

Evolución y Filogenia de Arthropoda

Sección I: Conceptos y métodos en el estudio de la filogenia

TAXONOMÍA EVOLUTIVA

Ernst Mayr

Harvard University (Emeritus)
Cambridge, Massachusetts

Resumen

Se revisan los sistemas de clasificación biológica en atención a los criterios utilizados, comparándose el sistema de clasificación tradicional o darwiniano con el resultante de la llamada 'sistemática filogenética' o cladificación. Ambos sistemas utilizan criterios y tienen objetivos diferentes, siendo la cladificación incapaz de producir una clasificación tradicional por diversas causas enumeradas.

Palabras clave: Clasificación, Clasificación darwiniana, Cladificación, Filogenia.

Evolutionary Taxonomy

Abstract

The different systems of biological classification are reviewed attending to the criteria on which they are based. The traditional or Darwinian system is compared with that resulting of the so called phylogenetic systematics or cladification. Both systems use different criteria and have different objectives, although the cladification is unable to produce a traditional classification. The reasons of this failure are discussed.

Key words: Classification, Darwinian classification, Cladification, Phylogeny.

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad sobre la tierra, muchos millones de especies, es tan enorme que no sería posible estudiarla, si no fuese clasificada. Empeños para ordenar esta diversidad fueron hechos por los griegos (Theophrastus). Desde el siglo sexto hasta la época de Linnaeus el principal interés residía en las plantas medicinales y aquí la correcta clasificación era de la mayor importancia. La clasificación "descendente", empleada por Linnaeus, en la cual el grueso de especies no identificadas fue dividido a cada paso en grupos menores empleando división lógica (dicotomía), rápidamente permitía la identificación: Los animales son de sangre fría o sangre caliente; si son de sangre caliente entonces o tienen pelo o plumas, si tienen plumas entonces pueden volar o no (como el avestruz), etc. Este fue un método de identificación pero no de clasificación. Daba mucha importancia a los pequeños caracteres y, a menudo, conducían a grupos excesivamente antinaturales, como la colocación de las ballenas entre los peces.

En el periodo 1770-1830 fue reemplazada por una clasificación "ascendente". Ésta consiste en la construcción de clases de especies similares, en las cuales las clases son organizadas en una jerarquía según el grado de similitud que tiene con cada una de las otras. Esta organización es llamada clasificación. La definición de clasificación dada

por un diccionario es aproximadamente como sigue: Una clasificación es la ordenación sistemática de entidades en grupos o clases, según el grado de su similitud o relación entre ellas.

Este concepto de clasificación, basado en la similitud, es ampliamente usado en los asuntos humanos. Los libros de una biblioteca o bienes en una tienda o cualquier otra masa heterogénea de entidades son clasificados de acuerdo al principio de similitud. Aplicar este método universal a la biodiversidad, sin embargo, conduce a ciertas dificultades. Diferentes autores a menudo discrepan en qué es lo más similar. Y lo que es peor, algunos autores recurren confiadamente a unos pocos caracteres conspicuos. Como resultado, en los siguientes 150 años continuaron numerosos discusiones sobre cuál sería la mejor clasificación.

Ha sido ampliamente reconocido por filósofos observadores que la mera similitud no es siempre suficiente para una buena clasificación. Si una similitud o diferencia entre grupos o entidades es causada por una circunstancia particular, esta circunstancia causal debe también ser tomada en consideración en una clasificación. Darwin aplicó este principio a la clasificación de la biodiversidad. Cayó en la cuenta de que, en consonancia con la teoría del descendiente común, los

descendientes de un ancestro particular deberían tender a ser más semejantes entre ellos de lo que serían a especies no relacionadas. Si debido a una similitud superficial, una especie no relacionada es incluida en un taxón, un análisis detallado de los caracteres debería revelar que no desciende del ancestro común de las otras especies del taxón. Esa especie superficialmente similar es entonces eliminada del taxón. Este análisis es llamado análisis cladístico (véase más abajo).

Darwin presentó sus nuevas ideas sobre clasificación en el capítulo treinta (primera edición) del *Origen de las Especies*. Los taxónomos evolutivos desde entonces siempre han aceptado más o menos sus principios. Ellos son los mejores representantes del método de la clasificación Darwiniana.

CLASIFICACIÓN DARWINIANA

Esta clasificación emplea dos conjuntos de criterios en la clasificación de la biodiversidad, grado de diferencia y genealogía. Darwin enfatizó repetidamente, también en su correspondencia, que la genealogía sola no puede producir una buena clasificación. El aspecto crucial e importante de la clasificación darwiniana es que en el primer paso las clases de especies similares son determinadas ("clasificación") y en el segundo paso ("análisis cladista") son eliminadas de esos taxones todas las especies que no son claramente descendientes del ancestro común más cercano. Un taxón que consista exclusivamente de los descendientes del antepasado común más cercano es llamado un taxón monofilético. El vocablo proviene de Haeckel (1866) donde el término monofilético referido a un taxón, consiste en los descendientes del antepasado común más próximo.

—**Clasificación objetiva.** El propósito de cualquier clasificación es servir como un sistema de almacenamiento y recuperación de la información. Cada taxón es relativamente homogéneo y todas las especies incluidas comparten relativamente pocos atributos bien definidos: todos los mamíferos tienen una articulación mandibular de tipo mamífero, tienen sangre caliente, tienen pelo, y amamantan a sus crías con leche. Además, cada taxón darwiniano está adaptado a un nicho particular o a una zona adaptativa. Por lo tanto, casi invariablemente, los taxones de una clasificación darwiniana tienen un significado ecológico. Es particularmente útil la ordenación de los taxones en una pirámide jerárquica, especie, género, familia, orden, clase, filum. Cuanto más diferentes son dos especies, más alto es el taxon superior al que pertenecen conjuntamente. La mayor diferencia entre dos especies está en el taxón más elevado al cual pertenecen ambas. El gato y el perro pertenecen a diferentes familias, pero al mismo orden (Carnivora). El gato y la levadura pertenecen a diferentes reinos (Animalia vs. Fungi).

La clasificación darwiniana satisface perfectamente las funciones de una clasificación y es, por consiguiente, también usada cuando, por motivos especiales, se utilizan simultáneamente otros sistemas de ordenación.

CLADIFICACIÓN

En 1950 W. Hennig propuso un nuevo sistema para ordenar organismos. Éste estaba basado por completo en el patrón de ramificación del árbol de descendencia y fue llamado por él *sistemática filogenética*. Este término fue más bien desorientador porque las diferencias que surgen durante la divergencia de varios linajes son tanto parte de la filogenia como de su ramificación. El sistema de Hennig, consistente en una ordenación de las ramas, fue, por consiguiente, renombrado cladificación, y los taxónomos que lo practican son llamados cladistas.

—**Análisis cladístico.** Hennig (1966) hizo una contribución muy importante. Reconoció claramente que únicamente los caracteres derivados (apomorfos) pueden ser usado para determinar los patrones de bifurcación, caracteres no ancestrales (patriísticos, plesiomorfos)

—**El método de cladificación.** La cladificación no es un método de clasificación, no establece "clases de especies similares y/o relacionadas". Más bien, reconoce linajes filéticos, ramas de un árbol filético (clados o cladones). Un cladón consiste en la especie troncal que da lugar a la rama y en todos sus descendientes. Como resultado, por ejemplo, los mamíferos están combinados dentro de un cladón con sus ancestros reptilianos, los Therapsida y Pelycosauria. Para un cladista, tomar esos dos grupos aparte de los Reptilia hace a los Reptilia un grupo "parafilético". Por lo tanto, los Reptilia ya no son un taxón válido. En contraste, para un taxónomo darwiniano, pájaros y mamíferos son sólo especies que responden a los caracteres diagnósticos de pájaros y animales. Excepto que un taxón deba ser monofilético, sus descendientes no determinan su clasificación. La cladificación es muy útil cuando hay involucradas cuestiones de filogenia. Arroja luz sobre el tiempo de origen de determinados caracteres. Por ejemplo, muestra que la construcción de nidos no se originó con las aves, porque esto ya ocurre en otros taxones de la rama de los reptiles, los arqueosarios (dinosaurios, cocodrilos), de los cuales descienden. La cladificación permite inferencias sobre filogenia a partir de un análisis de los caracteres de formas vivas sin el uso de material fósil.

En años recientes numerosos cladistas han sugerido que el establecimiento de una cladificación (un cladograma) debería hacer la clasificación darwiniana superflua. Esto, no obstante, no es el caso. Como ya hemos descrito anteriormente, las virtudes del sistema darwiniano para la obtención de información y su importancia en ecología hace su preservación indispensable.

—**Incompatibilidades entre clasificaciones y clasificaciones tradicionales.** En vista de los evidentes méritos de la cladificación, la cuestión que se plantea a menudo es por qué tantos taxónomos todavía usan el sistema de clasificación darwiniano como su sistema preferido de ordenación. La razón principal es que los dos sistemas tienen objetivos completamente distintos y la cladificación es incapaz de producir una clasificación como se ha entendido tradicionalmente. Entre las numerosas incompatibilidades de los dos sistemas se pueden listar las siguientes:

1. El método de combinar todos los descendientes de una especie troncal en un cladón simple produce una gran heterogeneidad. Por ejemplo, la especie troncal sinápsida da lugar a los pelicosaurios, terápsidos y mamíferos, un cladón muy heterogéneo. Por el contrario, los taxones en una clasificación son relativamente homogéneos, una propiedad que es muy importante para la obtención de información.
2. La cladificación sólo usa caracteres derivados. Esto es ciertamente una necesidad en el análisis cladístico, pero en una clasificación se deben usar la totalidad de los caracteres, tanto los derivados como los ancestrales. Por supuesto, los caracteres ancestrales son a menudo los caracteres más diagnósticos de un taxón.
3. Los cladistas tienden a asumir que los caracteres se originan de forma única, por lo tanto, un estudio de la

distribución de los caracteres recientemente derivados permite la reconstrucción de cladogramas únicos. Esta asunción pasa por alto la frecuencia de la paralelofilia. Paralelofilia es el origen independiente del mismo carácter en dos linajes filéticos relacionados debido a la posesión de un genotipo ancestral similar. La paralelofilia es una de las mayores causas de la frecuencia de la homoplasia.

4. Los caracteres autapomórficos, esto es caracteres que se desarrollan solamente en uno o dos grupos hermanos, son ampliamente descuidados en la cladificación. Esto previene el dar la importancia correcta a la diferencia entre grupos hermanos. Un grupo hermano a menudo requiere una categoría taxonómica mucho más alta que el otro.
5. La especie troncal, que da lugar a un nuevo cladón, habitualmente tiene solamente una (o muy pocas) de las características derivadas (sinapomorfias) que posteriormente caracterizan al cladón. Otras son gradualmente acumuladas durante su evolución posterior. Aunque la especie troncal pertenezca al cladón, puede carecer de muchos de los caracteres que posteriormente serán diagnósticos para este cladón.

El abandono de la consideración de los caracteres ancestrales lleva a una sobreestimación del(los) primer(os) carácter(es) derivado(s) de la especie troncal. Esto es lo que conduce a las cladificaciones artificiales como la combinación de pelicosaurios, terápsidos y mamíferos en un cladón único.

6. Desde el momento en que el grado de diferencia, en principio, es ignorado del mismo modo que el uso de caracteres ancestrales, la cladificación no tiene un método adecuado para la clasificación de los cladones. Los dos criterios de Hennig, edad geológica y rango equivalente de los grupos hermanos han sido probados impracticables y los cladistas, para conseguir algún tipo de clasificación, han desarrollado un nuevo método que hace uso del grado de diferencia, una aproximación expresamente rechazada por Hennig. Este método, llamado secuencia, es vulnerable a varias dificultades.

Debido a sus dificultades con la clasificación, los cladistas no pueden construir una jerarquía de cladones que pueda reflejar el grado de diferencia entre los taxones del alto nivel. Esta es una grave debilidad, ya que una ordenación jerárquica es la propiedad más importante de cualquier clasificación eficiente.

7. Las divisiones tempranas de un cladón altamente derivado son usualmente miembros de un taxón bien establecido en una clasificación darwiniana. Los dinosaurios, por ejemplo, son parte de los Reptilia en esa clasificación. En una cladificación, los dinosaurios, que forman con las aves y los cocodrilos el cladón Archosauria, son eliminados de los Reptilia, el cual consecuentemente se convierte en "parafilético" por lo que deja de ser un taxón válido. Todos los taxones fósiles que han dado lugar a un taxón

derivado (descendiente) se transforman en parafiléticos en una cladificación y deben ser divididos y renombrados. La adopción del principio de la parafilía produce la destrucción de la mayoría de los taxones tradicionales, particularmente de los taxones fósiles. La cladificación, pues, está en conflicto con el objetivo más alto de la clasificación, la estabilidad. Análogamente, otras cladificaciones están en conflicto con la estabilidad.

8. Igualmente antagónico a la estabilidad es el hábito de los cladistas de dar a los términos tradicionales un significado completamente nuevo. Por ejemplo, la filogenia fue introducida por Haeckel, referido a sus dos componentes, cladogénesis y anagénesis. Pero Hennig lo restringió al primero. Igualmente, el término "monofilético" durante 100 años se refirió al taxón que deriva del ancestro común más cercano. Para Hennig, el término describe el modo de descendencia de una rama.

Otro punto débil del método de la cladificación ha sido apuntado en la literatura reciente (Cronquist 1987, Brummitt 1997, Hedberg 1997). Es por esta razón que la clasificación darwiniana continua siendo tan ampliamente adoptada. Está más capacitada para representar y clasificar la diversidad orgánica que la cladificación, la cual se restringe a sí misma al estudio de los patrones de bifurcación.

OTROS SISTEMAS DE ORDENACIÓN DE ESPECIES

Se han propuesto varios métodos taxonómicos que no son específicamente evolutivos.

A. Clasificaciones de propósito especial. Están usualmente basadas en una pequeña característica, como plantas diploides vs. Poliploides, o la tradicional ordenación de plantas bajo el encabezado árboles, arbustos, y hierbas. Estas clasificaciones especiales no son evolutivas; también tienen un bajo contenido en información que impide su uso en generalizaciones amplias.

B. Fenética. Es un sistema de clasificación basado completamente en el grado de similitud (o diferencia). Algunos taxónomos piensan que tomando suficientes caracteres, preferiblemente más de un centenar, uno se asegura la obtención de los taxones que son claramente los descendientes del ancestro común más cercano. Pero este método nunca fue popular, no solamente porque era muy laborioso, sino también porque usualmente era imposible encontrar tantas diferencias reales. También encuentra grandes dificultades debido a la homoplasia, la evolución en mosaico, y la ausencia de criterio para la ponderación de los caracteres (Mayr y Ashlock 1991: 195-205). No obstante, la clasificación de Sibley y Ahlquist (1983) basada en las diferencias de ADN de los taxones es esencialmente un método fenético.

BIBLIOGRAFÍA

- BRUMMITT, R. K., 1997. Taxonomy versus cladonomy, a fundamental controversy in biological systematics. *Taxon*, 46: 723-724.
- CRONQUIST, A., 1987. A botanical critique of cladism. *Bot. Rev.*, 53:1-52.
- DARWIN, C., 1859. *On the Origin of Species*. John Murray, London.
- HAECKEL, E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Georg Reiner. Berlin.
- HEDBERG, O., 1995. Cladistics in taxonomic botany - master or servant? *Taxon*, 44: 3-11.
- HENNIG, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- MAYR, E. & ASHLOCK, P.D., 1971. *Principles of Systematic Zoology*. 2nd ed. McGraw Hill. New York.
- SIBLEY, C. G. & AHLQUIST, J. E., 1983. The phylogeny and classification of birds based on the data of DNA-DNA hybridization. *Current Ornithology*, 1: 245-292.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

EVOLUTIONARY TAXONOMY

Ernst Mayr

Introduction

The biodiversity on earth, many millions of species, is so enormous that it would not be possible to study it, if it were not classified. Endeavors at ordering the diversity were already made by the Greeks (Theophrastus). From the sixteenth century to the time of Linnaeus the main interest was in medicinal plants and here correct identification was of the utmost importance. The "downward" classification, employed by Linnaeus, in which the mass of unidentified species was divided at every step into smaller groups by employing divisional logic (dichotomy), rather quickly led to identification: Animals are either cold-blooded; if war-blooded they have either hair or feathers, if they have feathers they can either fly or not (like the ostrich), etc. This was a method of identification but not of classification. It placed far too much weight on single characters and often led to very unnatural groupings, like placing the whales among the fishes.

In the period from ca. 1770-1780 it was replaced by "upward" classification. This consists of the construction of classes of similar species in which the classes are arranged in a hierarchy by the degree of their similarity to each other. Such an arrangement is called classification. The definition of classification given by a dictionary is approximately as follows: A classification is the systematic arrangement of entities into groups or classes, according to the degree of their similarity or relationship.

This concept of classification, based on similarity, is widely used in human affairs. Books in a library or goods in a store or any other heterogeneous mass of entities are classified according to the principle of similarity. To apply this universal method to biodiversity, however, ran into difficulties. Different authors often disagreed on what is most similar. What was worse, some authors fell back on relying on a few conspicuous characters. As a result, for the next 150 years there continued much argument as to what would be the best classification.

It had long been recognized by perceptive philosophers that similarity alone is not always sufficient for a good classification. If similarity or difference among groups of entities is caused by a particular factor, this causal factor must also be taken into consideration in a classification. Darwin applied this principle to the classification of biodiversity. He realized that, according to the theory of common descent, the descendants of a particular ancestor would tend to be more similar to each other than they would be to unrelated species. More importantly, if owing to superficial similarity, an unrelated species is included in a taxon, a detailed character analysis would reveal that it had not descended from the common ancestor of the other species of the taxon. Such a superficially similar species is then removed from the taxon. Such an analysis is referred to as cladistic analysis (see below).

Darwin presented his new ideas on classification in chapter thirteen (first ed.) of the *Origin of Species*. Evolutionary taxonomists ever since have more or less adopted his principles. They are best designated as the method of Darwinian classification.

Darwinian classification

Such a classification employs two sets of criteria in the classification of biodiversity, degree of difference and genealogy. Darwin emphasized repeatedly, also in his correspondence, that genealogy alone cannot produce a good classification. The crucially important aspect of a Darwinian classification is that in the first step the classes of similar species are determined ("classification") and that in the second step ("cladistic analysis") all species are removed from these taxa that are not clearly descendants of the nearest common ancestor. A taxon which consists exclusively of the descendants of the nearest common ancestor is called a monophyletic taxon. From Haeckel (1866) on the term monophyletic referred to a taxon, as consisting of the descendants of the nearest common ancestor.

—**Objective of classification.** The purpose of any classification is to serve as an information storage and retrieval system. Every taxon is relatively homogeneous and all included species share relatively few well defined attributes: all mammals have a mammalian jaw articulation, are warm blooded, are hairy, and suckle their young with milk. Furthermore, almost any Darwinian taxon is adapted for a particular niche or adaptive zone. Hence, almost invariably, the taxa of a Darwinian classification have an ecological significance. Particularly helpful is the arrangement of the taxa in a hierarchical pyramid, species, genus, family, order, class, phylum. The more different two species are, the higher (higher) taxon to which they belong. Cat and dog belong to different families, but to the same order (Carnivora) Cat and yeast belong to different kingdoms (Animalia vs. Fungi)

The Darwinian classification is ideally suited to fulfill the functions of a classification and is, therefore, also used when, for special purposes, other ordering systems are used simultaneously.

Cladification

In 1950 W. Hennig proposed a new ordering system for organisms. It was based entirely on the branching pattern of the tree of descent and was called by him *phylogenetic systematics*. This term was rather misleading because the differences arising during the divergence of the various lineages are as much part of phylogeny as their branching. Hennig's system, consisting of an ordering of the branches, was therefore renamed cladification, and taxonomists practicing it are called cladists.

—**Cladistic analysis.** Hennig (1966) made one very important contribution. He clearly recognized that only derived (apomorph) characters can be used to determine branching pattern, not ancestral (patriotic, plesiomorph) characters. Even followers of Darwinian classification use, therefore, cladistic analysis in order to determine whether or not a taxon delimited by them is monophyletic. There have been earlier authors who appreciated the importance of this principle, but Hennig was the first to articulate it clearly. It is a legitimate method for the weighting of characters. The use of cladistic analysis does not make a classification cladistic.

—**The method of cladification.** Cladification is not a method of classification, it does not establish "classes of similar and/or related species." Rather, it recognizes phyletic lineages, branches of the phyletic tree (clades or cladons). A cladon consists of the stem species that gave rise to the branch and all of its descendants. As a result, for instance, the mammals are combined into a cladon with their reptilian ancestors, the Therapsida and Pelycosauria. Taking these two groups out of the Reptilia then are no longer a valid taxon. By contrast, for a Darwinian taxonomist, birds and mammals are only the species that answer to the diagnostic characters of birds and mammals. Except that a taxon must be monophyletic, its descent does not determine its classification. Cladification is most helpful whenever questions of phylogeny are involved. It sheds light on the time of origin of particular characters. For instance, it shows that nest building did not originate with the birds, because it occurs already in other taxa of the branch of reptiles, the archosaurs (dinosaurs, crocodiles), from which birds are descended. Cladification permits inferences on phylogeny from an analysis of the characters of living forms without the use of fossil material.

In recent years numerous cladists have suggested that the establishment of a cladification (a cladogram) would make the Darwinian classification superfluous. This is however, not the case. As was already described above, the virtues of the Darwi-

nian system for information retrieval and its importance in ecology make its preservation indispensable.

—**Incompatibilities between cladifications and traditional classifications.** In view of the evident merits of the method of cladification, the question is often raised why so many taxonomists still use the Darwinian classification as their preferred ordering system. The main reason is that the two systems have entirely different objectives and cladification is unable to produce a classification as traditionally understood. Furthermore, it is impossible to convert a cladogram into a Darwinian classification. Among the numerous incompatibilities between the two systems the following may be listed.

1. The method of combining all descendants of a stem species into a single cladon results in a great heterogeneity. For instance, the synapsid stem species gave rise to the pelycosaurs, therapsids, and mammals, a highly heterogeneous cladon. By contrast, the taxa in a classification are relatively homogeneous, a property which is very important for information retrieval.
2. Cladification only uses derived characters. This is indeed a necessity in cladistic analysis, but in a classification one must use the totality of all characters, derived as well as ancestral ones. Indeed, its ancestral characters are often the most diagnostic characters of a taxon.
3. Cladists tend to assume that characters originate uniquely, hence a study of the distribution of newly derived characters permits the construction of unequivocal cladograms. This assumption overlooks the frequency of parallelphyly. Parallelphyly is the independent origin of the same character in two related phyletic lineages owing to their possession of a similar ancestral genotype. Parallelphyly is one of the major causes for the frequency of homoplasy.
4. Autapomorphic characters, that is characters that evolved in only one of two sister groups, are largely neglected in cladification. This prevents giving proper weight to the differences between sister groups. One sister group often deserves a much higher categorical rank than the other.
5. The stem species, which gives rise to a new cladon, usually has only one (or very few) of the derived features (synapomorphies) which later characterize the cladon. Others are gradually accumulated during its further evolution. Even though the stem species belongs to the cladon, it may lack most of the characters which later become diagnostic for this cladon.
The neglected of a consideration of the ancestral characters leads to an overvaluation of the first derived (apomorph) character(s) of the stem species. It is this which leads to such unnatural cladifications as the combination of pelycosaurs, therapsids, and mammals in a single cladon.
6. Since degree of difference is, in principle, ignored and likewise the use of ancestral characters, cladification has no adequate method for the ranking of cladons. Both of Hennig's criteria, geological age and equal ranking of sister groups, have proven unworkable and cladists, to achieve some sort of ranking, developed a new method that makes use of degree of difference, an approach expressly rejected by Hennig. This method, called sequencing, is vulnerable to various difficulties.

Owing to their difficulties with ranking, cladists cannot construct a hierarchy of cladons that would reflect the degree of difference among higher taxa. This is a grave weakness, since a hierarchical arrangement is the most important property of any efficient classification.

7. The earlier portions of a highly derived cladon are usually members of a well established taxon in a Darwinian classification. The dinosaurs, for instance, are part of the Reptilia in such a classification. In a cladification the dinosaurs forming with birds and crocodilians the Archosauria cladon are removed from the Reptilia, which thereby become "paraphyletic" and are no longer a valid taxon. All those fossil taxa that gave given rise to a derived (descendant) taxon become paraphyletic in a cladification and must be broken up and renamed. The adoption of the principle of paraphyly thus results in the destruction of the majority of traditional taxa, particularly of fossil taxa. Cladification thus is in conflict with the highest objective of classification, stability. Other provisions of cladification likewise are in conflict with stability.
8. Equally inimical to stability is the custom of cladists to give traditional terms an entirely new meaning. For instance, phylogeny when introduced by Haeckel referred to both of its components, cladogenesis and anagenesis. But Hennig restricted it to the former. Likewise, the term, "monophyletic" referred for 100 years to a taxon that was derived from the nearest common ancestor. For Hennig, the term describes the mode of descent of a branch.

Other weaknesses of the methods of cladification have been pointed out in the recent literature (Cronquist 1987, Brummit 1997, Hedberg 1997). It is for this reason that the Darwinian classification continues to be so widely adopted. It is better able to represent and classify organic diversity than cladification, which restricts itself to the study of branching patterns.

Other systems of ordering species

A number of taxonomic methods have been proposed that are not specifically evolutionary.

A. Special purpose classifications. These are usually based on a single characteristic, like diploid vs. polyploid plants, or the traditional arrangement of plants under the headings trees, shrubs, herbs and grasses. Such special classifications are not evolutionary; also they have such a low information content that they cannot be used for broader generalizations.

B. Phenetics. A system of classification based entirely on degree of similarity (or difference). Some taxonomists thought that by taking enough characters, preferably more than one hundred, one was sure to come up with taxa that were clearly the descendants of the nearest common ancestor. But this method never became popular, not only because it was very laborious, but also because it was usually impossible to find so many reliable differences. Also it encounters great difficulties owing to homoplasy, mosaic evolution, and the absence of criteria for character weighting (Mayr and Ashlock 1991: 195-205). However, Sibley and Ahlquist's (1983) classification of birds based on the DNA difference of the taxa is essentially a phenetic method.