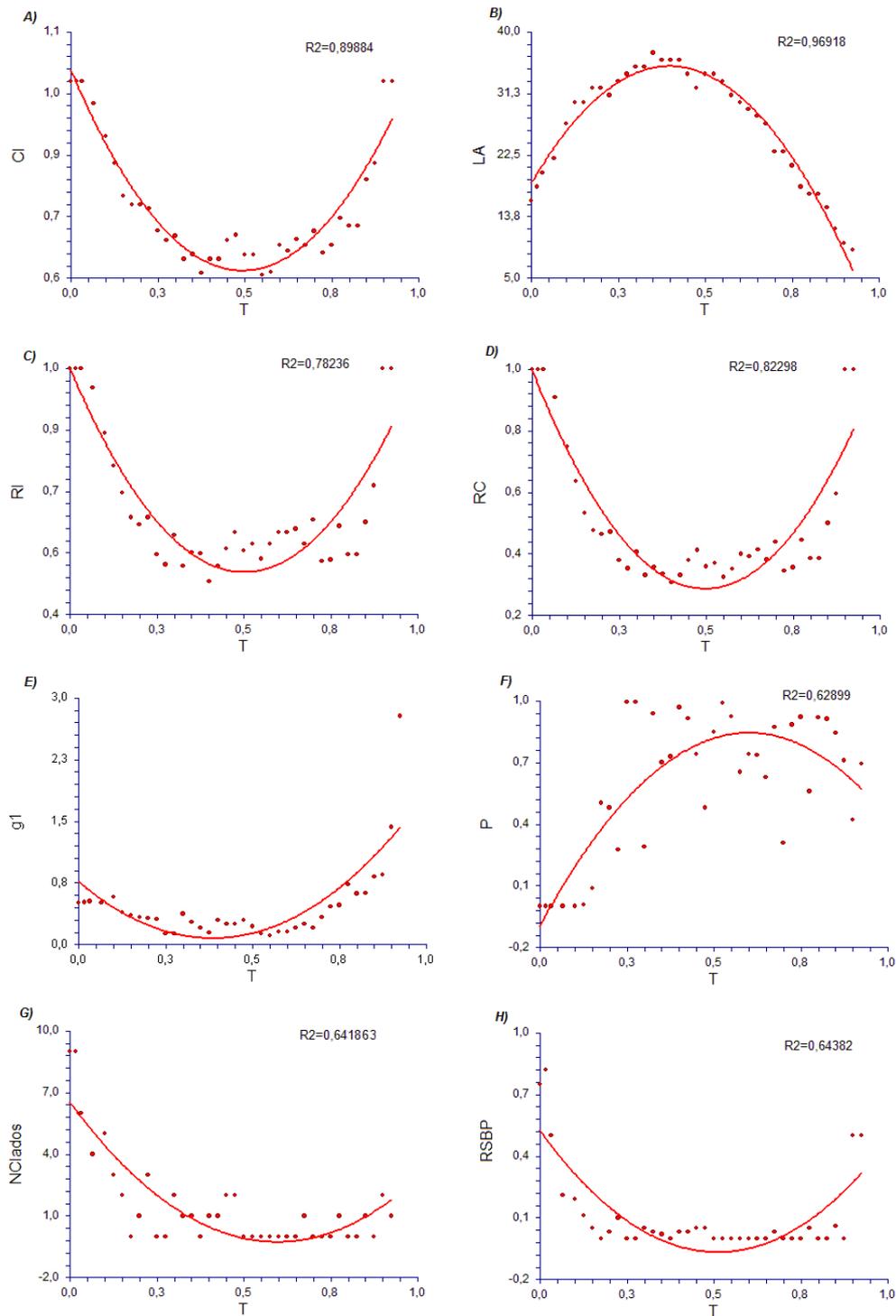


Figura 3: Distribuciones de los índices de bondad de ajuste y la tasa de transferencia horizontal, según el modelo THA.

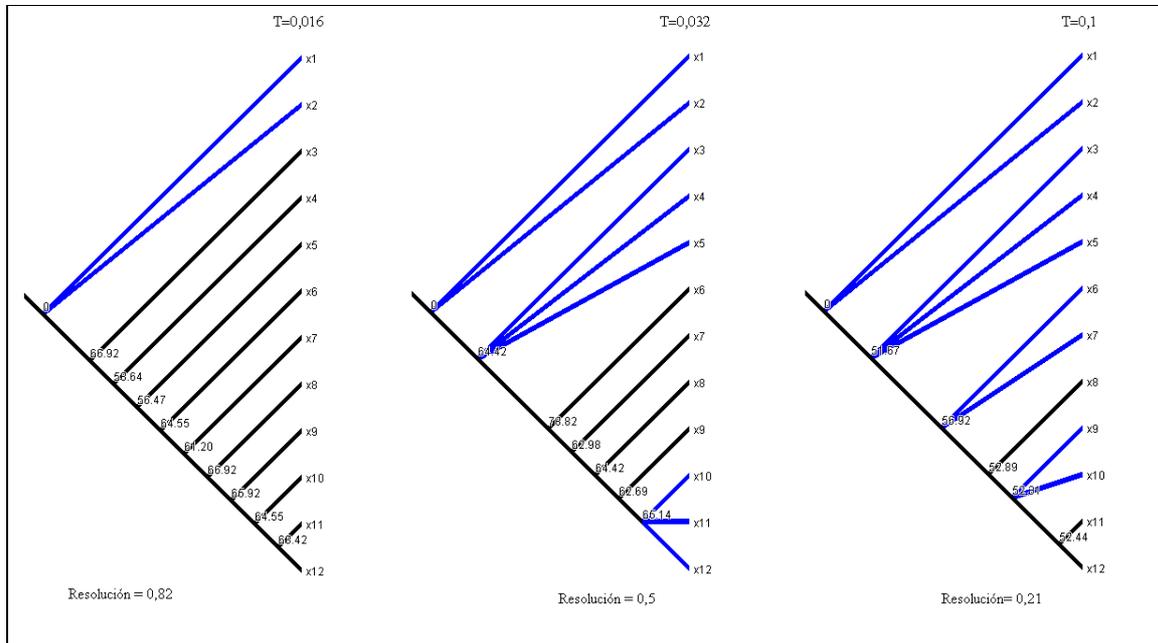


Figura 4: Efectos de la transferencia horizontal anidada sobre la topología y la resolución de los árboles de consenso bootstrap. Los tres árboles provienen de conjuntos con CI=1, RI= 1 y RC=1, (ver texto). A medida que aumenta la tasa de transferencia horizontal, aumentan las politomías y disminuye la resolución de las filogenias.

	Caracteres y estados de carácter			
Taxa	A	B	C	D
Receptor (x2)	2	2	3	2
Donante (x1)	1	2	3	1

Tabla 1: Matriz de composición de un taxón donante y un taxón receptor para la simulación de la transmisión horizontal simple

	Taxa, Caracteres y estados de carácter			
	(x1) ABCD	(x2) ABCD	(x3) ABCD	(x4) ABCD
Clado receptor	1111	1011	0111	1110
Donante (x5)	bbbb			

Tabla 2: Matriz de composición de un taxón donante (x5) y un clado receptor formado por x1,x2, x3 y x4, para la simulación de la transmisión horizontal anidada.

	Caracteres y estados de carácter				
Taxa	A	B	C	D	Tiempo
x2: Nuevo taxón después de mutación	1	3	3	1	t_2
x1	1	2	3	1	t_1

Tabla 3: El valor del estado de caracter B en al taxón x1 cambia por mutación del estado 2 al estado 3, creando al nuevo taxón x2.

Taxa	Caracteres y estados del carácter				Tiempo
	A	B	C	D	
x3:Nuevo taxón después de TH	2	2	3	1	<i>t₂</i>
Receptor (x2)	2	2	3	2	<i>t₁</i>
Donante (x1)	1	2	3	1	

Tabla 4: Matriz de THS: El valor del estado del carácter D en el taxón x2 cambia por TH desde el taxón x1, del estado 2 al estado 1, creando al nuevo taxón x2.

	Taxa, caracteres y estados del carácter				Tiempo
	(x1) abcd	(x2) abcd	(x3) abcd	(x4) abcd	
Composición del grupo después de mutación y HT	111b	101 2	011 2	1110	<i>t₅</i>
Composición del grupo después HT	111b	1011	011 2	1110	<i>t₄</i>
Composición del grupo después de la mutación	1111	1011	011 2	1110	<i>t₃</i>
Composición del grupo después de VT solamente	1111	1011	0111	1110	<i>t₂</i>
Clado receptor (x1,x2,x3,x4)	1111	1011	0111	1110	<i>t₁</i>
Taxón Donante (xd)	bbbb				

Tabla 5: Matriz de THA. Cuatro procesos posibles de evolución de taxa. Por simplicidad cada proceso se muestra consecutivamente a lo largo de tiempo. Los estados de carácter no marcados: Transmisión Vertical; en negrita: Mutaciones; en letras cursivas TH.

Parámetros de Simulación

Tiempo replicativo: 1000

Tasa de mutación: $\mu = 0,001$

Tasa de Transferencia Horizontal: $\tau = 0,0001 - 0,95$

Tasa de Transferencia Vertical: $1 - \tau$

Taxa Inicial

a) Transferencia Horizontal Simple

Taxón fundador donante: $x_d = (1111111111)$

Taxón fundador receptor: $x_r = (0000000000)$

b) Transferencia Horizontal Anidada

Taxón fundador donante: $x_r = (bbbbbbbbbb)$

Clado receptor: $(x_1, (x_2, (x_3, (x_4, (x_5, (x_6, (x_7, (x_8, (x_9, (x_{10}, (x_{11}, x_{12}))))))))))$;

donde:

$x_1: (1111111111); x_2: (1166161666);$

$x_3: (1266161666); x_4: (1276161666);$

$x_5: (1277161666); x_6: (1277162666);$

$x_7: (1277162667); x_8: (1377162667);$

$x_9: (1387162667); x_{10}: (1387163667);$

$x_{11}: (1387173667); x_{12}: (1387273667)$

Tabla 6: Condiciones iniciales y parámetros de simulación de taxa por transferencia horizontal simple y anidada.

T	CI	TL	HI	RI	RC	p	g1	Nclados	RBSP
0	1	10	0	1	1	0,001	0,78	6	0,6
0,001	0,9333	30	0,0667	0,9815	0,916	0,001	0,44	17	0,52
0,002	0,9032	31	0,0968	0,9684	0,8747	0,001	0,49	17	0,44
0,005	0,8387	31	0,1613	0,9462	0,7936	0,001	0,54	12	0,29
0,01	0,7576	33	0,2424	0,9238	0,6999	0,001	0,5	9	0,17
0,03	0,7813	32	0,2188	0,9369	0,732	0,001	0,55	11	0,31
0,06	0,7742	31	0,2258	0,9157	0,7089	0,001	0,51	9	0,2
0,09	0,8571	28	0,1429	0,9481	0,8126	0,001	0,5	10	0,29
0,1	0,8571	28	0,1429	0,9452	0,8102	0,001	0,5	9	0,32
0,15	0,8	30	0,2	0,9326	0,7461	0,001	0,54	10	0,29
0,17	0,8148	27	0,1852	0,9286	0,7566	0,001	0,52	9	0,28
0,2	0,8889	27	0,1111	0,9589	0,8524	0,001	0,52	9	0,32
0,25	0,92	25	0,08	0,9487	0,8728	0,001	0,54	6	0,25
0,27	0,8846	26	0,1154	0,9302	0,8229	0,001	0,611	6	0,23
0,3	0,8462	26	0,1538	0,942	0,7971	0,001	0,58	12	0,38
0,35	0,8519	27	0,1481	0,913	0,7778	0,001	0,89	6	0,2
0,37	0,8571	28	0,1429	0,9231	0,7912	0,001	0,72	6	0,2
0,4	0,9583	24	0,0417	0,9706	0,9301	0,001	0,59	7	0,32
0,45	0,92	25	0,08	0,9444	0,8689	0,001	0,62	7	0,28
0,47	0,9565	23	0,0435	0,9737	0,9314	0,001	0,62	10	0,63
0,5	1	21	0	1	1	0,001	0,66	9	0,69
0,55	0,9565	23	0,0435	0,9697	0,9275	0,001	0,7	8	0,47
0,57	1	22	0	1	1	0,001	0,56	9	0,64
0,6	0,9565	23	0,0435	0,9767	0,9343	0,001	0,67	9	0,53
0,65	1	20	0	1	1	0,001	0,62	6	0,55
0,67	0,96	25	0,04	0,9706	0,9318	0,001	0,62	8	0,42
0,7	0,9545	22	0,0455	0,9706	0,9265	0,001	0,55	11	0,55
0,75	1	20	0	1	1	0,001	0,61	6	0,43
0,77	1	21	0	1	1	0,001	0,66	9	0,75
0,8	1	20	0	1	1	0,001	0,73	4	0,24
0,85	1	20	0	1	1	0,001	0,61	4	0,24
0,87	1	20	0	1	1	0,001	0,6	4	0,24
0,9	1	21	0	1	1	0,001	0,62	10	0,83
0,95	1	20	0	1	1	0,001	0,64	8	0,62

Tabla 7: Señal filogenética y estimadores de la bondad de ajuste de los conjuntos obtenidos por THS, donde T es la tasa de transferencia horizontal.

τ	CI	LA	HI	RI	RC	P	g1	Nclados	RBSP
0	1	16	0	1	1	0,001	0,51	9	0,75
0,016	1	18	0	1	1	0,001	0,5143	9	0,82
0,032	1	20	0	1	1	0,001	0,5275	6	0,50
0,066	0,9545	22	0,0455	0,9524	0,9091	0,001	0,5094	4	0,21
0,1	0,8889	27	0,1111	0,8421	0,7485	0,001	0,5795	5	0,19
0,125	0,8333	30	0,1667	0,7619	0,6349	0,007	0,3926	3	0,11
0,15	0,7667	30	0,28	0,6957	0,5333	0,089	0,36	2	0,05
0,175	0,75	32	0,25	0,6364	0,4773	0,503	0,334	0	0,00
0,2	0,75	32	0,25	0,619	0,4643	0,48	0,3226	1	0,03
0,225	0,7419	31	0,2581	0,6364	0,4721	0,277	0,3129	3	0,10
0,25	0,697	33	0,303	0,5455	0,3802	0,993	0,136	0	0,00
0,275	0,6765	34	0,3235	0,5217	0,3529	0,995	0,137	0	0,00
0,3	0,6857	35	0,3143	0,5926	0,4063	0,289	0,375	2	0,05
0,325	0,6389	35	0,3611	0,5185	0,3313	0,938	0,27	1	0,03
0,35	0,6486	37	0,3514	0,5517	0,3579	0,7	0,2	1	0,02
0,375	0,611	36	0,3889	0,5484	0,3351	0,728	0,149	0	0,00
0,4	0,6389	36	0,3611	0,48	0,3067	0,968	0,3	1	0,03
0,425	0,6389	36	0,3714	0,5185	0,3313	0,913	0,25	1	0,03
0,45	0,6765	34	0,3235	0,56	0,3788	0,739	0,251	2	0,05
0,475	0,6875	32	0,3125	0,6	0,4125	0,48	0,294	2	0,05
0,5	0,6471	34	0,3529	0,5556	0,3595	0,85	0,22	0	0,00
0,525	0,6471	34	0,3529	0,5714	0,3697	0,989	0,129	0	0,00
0,55	0,6061	33	0,3939	0,5357	0,3247	0,922	0,11	0	0,00
0,575	0,6129	31	0,3871	0,5714	0,3502	0,653	0,158	0	0,00
0,6	0,6667	30	0,3333	0,6	0,4	0,74	0,16	0	0,00
0,625	0,6552	29	0,3448	0,6	0,3931	0,736	0,2023	0	0,00
0,65	0,6786	28	0,3214	0,6087	0,413	0,628	0,25	0	0,00
0,675	0,6667	27	0,3333	0,5714	0,381	0,87	0,207	1	0,03
0,7	0,6957	23	0,3043	0,6316	0,4394	0,308	0,33	0	0,00
0,725	0,6522	23	0,3478	0,5294	0,3453	0,883	0,46	0	0,00
0,75	0,6667	21	0,3333	0,5333	0,3556	0,921	0,48	0	0,00
0,775	0,7222	18	0,2778	0,6154	0,4444	0,56	0,73	1	0,05
0,8	0,7059	17	0,2941	0,5455	0,385	0,918	0,62	0	0,00
0,825	0,7059	17	0,2941	0,5455	0,385	0,912	0,6278	0	0,00
0,85	0,8	15	0,2	0,625	0,5	0,8444	0,83	1	0,06
0,875	0,8333	12	0,1667	0,7143	0,5952	0,71	0,85	0	0,00
0,9	1	10	0	1	1	0,42	1,43	2	0,50
0,925	1	9	0	1	1	0,694	2,78	1	0,50

Tabla 8: Señal filogenética y estimadores de la bondad de ajuste de los conjuntos obtenidos por THS, donde τ es la tasa de transferencia horizontal.