

MITOS EN SISTEMÁTICA Y PRINCIPIOS DE NOMENCLATURA ZOOLÓGICA

Nikita J. Kluge

San Petersburg State University,
Russia

Resumen

Se efectúan una serie de reflexiones sobre los mitos en Sistemática utilizando como ejemplo el caso de la 'polifilia' de Hexapoda y se señalan las autapomorfías de Hexapoda.

Seguidamente se comentan las razones de la mitogénesis en Sistemática y de la existencia de diferentes tipos de nomenclatura: de rangos, volumétrica y jerárquica, proponiéndose un conjunto de reglas nomenclaturales alternativas a las establecidas en el CINZ.

Palabras clave: Sistemática, Hexapoda, Nomenclatura Zoológica, Nomenclatura de rangos, Nomenclatura volumétrica, Nomenclatura jerárquica, Mitos, CINZ.

Myths in Systematics and Principles of Zoological Nomenclature

Abstract

A series of considerations are made about myths in Systematics, using as example the case of supposed polyphyly of Hexapoda and being indicated autapomorphies of that taxon. Also are commented the reasons of the mythogenesis in Systematics and the existence of different nomenclature types: ranks, volumetric and hierachic, setting out an assembly of new alternative nomenclature rules to the established ones in the ICZN.

Key words: Systematics, Hexapoda, Zoological nomenclature, Ranking nomenclature, Volumetric nomenclature, Hierachic nomenclature, Myths, ICZN.

INTRODUCCIÓN

Este artículo está basado en un trabajo del primer volumen del libro "Sistemática moderna de los insectos" (en ruso) que está en preparación para su publicación (Kluge, en prensa). Para ilustrar los detalles de estructura mencionados en el artículo, se usan figuras seleccionadas tomadas de este libro en el mismo orden que mantienen en él (Figs. 1-10).

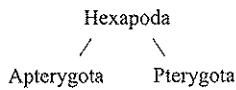
Los mitos en ciencia son semejantes a los errores, los cuales están basados no en interpretaciones incorrectas de objetos observados sino en interpretaciones incorrectas de los textos. En contraste a las teorías e hipótesis científicas, los mitos no están hechos por nadie: la gente los lee en la bibliografía y les da crédito o duda. La razón de que determinada afirmación (mito), que no ha sido nunca escrito por algún autor, parece ser leída por el lector, es una imperfección de la nomenclatura existente. Aquí, como ejemplo, analizaremos uno de tales mitos - un mito sobre la polifilia de Hexapoda (Kluge, 1996).

EL MITO SOBRE LA POLIFILIA DE HEXAPODA

Sería más exacto decir, que el tema de este mito no es la afirmación de que Hexapoda es un grupo polifilético, sino una afirmación de que existe una teoría sobre la polifilia de Hexapoda.

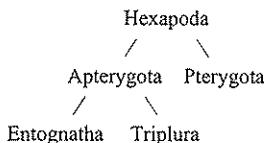
La fuente de este mito es el cambio del sistema interno de Hexapoda, que está basado en el conocimiento sobre la filogenia interna de este grupo. Durante largo tiempo se usó

una clasificación de acuerdo con la cual el taxón Hexapoda Blainville, 1816 [en este volumen corresponde a los Insecta *sensu* Leach, 1815, non Linnaeus, 1758, *et al.*] fue dividido en dos taxones subordinados del mismo rango - (1) Apterygota Lang, 1889 (sinónimos volumétricos: Thysanura Latreille, 1796; Nematoura Dumeril, 1806; Apterygogenea Brauer, 1885; Apteroata Haeckel, 1896; Aptilotata Lameere, 1935) y (2) Pterygota Lang, 1889 (sinónimos volumétricos: Pterygogenea Brauer, 1885; Eupleomerentoma Krausse et Wolff, 1919; Pterentoma Chen, 1958) (para la explicación del término "sinónimo volumétrico", véase más abajo):

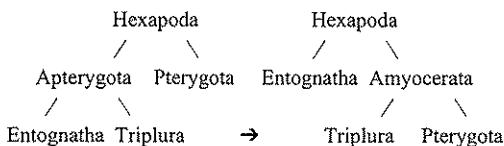


Muchos autores han considerado Apterygota como un taxón ancestral para Pterygota (de hecho, fue considerado parafilético, aunque este término fue introducido más tarde por Hennig); no obstante durante largo tiempo no estuvo claro que grupo dentro de Apterygota es el más cercano (ancestral o hermano) a Pterygota. El examen de la estructura de la cabeza muestra que los taxones apterigotos Diplura y Collembola (y también Protura, que fue descubierto más tarde) tienen una sinapomorfía - la estructura uniforme y única para todos los taxones (no encontrado en otros artrópodos) de las bolsas gnatales y el esqueleto que soporta estas bolsas - fulcrum (Figs. 7-8) (Nasonov, 1887; Tuxen, 1959; y otros). Sobre esta base los Apterygota fueron divididos en dos taxones del

mismo rango: (1) Entognatha Stummer-Traunfels, 1891 (sinónimo volumétrico: Entognathata Boudreaux, 1979) (este taxon estaba inicialmente unido a Diplura y Collembola y después también a Protura) y (2) Triplura Ewing, 1942 (sinónimos volumétricos: Ectotropha o Ectotrophi Grassi, 1888; Ectognatha Stummer-Traunfels, 1891; Euthysanura Schepotieff, 1909; Thysanuradelphia Crampton, 1916; Phanerognatha Krausse et Wolff, 1919; Panthysanura Crampton, 1928; Apterentoma Chen, 1958; Thysanurata Bey-Bienko, 1962; en su volumen también correspondiendo a Thysanura *sensu* Lameere, 1895, no Latreille, 1796) (este taxon une los insectos hexápodos apterigotos no-entognatos - Zygentoma Börner, 1904 y Microcoryphia Verhoeff, 1904).



Más tarde se encontró una sinapomorfía de Triplura y Pterygota - la ausencia de músculos en todos los segmentos de las antenas exceptuando el primero (Miss, 1938). Sobre la base de esta apomorfía, se sugirió otra clasificación, donde el taxon Hexapoda se dividió en dos taxones holofiléticos subordinados - (1) Entognatha Stummer-Traunfels, 1891 y (2) Amyocerata Remington, 1955 (sinónimo volumétrico: Ectognathata Boudreaux, 1970; en su volumen también se corresponde a Ectognatha *sensu* Hennig, 1953, non Stummer-Traunfels, 1891). Así, el siguiente cambio de la clasificación tiene lugar:



El origen del mito de la polifilia de los hexápidos no es esta clasificación en sí misma, sino los nombres de los taxones usados, desde el momento en que son nombres, siendo elementos artificiales de un sistema, son capaces de derivar en mitos. La lógica de la ocurrencia de este mito es la siguiente. Habiendo aceptado la división de Hexapoda en Entognatha y Amyocerata, algunos entomólogos intentan usar el nombre "Insecta" para alguno de los taxones.

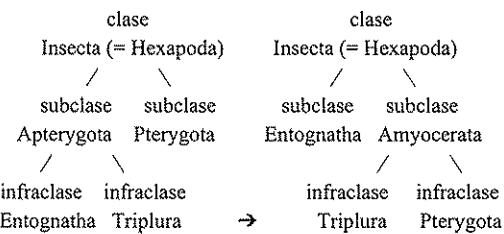
El nombre "Insecta", como aparece, nunca tiene un sentido inequívoco. Es la traducción en lenguaje latino del nombre Entoma usado por Aristóteles. Aristóteles situó en sus Entoma varios artrópodos terrestres, pero no a los cangrejos, que fueron situados por él en los Malacostraca. Tal uso del nombre Entoma ha permanecido como convencional hasta ahora: Ahora la palabra "entomología" significa una ciencia sobre insectos, arácnidos y miriápodos, pero no sobre crustáceos. Linnaeus en la 10^a edición de su "Sistema Natura" (que es el punto de inicio de la moderna nomenclatura zoológica), contrariamente a las tradiciones, no aceptó la independencia de la clase de los crustáceos, y ha incluido todos los crustáceos en el orden Aptera de su clase Insecta (Linnaeus, 1758). En tal sentido su clase Insecta ha parecido corresponder con el taxon, el cual recientemente ha sido aceptado bajo el nombre Arthropoda Siebold et Stannius, 1848 (mientras la clase Entoma o Insecta en el sentido convencional no corresponde a nada en la sistemática moderna). Aunque más tarde (Fabricius, 1792-1798; Latreille, 1796; y otros) el taxon Insecta fue aceptado algunas veces en el mismo volumen, como por Linnaeus, este nombre fue usado también con su significado convencional, es decir, sin la inclusión de los

cangrejos (Latreille, 1806-1809). Más tarde, para dar una diagnosis, diferencia a los Insecta, apareció como necesario revisar el volumen de este taxon muchas veces para hacerlo natural. Lamarck situó en los Insecta sólo los insectos alados; el significado dado por otros autores, incluyendo algunos modernos, la palabra "Insecta" se refiere a taxones de diferentes volúmenes, intermedios entre Insecta *sensu* Linnaeus e Insecta *sensu* Lamarck:

Insecta: Linnaeus, 1758 = Arthropoda Siebold y Stannius, 1848;
 Insecta: Lamarck, 1801 = Pterodicera Latreille, 1802;
 Insecta: Latreille, 1806 = Tracheata Haeckel, 1866;
 Insecta: Leach, 1815 = Hexapoda Blainville, 1816;
 Insecta: Cuvier, 1817 = Atelocerata Heymons, 1901;
 Insecta: Packard, 1883 = Dimalata Sharov, 1966;
 Insecta: Kingsley, 1894 = Opisthogoneata Pocock, 1893;
 Insecta: Handschin, 1958 = Amyocerata Remington, 1955;
 Insecta: Chen, 1962 = Pleomerentoma Krausse et Wolff, 1919.

Hay una tradición de usar el nombre "Insecta" como un nombre de rango no-tipificado (para la explicación de este término véase más abajo), y atribuir este nombre a ese taxon, el cual en la clasificación dada tiene un rango de clase. El mismo principio de preservación del nombre para un rango determinado, pero no para un determinado grupo de animales, es obligatorio para taxones de familias y géneros (véase más abajo). Para usar el nombre "Insecta" para la nueva clasificación, de conformidad con esta tradición, es necesario saber cuáles de los taxones tienen aquí el rango de clase.

En el momento de la creación de la nueva clasificación, el rango de clase (juntamente con él, el nombre "Insecta") se usó más a menudo que cualquier otro para el taxon Hexapoda. En la antigua clasificación, donde la clase Hexapoda (= Insecta) fue dividida en Apterygota y Pterygota, el taxon Pterygota ha recibido un rango de subclase. Respectivamente la clasificación completa de los Pterygota fue construida tomando en cuenta su rango (de acuerdo con él, los Pterygota fueron divididos en infraclasses y así). Si en la nueva clasificación la clase Hexapoda se divide en Entognatha y Amyocerata y el último se divide en Triplura y Pterygota, en este caso el taxon Pterygota tiene una rango de infraclasses. Si se usan tales rangos el cambio de clasificación descrito antes se asemeja a lo siguiente:



Para preservar la jerarquía citada anteriormente de los taxones en el interior de Pterygota, sería necesario descender un rango todos los taxones de los insectos alados, lo que es completamente imposible de hacer. El método menos traumático para no caer en esta situación es reservar para los Pterygota el rango de subclase e incrementar una categoría los taxones sobre Pterygota. Así, el taxon Amyocerata alcanza el rango de clase, y el taxon Hexapoda - un rango de superclase. En conformidad con esta situación de categorías, el nombre "Insecta" sustituye ahora no el nombre Hexapoda, sino el nombre Amyocerata. Con tales rangos el cambio de la clasificación descrita antes adquiere el siguiente aspecto:

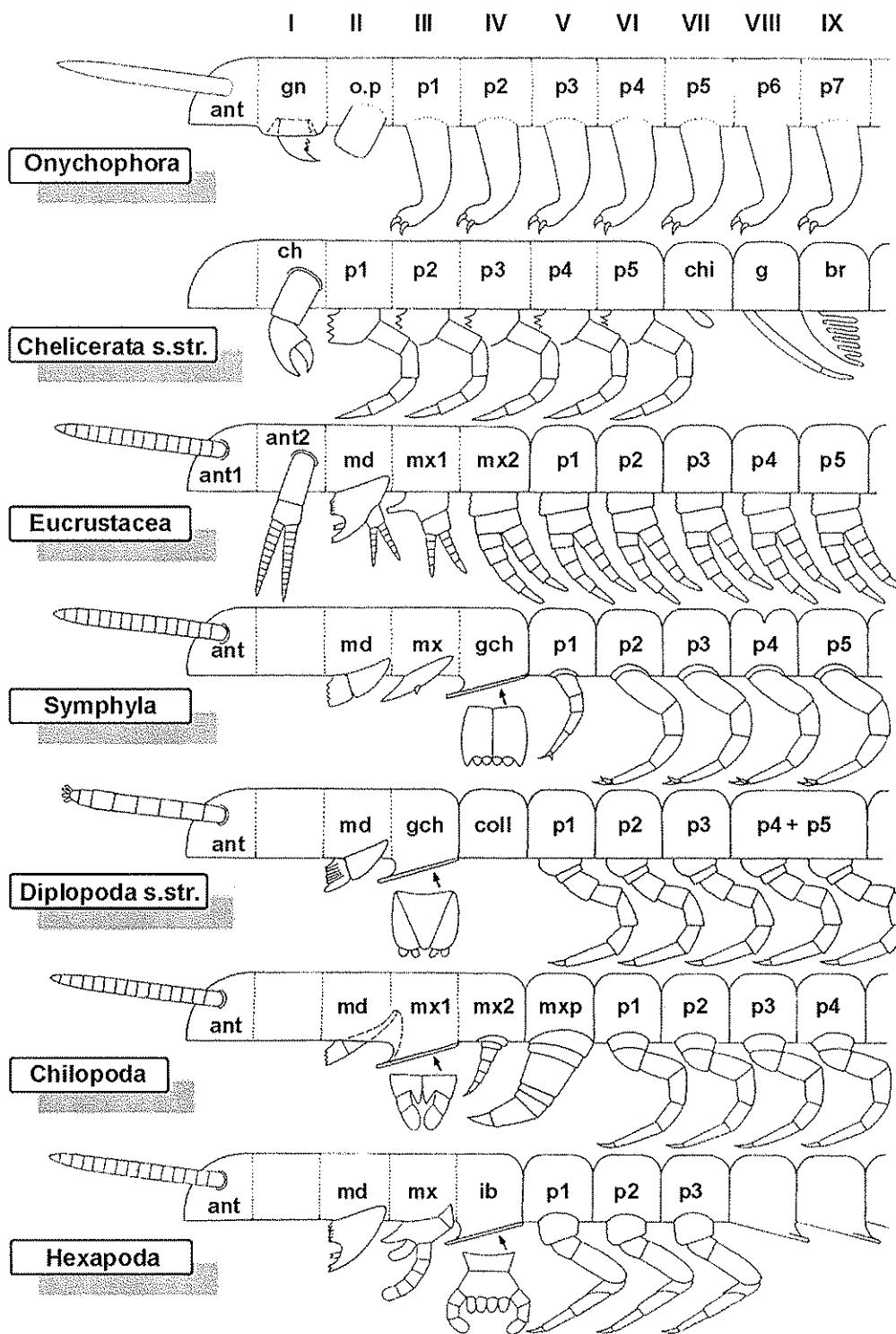


Fig. 1.- Especialización de las patas en la parte anterior del cuerpo en varios grupos de artrópodos: Onychophora; Cheliceratas.s.str. (esquema basado principalmente en la estructura de Xiphosura); Eucrustacea (esquema basado principalmente en la estructura de Cephalocarida, con adición de kinetodontium, palpo mandibular, segmentos del endopodito de la antena II y segmentos de los exopoditos de la maxila y patas); Symphyla (esquema basado principalmente en la estructura de *Scutigerella*/fg 1 - véase Fig. 4); Diplopoda s.str.; Chilopoda [el esquema combina plesiomorfias de *Scutigera*/fg1 (véase Fig. 6) y de Acippedes]; Hexapoda (el esquema combina plesiomorfias de Triplura, Ephemeroptera, et al.). I-IX segmentos postoriales I-IX. Sobre cada segmento se indica la especialización de sus patas o de los segmentos: ant - antena; ant1 - antena I; ant2 - antena II; br - branquia; ch - quelíceros; chi - quilario; coll - collar; g - apertura genital; gch - gnatoquilario; gn - mandíbula; lb - labio; md - mandíbula de mandibulata; mx - maxilla; mx1, mx2 - maxilla I y II; mpx - maxiliápedo (gancho del veneno); o.p. - papila oral; p1-p7 - patas de los pares I-VII. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 1.- Specialization of limbs in anterior part of body in various groups of arthropods: Onychophora; Cheliceratas.s.str. (scheme based mainly on structure of Xiphosura); Eucrustacea (scheme based mainly on structure of Cephalocarida, with addition of kinetodontium, mandibular palp, segments of endopodite of antenna II and segments of exopodites of maxillae and legs); Symphyla (scheme based mainly on structure of *Scutigerella*/fg1 - see Fig. 4); Diplopoda s.str.; Chilopoda [scheme combines plesiomorphies of *Scutigera*/fg1 (see Fig. 6) and Acippedes]; Hexapoda (scheme combines plesiomorphies of Triplura, Ephemeroptera, et al.). I-IX - postoral segments I-IX. On each segment specialization of its limbs or of the segment is indicated: ant - antenna; ant1 - antenna I; ant2 - antenna II; br - gill; ch - chelicera; chi - chilarium; coll - collar; g - genital operculum; gch - gnathochilarium; gn - jaw; lb - labium; md - mandible of mandibulata; mx - maxilla; mx1, mx2 - maxillae I and II; mpx - maxiliápedo (poison hook); o.p. - oral papilla; p1-p7 - legs of pairs I-VII. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

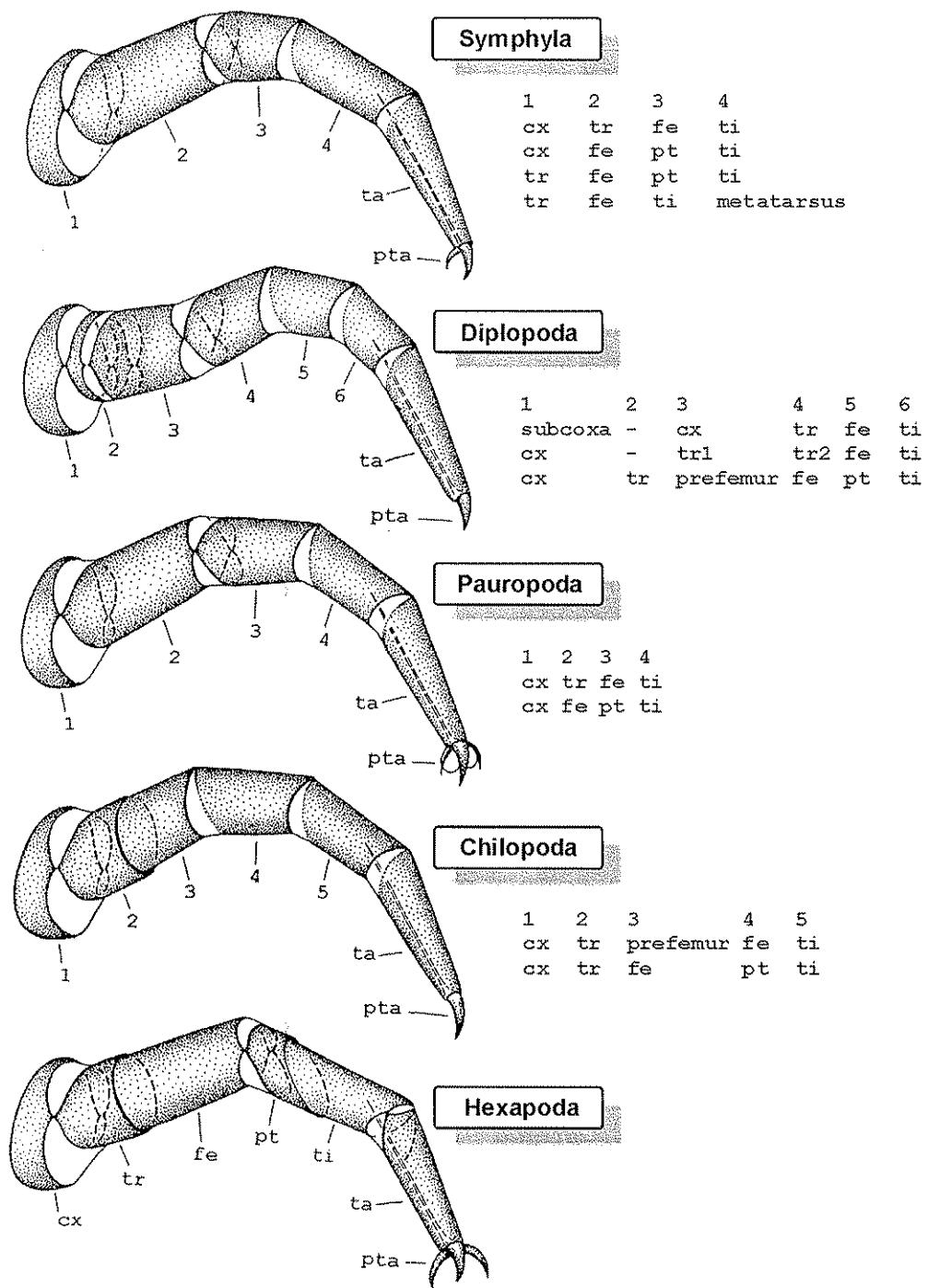


Fig. 2.- Esquema de la estructura de la pata de Symphyla, Diplopoda, Paupropoda, Chilopoda y Hexapoda: inicial para cada uno de los segmentos de estos taxones, posición de las articulaciones dicondílicas y monocondílicas y la estructura de la uña. Sobre el cuadro de la izquierda se muestran las interpretaciones de la homología de las patas de los segmentos de Myriapoda con las de Hexapoda, hecho por varios autores. Abreviaturas: cx - coxa; fe - fémur; pt - patella; pta - pretarso (uña); ta - tarsos; ti - tibia; tr - trocánter; tr1, tr2 - primer y segundo trocánter. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 2.- Scheme of leg structure of Symphyla, Diplopoda, Paupropoda, Chilopoda and Hexapoda: initial for each of these taxa number of segments, position of dicondylous and monocondylous joinings and claw structure. On tables in the left are shown interpretations on homology of Myriapoda leg segments with that of Hexapoda, made by various authors. Abbreviations: cx - coxa; fe - femur; pt - patella; pta - pretarsus (claw); ta - tarsus; ti - tibia; tr - trochanter; tr1, tr2 - first and second trochanter. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

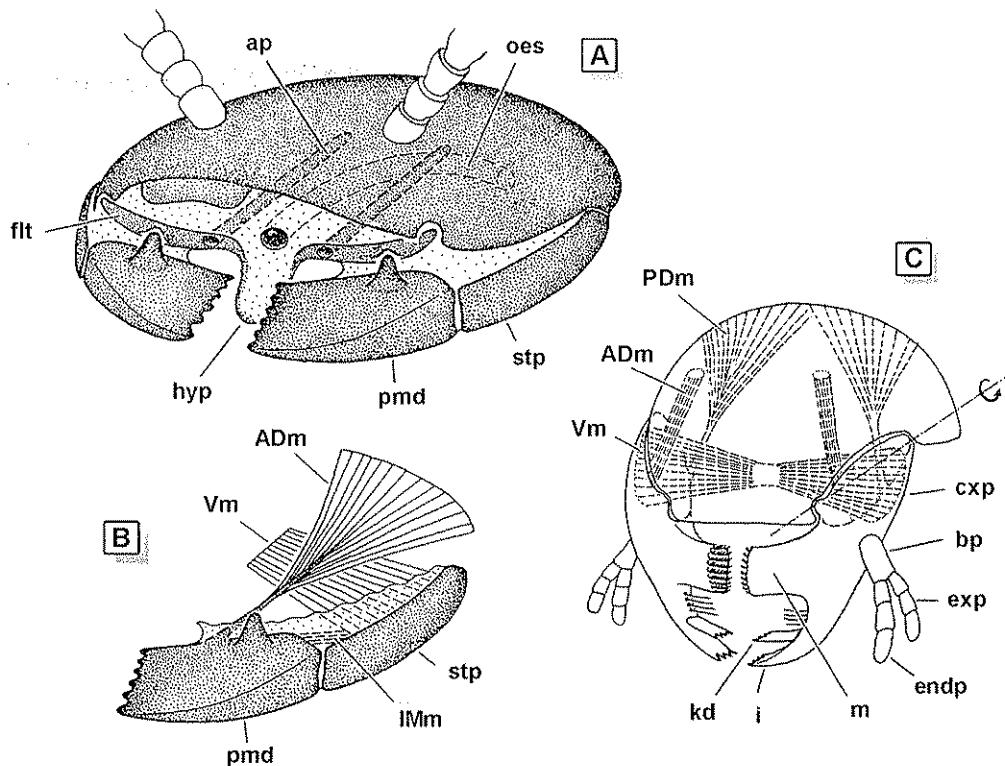
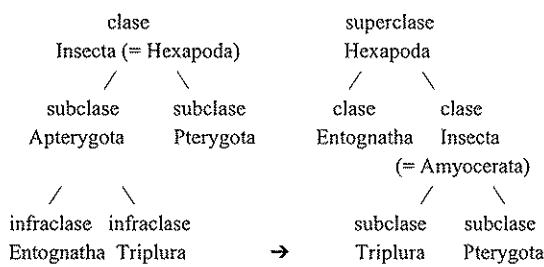


Fig. 3.- Esquema de la estructura mandibular. A-B - Myriapoda: A - cápsula de la cabeza, fulturae y mandíbulas; B - mandíbula izquierda con musculatura. C - Eucrustacea y Hexapoda: cápsula de la cabeza, mandíbulas y su musculatura. Abreviaturas: Adm - músculo dorsal anterior de la mandíbula; ap - apodema de fultura; bp - basipodito; exp - coxopodito; endp - endopodito; exp - exopodito; fit - fultura; hyp - hipofaringe; i - diente incisivo; lMm - músculo intramandibular; kd - kinetodontium; m - molar; oes - esófago; PDm - músculo dorsal posterior de la mandíbula; stp - estipe mandibular; Vm - músculo ventral de la mandíbula. La linea discontinua muestra el eje de rotación de la mandíbula que circula a través de dos cóndilos. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 3. - Scheme of mandibular structure. A-B - Myriapoda: A - head capsule, futurac, and mandibles; B - separate left mandible with musculature. C - Eucrustacea and Hexapoda: head capsule, mandibles and their musculature. Abbreviations: ADm - anterior dorsal muscle of mandible; ap - apodeme of futura; bp - basipodite; exp - coxopodite; endp - endopodite; exp - exopodite; flt - futura; hyp - hypopharynx; i - incisor; IMm - intramandibular muscle; kd - kinetodontium; m - mola; oes - oesophagus; PDm - posterior dorsal muscle of mandible; pmd - premandible; stp - mandibular stipes; Vm - ventral muscle of mandible. Interrupted line shows axis of rotation of mandible, which goes through two condyles. From manual "Modern systematics of insects" (Kluge, in press).



Aquí el cambio de rangos y de nombres no está conectado con ninguna idea científica, está dictado únicamente por las razones de conveniencia y observancia de las tradiciones; así la clasificación continúa basada en estas ideas, como la clasificación donde los Insecta (=Hexapoda) son divididos en Entognatha y Amyocerata. No obstante, debido a estos cambios, se origina en la clasificación un nuevo mito sobre la filogenia de los insectos.

El lector de publicaciones científicas, habiendo visto la nueva clasificación, acepta el concepto usado aquí "clase Insecta" como algo bien conocido y debido a esto sin requerir comentarios especiales (mientras que actualmente la disposición de la palabra "clase Insecta" se usa con un nuevo significado). Para este lector sólo resulta extraño que en la clasificación antigua los órdenes Diplura, Collembola y Protura fueron considerados dentro de la clase Insecta, pero en la nueva clasificación aparecen fuera de ella. La impresión formada es

que los insectos entognatos, por alguna razón, han sido excluidos de la clase Insecta; por eso el lector no comprende que realmente todos los taxones han permanecido en su lugar en el sistema jerárquico y únicamente el nombre "clase Insecta" ha cambiado de un taxón a otro.

El lector ve que este cambio del sistema se hace simultáneamente por varios autores de prestigio y por lo que concluye que este cambio está bien justificado por la teoría discutida (antes hemos mostrado qué lógica dirige al consenso en este cambio). Además de esto, el lector no encuentra en las publicaciones ninguna explicación del cambio (que está ausente, desde el momento que este cambio es solamente formal) y por consiguiente piensa que la teoría, sobre la que se basa el cambio, es bien conocida por todo el mundo. Como teoría, que habría llevado a los sistemáticos a excluir Entognatha de los insectos, debería ser la teoría de polifilia de Hexapoda, es decir, una teoría de que Entognatha y Amyocerata no tienen un ancestro común hexápodo. Por consiguiente parece al lector que esta teoría es sugerida por alguien, está bien argumentada y está reconocida por la mayoría de las autoridades. Aquí el mito no es una teoría sobre la polifilia de Hexapoda (que incluso no en absoluto está presente) sino la declaración de que tal teoría existe en algún sitio.

La teoría sobre la polifilia de Hexapoda debería ser probada por algunos caracteres que se sospechan como apomorfías y siendo comunes para un grupo seleccionado del interior de Hexapoda y un cierto número de animales no

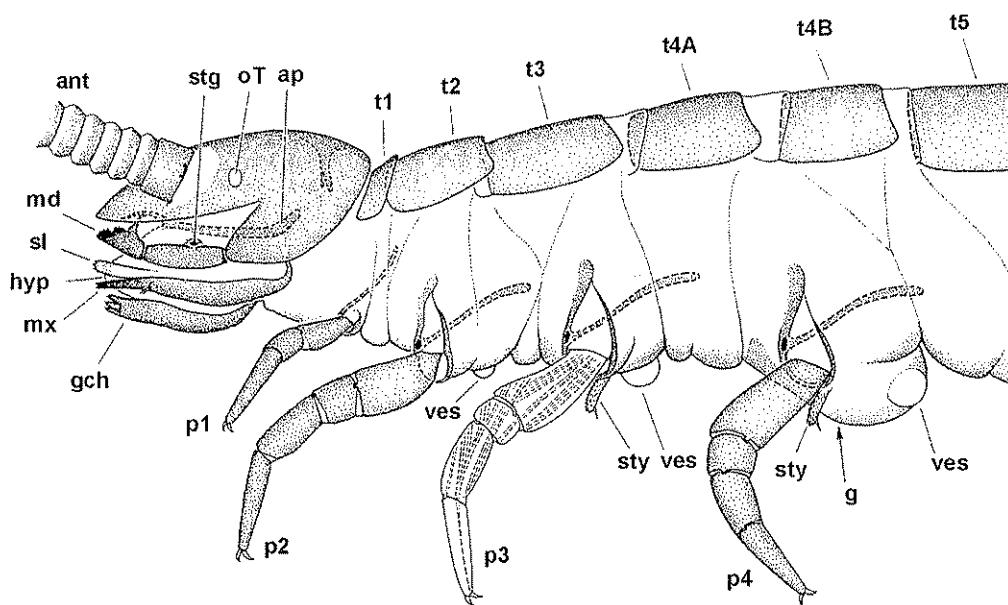


Fig. 4.- *Sympyla Scutigerella carpatica* Juberthie-Jupeau et Tabacaru, 1968, parte anterior del cuerpo, lateralmente, se muestran los apodemas internos de la fulturae y los apodemas coxales mediante la línea discontinua. Abreviaturas: ant - antena; ap - apodeme de la fultura; g - abertura genital; gch - gnatoquilario; hyp - hipofaringe; md - mandíbula; mx - maxila; ot - Órgano de Tomosvary; p1-p4 - patas marchadoras de los pares I-IV; sl - superlengua; stg - abertura respiratoria; sty - estilo; t1-t4 - tergitos correspondientes a las patas I-IV; ves - vesícula retráctil. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 4.- *Sympyla Scutigerella carpatica* Juberthie-Jupeau et Tabacaru, 1968, anterior part of body, laterally, by interrupted line internal apodemes of fulturae and coxal apodemes are shown. Abbreviations: ant - antenna; ap - apodeme of fultura; g - genital opening; gch - gnathochilarium; hyp - hypopharynx; md - mandible; mx - maxilla; ot - Tomosvary organ; p1-p4 - walking legs of pairs I-IV; sl - superlingua; stg - respiratory opening; sty - stylus; t1-t4 - tergites corresponding to leg pairs I-IV; ves - retractable vesicle. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

incluidos en los Hexapoda (por ejemplo, un grupo del interior de Myriapoda). No obstante estas apomorfias no se han descrito. Hablando de la polifilia de Hexapoda alguien se refiere a la teoría de Berlese (1909) (que sugiere una posición especial de Protura) y la teoría de Tillyard (1930) (que sugiere una posición especial de Collembola). Realmente en ambas de esas teorías no se dice nada sobre la polifilia de los Hexapoda; sino sobre la polifilia de Entognatha. Además de esto, ambas teorías han sido razonablemente criticadas (Hennig, 1981 y otros).

El mito sobre la existencia de una teoría polifilética del origen de los Hexapoda es tan convincente para algunos autores que defienden activamente esta inexistente teoría. Como un argumento a favor de esta teoría, algunos autores escriben que no conocen ninguna apomorfia de Hexapoda más allá de la presencia de seis patas, mientras que la presencia de seis patas no es una apomorfia fiable en absoluto, ya que puede surgir en diferentes artrópodos (particularmente en larvas de Collifera, es decir, Diplopoda y Pauropoda).

Aún cuando la presencia de seis patas fuese el único argumento a favor de la holofilia de Hexapoda, no habría razón para hablar de polifilia de Hexapoda, ya que en absoluto se nombra algún argumento serio a favor de la polifilia. No obstante la presencia de seis patas no es la única apomorfia de Hexapoda. En todos los manuales de entomología se describen en detalle otras apomorfias. La dificultad solamente es que en la mayoría de los manuales, donde la estructura de "Insecta" se describe, es imposible caer en la cuenta sobre el sentido de la palabra usada y sobre los animales a que se refiere "Insecta".

ESTATUS DE HEXAPODA

Aceptamos la clasificación de acuerdo con la cual Hexapoda tiene categoría sistemática. El taxón Lobopoda

Snodgrass, 1938 (antiguo sinónimo volumétrico: Gnathopoda Lankester, 1881) incluye el taxón subordinado Euarthropoda Lankester, 1904. Ambos nombres, Lobopoda y Euarthropoda, aunque menos exactos, son aceptables, con una correspondencia múltiple en volumen: (véase más abajo, II.2B.3): Annulosa Leach 1817, Condylopoda Latreille, 1825, Arthropoda Siebold et Stannius, 1848, Endomyaria Spinola, 1850 e Insecta sensu Linnaeus, 1758 (non Insecta auct.).

Euarthropoda incluye taxones recientes (1) Pseudognatha Latreille, 1821 [sinónimos volumétricos: Chelicerata Heymons, 1901 (s.l.), Nomomeristica Lankester, 1904, "Cephalogradi" Crampton, 1928 (s.l.), Cheliceroidea Dubinin, 1959, Chelicermorpha Boudreaux, 1979] [incluye taxón Chelicerata s.str. (=Euarachnida Lankester, 1904) y Pantopoda Gerstaeker, 1863 (= Podosomata Leach, 1815, Aporobranchiae Latreille, 1831)] y (2) Mandibulata Snodgrass, 1935 (non Mandibulata Clairville, 1798, nec Mandibulata Latreille, 1825) [sinónimos volumétricos: Polygnatha Latreille, 1821 (non Polygnatha Cuvier, 1805), "Cormogradi" Crampton, 1928, Entomomorpha Lameere, 1936].

Mandibulata se divide en dos taxones: (1) Eucrustacea Kingsley, 1894 [sinónimos volumétricos: Tetracerata Heymons, 1901, Pancarida Packard, 1903, Carcinata Krausse et Wolff, 1919, Crustaceomorpha Birstein, 1960; en su volumen también corresponde a: Crustacea auct. (no Pennant, 1777), Branchiata auct. (non Lang, 1888)] y (2) Atelocerata Heymons, 1901 [en su volumen corresponde a taxones bajo los siguientes nombres: Insecta sensu Cuvier, 1817 (non Insecta Linnaeus, 1758), Antennata sensu Lang, 1888 (non Antennata sensu Borner, 1909), Tracheata sensu Pocock, 1893 (non Tracheata Haeckel, 1866)].

Atelocerata se divide en: (1) Myriapoda Latreille, 1802 (non Myriapodes Latreille, 1796) [sinónimo volumétrico: Polypoda Lamark, 1801 (non Polypoda Brandt, 1841)] y (2) Hexapoda Blainville, 1816 (non Hexapoda Latreille, 1796) [en su volumen corresponde a Insecta *sensu* Leach, 1815 (non Linnaeus, 1758)].

Myriapoda se divide en: (1) Chilopoda Latreille, 1817 (antiguo sinónimo volumétrico: Syngnatha Latreille, 1802) y (2) Progoneata Pocock, 1983, s.l. (sinónimo volumétrico con una correspondencia única en volumen: Meropoda Packard, 1903). Progneata se dividen en: (1) Symphyla Ryder, 1880 y (2) Collifera Boudreaux, 1979. Collifera se dividen en: (1) Diplopoda (Blainville) Gervais, 1844, s.str. (antiguo sinónimo volumétrico: Chilognatha Latreille, 1802, s.str.) y (2) Pauropoda Lubbock, 1868, s.l.

La clasificación adquiere el siguiente aspecto (tras el signo '=' se proporcionan los antiguos sinónimos volumétricos - ver texto más abajo):

1. Lobopoda (= Gnathopoda)
- 1.1. Euarthropoda
- 1.1.1. Pseudognathopoda
- 1.1.1.1. Chelicerata (s.str.)
- 1.1.1.2. Pantopoda (= Podosomata)
- 1.1.2. Mandibulata (= Polygnatha; "Cormogradi")
- 1.1.2.1. Eucrustacea
- 1.1.2.2. Atelocerata
- 1.1.2.2.1. Myriapoda
- 1.1.2.2.1.1. Chilopoda (= Syngnatha)
- 1.1.2.2.1.2. Progneata (s.l.)
- 1.1.2.2.1.2.1. Symphyla
- 1.1.2.2.1.2.2. Collifera
- 1.1.2.2.1.2.2.1. Diplopoda (s.str.) (= Chilognatha s.str.)
- 1.1.2.2.1.2.2.2. Pauropoda (s.l.)
- 1.1.2.2.2. Hexapoda
- 1.1.2.2.2.1. Entognatha
- 1.1.2.2.2.1.1. Diplura
- 1.1.2.2.2.1.2. Ellipura
- 1.1.2.2.2.1.2.1. Collembola
- 1.1.2.2.2.1.2.2. Protura
- 1.1.2.2.2.2. Amyocerata
- 1.1.2.2.2.2.1. Triplura
- 1.1.2.2.2.2.2. Pterygota

La holofilia de Hexapoda está probada por las siguientes autapomorfias:

1. Sólo se desarrollan tres pares de patas marchadoras, estando situadas sobre los segmentos post-orales V-VII (Figs. 1, 8). Esta apomorfia no es única, existe en la mayoría de las larvas de Collifera (pero no en otros artrópodos).
2. La estructura de las maxilas (extremidades de III par post-oral, correspondientes a las maxilas I de Eucrustacea - Fig. 1) es uniforme para todos los Hexapoda (Figs. 8C, 9B). Primer segmento de la maxila (su coxopodito) está dividido en dos porciones móviles articuladas - transversalmente cardo y longitudinalmente estipe; cada una de esas porciones no es un segmento independiente y está unida directamente a la cabeza por una larga cara media; desde el margen posterior (ventral) de cada uno de ellos llegan músculos hasta el endoesqueleto de la cabeza. Sobre su terminación distal el estipe soporta un lóbulo dentado - lacinia, desde la base de la cual dos músculos comienzan, corriendo por delante (dorsalmente) de los músculos del estipe: uno de los músculos de la lacinia se topa con el estipe, el otro - dentro de la cápsula de la

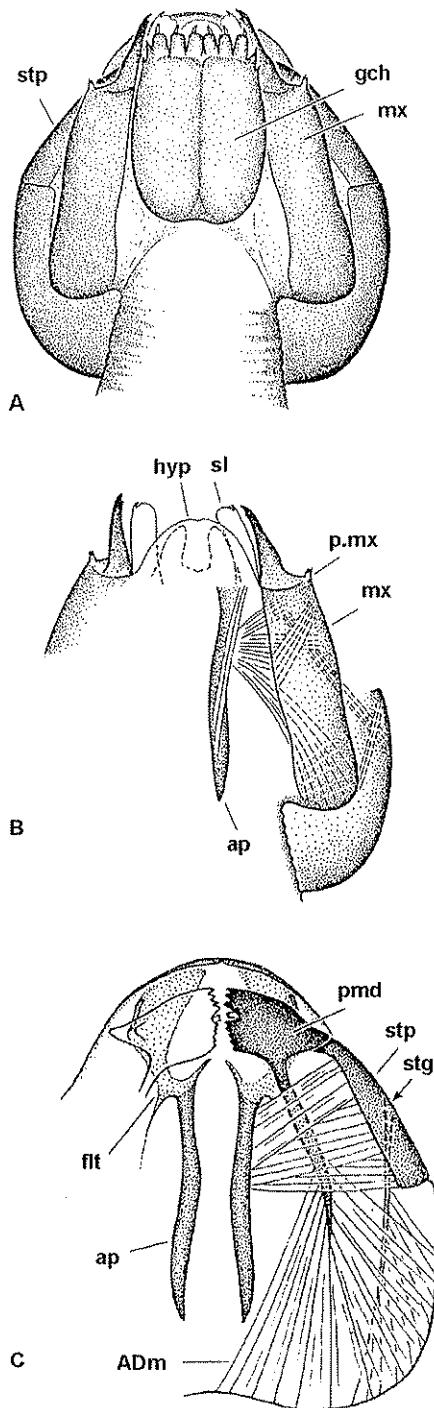


Fig. 5.- *Sympyyla Scutigerella carpatica*, cabeza ventralmente: A - vista general; B - fragmento de la cabeza sin el gnatoquilario, mandíbulas y parte anterior de la cápsula de la cabeza, se muestran los músculos maxilares; C - fragmento de la cabeza sin gnatoquilario, maxila, hipofaringe y superlengua mostrando los músculos mandibulares. Abreviaturas: ADm - músculo dorsal anterior de la mandíbula; ap - apodema de la fultura; gch - gnatoquilario; hyp - hipofaringe; mx - maxila; pmd - premandíbula; p.mx - palpo maxilar; sl - superlengua; stg - abertura respiratoria; stp - estipe de la mandíbula. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 5.- *Sympyyla Scutigerella carpatica*, head ventrally: A - general view; B - fragment of head without gnathochilarium, mandibles and anterior part of head capsule, with maxillary muscles shown; C - fragment of head without gnathochilarium, maxillae, hypopharynx and superlinguae, with mandibular muscles shown. Abbreviations: ADm - anterior dorsal muscle of mandible; ap - apodeme of fultura; fit - fultura; gch - gnathochilarium; hyp - hypopharynx; mx - maxilla; pmd - premandible; p.mx - maxillary palp; sl - superlingua; stg - respiratory opening; stp - stipes of mandible. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

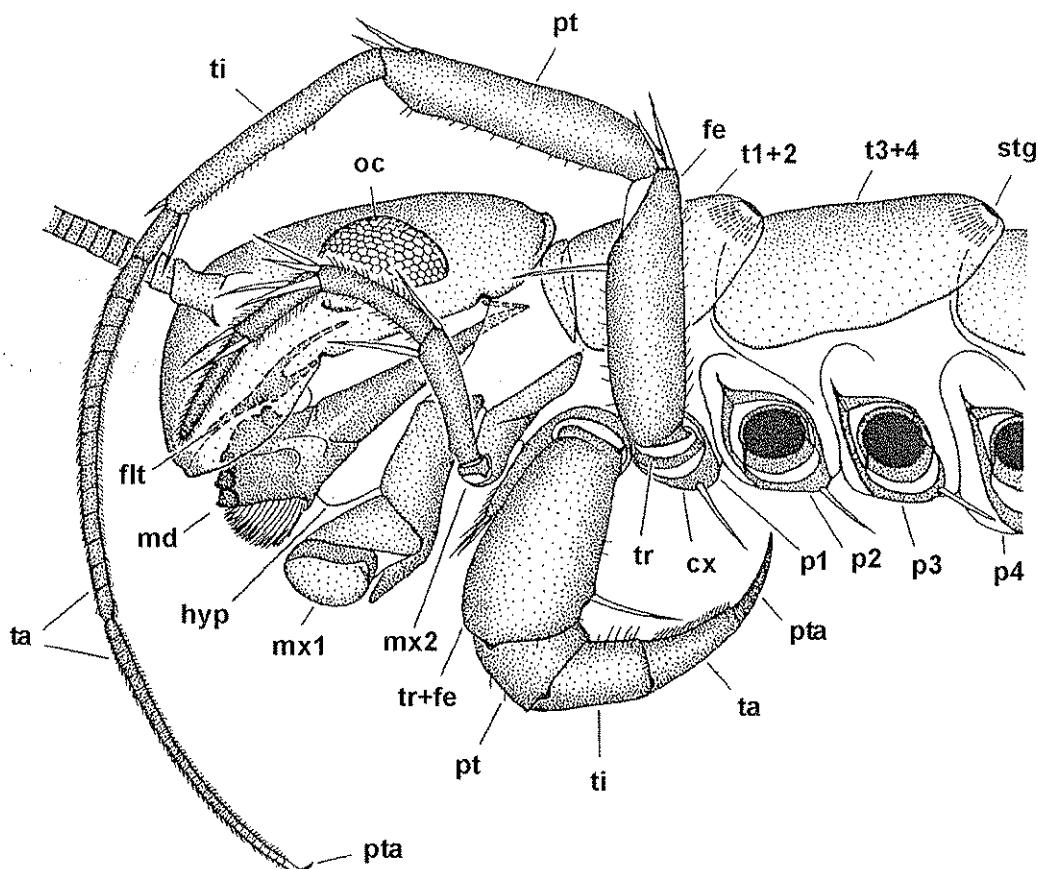


Fig. 6.- Chilopoda *Scutigeridae* coleóptata Linnaeus, 1758 [Scolopendra]: parte anterior del cuerpo, lateralmente (piernas de los pares II-IV eliminadas). Abreviaturas: cx - coxa; fe - fémur; flt - fultura; hyp - hipofaringe; md - mandíbula; mx1, mx2 - maxila I y II; oc - ojo; p1-p4 - patas marchadoras de los pares I-IV; pt - patella; pta - pretarso; stg - estigma; t1+2, t3+4 - tergitos correspondientes a los pares de piernas I-IV; ta - tarso; ti - tibia; tr - trocánter. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 6.- Chilopoda *Scutigeridae* coleóptata Linnaeus, 1758 [Scolopendra]: anterior part of body, laterally (legs of pairs II-IV removed). Abbreviations: cx - coxa; fe - femur; flt - fultura; hyp - hypopharynx; md - mandible; mx1, mx2 - maxillae I and II; oc - oculus; p1-p4 - walking legs of pairs I-IV; pt - patella; pta - pretarsus; stg - stigma; t1+2, t3+4 - tergites corresponding to leg pairs I-IV; ta - tarsus; ti - tibia; tr - trochanter. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

cabeza. Este músculo descansa por detrás (ventralmente) de todos los otros músculos del estipe. Más lateral y dorsal que la lacinia, del estipe se origina otro apéndice - la gálea, desde su base corre un músculo hacia el estipe, este músculo se sitúa detrás (ventralmente) de los otros músculos del estipe. Más lateral y dorsal que la gálea, del estipe se origina un palpo maxilar segmentado, desde la base del cual los músculos corren al margen posterior (ventral) del estipe. Por su origen, el estipe y la lacinia, corresponden probablemente al coxopodito de Eucrustacea, y el palpo - al telopodito; la gálea puede ser un apéndice del coxopodito o la segunda rama (endopodito) del telopodito. Esta estructura de las maxilas difiere de la estructura de la primera maxila en varios Eucrustacea.

Entre los Myriapoda de patas dentadas, únicamente en Symphyla existe algo parecido a las maxilas de Hexapoda, pero tiene una estructura más simple (Figs. 4, 5B). Algunos autores creen que Symphyla, como Hexapoda, tiene dos lóbulos distales de la maxila - gálea y lacinia. Pero en Symphyla el lóbulo interior, que se estima como lacinia maxilar, probablemente no pertenece a la maxila, pero representa una superlengua (áplice del segmento mandibular, inicialmente presente en Mandibulata): en contraste a la lacinia de Hexapoda, es suave y roma, situado no ventralmente sino dorsal a la maxila y no tiene músculos peculiares de la lacinia maxilar. En todos los otros Myriapoda, excepto Symphyla, las patas del segmento postoral III están fusionadas basalmente una con

otra, sirviendo como labio inferior (Fig. 1); en Chilopoda se denominan "maxila I" (Fig. 6) y en Collifera forman una parte del gnatoquilario.

Probablemente la estructura compleja de las maxilas de los Hexapoda está heredada parcialmente de un ancestro común de Eucrustacea y Hexapoda; aunque no todo, sólo algunas de las características de la estructura de las maxilas son apomorfias de Hexapoda.

3. Las patas del segmento postoral IV (correspondientes a las maxilas II de muchos Eucrustacea) están fusionadas medialmente, formando un labio que lleva apicalmente dos pares de apéndices unidos (probablemente correspondientes a enditos) - glosa y paraglosa y un par de palpos labiales segmentados (Fig. 9C)

Además de Hexapoda, la fusión de las patas del par IV postoral en un labio impar (o gnatoquilario) sólo está presente en Symphyla (Figs. 1, 4, 5A). En contraste a Hexapoda, en el gnatoquilario de Symphyla la fusión no es completa y se retiene una sutura longitudinal media; no está claro si los tres pares de pequeñas proyecciones apicales que están siempre presentes sobre el gnatoquilario de Symphyla son realmente homólogas a la glosa, paraglosa y palpo, tal como se atribuye usualmente.

4. Las patas [desarrolladas sólo en los segmentos postoriales V-VII - véase (1)] tienen un conjunto único de segmentos, uniformes en todos los grupos de Hexapoda y no encontrados en ningún otro artrópodo (Figs. 1, 2).

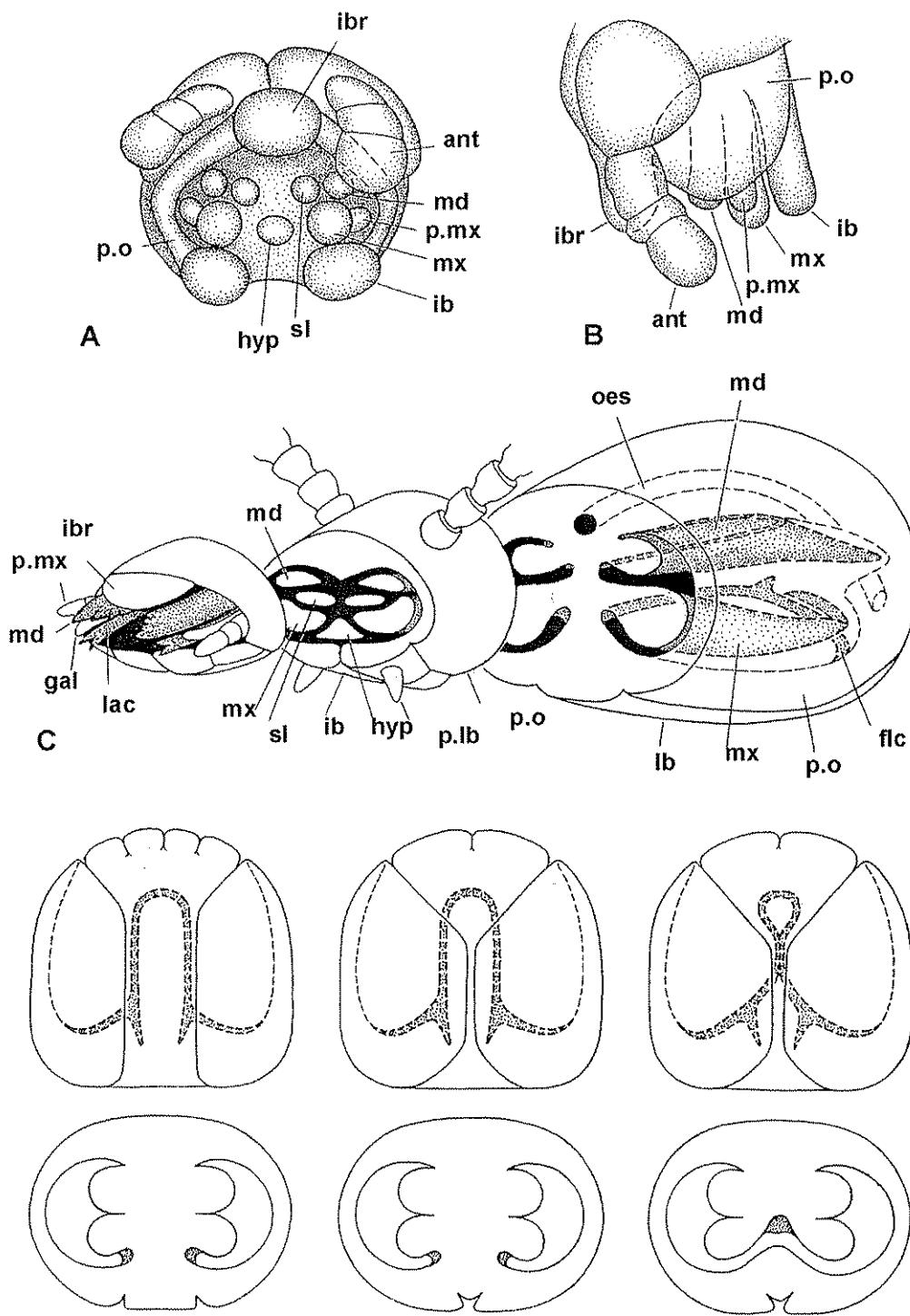


Fig. 7.- Estructura de la cabeza de Entognatha. A-B - cabeza de embrión de Collembola *Anurida/g1 maritima* Poda, 1761 [Podura], ventral y lateralmente (de Folsom, 1900). C - esquema de la estructura de la cabeza de Diplura. D-F - esquema de vista ventral y sección en cruz de las cabezas de Diplura, Collembola y Protura (fulcrum punteada). Abreviaturas: ant - antena; flc - fulcrum; gal - gálea maxilar; hyp - hipofaringe; lac - maxillary lacinia; lb - labium; ibr - labrum; md - mandíbula; mx - maxila; oes - esófago; p.lb - palpo labial; p.mx - palpo maxilar; p.o - placa oralis (pliegue oral); sl - superlengua. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 7.- Head structure of Entognatha. A-B - head of embryo of Collembola *Anurida/g1 maritima* Poda, 1761 [Podura], ventrally and laterally (from Folsom, 1900). C - scheme of head structure of Diplura. D-F - scheme of ventral view and cross section of heads of Diplura, Collembola and Protura (fulcrum dotted). Abbreviations: ant - antenna; flc - fulcrum; gal - maxillary galea; hyp - hypopharynx; lac - maxillary lacinia; lb - labium; ibr - labrum; md - mandible; mx - maxilla; oes - oesophagus; p.lb - labial palp; p.mx - maxillary palp; p.o - plica oralis (oral fold); sl - superlingua. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

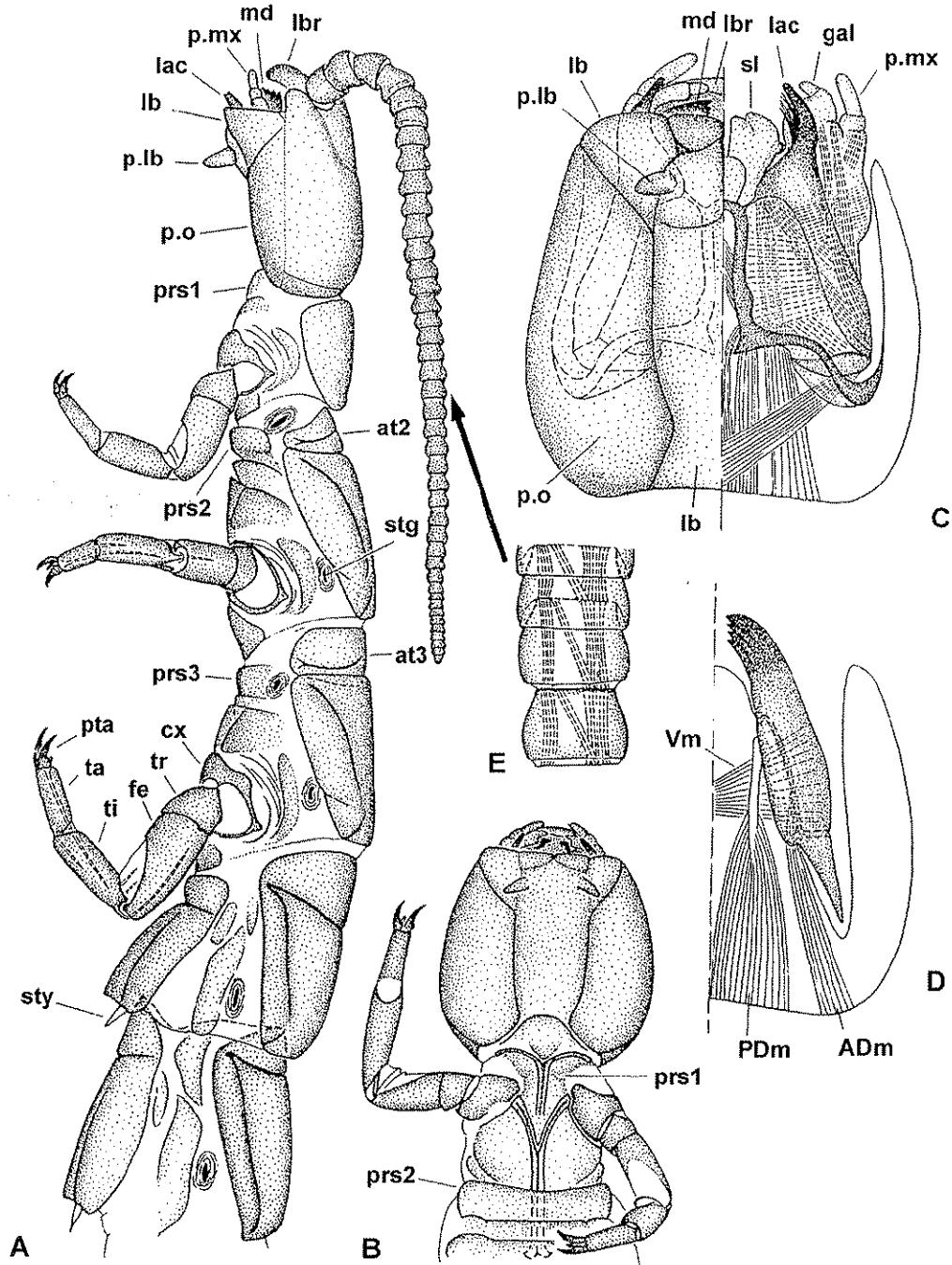


Fig. 8.- Detalles de la estructura de *Diplura lapyx/fg2 Heterojapyx/g1 dux* Skorikov, 1900 [lapyx]. A - parte anterior del cuerpo, lateralmente. B - Cabeza y protórax, ventralmente. C - cabeza, ventralmente (en la izquierda - vista externa, con maxila interna, bolsa maxilar y fulcrum con línea discontinua; a la derecha - sección a nivel de la bolsa maxilar, con los músculos maxilares en el interior de la maxila mostrados por líneas discontinuas). D - sección a nivel de la bolsa gnatal mandibular. E - fragmento de la antena con su musculatura. Abreviaturas: ADm - músculo dorsal anterior de la mandíbula; at2, at3 - acrotergito del meso y metatórax; cx - coxa; fe - fémur; gal - gálea; lac - lacinia maxilar; lb - labio; lbr - labrum; md - mandíbula; PDm - músculo dorsal posterior de la mandíbula; p.lb - palpo labial; p.mx - palpo maxilar; p.o - *plica orbitalis* (campo oral); prs1-prs3 - pre-esternito del pro, meso y metatórax; pta - pretarsus (uñas); si - superlengua; stg - espiráculo (estigma); sty - estílo; ta - tarso; ti - tibia; tr - trocánter. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 8.- Details of structure of *Diplura lapyx/fg2 Heterojapyx/g1 dux* Skorikov, 1900 [lapyx]. A - anterior part of body, laterally. B - head and prothorax, ventrally. C - head, ventrally (in the left external view, with internal maxilla, maxillary pouch and fulcrum scown by interrupted line; in the right - section on level of maxillary pouch, with maxillary muscles inside maxilla shown by interrupted lines). D - section on level of mandibular gnathal pouch. E - fragment of antenna with its musculature. Abbreviations: ADm - anterior dorsal muscle of mandible; at2, at3 - acrotergite of meso- and metathorax; cx - coxa; fe - femur; gal - maxillary galea; lac - maxillary lacinia; lb - labium; lbr - labrum; md - mandible; PDm - posterior dorsal muscle of mandible; p.lb - labial palp; p.mx - maxillary palp; p.o - *plica orbitalis* (oral fold); prs1-prs3 - presternite of pro-, meso-, and metathorax; pta - pretarsus (claws); si - superlingua; stg - spiracle (stigma); sty - stylus; ti - tibia; tr - trochanter. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

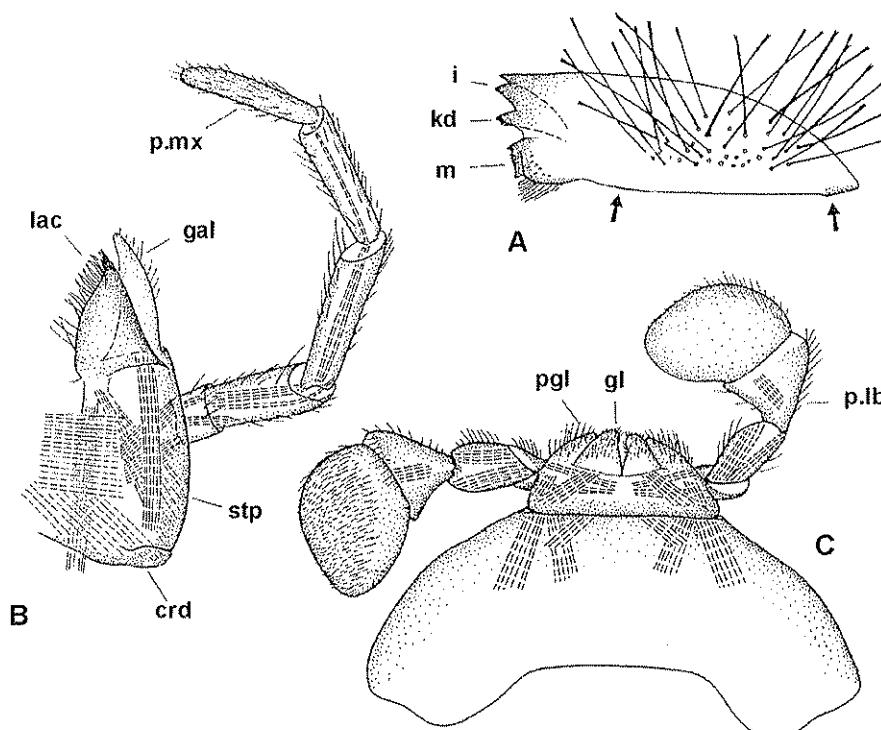


Fig. 9.- Partes bucales de Zygentoma *Lepisma saccharinum* Linnaeus, 1758. A - mandíbula (las flechas muestran puntos de soporte); B - maxila izquierda, ventralmente; C - labio, ventralmente. Abreviaturas: crd - cardo; gal - gálea; gl - glosa; i - diente incisivo; kd - kinetodontium; lac - lacinia; m - molar; pgl - paraglosa; p.lb - palpo labial; p.mx - palpo maxilar; stp - estipe. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 9.- Mouth parts of Zygentoma *Lepisma saccharinum* Linnaeus, 1758. A - mandible (arrows show points of bearin); B - left maxilla, ventrally; C - labium, ventrally. Abbreviations: crd - cardo; gal - galea; gl - glossa; i - incisor; kd - kinetodontium; lac - lacinia; m - molar; pgl - paraglossa; p.lb - labial palp; p.mx - maxillary palp; stp - stipes. From manual "Modern systematisc of insects" (Kluge, in press).

La coxa está seguida por un trocánter corto articulado. El trocánter es ligeramente móvil o inmóvil conectado con un fémur bien formado. El fémur es móvil articulado con la metatibia (o tibia s.l.). La metatibia consiste de patella y tibia s.str. En todos los Hexapoda la patella ha perdido la función de segmento verdadero: se puede reducir a medio anillo, siendo móvil, pero preservada únicamente en la cara interna de la pata (en Protura) o puede expresarse en todas las caras de la pata, pero en este caso es inmóvil, fusionada con la tibia (en Ephemeroptera y Odonata). En la mayoría de Hexapoda la fusión de la patella y tibia es completa y la sutura entre ambas se ha perdido. En todos los casos la tibia o metatibia actúa como un segmento completo articulado directamente al fémur. Tarsos y pretarsos de Hexapoda tienen la estructura típica de Atelocerata (es decir, la misma que en todos los Myriapoda): desde el pretarsos se origina un pequeño apodema - unguitactor -; a los músculos unguitactor se adhieren los músculos aductores, los cuales son inmóviles en la tibia y segmentos más proximales; así ningún músculo está unido por el interior del tarso y los abductores del pretarsos están ausentes.

En algunos Hexapoda la estructura de la pata está modificada: por ejemplo, en Collembola, algunos Ephemeroptera, larvas de algunos Paraneoptera y Oligoneoptera, el tarso está fusionado con la tibia; en algunos casos la segmentación de la pata está reducida más considerablemente; en otros casos, viceversa, algunos segmentos están subdivididos secundariamente, por lo que el número total de segmentos de la pata se incrementa. En todos los casos los segmentos de la pata de todos los Hexapoda pueden ser homologados sin duda.

La estructura de la pata de Hexapoda difiere de la estructura de Symphyla, Diplopoda, Paupropoda y Chilopoda; cada uno de esos taxones de miriápodos tiene su propio conjunto de segmentos en las patas (Fig. 2). Usualmente ciertos segmentos pre-tarsales de miriápodos son llamados coxa, trocánter, fémur y tibia, pero hay diferentes versiones sobre tal denominación y no está claro cuáles de estos segmentos realmente corresponden a la coxa, trocánter, fémur y tibia de Hexapoda.

No está del todo claro qué aspectos en la estructura de la pata de los Hexapoda son apomorfias y cuáles plesiomorfias porque la estructura de la pata del ancestro común de Atelocerata es desconocida. Por lo menos una autapomorfia de Hexapoda es la reducción de la Patella. La asunción de que los ancestros de Hexapoda tienen patella está probada por la presencia de un rudimento de patella no funcional en algunos hexápidos. En concreto, un rudimento de sutura oblicua patello-tibial se preserva en las patas medias y posteriores en la mayoría de los Ephemeroptera y en todas las patas en Odonata (en ambos casos el rudimento de sutura es a menudo distinto en las larvas e indistinto o desaparece en el imago).

5. Hexapoda tiene un conjunto único de espiráculos en su sistema traqueal. Originariamente existen los siguientes pares de espiráculos en los lados del tronco (Fig. 8A): (I) primer par torácico segmental entre protórax y mesotórax; (II) primer par torácico en el metatórax; (III) segundo par torácico intersegmental entre mesotórax y metatórax; (IV) segundo par torácico segmental en el metatórax; (V-XII) hasta 8 pares segmentales abdominales sobre los segmentos abdominales I-VIII (en Entognatha no hay más de 7 pares en los segmentos I-VII). Los 4 pares de espiráculos

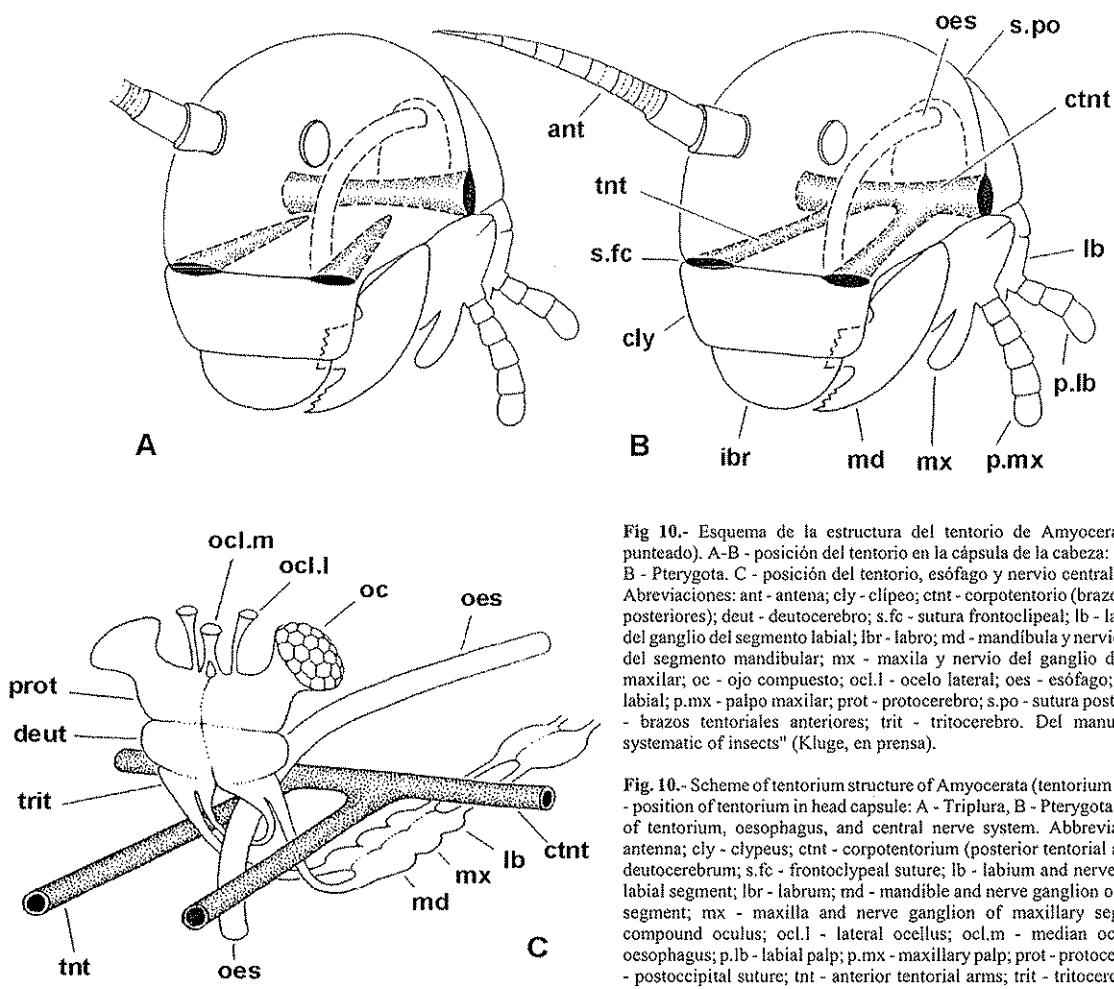


Fig 10.- Esquema de la estructura del tentorio de Amyocerata (tentorio puntoado). A-B - posición del tentorio en la cápsula de la cabeza: A - Triplura, B - Pterygota. C - posición del tentorio, esófago y nervio central del sistema. Abreviaciones: ant - antena; cly - cíleos; ctn - corpotentorio (brazos tentoriales posteriores); deut - deutocerebro; s.fc - sutura frontoclypeal; lb - labio y nervio del ganglio del segmento labial; lbr - labro; md - mandíbula y nervio del ganglio del segmento mandibular; mx - maxila y nervio del ganglio del segmento maxilar; oc - ojo compuesto; ocl.l - ocelo lateral; oes - esófago; p.lb - palpo labial; p.mx - palpo maxilar; prot - protocerebro; s.po - sutura postoccipital; tnt - brazos tentoriales anteriores; trit - tritocerebro. Del manual "Modern systematic of insects" (Kluge, en prensa).

Fig. 10.- Scheme of tentorial structure of Amyocerata (tentorium dotted). A-B - position of tentorium in head capsule: A - Triplura, B - Pterygota. C - position of tentorium, oesophagus, and central nerve system. Abbreviations: ant - antenna; cly - clypeus; ctn - corpotentorium (posterior tentorial arms); deut - deutocerebrum; s.fc - frontoclypeal suture; lb - labium and nerve ganglion of labial segment; lbr - labrum; md - mandible and nerve ganglion of mandibular segment; mx - maxilla and nerve ganglion of maxillary segment; oc - compound oculus; ocl.l - lateral ocellus; ocl.m - median ocellus; oes - oesophagus; p.lb - labial palp; p.mx - maxillary palp; prot - protocerebrum; s.po - postoccipital suture; tnt - anterior tentorial arms; trit - tritocerebrum. From manual "Modern systematic of insects" (Kluge, in press).

torácicos se encuentran sólo en algunos Diplura - en muchos Dicella (Fig. 8A) y en Octostigma; espiráculos torácicos segmentales además de en Diplura se encuentran en algunos Protura; espiráculos intersegmentales torácicos y espiráculos segmentales abdominales, además de Diplura se encuentran en la mayoría de Amyocerata. En algunos Hexapoda los espiráculos se han reducido, algunas veces desaparecen completamente e incluso son sustituidos por otros secundarios (en algunos Collembola).

Entre otros artrópodos, están presentes espiráculos pares similares sobre el tronco solamente en *Chilopoda aequipedes* Latreille, 1825, pero sólo tiene espiráculos segmentales y no intersegmentales.

6. La presencia de *corpora allata* - un par de glándulas endocrinas de origen ectodérmico, situándose a los lados de la aorta y asociada al segmento mandibular o maxilar; el mismo origen de la *corpora allata* en diferentes hexápodos está confirmado por su inervación idéntica. El *corpora allata* produce la hormona juvenil, la cual juega un papel importante en la regulación del desarrollo. El *corpora allata* está presente en Amyocerata y en Entognatha y difiere básicamente de los órganos secretores que están presentes en Myriapoda (Sahli, 1985).
7. Además de las apomorfias (1)-(5), sobre la monofilia de Hexapoda testifican caracteres comunes de la estructura abdominal en los grupos más primitivos de Hexapoda - Diplura (el grupo más primitivo de Entognatha) y Triplura (el grupo más primitivo en los Amyocerata). En ambos grupos el abdomen tiene 10 segmentos distinguibles

(algunos autores asumen también la presencia de un segmento rudimentario XI); los esternocoxitos de los segmentos, al menos I-VII en ciertos representantes de ambos grupos, llevan estilos pares y medialmente a ellos vesículas retráctiles pares; los segmentos VIII y IX están especializados como genitales, detrás del segmento X hay un par de cercos, movidos por músculos del tergitio X; en ambos grupos los cercos pueden tener segmentación pero nunca tienen musculatura en sus segmentos.

Al mismo tiempo Diplura, Collembola y Protura tienen una sinapomorfía única- la presencia de bolsas gnatales mandibular-maxilares, implementadas por fulcros pares, que van más allá de las bases maxilares (Figs. 7, 8). Esta apomorfia nos hace pensar que Entognatha es un taxón holofilético. Algunos autores han escrito que Entognatha no es un taxón holofilético porque las bolsas gnatales están presentes también en Myriapoda. Esta afirmación es motivo de confusión. Las verdaderas bolsas gnatales de Entognatha contienen maxilas en su interior, pero entre los Myriapoda las verdaderas maxilas están presentes únicamente en Symphyla (Figs. 4, 5), mientras Symphyla no tiene ninguna traza de bolsas maxilares o mandibulares. En Chilopoda y Pauropoda están presentes algunos tipos de bolsa mandibular (Fig. 6), pero estos animales no tienen verdaderas maxilas mordedoras y sus patas del tercer par postoral, que son homólogos a las maxilas, forman parte de la pared externa de las bolsas mandibulares.

Por otro lado, Triplura y Pterygota tienen una gran cantidad de características comunes entre las cuales están: la misma estructura de las antenas (que son la autapomor-

fia de Amyocerata - véase más arriba); los mismos tres ocelos; el mismo puente tentorial posterior (*corpotentorium*) y un par de brazos tentoriales anteriores (Fig. 10); la misma posición del gonoporo masculino entre los esternos abdominales IX y X; muchos Pterygota tienen estructura de ovopositor, la misma que en Triplura (gonapósis del ovopositor y derivados de vesículas retráctiles de los segmentos abdominales VIII y IX); muchos Pterygota retienen un par de estilos sobre el segmento abdominal IX; entre los Pterygota los Ephemeroptera retienen la misma estructura del segmento abdominal X con cerco y paracercus como en Zygentoma entre los Triplura.

Esto permite suponer que Entognatha y Amyocerata son taxones hermanos y su ancestro común tiene los caracteres que son comunes a Diplura y Triplura.

En algunas hipótesis filogenéticas se asume que cierto taxón de Myriapoda es un ancestro o grupo hermano de Hexapoda. En hipótesis diferentes el papel de este miriápodo ancestro o grupo hermano se sitúa en Symphyla, Chilopoda o Diplopoda. Cuando se discuten todas estas hipótesis debemos recordar que todos los miriápidos (es decir, Chilopoda, Symphyla, Diplopoda y Paurotopoda) tienen una sinapomorfía en la estructura mandibular, la cual es única entre los Myriapoda (Figs. 3A-B). Sus mandíbulas han perdido el músculo dorsal posterior (que usualmente es el más fuerte y sirve como aductor en las mandíbulas de Hexapoda y Eucrustacea - Fig 3C). La articulación de las mandíbulas miriápidas ha cambiado de tal forma que el músculo dorsal anterior sirve como aductor (mientras que en las mandíbulas de Hexapoda y Eucrustacea sirve como abductor). En contraste a Hexapoda y Eucrustacea, la mandíbula típica miriápoda no tiene dos sino cuatro articulaciones (Fig. 3A): anteriormente está articulada no completamente a la cápsula de la cabeza sino a un esclerito par especial - fultura (suspensor de la hipofaringe) que posee una articulación móvil con la cápsula de la cabeza y lleva apodemas pares; la mandíbula está dividida en dos escleritos móviles articulados. La estructura de la mandíbula miriápoda con sus dos escleritos móviles y musculatura se asemeja a la estructura de la maxila de los hexápidos (véase más arriba y Fig. 9B) pero no a la mandíbula hexapoda. Algunos autores (Manton, 1964) piensan que los dos escleritos de la mandíbula miriápoda son verdaderos segmentos, uno de los cuales representa un "coxopodito" y otro un "telopodito"; sobre esta base se expresó la idea de un origen independiente de Ceratophora Lankester, 1888 (= Uniramia Manton, 1977) y Eucrustacea. Si esto es así el cardo y estipe de la maxila hexapoda también deberían ser interpretadas como "coxopodito" y "telopodito" pero nadie ha sugerido esta interpretación, como maxila lleva el palpo maxilar que es un verdadero telopodito.

RAZÓN DE LA MITOGÉNESIS EN SISTEMÁTICA BIOLÓGICA

En el caso discutido anteriormente, como en muchos otros casos, el mito aparece cuando se aplican principios de nomenclatura diferentes, no compatibles, al mismo nombre de taxón. En concreto, el nombre Insecta fue usado de acuerdo a un principio de rango, es decir, en cada una de las clasificaciones se atribuyó a un taxón que tenía un rango de clase, independientemente del volumen (es decir, los límites) de este taxón. Pero en las mismas clasificaciones otros nombres de

taxones (Entognatha, Pterygota et al.) fueron usados de acuerdo a un principio volumétrico, es decir, en cada una de las clasificaciones se atribuyeron los taxones a ciertos volúmenes, independientemente de los rangos. No hay explicación para estos nombres; por ejemplo, Insecta y Pterygota se usan de acuerdo a diferentes principios. A causa de esto un lector acepta el nombre Insecta como nombre volumétrico; esto produce confusión, porque el mismo nombre fue usado por el autor como uno de rango.

Con la finalidad de evitar confusiones es necesario comprender las razones de la existencia de los diferentes tipos de nomenclatura y llegar a un acuerdo sobre qué tipo de nomenclatura y nombres de categorías deberían ser usados.

RAZONES DE LA EXISTENCIA DE DIFERENTES TIPOS DE NOMENCLATURA

La meta de cualquier principio de nomenclatura taxonómica es conectar nombres con taxones. Pero un taxón tiene muchos atributos variables - volumen (bajo el término "volumen", "contenido" o "circunscripción" entendemos no un número de especies sino un conjunto concreto de especies incluido en este taxón), diagnosis, rango, posición en la clasificación y otros. Es imposible conectar un nombre con todos los atributos de taxón juntos, porque cuando la clasificación cambia, la combinación de atributos también cambia (por ejemplo, en diferentes clasificaciones de taxones del mismo volumen pueden tener diferente rangos, diferentes diagnosis o pertenecer a diferentes taxones de alto nivel).

La clasificación cambia permanentemente porque está basada en la filogenia (o "Sistema Natural" de los autores antiguos) pero no tenemos métodos directos para estudiar la filogenia. La filogenia se reconstruye únicamente por métodos indirectos (llamada "análisis cladístico" en la bibliografía post-Hennig) para los que debe ser usado todo el conocimiento biológico. La acumulación de conocimiento biológico es interminable y a causa de esto, los procesos de aproximación a la reconstrucción de la filogenia son también interminables, así pues, la clasificación será también interminable. A causa de esto es totalmente inútil esperar que se construya en el futuro una clasificación ideal de los organismos vivos.

En conexión con esto, la nomenclatura de los taxones debe ser adaptada para el cambio permanente en la clasificación, así de esta manera un nombre puede ser firmemente conectado sólo con un atributo simple de un taxón. Si existiese una clasificación constante, las reglas de nomenclatura no serían necesarias, sería suficiente confirmar de una vez y para siempre los nombres de todos los taxones en esta clasificación constante. Es la ausencia de posibilidades para crear tal clasificación la que hace crear las reglas universales en los códigos internacionales de nomenclatura - el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) y otros. Pero en estos códigos internacionales no encontramos una explicación clara sobre qué atributo debe ser conectado al nombre del taxón y por qué.

De acuerdo con el atributo con el que el nombre es conectado, se pueden distinguir diferentes grupos de nomenclaturas. Discutiremos tres de ellos - nomenclatura de rangos (donde el nombre está firmemente conectado con el rango), nomenclatura volumétrica (donde el nombre está firmemente conectado con cierto volumen) y la nomenclatura jerárquica (donde el nombre está conectado con la posición del taxón en la clasificación jerárquica). Las diferencias entre los principios de nomenclatura volumétrica, de rangos y jerárquica se ilustran en la Fig. 11.

Algunos autores han sugerido también otras nomenclaturas que parecen menos aptas. En particular, varios autores han sugerido una nomenclatura filogenética, donde un nombre estuviese conectado con un cierto ancestro común del taxón. Para esta nomenclatura los criterios de disponibilidad no han sido formulados lo que la hace menos apropiada. Además de esto, la forma en que la nomenclatura filogenética fue sugerida, contradice directamente las reglas del CINZ. Por ejemplo, se sugirió usar los nombres de familia (formados de acuerdo a las reglas de clasificación de CINZ) de acuerdo a reglas diferentes de nomenclatura filogenética; tales acciones son completamente inadmisibles y únicamente pueden conducir al caos nomenclatural. Si se elabora una versión mejorada de la nomenclatura sólo tendrían nombre los taxones holofiléticos (más exactamente, taxones que han sido estimados holofiléticos recientemente). Pero la nomenclatura sólo puede ser útil en el caso de que proporcione nombres a todos los taxones que son discutidos y no sólo a los taxones estimados como válidos por este o aquel autor: Si sólo se nombrasen los taxones válidos seríamos incapaces de discutir cualquier cosa.

CLASIFICACIÓN DE LOS NOMBRES

De acuerdo con sus usos, los nombres se dividen en rangos, volumétricos, jerárquicos y otros (véase más arriba). De acuerdo a las formas, sus nombres pueden ser tipificados (es decir, formados por el nombre de tipo género) o no-tipificados. Algunos autores usan un término "descriptivo" para los nombres no-tipificados, que no parece haber tenido éxito: algunos nombres tipificados contienen información sobre caracteres diagnóstico (por ejemplo, *Podurida* - "cola como pierna"), mientras que algunos nombres no-tipificados no lo contienen (por ejemplo, *Sympyla*). Los nombres de rango pueden ser unificados o no unificados: los nombres son unificados si sus partes terminales (usualmente sufijos y terminaciones) son idénticas en los nombres de los taxones del mismo rango y diferentes en taxones de rangos diferentes. Las diferencias en la forma de los nombres se muestran en la Tabla 1.

Tabla 1

Ejemplos de nombres tipificados, no tipificados, unificados y no unificados: en cada celda se proporcionan los nombres de dos superórdenes - libélulas (con el antiguo género *Libellula*) y moscas de las piedras (con el antiguo género *Perla*).

Table 1

Examples of typified, non-typified, unified and non-unified names; in each cell names of two superordes are given - dragonflies (with the oldest genus *Libellula*) and stoneflies (with the oldest genus *Perla*)

	tipificado/ typified:	no tipificado/ non-typified:
unificado: unified:	<i>Libelluloidea</i> <i>Perloidea</i>	<i>Odonatoidea</i> <i>Plecopteroidea</i>
no unificado: non-unified:	<i>Libelluloidea</i> <i>Perlariae</i>	<i>Odonata</i> <i>Plecoptera</i>

NOMENCLATURA DE RANGOS

A los nombres de rangos pertenecen algunos nombres no-tipificados y todos los nombres de la mayoría de los tipificados (una de las nomenclaturas de rangos unificados tipificados es la nomenclatura regulada por CINZ).

En la nomenclatura de rangos un taxón se determina únicamente por dos atributos: por rango y por un taxón tipo de rango inferior.

Este principio de nomenclatura es oportuno para las especies, con las que se usa con éxito por el CINZ y otros códigos internacionales de nomenclatura. En la nomenclatura de rangos un nombre concreto de las especies se atribuyen a un conjunto de organismos donde puede ser usada una definición especial de especie y que contiene un concreto espécimen tipo. Existe una definición general de especie biológica (esta definición está conectada con un rasgo natural - el aislamiento reproductor), aparece un nombre concreto para ser atribuido a una especie biológica concreta; los desacuerdos sólo pueden ser sobre el uso de la definición de la especie biológica, es decir, los desacuerdos se sitúan en una esfera de discusión científica, no siendo opiniones arbitrarias.

Para taxones supraespecíficos la situación es muy diferente porque cualquier definición de rango está ausente y los rangos (como género, familia, orden, clase, filum, reino y otros) se dan arbitrariamente. Siendo categorías absolutamente artificiales, los rangos supraespecíficos no tienen interés para el investigador, así la nomenclatura supraespecífica de los taxones (es decir, taxones formales a los cuales se les atribuyen los nombres) aparecen como si perdiesen el contacto con los taxones sistemáticos (es decir, los taxones con los que trabajan los sistemáticos). Es difícil imaginar que alguien estuviese interesado, por ejemplo, en la investigación del género *Libellula* Linnaeus, 1758 en sí mismo, porque en la nomenclatura de rangos el género *Libellula* es cualquier grupo de libélulas (con o sin los caballitos del diablo), si incluye la especie *Libellula quadrimaculata* y si le atribuimos a un rango genérico; en la bibliografía existente puede ser cualquier cosa de un gran grupo natural que une a todos las libélulas y caballitos del diablo y conocido también bajo el nombre *Odonata* (tal como fue aceptado el género *Libellula* por Linnaeus) subordinado a un grupo muchas veces más pequeño. Tal complejo de objetos, como es el género *Libellula* en todos sus sentidos (o cualquier otro taxón nomenclatural supraespecífico de rango) no tiene ningún aspecto que pudiese ser de interés para discutir en la bibliografía biológica - no tiene características morfológicas concretas, no tiene una posición filogenética concreta ni un área de distribución, etc. A causa de esto actualmente es innecesario dar nombres propios a los taxones de rangos supraespecíficos. Una paradoja es que los códigos nomenclaturales cuidadosamente desarrollados suplen con nombres solamente los taxones nomenclaturales de rango, mientras que los taxones sistemáticos carecen de sus propios nombres, y lo que es más, la pérdida de derechos a tener sus propios nombres. Por ejemplo, el "grupo subordinado muchas veces más pequeño" mencionando varias líneas arriba no tiene (y no puede tener) su propio nombre, mientras en contraposición el objeto "género *Libellula* L.", carente de sentido, es un caso de interés científico.

NOMENCLATURA VOLUMÉTRICA (FIG. 11)

De acuerdo a los taxones supraespecíficos, la nomenclatura volumétrica corresponde a las tareas del sistemático más que otras; el taxón de la nomenclatura volumétrica está caracterizado por un volumen constante, es decir, una composición de especies incluidas en él. Los nombres volumétricos de taxones (por ejemplo, el antes mencionado nombre *Odonata*) siempre fueron usados, y todavía lo son, pero hasta recientemente no había reglas sobre su uso. Es posible hacer reglas que regulen el uso de los nombres volumétricos sobre la base de la fijación de los taxones permitidos (véase más abajo).

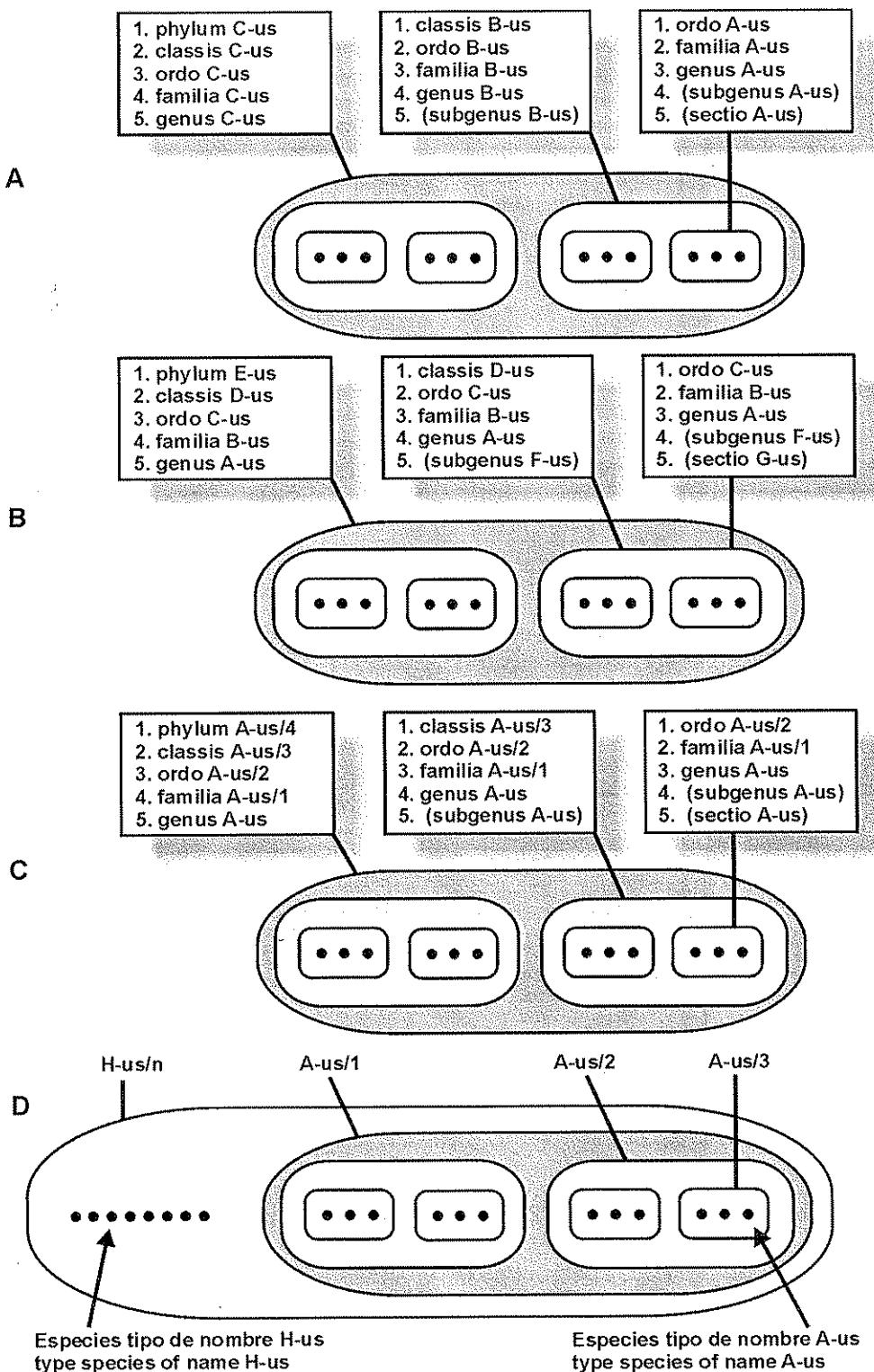


Fig. 11.- Cuatro nomenclaturas diferentes: A - volumétrica; B - de rangos no unificada; C - de rangos unificada; D - jerárquica. Estas cuatro nomenclaturas alternativas son usadas para la misma clasificación de 12 especies. Doce puntos indican 12 especies. Las cajas indican perfiles de taxones supraespecíficos. Los números del 1 a 5 corresponden a cinco formas, en las cuales los rangos son sugeridos para tres de estos taxones. En negrita se muestra el mismo nombre ("A-us") y el mismo rango ("género"). En las Figs. C y D los nombres *A-us* y *H-us* pertenecen a los nombres del grupo-género y el nombre *H-us* es más antiguo que el nombre *A-us*.

Fig. 11.- Four different nomenclatures: A - volumetric; B - ranking non-unified; C - ranking unified; D - hierarchical. These four alternative nomenclatures are used here for the same classification of 12 species. Twelve spots indicate 12 species. Figures indicate outlines of supraspecific taxa. Numbers from 1 to 5 correspond to five manners, in which ranks are suggested for three of these taxa. By bold the same name ("A-us") and the same rank ("genus") is shown. In Figs. C and D the names *A-us* and *H-us* belong to the genus-group names, and the name *H-us* is older than the name *A-us*.

Además de los nombres, que han sido propuestos como volumétricos, podemos estimar como un nombre volumétrico un nombre tomado de alguna nomenclatura (por ejemplo, de uno de rango), si tiene la referencia del autor del volumen. Por ejemplo, "*Libellula sensu Linnaeus, 1758*" o "*Libellula: Linnaeus, 1758*" significa lo mismo que el nombre volumétrico "*Odonata*" (mientras que si se escribe "*Linnaeus, 1758*" sin el "*sensu*" o los dos puntos, significa que aquí es un taxon de nomenclatura de rango). Esta forma tan ampliamente aceptada de designación de los taxones volumétricos permite proporcionar nombres a todos los taxones volumétricos de interés para los investigadores, pero es difícil y no es universal: el mismo taxon volumétrico puede ser nombrado de muchas formas distintas, si se usan varios nombres de rango por la acepción de varios autores.

TRADICIONES EXISTENTES EN EL USO DE NOMBRES DE TAXONES NO-TIPIFICADOS

Mientras los nombres del grupo-especie, grupo-género y grupo-familia están regulados por las reglas del CINZ y son obligatoriamente usados como de rango, otros nombres no están regulados por reglas y pueden ser usados como de rango o volumétricos. Es interesante recalcar que los nombres se dividen en rangos y volumétricos: cuando se cambia la clasificación algunos nombres se usan como de rango (es decir, el nombre se preserva para un taxon del mismo rango, independientemente de su volumen), mientras otros nombres son usados como volumétricos (es decir, el nombre se preserva para un taxon del mismo volumen independientemente de su rango). El principio de división no está claro. Por ejemplo, el nombre *Chilopoda* Latreille, 1817, es volumétrico: un rango de su taxon nomenclatural ha sido cambiado de familia (Latreille, 1817) a clase (Pocock, 1893), pero su volumen siempre permanece constante. El nombre *Neuroptera* Linnaeus 1758 es uno de rangos: siempre ha pertenecido al mismo taxon de rango ordinal, mientras que el volumen de su taxon nomenclatural ha sido considerablemente cambiado. En la 10^a edición del "Sistema Naturae" (Linnaeus, 1758) el orden Neuroptera incluía los géneros *Libellula* (es decir, libélulas y caballitos del diablo), *Ephemera* (efímeras), *Phryganea* (frigáneas y moscas de las piedras), *Hemerobius* (hemerobiidos, mirmeleónidos, siálicos, termitas aladas y psocópteros), *Panorpa* y *Raphidia*; fue un taxon artificial a sabiendas. Posteriormente diferentes autores cambiaron el volumen del orden de diferentes formas, y recientemente bajo el nombre "orden Neuroptera L." se comprende a menudo un taxon que contiene sólo una parte de las especies incluidas por Linnaeus en su género *Hemerobius*. Otro orden artificial a sabiendas de la clase Insecta en la clasificación linneana fue el orden Aptera. Contenía todos los artrópodos ápteros. El grupo de este volumen no es aceptado en la sistemática reciente, así como el grupo correspondiente al Neuroptera linneano. Algunos autores intentaron usar el nombre Aptera como uno de rango, atribuyéndole a uno de los órdenes en los cuales fue dividido el orden Aptera: a Siphonaptera, Anoplura o a Thysanura. Pero la mayoría de los autores respetaron el nombre Aptera como volumétrico, y por eso no lo usaron. Para los insectos ápteros se sugirieron nombres variables - *Apterygogenea* Brauer, 1885, *Apterygota* Lang, 1888, *Apterota* Haeckel, 1896 y otros, para evitar el nombre Aptera que de acuerdo a los principios volumétricos ya estaba ocupado previamente.

Algunas veces la subordinación de los taxones se cambia a su opuesto, cuando uno de los taxones nomenclaturales es de rango, y otro es volumétrico. Por ejemplo, el

nombre de rango Insecta (pertenece a una clase de volumen inconstante) y el nombre volumétrico Hexapoda (pertenece a un taxon de volumen constante pero rango inconstante) cambia de lugar: la clase Insecta puede incluir Hexapoda como una subclase o un taxon subordinado de otro rango (Kingsley, 1888 y otros); los nombres Insecta y Hexapoda pueden ser sinónimos perteneciendo a la misma clase (Heymons, 1901 y otros); superclase (o taxon de otro rango más alto que la clase); Hexapoda puede incluir la clase Insecta como un taxon subordinado (Lameere, 1895 y otros).

SINONIMIA DE RANGOS Y VOLUMÉTRICA

En la nomenclatura de rangos un símbolo "=" (indicando sinonimia) no tiene analogías con un símbolo "=" en matemáticas. Mientras que en matemáticas cuando $a=b$ y $b=c$ entonces $a=c$, en la nomenclatura de rangos no es así. Por ejemplo, la familia Siphlonuridae está ampliamente aceptada por algunos autores, puede incluir los géneros *Dipteromimus* (con una única especie *D.tipuliformis*) y *Rallidens* (con una única especie *R.mcfarlanei*) y otros; otros autores aceptan la familia Siphlonuridae de forma restrictiva y aceptan Diptermomimidae, Rallidentidae y otros taxones en rangos de familias. Con la finalidad de exponer que la familia Siphlonuridae es aceptada no de forma restrictiva sino en amplio sentido, se puede escribir:

Siphlonuridae Banks, 1900
= Rallidentidae Penniket, 1966;
= Diptermomimidae Kluge et al., 1995.

Pero esto no significa que Rallidentidae = Diptermomimidae porque nadie nunca incluyó *D.tipuliformis* a la familia Rallidentidae y nunca incluyó *R.mcfarlanei* a la familia Diptermomimidae.

En contraste con la sinonimia de rangos, en la sinonimia volumétrica la regla matemática es que si $a=b$ y $b=c$, entonces $a=c$. Por ejemplo, si *Odonata* = *Libellula sensu Linnaeus*, y *Odonata* = *Orthomyaria*, entonces *Orthomyaria* = *Libellula sensu Linnaeus* (véase más adelante).

Los sinónimos de rangos y volumétricos son básicamente dos asuntos distintos. Pero en algunos trabajos taxonómicos los sinónimos de rangos y volumétricos se sitúan en una misma lista con el mismo símbolo ". Para evitar confusiones propongo que no debe ser utilizado. Si es necesario, para cada taxon, se deben proporcionar no una sino dos listas de sinónimos: sinónimos de rango y volumétricos por separado. Deben darse distintos títulos para estas listas de sinónimos, o deben ser marcadas de forma diferente (por ejemplo, si un tipo de sinónimos se indica mediante el símbolo "=", el otro tipo de sinónimos debe indicarse de otra forma).

NUEVAS REGLAS DE NOMENCLATURA PROPUESTAS

Como es imposible combinar principios de nomenclatura volumétrica y de rango es necesario separar los nombres de rangos y volumétricos con la ayuda del criterio de disponibilidad (véase más abajo) de tal forma que un nombre disponible como rango, no debería estar disponible como volumétrico y un nombre disponible como volumétrico no debería estar disponible como rango (Kluge, 1999).

I. Nomenclatura de rangos

Para formar nombres de rangos se utilizan nombres pertenecientes a nombres de grupo-especie, grupo-género y grupo-

familia, cuyo uso está regulado por el CINZ. El punto de partida para los grupos-familia es 1758 (cuando los taxones de grupo-familia y rangos de grupo-familia estaban ausentes por completo), no está claro por parte del CINZ qué rango y qué límite debe tener un taxón en la publicación original para pasar a formar parte del grupo familia. En correspondencia con las sugerencias de algunos autores (Rohdendorf, 1977 et al.) sería conveniente incluir en el grupo-familia todos los nombres tipificados independientemente de sus rangos. En este caso como nombres pertenecientes al grupo-familia (y por tanto formando parte del principio de coordinación en el grupo-familia), todos los nombres deben ser aceptados, los cuales están formados a partir de nombre del tipo género añadiendo únicamente sufijos, terminaciones y/o bases "-form" y "-morph-" (pero no otras bases - véase más adelante). También debería ser oportuno hacer las reglas del CINZ más simples: quitar la coordinación separada en el grupo-familia y extender la coordinación del grupo-género al grupo-familia. En este caso una base nombre de rango no debería depender de rangos supraespecíficos artificiales y debido a esto debería ser más estable (véase más abajo: 'Nomenclatura jerárquica').

Los nombres del grupo-género y grupo-familia pueden ser usados en la forma sugerida por el CINZ (en este caso son nombres de rango) o pueden ser usados en la forma de los nombres jerárquicos (véase III).

II. Nomenclatura volumétrica

Con la finalidad de tomar una decisión sobre el uso de un nombre volumétrico, el nombre debe ser estimado mediante tres posiciones: 1) disponibilidad, 2) correspondencia en volumen y 3) validez (en lugar de los dos puntos - disponibilidad y validez - usado por los nombres de rangos).

II.1. Disponibilidad de los nombres volumétricos

Disponibilidad de los nombres volumétricos: son todos los nombres latinos de los taxones zoológicos publicados desde el comienzo de 1758 que no pertenecen al grupo-especie, grupo-género y grupo-familia del CINZ y que no están formados por nombres del tipo género mediante la adición de sufijos y/o bases "-form" y "-morph".

Los nombres que están formados a partir del nombre de tipo género mediante la adición de sufijos y/o bases "-form" y "-morph" deben ser considerados como nombres de rangos tipificados (véase I), independientemente de si fueron sugeridos inicialmente como de rangos o volumétricos.

Ejemplos: Odonata, Odonatoidea, Odonatoptera, y Odonatopterata son 4 nombres volumétricos disponibles, ya que están formados a partir del nombre "Odonata" que no es un nombre genérico. Ephemeroptera, Ephemeropteria, y Ephemeropteroidea son 3 nombres volumétricos distintos disponibles ya que están formados mediante la adición de la base "ptera" al nombre genérico "Ephemera". Oniscomorpha es un nombre volumétrico disponible si se atribuye a un taxón de diplópodos (donde no existe el nombre genérico Oniscus); pero el mismo nombre Oniscomorpha debería ser un nombre de rango tipificado si se atribuye al grupo de crustáceos que contiene el género *Oniscus*.

II.2. Correspondencia en volumen

II.2.A. Conceptos principales (sugeridos en Kluge, 1996)

1. Volumen listado: Un conjunto de especies, directa o indirectamente indicado en la publicación original como perteneciente a este taxón. Si en la publicación original están listados taxones supraespecíficos, en lugar de

especies y no hay indicaciones sobre su composición en especies, en el volumen listado sólo se incluye la especie tipo de estos taxones supraespecíficos.

2. Volumen estrictamente listado: El volumen listado menos las especies sobre las que se expresan dudas en la publicación original y también menos las especies sobre las cuales el autor de la publicación ha incluido erróneamente en la lista de especies de este taxón, contrarias a la diagnosis del taxón dado por él en esa publicación.
3. Volumen excluido: Un conjunto de especies que son directa o indirectamente indicadas en la publicación original como no situadas en el taxón dado o situadas en otro. Si la publicación original de la composición de especies de otro taxón no es dada (es decir, excluido), el taxón excluido debe incluir sólo la especie tipo de estos taxones.
4. Volumen estrictamente excluido: El volumen excluido menos las especies sobre las que se expresen dudas sobre su posición sistemática en la publicación considerada.
5. Volumen permitido: Cualquier volumen, incluyendo todas las especies del volumen estrictamente listado y que no incluya ninguna especie del volumen estrictamente excluido.

Ejemplo: El nombre Odonata fue dado originalmente (Fabricius, 1792-1798) a un taxón que incluía el género *Libellula* y *Aeshna* (con 47 especies situadas ahora en varios géneros de Anisoptera) y el género *Agrion* (con 5 especies situadas ahora en los variables géneros de *Zygoptera*); esta composición de especies es el volumen listado del nombre Odonata. En el mismo libro fueron descritos muchos otros insectos, los cuales fueron situados en taxones diferentes a Odonata; esto es el volumen excluido del volumen del nombre Odonata. El nombre Orthomyaria fue dado originariamente (Schwanwitsch, 1946) al taxón que incluía Odonata y excluía todos los otros órdenes de insectos; así pues, tiene el mismo volumen permitido que Odonata.

II.2.B. Categorías de nombres respecto a correspondencias en volumen

Respecto a correspondencia en volumen a un cierto taxón, todos los nombres se dividen en tres categorías de forma única.

1. Nombres que no corresponden en volumen al taxón dado. A esto pertenece cada nombre volumétrico disponible (véase II.1), cuyo volumen permitido [véase II.2.A(5)] contradice el volumen del taxón dado. Ninguno de estos nombres puede ser considerado como válido para este taxón.
2. Nombres con correspondencia múltiple en volumen al taxón dado. A esto pertenece todo nombre volumétrico disponible, cuyo volumen permitido no contradice al volumen del taxón dado, pero al mismo tiempo no contradice el volumen de algún otro taxón (o taxones) en la misma clasificación.
3. Nombres que corresponden de forma única en volumen al taxón dado. A esto pertenece todo nombre volumétrico, cuyo volumen permitido no contradice el volumen del taxón dado, pero contradice el volumen de cualquier otro taxón en la misma clasificación.

Ejemplo: si en nuestra clasificación sólo están presentes los taxones extintos, los nombres Odonata y Orthomyaria (véase II.1) son los nombres con correspondencia única en

volumen al taxon que incluye todas las especies recientes conocidas de odonatos (libélulas y caballitos del diablo). Pero si usamos una clasificación más completa, donde los insectos extintos del Paleozoico-Triásico son también clasificados, tenemos dos o más taxones diferentes, cada uno de los cuales corresponde en su volumen a los volúmenes permitidos de Odonata y Orthomyaria. En este caso podemos decir que los nombres Odonata y Orthomyaria corresponden de forma múltiple al taxon que incluye odonatos y sus lejanos parientes del Paleozoico-Triásico, y al mismo tiempo ambos nombres corresponden de forma múltiple al taxon subordinado al primero, incluyendo sólo los verdaderos odonatos sin sus parientes lejanos.

II.3. Validez de los nombres volumétricos

La validez del nombre volumétrico para cierto taxon es elegido entre los nombres disponibles que corresponden de forma única en volumen a este taxon y la disponibilidad de los nombres con correspondencia múltiple en volumen a este taxon. El más antiguo (después de 1757) de estos nombres es el válido. Si el más antiguo es un nombre que corresponde de forma única en volumen al taxon dado, este nombre debe ser un nombre válido único. Si el más antiguo es un nombre con correspondencia múltiple al taxon dado, este nombre debe ser uno de dos (o varios) nombres válidos; el segundo nombre válido es elegido como el más antiguo de los nombres con correspondencia única en volumen al taxon dado.

Si el uso del nombre más antiguo contradice con fuerza las tradiciones, uno de los nombres más nuevos puede ser elegido como válido; pero nunca un nombre válido puede ser elegido entre los nombres que no corresponden en volumen con el taxon dado.

Catálogo de nombres volumétricos

El uso de las reglas de nomenclatura volumétrica, así como el uso de cualquier otra regla, es imposible si los nombres son anónimos. Pero recientemente no hay catálogos utilizables o nombres no pertenecientes al código de taxones zoológicos y para muchos nombres su autor es desconocido. Debido a esto hemos comenzado un trabajo sobre la creación de un sistema informático de nombres de taxones supraespecíficos que no pertenecen al grupo-género y al grupo-familia del CINZ; este sistema de información (llamado TAXA NOM), además de otros, incluye datos sobre el uso de nombres por diferentes autores en varias clasificaciones y sobre diferentes autores que fueron atribuidos a nombres de taxones. En contraste con otros catálogos y bases de datos (cada uno de los cuales está basado en una pequeña clasificación de dudosa calidad) en TAXA NOM todas las clasificaciones son tomadas de la bibliografía como equivalentes; por eso TAXA NOM es realmente objetivo y puede ser ampliamente usado.

III. Nomenclatura jerárquica (Fig. 11)

Además de la nomenclatura de rangos y volumétrica, es posible la existencia un tercer tipo nomenclatura -la jerárquica-, este tipo de nomenclatura todavía no ha sido utilizado. En la nomenclatura jerárquica, en contraste a la de rangos, el nombre no está conectado con algún rango absoluto determinado (como género, familia, et al.), sino que está conectado con un rango relativo - es decir, con un número de un taxon subordinado jerárquicamente situado sobre él.

Para taxones supraespecíficos la nomenclatura jerárquica está más justificada que la de rangos, porque la nomencla-

tura jerárquica está basada en la jerarquía de un árbol filogenético, que existe en la naturaleza, mientras que la nomenclatura de rangos está basada en rangos absolutos, que están ausentes de la naturaleza. Para especies y taxones subespecíficos la situación es opuesta: aquí la nomenclatura de rangos es más apropiada, ya que está basada sobre determinaciones biológicas más seguras de las especies, mientras que no hay una buena explicación para la existencia de una jerarquía estricta de taxones subespecíficos (entre los cuales el intercambio de genes tiene lugar).

Así para taxones supraespecíficos es conveniente cambiar la nomenclatura de rangos por la jerárquica, y para los nombres de los grupos-especie es conveniente conservar la nomenclatura de rangos del CINZ. Al mismo tiempo la nomenclatura jerárquica coincide menos con las necesidades de los sistemáticos que la nomenclatura volumétrica, por eso si hay la posibilidad de elegir entre las nomenclaturas jerárquica y volumétrica, la nomenclatura volumétrica debe ser preferida. La nomenclatura jerárquica tiene una importante ventaja sobre la volumétrica: mientras que para llevar a cabo la nomenclatura volumétrica es necesario introducir y confirmar nuevas reglas y crear muchos nombres nuevos, para introducir la nomenclatura jerárquica es suficiente con tomar las reglas ya existentes del CINZ y los nombres ya existentes del grupo género y familia (que en su esencia son de rango) y cambiar únicamente su forma, haciéndolos, no de rango, sino jerárquicos. Estamos sugiriendo una forma conveniente de crear nombres de nomenclatura jerárquica tipificados sobre la base del CINZ.

Nomenclatura jerárquica tipificada con base en CINZ

Esta nomenclatura está siendo exitosamente usada por el autor para todos los taxones supraespecíficos de Ephemeroptera (Kluge, publicación en Internet 1998). Está basada en dos posiciones.

1. En la clasificación jerárquica todos los taxones pueden ser asignados a conjuntos de números, que son ampliamente usados por algunos autores (Hennig, 1953 et al.) los cuales son a menudos usados para la numeración de los capítulos en los libros y documentos. En sistemática tales números son usados sólo como adición a los nombres en latín, por ejemplo, 1.Entognatha, 1.1.Diplura, 1.2.Ellipura, 1.2.1.Protura, 1.2.2. Collembola, etc (Hennig, 1981). Pero como cada nombre tiene un único número, en principio cada nombre puede ser sustituido por un número. Un obstáculo para la sustitución de nombres por números es el hecho de que el comienzo de la numeración es totalmente arbitrario. El número de un taxon depende de un punto de partida elegido arbitrariamente a partir del cual se empieza a contar, así no puede ser usado como un nombre universal; pero la diferencia entre dos números depende sólo de la clasificación elegida (que no es arbitraria), y esta diferencia puede ser usada como un nombre universal de taxon. Por lo tanto, si la numeración no comienza de un taxon arbitrario sino de un taxon fijado de forma única, sobre esta base se puede crear una nomenclatura jerárquica.
2. Es posible fijar taxones como puntos de inicio de la numeración con la ayuda de las reglas recientes del actual CINZ. Si se toma un nombre del grupo-género (llamémoslo *A-us*, y la especie tipo *A-us a-us*) usando las reglas del CINZ tenemos que aceptar el nombre *A-us* para alguno de los numerosos taxones supraespecíficos, incluyendo la especie *A-us a-us*, si atribuimos a este taxon un rango de

género o subgénero. No hay reglas que limitasen la atribución de este o aquel rango supraespecífico, así podemos atribuir el nombre *A-us* a taxones de volúmenes muy variables. El más pequeño de ellos incluye sólo la especie tipo *A-us a-us*, y el más extenso incluye además de *A-us a-us*, cualquier especie excepto las especies que son tipo de géneros y subgéneros más antiguos que *A-us*.

Por lo tanto, existe un límite superior para el volumen del taxón de rango *A-us*. En una clasificación jerárquica concreta el taxón más amplio al que se puede atribuir el nombre *A-us*, puede ser determinada; si damos a este taxón un nombre especial, este nombre no debería ser un rango sino uno jerárquico. Llamamos a este taxón *A-us/g1*, donde la letra *g* (del latín "genus") indica que, cuando se elige este taxón hemos seguido las reglas del CINZ para el grupo-género y el número 1 indica que es el primer (anterior) taxón, que puede llevar el nombre *A-us*. Si del nombre genérico *A-us* se ha formado algún nombre de grupo-familia, en este caso es posible encontrar el taxón más alto, el cual si se atribuye a cualquier rango de familia-grupo, debería tener un nombre, formado del nombre genérico *A-us*; llamamos a este taxón *A-us/f1*, donde la letra *f* (del latín "familia") significa que hemos seguido las reglas para el grupo-familia. Los nombres jerárquicos *A-us/g1* y *A-us/f1* pueden pertenecer al mismo taxón o a diferentes. Si pertenecen al mismo taxón podemos nombrar a este taxón *A-us/fg1* (es lo mismo que escribir *A-us/f1=A-us/g1*). Este taxón, que está directamente subordinado a *A-us/fg1* e incluye la especie tipo *A-us a-us*, es llamado *A-us/fg2*; si *A-us/fg2* está dividido en taxones subordinados, está presente entre ellos un taxón *A-us/fg3*, etc. El número del final indica un rango relativo, el mayor es su número, el menor es su rango. Si los nombres formados de acuerdo a las reglas para el grupo-género y el grupo-familia no coinciden, los nombres de los taxones pueden ser *A-us/f4=g3*, o *A-us/f1=B-us/g1*, etc. Si en una clasificación dada un nombre jerárquico formado de un nombre genérico *A-us* es el nombre simple, que puede ser formado por el nombre *A-us*, está indicado por el número 1 entre paréntesis: *A-us/fg(1)* o *A-us/g(1)*; los paréntesis significan que la próxima vez *A-us* puede ser escrito ya que no están presentes otros números al lado del 1.

Si se comparan estos nombres jerárquicos con números de taxones en la clasificación jerárquica, el número del final del nombre jerárquico corresponde a la cantidad de las últimas cifras del número, las cuales pertenecen a los taxones cuyos nombres están formados por el nombre genérico *A-us* (Tabla 2).

Cuando la nomenclatura de rangos cambia a una jerárquica, la sinonimia subjetiva desaparece (en el sentido del CINZ), y sólo permanece la sinonimia objetiva (en el sentido del CINZ). Cuando cambiamos la nomenclatura de rangos a una jerárquica de forma incompleta, pero reteniendo los nombres de los taxones grupo-especie en la nomenclatura de rangos, la sinonimia subjetiva desaparece también incompletamente: se preserva la sinonimia subjetiva de la de los taxones supraespecíficos, cuyas especies tipo son sinónimos subjetivos.

Al mismo tiempo en la nomenclatura jerárquica sugerida, muchos nombres son dobles (es decir, que actualmente consisten de dos sinónimos jerárquicos): un nombre está determinado por las reglas del CINZ para el grupo-género, otro por las reglas del grupo-familia. Esta doble nomenclatura es evidentemente superflua y si los números no se corresponden es algo difícil de eliminar y de recordar. Esta voluminosidad y excedencia es sólo un reflejo de la voluminosidad y excedencia del actual CINZ: hay reglas de diferente prioridad en el grupo-género y el grupo-familia (CINZ, Art. 36, 43) así de esta forma se contradicen fuertemente las tradiciones y el sentido común que fue necesario para darles moderación (CINZ, Art. 40b). Es posible hacer nomenclatura jerárquica

mucho más conveniente, breve y fácil de recordar, si se deja aparte todo lo conectado con el grupo-familia y se preservan sólo las partes de los nombres que están formadas de acuerdo a las normas del grupo-género. Entonces es posible quitar también de los nombres "/g", haciendo así los nombres más cortos. En este caso, por ejemplo, en lugar de "Heptagenia/f1=Oligoneuria/g2 podremos escribir "Oligoneuria1"; en lugar de "Oligoneuria/f1=g2" - "Oligoneuria2"; en lugar de "Rhithrogena/fg1" - "Rhithrogena1".

Estamos usando con dificultad nombres dobles con una única meta - hacer posible el transformar fácilmente nombres jerárquicos a unos de rangos generalmente aceptados. Así como la nomenclatura de rangos CINZ es generalmente aceptada, mucha gente, cuando encuentra en un artículo nombres jerárquicos inusuales le gustaría ver en lugar de ellos, nombres de rangos de la forma usual. Cuando los nombres jerárquicos dobles están presentes, cada lector puede cambiarlos a rangos por sí mismo, sin usar materiales adicionales. Para hacer esto, es suficiente atribuir a esos taxones cualquier rango de tal forma, que para todos los taxones con el mismo nombre genérico, el número más alto correspondería al rango más bajo (por ejemplo, para los taxones dados en la Tabla 2, se pueden elegir rangos dados en uno de los dos puntos de la derecha, o sugerir los suyos propios); si como resultado de esto un taxón adquiere algún rango de grupo-familia, el sufijo y terminación correspondientes a este rango deben ser añadidos a la base del nombre genérico, tras el que viene la letra "f"; si el rango atribuido es de género o subgénero - el nombre correcto de rango es ese, tras el cual viene la letra "g". Por ejemplo, si se atribuye al taxón *Nesameletus/f1=Metamoniush/g1* un rango de tribu, debe ser llamado *Nesameletini* y si se atribuye a un rango de género - *Metamoniush*. Así los autores que usan la nomenclatura jerárquica, de ningún modo limitan la libertad de sus colegas, que quieren usar la nomenclatura habitual de rangos: los que no quieren inventar rangos para los taxones, no los inventan y escriben nombres en la nomenclatura jerárquica, y los que quieren ver rangos, son capaces de inventarlos de acuerdo a su propio gusto, y fácilmente cambiar los nombres jerárquicos a los de rangos.

Tal vía de escritura de nombres jerárquicos sin rangos absolutos puede ser comparado al té sin azúcar: sobre la mesa hay un tazón con azúcar y una cuchara y todo el mundo que quiere pone azúcar en su taza de acuerdo a su propio gusto, sin dictar sus gustos a los otros.

Formación del nombre de la especie

Los rangos absolutos supraespecíficos están ausentes de la nomenclatura jerárquica, por lo que, por consiguiente, también está ausente un rango genérico. Pero de acuerdo a las reglas del CINZ, un nombre de especie puede existir sólo como binomio, es decir, sólo en composición con un nombre de género (pero no de un taxón de cualquier otro rango). El epíteto de especie no debe ser usado sin un nombre genérico, porque en la nomenclatura los epítetos de especies a menudo están repetidos; es también imposible cambiar en binomio un nombre genérico a un nombre de taxón supraespecífico de rango arbitrario, porque en este caso podría aparecer la incertidumbre de la homonimia.

En la nomenclatura jerárquica el nombre de especie puede ser escrito de la siguiente forma: en primer lugar, un epíteto de especie se escribe, después el autor y año (siempre sin paréntesis), entonces en corchetes un nombre genérico inicial (independientemente de si corresponde a la moderna posición sistemática de esta especie o no); si la combinación

Tabla 2

Ejemplo de nomenclatura jerárquica para uno de los grupos de efímeras - Brachitergaliae Kluge, 1998. Las cifras subrayadas pertenecen a taxones con el mismo nombre genérico antiguo; así, el número de cifras subrayada corresponde a la cifra tras la letras 'g'.

Table 2

Example of hierarchical nomenclature for one of groups of mayflies - Branchitergaliae Kluge, 1998. Undeline cyphers belong to taxa with the same oldest generic name, and thus number of undeline cyphers corresponds to the cypher after letter "g".

Clasificación de Branchitergaliae con los nombres jerárquicos de los taxones - Classification of Branchitergaliae with hierarchical names of taxa	Diferentes variantes de rangos correspondientes a las opiniones del autor moderno (los autores antiguos usaban rangos mucho más variables) - Different variants of ranks corresponding to opinions of modern authors (older authors used much more variable ranks)		
<u>1</u> Heptagenia/f1=Oligoneuria/g1	superfam.	infraordo	subordo
<u>1.1</u> Oligoneuria/f1=g2	fam.		superfam.
<u>1.1.1</u> Coloburiscus/fg1	subfam.		fam.
<u>1.1.1.1</u> Coloburiscus/fg2	gen.		gen.
<u>1.1.1.2</u> Coloburiscoides/g(1)	gen.		gen.
<u>1.1.1.3</u> Murphiella/g(1)	gen.		gen.
<u>1.1.2</u> Isonychia/fg1	subfam.,gen.		fam.,gen.
<u>1.1.3</u> Oligoneuria/f2=g3	subfam.		fam.
<u>1.1.3.1</u> Pseudoligoneuria/f(1)= =Chromarcys/g(1)	tribus,gen.		subfam.,gen.
<u>1.1.3.2</u> Oligoneuria/f3=g4 taxa subordinate to Oligoneuria/f3=g4	tribus genn.		subfam. genn.
<u>1.2</u> Heptagenia/f2=g1	fam.		superfam.
<u>1.2.1</u> Pseudiron/fg(1)	subfam.,gen.	fam.,gen.	fam.,gen.
<u>1.2.2</u> Heptagenia/f3=g2	subfam.	fam.	?
<u>1.2.2.1</u> Arthroplea/fg(1)	tr.,gen.	subfam.,gen.	fam.,gen.
<u>1.2.2.2</u> Heptagenia/f4=g3	tribus	subfam.	fam.
<u>1.2.2.2.1</u> Heptagenia/f5=g4	subtribus	tribus	subfam.
<u>1.2.2.2.1.2</u> Heptagenia/f6=g5	gen.	subtribus	tribus
<u>1.2.2.2.1.2.1</u> Kageronia/g(1)	subgen.	gen.	subtr.,gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2</u> Heptagenia/f7=g6	gr.subgenn.	gr.genn.	subtribus
<u>1.2.2.2.1.2.2.1</u> Heptagenia/f8=g7	subgen.	gen.	infratr.,gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.2</u> Dacnogenia/g(1)	subgen.	gen.	infratr.,gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3</u> Stenonema/g1	subgen.	gen.	infratr.,gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3.1</u> Stenacron/g(1)	gr.spp.	subgen.	gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3.2</u> Stenonema/g2	gr.spp.	subgen.	gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3.2.1</u> Stenonema/g3	subgr.spp.	gr.spp.	subgen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3.2.2</u> Maccaffertium/g(1)	subgr.spp.	gr.spp.	subgen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.3.3</u> Macdunnoa/g(1)	gr.spp.	subgen.	gen.
<u>1.2.2.2.1.2.2.4</u> Ecdyonurus/fg1 taxa subordinate to Ecdyonurus/fg1	gen. subgenn.	subtr. genn.	tr. subtr.
<u>1.2.2.2.2</u> Raptioheptagenia/fg(1)	subtr.,gen.	tr.,gen.	subfam.,gen.
<u>1.2.2.2.3</u> Cinygma/fg(1)	subtr.,gen.	tr.,gen.	subfam.,gen.
<u>1.2.2.2.4</u> Rhithrogena/fg1	subtribus	tribus	subfam.
<u>1.2.2.2.4.1</u> Rhithrogena/fg2	gen.	subtribus	tribus
<u>1.2.2.2.4.1.1</u> Paegniodes/g(1)	subgen.	gen.	subtr.,gen.
<u>1.2.2.2.4.1.2</u> Rhithrogena/fg3	gr.subgenn.	gen.	subtribus
<u>1.2.2.2.4.1.2.1</u> Cinygmula/g1	subgen.	subgen.	gen.
<u>1.2.2.2.4.1.2.2</u> Rhithrogena/fg4	subgen.	subgen.	gen.
<u>1.2.2.2.4.2</u> Epeorus/g1	infratr.	subtribus	tribus
<u>1.2.2.2.4.2.1</u> Bleptus/g(1)	gen.	gen.	subtr.,gen.
<u>1.2.2.2.4.2.2</u> Epeorus/g2	gen.	gen.	subtribus
<u>1.2.2.2.4.2.2.1</u> Ironodes/g(1)	subgen.	subgen.	infratr.,gen.
<u>1.2.2.2.4.2.2.2</u> Epeorus/g3 taxa subordinate to Epeorus/g3	subgen. gr.spp.	gr.subgenn. subgen.	infratribus gen.

inicial incluía un nombre subgenérico, este nombre subgenérico puede ser escrito en paréntesis detrás del nombre genérico dentro de corchetes. Para indicar la posición sistemática moderna de la especie, el epíteto puede ser escrito antes de la especie, un nombre de algún taxón supraespecífico (a causa de una forma especial, peculiar de la nomenclatura jerárquica, este nombre podría no ser tomado por un nombre genérico en el binomio).

Esta forma de nombre genérico tiene una ventaja evidente sobre la tradicional. En la forma tradicional de binomio, el nombre genérico debe cumplir dos funciones conflictivas: (1) hacer el nombre de la especie único y (2) indicar la opinión actual del autor sobre la posición sistemática de la especie. Cada una de estos problemas tiene dificultad en sí mismo, y no es recomendable intentar trabajar sobre ambos a la vez. Cuando la posición sistemática de la especie cambia, puede aparecer o desaparecer la homonimia, lo que conduce a renombrar el epíteto de la especie, algunas veces, como resultado de esto, la situación se hace tan intrincada que es difícil comprender sobre qué especie se está discutiendo, lo que lleva a confusiones. Por otro lado, en varios casos es difícil indicar la posición sistemática con exactitud y un simple nombre genérico no es suficiente.

Por ejemplo, en dos publicaciones diferentes los nombres de dos especies han sido escritos de la forma tradicional:

- 1^a especie - *Epeorus znojkoi* (Tshernova, 1938),
- 2^a especie - *Epeorus znojkoi* (Tshernova, 1938).

Esta forma de nombres no permite comprender qué especie se discute en cada uno de los casos. Los siguientes nombres contienen mucha más información:

- 1^a especie - *znojkoi* Tshernova, 1938 [Ecdyonurus],
- 2^a especie - *znojkoi* Tshernova, 1938 [Iron].

Aquí el nombre genérico tiene la misma función que el apellido humano: se da inicialmente sobre la base de sus relaciones de parentesco, pero más tarde se usa únicamente para la determinación del individuo, independientemente de si indica las relaciones correctamente o no. Para indicar la posición sistemática, se debe usar un nombre separado, este nombre puede ser cambiado dependiendo del desarrollo de la sistemática. Si nuestro conocimiento sobre las dos especies anteriores se limitase a las descripciones originales y a la investigación de los especímenes tipo (que están representados por un simple estado de desarrollo - imago), la posición sistemática de estas especies se podría escribir de la siguiente forma:

- 1^a especie - *Rhithrogena/fg2 znojkoi* Tshernova, 1938
[Ecdyonurus],
- 2^a especie - *Epeorus/g2 znojkoi* Tshernova, 1938 [Iron],

El taxón *Rhithrogena/fg2* y *Epeorus/g2* tienen diferente diagnóstico basado en los caracteres del imago. De acuerdo a la clasificación actual, *Rhithrogena/fg2* y *Epeorus/g2* se dividen en dos taxones subordinados (véase tabla 2), que pueden ser distinguidos sólo sobre la base de caracteres larvales. Como ahora conocemos la estructura larval, podemos escribir:

- 1^a especie - *Rhithrogena/fg4 znojkoi* [Ecdyonurus],
- 2^a especie - *Iron/g1 znojkoi* [Iron],
- o con mayor longitud: *Epeorus/g3 Iron/g1 znojkoi* [I.].

Todo lo escrito sobre la posición sistemática de la 2^a especie es correcto, pero tiene varios grados de exactitud. Por contraposición a esto, en la forma tradicional todos los binomios excepto uno son incorrectos, y el único binomio "correcto" aparece diferente en distintas publicaciones.

Principios de sistemática linneanos y post-linneanos

Los principios linneanos de sistemática representan un código de reglas que son formulados de forma única, pero al mismo tiempo no fueron justificados o fueron justificados por razones de conveniencia. En la sistemática post-linneaana las reglas de la sistemática linneana se usan sólo en el grado en que son justificados por la biología moderna; esta posición de la sistemática linneana, puede ser justificada y rechazada por los sistemáticos pos-linneanos. En concreto, de acuerdo a las reglas linneanas la clasificación de los taxones debe ser estrictamente jerárquica (mientras en otros campos de las ciencias naturales la clasificación de objetos no es en general estrictamente jerárquica); en la sistemática post-linneaana la jerarquía de la clasificación está bien fundada por el hecho de que la clasificación refleja la filogenia, mientras que la filogenia usualmente tiene forma de árbol ramificado jerárquico. En la sistemática linneana está presente una categoría discreta de especies, en la sistemática pos-linneaana la naturaleza discreta de las especies está bien fundada por la presencia de la aislamiento reproductor entre especies y la ausencia de aislamiento reproductor dentro de la especie; en casos donde este fenómeno está ausente surge una pregunta sobre la conveniencia del uso de la categoría de la especie. Por otro lado, en la sistemática linneana una categoría de rangos absoluta está presente más allá del rango de la especie, hay un rango genérico con un status especial, otros rangos supraespecíficos importantes (obligatorios) (en trabajos linneanos - orden, clase y reino, más tarde se añadieron familia y filum) y rangos adicionales (no obligatorios). En biología actual, la presencia de rangos absolutos y su discriminación no está justificada, debido a esto muchos autores modernos evitan el uso de rangos. Pero aquí encuentran una dificultad: las reglas recientes de nomenclatura zoológica están adaptadas únicamente a la sistemática linneana, y no acepta la pos-linneaana; en particular, de acuerdo a esas reglas, un taxón puede tener un nombre sólo si lo toma de un rango absoluto. El preámbulo del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) declara que: "sus provisiones y recomendaciones... no restringe la libertad del pensamiento taxonómico o acción". Pero actualmente las reglas del Código no aseguran la observancia de esta postura tan importante; la demanda para establecer rangos es una restricción a la libertad de la investigación taxonómica. Los nuevos principios de nomenclatura descritos anteriormente permiten evitar esta dificultad y cambiar desde la sistemática linneana hasta la post-linneaana.

BIBLIOGRAFÍA

- BERLESE, A., 1909. Monografia dei Myriontomata. *Redia*, 6: 1-182.
- FABRICIUS, J. C., 1792-1798. *Entomologia Systematica emendata et Aucta. T. I-IV*, Suppl.
- HENNIG, W., 1953. Kritische Bemerkungen zum Phylogenetischen System der Insecten. *Beitr. Entomol.*, 3: 1-85.
- HENNIG, W., 1981. *Insect phylogeny*. John Wiley & sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto. 514 pp.
- HEYMONS, R., 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*. Hf., 33: 1-244.
- IMMS, A. D., 1938. On the antennal musculature in insects and other Arthropods. *Quart. Journ. Microsc. Sci.*, 81: 273-320.
- INTERNATIONAL CODE OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 3rd edition. 1985.
- KINGSLEY, J.S. (Ed.), 1888. *The riverside natural history. Vol. II. Crustacea and Insects*. Boston & New York, 579 pp.
- KLUGE, N. Ju., 1996. Myths in insect systematics and principles of zoological nomenclature. (In Russian). - *Entomol. Obozrenie*, 75(4): 939-944.
- KLUGE, N. Ju. (publication in Internet, 1998). Draft revision of supraspecies taxa of Ephemeroptera. - *Ephemeroptera Galactica*: <http://168.223.36.3/acad/research/mayfly/kluge>.
- KLUGE, N.Ju., 1999. A system of alternative nomenclatures of the supra-species taxa. *Entomol. Obozrenie*, 78(1): 224-243.
- KLUGE, N.Ju. (in press). *Modern systematics of insects. Part I.* (In Russian). Lan', S.Petersburg.
- LAMEERE, A., 1895. *Manuel de la faune Belge. Tome I. Animaux non insectes*. Bruxelles. 640 pp.
- LATREILLE, P. A., 1806-1809. *Genera crustaceorum et insectorum*. Paris et Argentorat, Amand Koenig, T. 1-4.
- LATREILLE, P.A., 1817. T.3. Les crustaces, les arachnides, les insectes. 653 pp. In: CUVIER G., *Le regne animal*. Paris, Deterville.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema Naturae*. A photograph facsimile of the 1st volume of the 10th edition. London, Brit. Mus. (N.H.). 824 pp.
- MANTON, S. M., 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. - *Phil. Trans. R. Soc. London (B)*, 247 (737): 1-183.
- NASONOV, N. V. ,1887. [K morfologií nizshih nasekomyh Lepisma, Campodea i Lipura]. - [Tr. Lab. Zool. mus. Moskov. univ.], 3: 15-86 [In Russian].
- POCOCK, R.I., 1893. On the classification of the tracheate Arthropoda. *Zool. Anz.*, 16: 271-375.
- ROHDENDORF, B.B., 1977. On rationalization of names of high rank taxa in zoology. (In Russian). *Palaeont. Zhurnal*, N2: 14-22.
- ROHDENDORF, B.B. & RASNITSYN, A.P. (Eds.), 1980. Historical development of class insects (in Russian). *Tr. Paleontol. Inst.*, 175. Moskow, "Nauka", 268 p.
- SAHLI, F., 1985. Neurohemal organs in Myriapoda and phylogeny. *Bijdragen Dierk.*, 55(1): 193-201.
- SHAROV, A.G., 1966. *Basic Arthropodan stock with special reference to insects*. Pergamon Press, 271 p.
- SCHWANWITSCH, B. N., 1946. On the system of Pterygota insects. *Comptes Rendus (Doklady) de l'Acad. Sci. l'USSR*, 52(2): 185-188.
- STAROBOGATOV, Ya.I., 1984. On problems of nomenclature of high taxonomic categories. (In Russian). In.: TATARINOV L.P. & SHIMANSKY V.N. (Eds.). *Spravochnik po sistematike isko-paemykh organizmov (taksony otryadnoy i vysshyyh grupp)*. Mosva, Nauka: 174-187.
- STAROBOGATOV, Ya.I., 1991. Problems in the nomenclature of higher taxonomic categories. *Bull. Zool. Nomencl.*, 48 (1): 6-18.
- TILLYARD, R. J., 1930. A new theory of the evolution of the insects. *Nature*, 126 (3191): 996-998.
- TUXEN, S. L., 1959. The phylogenetic significance of ontogeny in entognathous apterygotes. *Smits. Misc. Coll.*, 137: 379-416.

Evolution and Phylogeny of Arthropoda

MYTHS IN SYSTEMATICS AND PRINCIPLES OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE

Nikita J. Kluge

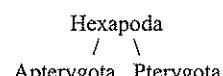
This paper is based on a manuscript of a first volume of a book "Modern systematics of insects" (in Russian) which now is in preparing for publication (Kluge, in press). In order to illustrate details of structure mentioned in the paper, here are used selected figures taken from this book in the same order as they are given in the book (Figs. 1-10).

Myths in science are such errors, which are based not on incorrect interpretation of observed objects, but on incorrect interpretation of texts. In contrast to scientific theories and hypotheses, myths are not made up by anybody: people read them in literature and can trust them, or doubt. The reason that certain statement (myth), which was never written by any author, appears to be read by the reader, is an imperfection of the existing nomenclature. Here, as an example, we will analyze one of such myths - a myth about polyphyly of Hexapoda (Kluge, 1996).

Myth about polyphyly of Hexapoda

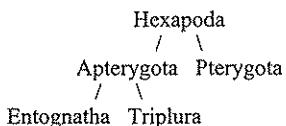
It would be more exactly to say, that a subject of this myth is not a statement that Hexapoda is a polyphyletic group, but a statement that a theory about polyphyly of Hexapoda exists.

Source of this myth is a change of the system inside Hexapoda, that is based on development of knowledge about phylogeny inside this group. For the long time a classification was used, according to which the taxon Hexapoda Blainville, 1816 (in its volume corresponding to Insecta sensu Leach, 1815, non Linnaeus, 1758, et al.) was divided into two subordinated taxa of equal ranks - (1) Apterygota Lang, 1889 (volumetric synonyms: Thysanura Latreille, 1796; Nematoura Dumeril, 1806; Apterygo-genea Brauer, 1885; Apteroata Haeckel, 1896; Aptilota Lameere, 1935) and (2) Pterygota Lang, 1889 (volumetric synonyms: Pterygogenea Brauer, 1885; Eupleomerentoma Krausse et Wolff, 1919; Pterentoma Chen, 1958) (explanation of the term "volumetric synonym" - see below).

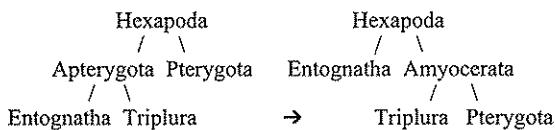


Many authors regarded Apterygota to be a taxon ancestral for Pterygota (in fact it was regarded to be paraphyletic, while this term was introduced by Hennig later); however for the long time

it was not clear, which group inside Apterygota is the closest one (ancestral or sister) for Pterygota. Examination of a head structure had shown, that apterygotous taxa Diplura and Collembola (and also Protura, which were discovered later) have a synapomorphy - the uniform for all these taxa and unique (not found in other arthropods) structure of gnathal pouches and skeleton supporting these pouches - fulcrum (Figs. 7-8) (Nasonov, 1887; Tuxen, 1959; and other). On the base of this Apterygota were divided to two taxa of equal ranks: (1) Entognatha Stummer-Traufels, 1891 (volumetric synonym: Entognathata Boudreux, 1979) (this taxon initially united Diplura and Collembola and later also Protura) and (2) Triplura Ewing, 1942 (volumetric synonyms: Ectotropha or Ectotrophi Grassi, 1888, Ectognatha Stummer-Traufels, 1891, Euthysanata Schepotieff, 1909, Thysanuradelphia Crampton, 1916, Phanerognatha Krausse et Wolff, 1919, Panthysanura Crampton, 1928, Apterentoma Chen, 1958, Thysanurata Bey-Bienko, 1962; in its volume also corresponding to Thysanura sensu Lameere, 1895, non Latreille, 1796) (this taxon unites non-entognathous apterygotous hexapodous insects - Zygentoma Börner, 1904 and Microcoryphia Verhoeff, 1904).



Later there was found out a synapomorphy of Triplura and Pterygota - the absence of muscles in all segments of antennae besides the first one (Imms, 1938). On the basis of this apomorphy, another classification was suggested, where the taxon Hexapoda is divided into two subordinated holophyletic taxa - (1) Entognatha Stummer-Traufels, 1891 and (2) Amyocerata Remington, 1955 (volumetric synonym: Ectognathata Boudreux, 1970; in its volume also corresponding to Ectognatha sensu Hennig, 1953, non Stummer-Traufels, 1891). Thus, the following change of classification took place:



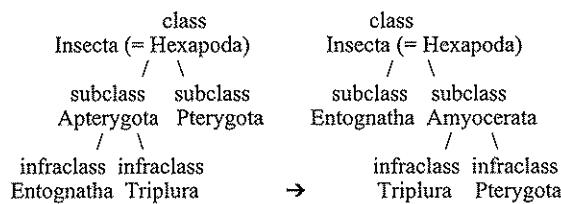
The source of the myth about hexapod polyphyly is not this classification itself, but the names of the taxa used here, as far as just names, being artificial elements of a system, are able to derive myths. The logic of occurrence of this myth is following. Having accepted the division of Hexapoda into Entognatha and Amyocerata, some entomologists try to use for any of taxa the name "Insecta".

The name "Insecta", as appear, never had an unequivocal sense. It is the translation into Latin language of the name Entoma used by Aristotle. Aristotle placed to his Entoma various terrestrial arthropods, but not crabs, which were placed by him to Malacostraca. Such use of the name Entoma has remained to be conventional till now: Now a word "entomology" means a science about insects, arachnids and myriapods, but not about crustaceans. Linnaeus in the 10th edition of his "Systema Naturae" (which is the starting point for modern zoological nomenclature), contrary to the traditions, did not accept independence of the class crustaceans, and had included all crustaceans into the order Aptera of his class Insecta (Linnaeus, 1758). In such sense his class Insecta has appeared to correspond to the taxon, which recently is widely accepted under the name Arthropoda Siebold et Stannius, 1848 (while the class Entoma or Insecta in the conventional understanding does not correspond to anything in the modern systematics). Though later (Fabricius, 1792-1798; Latreille, 1796; and other) the taxon Insecta sometimes was accepted in the same volume, as by Linnaeus, this name was used also in its conventional significance, i.e. without inclusion crabs here (Latreille, 1806-1809). Later, in order to give the distinct differential diagnosis for Insecta, it appeared to be necessary to revise volume of this taxon many times, in order to make it natural. Lamarck placed to Insecta only the winged insects; in meanings given by different other authors, including modern ones, the word "Insecta" refers to taxa of different volumes, intermediate between Insecta sensu Linnaeus and Insecta sensu Lamarck:

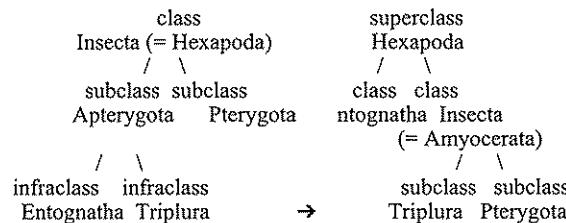
Insecta: Linnaeus, 1758 = Arthropoda Siebold et Stannius, 1848;
 Insecta: Lamarck, 1801 = Pterodicera Latreille, 1802;
 Insecta: Latreille, 1806 = Tracheata Haekel, 1866;
 Insecta: Leach, 1815 = Hexapoda Blainville, 1816;
 Insecta: Cuvier, 1817 = Atelocerata Heymons, 1901;
 Insecta: Packard, 1883 = Dimalata Sharov, 1966;
 Insecta: Kingsley, 1894 = Opisthogoneata Pocock, 1893;
 Insecta: Handschin, 1958 = Amyocerata Remington, 1955;
 Insecta: Chen, 1962 = Pleomerentoma Krausse et Wolff, 1919.

There is a tradition to use the name "Insecta" as a non-typified ranking name (explanation of this term see below), and to attribute this name to that taxon, which in the given classification has a rank of class. The same principle of preservation of the name for a determined rank, but not for a determined group of animals, is compulsory for taxa of groups of family and genus (see below). In order to use the name "Insecta" for the new classification in conformity with this tradition, it is necessary to know out, which of the taxa here has a rank of class.

To the time of creation of the new classification, the rank of class (and together with it the name "Insecta") more often than to other, was used for the taxon Hexapoda. In the old classification, where the class Hexapoda (= Insecta auct.) was divided into Apterygota and Pterygota, the taxon Pterygota received a rank of subclass. Respectively entire classification of Pterygota was built taking into account this rank (according to it, Pterygota were divided into infraclass, and so on). If in the new classification the class Hexapoda is divided into Entognatha and Amyocerata, and the latter is divided into Triplura and Pterygota, in this case the taxon Pterygota appears to have a rank of infraclass. If use such ranks, the change of classification described above looks as following:



In order to preserve the former hierarchy of taxa inside Pterygota, it would be necessary to lower by one rank all taxa of winged insects, that is completely impossible to do. The most painless way leave from this situation, is to preserve for Pterygota the former rank of subclass, and to increase by one rank the taxa above Pterygota. Thus, the taxon Amyocerata gets a rank of class, and the taxon Hexapoda - a rank of superclass. In conformity with such position of ranks, the name "Insecta" now replaces not the name Hexapoda, but the name Amyocerata. With such ranks the change of classification described above looks as following:



Here the change of ranks and of names is not connected with any new scientific ideas, it is dictated only by reasons of convenience and of observance of traditions; thus the classification continues to be based on those ideas, as the classification where Insecta (= Hexapoda) are divided to Entognatha and Amyocerata. However due to such formal changes in the classification, a new myth about phylogeny of insects arises.

The reader of the scientific publication, having seen the new classification, accepts the used here concept "class Insecta" as something well known and because of it, not requiring in special comments (while actually the word collocation "class Insecta" is used here in a new meaning). For this reader it only seems to be strange, that in the old classification the orders Diplura, Collembola and Protura were inside the class Insecta, but

in the new classification they have appeared out of it. Impression is created, that entognathous insects by some reason have been excluded from the class Insecta; thus the reader does not understand, that actually all taxa have remained on their places in the hierarchical system, but only the name "class Insecta" have moved from one taxon to another.

The reader sees, that such change of a system is made at once by several great authors and from here concludes, that this change is justified well by the argued theory (above we have shown, which logic actually leads to consensus on this change). Besides this, the reader does not find out in the publications any explanations of such change (which are absent, as far as the change is only formal), and therefore thinks, that the theory, on which this change is based, is well known to everybody. As a theory, which would make systematicists to exclude Entognatha from insects, could be the theory about polyphyly of Hexapoda, i.e. a theory, that Entognatha and Amyocerata have no common hexapodous ancestor. Therefore it seems to the reader, that such theory is suggested by somebody, is well argued, and is recognized by the majority of authorities. Here the myth is not a theory about polyphyly of Hexapoda (which is even not present at all), but by the statement, that such theory somewhere exists.

The theory about polyphyly of Hexapoda could be proved by any characters, regarded to be apomorphies and being common for a certain selected group inside Hexapoda and a certain group of animals, not included into Hexapoda (for example, a group inside Myriapoda). However such apomorphies are not described. Speaking about polyphyly of Hexapoda, somebody refer to the theory by Berlese (1909) (which suggested a special position of Protura) and the theory by Tillyard (1930) (which suggested a special position of Collembola). Actually in the both these theories nothing is said about polyphyly of Hexapoda; they are only about polyphyly of Entognatha. Besides this, the both theories have been quite reasonably criticized (Hennig, 1981, and other).

The myth about existence of a polyphyletic theory of origin of Hexapoda is so convinced by some authors, that they actively defend this non-existent theory. As an argument in advantage of this theory, some authors write, that they don't know any other apomorphy of Hexapoda, besides presence of six legs, while the presence of six legs is not absolutely reliable apomorphy, as far as it can arise in different arthropods (particularly, in larvae of Collifera, i.e. Diplopoda and Pauropoda).

Even if presence of six legs would be a unique argument in advantage of holophyly of Hexapoda, there would not be a reason to speak about polyphyly of Hexapoda, as in advantage to polyphyly no one serious argument is named at all. However presence of six legs is not the only apomorphy of Hexapoda. Other apomorphies are in detail described in all manuals of entomology. The difficulty is only that reading the majority of manuals, where the structure of "Insecta" is described, it is impossible to realize, in which sense this word is used, and which animals are referred to "Insecta".

Status of Hexapoda

Here we accept the classification, according to which Hexapoda has following systematic position. A taxon Lobopoda Snodgrass, 1938 (older volumetric synonym: Gnathopoda Lankester, 1881) includes a subordinate taxon Euarthropoda Lankester, 1904. Both for Lobopoda and Euarthropoda, following less exact names are acceptable, being conditionally corresponding in volume (see below, II.2.B.3): Annulosa Leach, 1817, Condylopoda Latreille, 1825, Arthropoda Siebold et Stannius, 1848, Endomyaria Spinola, 1850, and Insecta sensu Linnaeus, 1758 (non Insecta auct.).

Euarthropoda include recent taxa (1) Pseudognatha Latreille, 1821 [volumetric synonyms: Chelicerata Heymons, 1901 (s.l.), Nomomeristica Lankester, 1904, "Cephalogradi" Crampton, 1928 (s.l.), Chelicero phora Dubinin, 1959, Chelicero morpha Boudreaux, 1979] [includes taxa Chelicerata s.str. (= Euarachnida Lankester, 1904) and Pantopoda Gerstaeker, 1863 (= Podosomata Leach, 1815, Aporobranchiae Latreille, 1831)] and (2) Mandibulata Snodgrass, 1935 (non Mandibulata Clairville, 1798, nec Mandibulata Latreille, 1825) [volumetric synonyms: Polygnatha Latreille, 1821 (non Polygnatha Cuvier, 1805), "Cormogradi" Crampton, 1928, Entomomorpha Lameere, 1936].

Mandibulata are divided to two taxa: (1) Eucrustacea Kingsley, 1894 [volumetric synonyms: Tetracerata Heymons, 1901, Pancarida Packard, 1903, Carcinata Krausse et Wolff, 1919, Crustaceomorpha Birstein, 1960; in its volume also corresponds to: Crustacea auct. (non Pennant, 1777), Brachiata auct. (non Lang, 1888)] and (2) Atelocerata Heymons, 1901 [in its volume corresponds to taxa under following names: Insecta sensu Cuvier, 1817 (non Insecta Linnaeus, 1758), Antennata sensu Lang, 1888 (non Antennata sensu Börner, 1909), Tracheata sensu Pocock, 1893 (non Tracheata Haeckel, 1866)].

Atelocerata are divided to: (1) Myriapoda Latreille, 1802 (non Myriapodes Latreille, 1796) [volumetric synonym: Polypoda Lamarck, 1801 (non Polypoda Brandt, 1841)] and (2) Hexapoda Blainville, 1816 (non Hexapoda Latreille, 1796) [in its volume corresponds to Insecta sensu Leach, 1815 (non Linnaeus, 1758)].

Myriapoda are divided to: (1) Chilopoda Latreille, 1817 (older volumetric synonym: Syngnatha Latreille, 1802) and (2) Progoneata Pocock, 1983, s.l. (volumetric synonym more distinctly corresponding in volume: Meropoda Packard, 1903). Progneata are divided to: (1) Symphyla Ryder, 1880 and (2) Collifera Boudreaux, 1979. Collifera are divided to: (1) Diplopoda (Blainville) Gervais, 1844, s. str. (older volumetric synonym: Chilognatha Latreille, 1802, s. str.) and (2) Pauropoda Lubbock, 1868, s.l.

The classification looks as followiong (after sign of equality are given older volumetric synonyms - see text above):

1. Lobopoda (= Gnathopoda)
 - 1.1. Euarthropoda
 - 1.1.1. Pseudognatha
 - 1.1.1.1. Chelicerata (s.str.)
 - 1.1.1.2. Pantopoda (= Podosomata)
 - 1.1.2. Mandibulata (= Polygnatha; "Cormogradi")
 - 1.1.2.1. Eucrustacea
 - 1.1.2.2. Atelocerata
 - 1.1.2.2.1. Myriapoda
 - 1.1.2.2.1.1. Chilopoda (= Syngnatha)
 - 1.1.2.2.1.2. Progneata (s.l.)
 - 1.1.2.2.1.2.1. Symphyla
 - 1.1.2.2.1.2.2. Collifera
 - 1.1.2.2.1.2.2.1. Diplopoda (s.str.) (= Chilognatha s.str.)
 - 1.1.2.2.1.2.2.2. Pauropoda (s.l.)
 - 1.1.2.2.2. Hexapoda
 - 1.1.2.2.2.1. Entognatha
 - 1.1.2.2.2.1.1. Diplura
 - 1.1.2.2.2.1.2. Elipura
 - 1.1.2.2.2.1.2.1. Collembola
 - 1.1.2.2.2.1.2.2. Protura
 - 1.1.2.2.2.2. Amyocerata
 - 1.1.2.2.2.2.1. Triplura
 - 1.1.2.2.2.2.2. Pterygota

The holophyly of Hexapoda is proved by following autapomorphies:

1. Only three pairs of walking legs are developed, being situated on postoral segments V-VII (Figs. 1, 8). Non-unique apomorphy, the same in majority of larvae of Collifera (but not in any other arthropods).
2. The structure of maxillae (limbs of the III postoral pair, corresponding to maxillae I of Eucrustacea - Fig. 1) is uniform for all Hexapoda (Figs. 8C, 9B). First segment of the maxilla (its coxopodite) is divided into two movably jointed portions - transversely directed cardo and longitudinally directed stipes; each of these portions is not an independent segment, and is directly jointed to a head by its long medial side; from the posterior (ventral) margin of each of them muscles run to endoskeleton of the head. On its distal end stipes bears a biting lobe - lacinia, from the basis of which two muscles begin, running ahead (dorsally) than the muscles of stipes: one of muscles of lacinia runs into stipes, the other - into head capsule. More lateral and dorsal than the lacinia, from the stipes arises another appendage - galea, from its

basis runs a muscle into stipes, this muscle lies behind (ventrally) than all other muscles of stipes. More lateral and dorsal than galea, from the stipes arises segmented maxillary palp, from the basis of which muscles run to the hind (ventral) margin of stipes. By their origin, stipes and lacinia, probably, correspond to coxopodite of Eucrustacea, and palp - to telopodite; galea can be an appendage of the coxopodite, or the second branch (endopodite) of the telopodite. Such structure of maxillae differs from a structure of first maxillae in various Eucrustacea.

Among Myriapoda biting limbs, somewhat similar to maxillae of Hexapoda, are present only in Symphyla, but they have more simple structure (Figs. 4, 5B). Some authors believe that Symphyla, as well as Hexapoda, have two distal lobes of maxilla - galea and lacinia. But in Symphyla the inner lobe, which is regarded to be maxillary lacinia, probably belongs not to maxilla, but represents a superlingua (appendage of mandibular segment, initially present in Mandibulata): in contrast to lacinia of Hexapoda, it is soft and blunt, situated not ventral, but dorsal to the maxilla, and has no muscles peculiar for the maxillary lacinia. In all other Myriapoda, besides Symphyla, the limbs of postoral segment III are basely fused one with another, serving as lower lip (Fig. 1); in Chilopoda they are called "maxillae I" (Fig. 6), and in Collifera they form a part of gnathochilarium.

Probably, the complex structure of maxillae of Hexapoda is partly inherited by them from the common ancestor of Eucrustacea and Hexapoda; thus not all, but only some of the named features of the structure of maxillae are apomorphies of Hexapoda.

3. Limbs of the postoral segment IV (corresponding to maxillae II of many Eucrustacea) are fused medially, forming a labium, which apically bears two pairs of jointed appendages (probably corresponding to endites) - glossae and paraglossae, and a pair of segmented labial palps (Fig. 9C).

Besides Hexapoda, fusion of the limbs of postoral pair IV into unpaired labium (or gnathochilarium) is present only in Symphyla (Figs. 1, 4, 5A). In contrast to Hexapoda, in the gnathochilarium of Symphyla the fusion is not complete, and longitudinal median suture is retained; it is not clear if three pairs of small apical projections which are always present on the gnathochilarium of Symphyla, are really homologous to glossae, paraglossae and palpi, as it is usually regarded.

4. Legs [developed only on postoral segments V-VII - see (1)] have unique set of segments, uniform in all groups of Hexapoda and not found in any other arthropods (Figs. 1, 2).

Coxa is followed by mobile articulated short trochanter. The trochanter is slightly mobile or immobile connected with long stout femur. The femur is mobile articulated with metatibia (or tibia s.l.). The metatibia consists of patella and tibia s.str. In all Hexapoda patella has lost function of true segment: it can be reduced to a half of ring, being mobile, but preserved on inner side of leg only (in Protura) or it can be expressed on all sides of the leg, but in this case it is immobile fused with tibia (in Ephemeroptera and Odonata). In majority of Hexapoda fusion of patella and tibia is complete, and suture between them is lost. In all cases tibia or metatibia functions as an entire segment articulated directly to femur. Tarsus and pretarsus of Hexapoda have structure typical for Atelocerata (i.e. the same as in all Myriapoda): from the pretarsus a single apodeme - unguirtractor - is arisen; to unguirtractor muscles-adductors are attached, which immobile attachments are in tibia and in more proximal segments; thus no one muscle is attached inside tarsus, and abductors of pretarsus are absent.

In some Hexapoda leg structure is modified: for example, in Collembola, some Ephemeroptera, larvae of some Paraneoptera and Oligoneoptera, tarsus is fused with tibia; in some cases leg segmentation is reduced more strongly; in other cases, vice versa, some segments are secondarily subdivided, thus total number of leg segments is increased. In all cases leg segments of all Hexapoda can be homologized without doubt.

Leg structure of Hexapoda differs from leg structure of Symphyla, Diplopoda, Pauropoda, and Chilopoda; each of these myriapod taxa has its own set of leg segments (Fig. 2). Usually certain pre-tarsal leg segments of myriapods are called coxa, trochanter, femur and tibia, but there are diffe-

rent versions of such naming, and it is unclear which of myriapodan leg segments really correspond to coxa, trochanter, femur and tibia of Hexapoda.

It is not quite clear, which features in the leg structure of Hexapoda are apomorphies and which plesiomorphies, because leg structure of the common ancestor of Atelocerata is unknown. At least, an autapomorphy of Hexapoda is the reduction of patella. The assumption that ancestors of Hexapoda had patella, is proved by presence of non-functional rudiment of patella in some hexapods. Particularly, distinct oblique rudiment of patellar-tibial suture is preserved on middle and hind legs in majority of Ephemeroptera and on all legs in Odonata (in the both cases the suture rudiment is often more distinct in larva and indistinct or disappears in imago).

5. Hexapoda have unique set of spiracles of their tracheal system. Originally there are following pairs of spiracles by sides of trunk (Fig. 8A): (I) first intersegmental thoracic pair between prothorax and mesothorax; (II) first segmental thoracic pair on mesothorax; (III) second intersegmental thoracic pair between mesothorax and metathorax; (IV) second segmental thoracic pair on metathorax; (V-XII) up to 8 segmental abdominal pairs on abdominal segments I-VIII (in Entognatha no more than 7 pairs on segments I-VII). All 4 pairs of thoracic spiracles are found only in some Diplura - in many Dicellura (Fig. 8A) and in Octostigma; segmental thoracic spiracles, besides Diplura are found in some Protura; intersegmental thoracic spiracles and segment abdominal spiracles, besides Diplura are found in majority of Amyocerata. In some Hexapoda spiracles are reduced, sometimes disappear completely, or even are substituted by secondary ones (in some Collembola).

Among other arthropods, similar lateral paired spiracles on trunk are present only in Chilopoda Aequipedes Latreille, 1825, but there are only segmental spiracles, and no intersegmental ones.

6. Presence of corpora allata - a pair of endocrine glands of ectodermal origin, lying by sides of aorta and relating to mandibular or maxillary segment; the same origin of corpora allata in different hexapods is confirmed by their identical innervation. Corpora allata produce a juvenile hormone, which plays important role in regulation of development. Corpora allata are present in Amyocerata and in Entognatha, and basically differ from secretory organs, which are present in Myriapoda (Sahli, 1985).

7. Besides the apomorphies (1)-(5), about monophyly of Hexapoda testified by common characters of abdominal structure in the most primitive groups of Hexapoda - Diplura (the most primitive group inside Entognatha) and Triplura (the most primitive group inside Amyocerata). In the both groups abdomen has 10 distinct segments (some authors assume also presence of rudimentary segment XI); sternocoxites of at least segments I-VII in certain representatives of the both groups bear paired styli and medially to them paired retractile vesicles; segments VIII and IX are specialized as genital, behind segment X there is a pair of cerci, moved by muscles going from the tergite X; in the both groups cerci can have segmentation, but never have musculature in their segments.

It the same time Diplura, Collembola and Protura have a unique synapomorphy - presence of mandibular-maxillary gnathal pouches, enforced by paired fulcrum, which goes behind maxillary bases (Figs. 7, 8). This apomorphy makes us to think that Entognatha is a holophyletic taxon. Some authors wrote, that Entognatha is not a holophyletic taxon, because gnathal pouches are present also in Myriapoda. This statement is a result of confusion. The true gnathal pouches of Entognatha contain maxillae inside them, but among Myriapoda true maxillae are present only in Symphyla (Figs. 4, 5), while Symphyla have no any traces of maxillary or mandibular pouches. Some kind of mandibular pouches are present in Chilopoda (Fig. 6) and Pauropoda, but these animals have no true biting maxillae, and their limbs of postoral pair III, which are homologous to maxillae, form a part of outer wall of the mandibular pouches.

On the other hand, Triplura and Pterygota have a lot of common features, among which are: the same structure of antennae (which is the autapomorphy of Amyocerata - see

above); the same three ocelli; the same posterior tentorial bridge (corpotentorium) and a pair of anterior tentorial arms (Fig. 10); the same position of male gonopore between abdominal sterna IX and X; many Pterygota have structure of ovipositor, the same as in Triplura (gonapophyses of the ovipositor are derivatives of retractable vesicles of abdominal segments VIII and IX); many Pterygota retain a pair of styli on abdominal segment IX; among Pterygota, Ephemeroptera retain the same structure of abdominal segment X with cerci and paracercus, as in Zygentoma among Triplura.

This permits to assume, that Entognatha and Amyocerata are sister taxa, and their common ancestor had the characters which are common for Diplura and Triplura.

In some of phylogenetic hypotheses it is assumed that a certain taxon inside Myriapoda is an ancestor or a sister-group for Hexapoda. In different hypotheses role of such myriapodan ancestor or a sister-group is played by Symphyla, or Chilopoda, or Diplopoda. When discussing all these hypotheses, we must remember, that all myriapods (i.e. Chilopoda, Symphyla, Diplopoda and Paurotopoda) have a synapomorphy in mandibular structure, which is a unique autapomorphy of Myriapoda (Figs. 3A-B). Their mandibles have lost posterior dorsal muscle (which usually is the strongest and serves as adductor in mandibles of Hexapoda and Eucrustacea - Fig. 3C). Articulation of myriapodan mandibles is changed in such a manner, that anterior dorsal muscle serves as an adductor (while in mandibles of Hexapoda and Eucrustacea it serves as an abductor). In contrast to Hexapoda and Eucrustacea, typical myriapodan mandible has not two, but four joints (Fig. 3A): anteriorly it is articulated not to integral head capsule, but to a special paired sclerite - *fultura* (suspensor of hypopharynx), which has movable articulation with head capsule, and bears paired apodems; mandible is divided to two movably jointed sclerites. Structure of myriapodan mandible with its two movable sclerites and musculature, resembles structure of hexapodan maxilla (see above and Fig. 9B), but not hexapodan mandible. Some authors (Manton, 1964) believe that the two sclerites of myriapodan mandible are true segments, one of which represents a "coxopodite" and another a "telopodite"; on this base an idea about independent origin of Ceratophora Lankester, 1888 (=Uniramia Manton, 1977) and Eucrustacea was expressed. If it is so, cardo and stipes of hexapodan maxilla also should be interpreted as "coxopodite" and "telopodite", but nobody suggested such interpretation, as maxilla bears the maxillary palp, which is a true telopodite.

Reason of mythogenesis in biological systematics

In the case discussed above, as well as in many other cases, myth appears when different non-compatible principles of nomenclature are applied to the same name of taxon. Particularly, here the name Insecta was used according to a ranking principle, i.e. in each of the classifications it was attributed to a taxon which has a rank of class, independently of volume (i.e. outlines) of this taxon. But in the same classifications other taxa names (Entognatha, Pterygota, et al.) were used according to a volumetric principle, i.e. in each of the classifications they were attributed to taxa of certain volumes, independently of ranks. There is no any explanation why such names as, for example, Insecta and Pterygota are used according to different principles. Because of this, a reader accepts the name Insecta as volumetric name; this leads to confusion, because the same name was used by the writer as ranking one.

In order to avoid such confusions, it is necessary to understand reasons of existence of different types of nomenclature, and to come to agreement, which type of nomenclature to which category of names should be used.

Reasons of existence of different types of nomenclature

The aim of any principles of taxa nomenclature is to connect names with taxa. But a taxon has many variable attributes - volume (under the term "volume", or "content", or "circumscription" we understand not a number of species, but a concrete set of species included to this taxon), diagnosis, rank, position in classification, and others. It is impossible to connect a name with

all taxon attributes together, because while classification is changed, combination of attributes is also changed (for example, in different classifications taxa of the same volume can have different ranks, different diagnoses or belong to different higher taxa).

The classification is changed permanently, because it is based on phylogeny (or "Natural System" of older authors), but we have no direct methods to study phylogeny. Phylogeny is reconstructed only by indirect methods (in post-Hennig literature called "cladistic analysis"), for which all biological knowledge must be used. Accumulation of biological knowledge is endless, and because of this, the process of approaching to correct reconstruction of phylogeny is endless also, and, hence, changing of classification will be endless too. Because of this, it is completely useless to hope that an ideal classification of living organisms will be built in any future time.

In connection with this, nomenclature of taxa must be adopted for permanently changed classification, and thus a name can be firmly connected only with a single attribute of a taxon. If a constant classification would be present, rules of nomenclature would be not necessary, it would be enough to confirm once and forever names of all taxa in this constant classification. It is the absence of possibility of creating such classification, that makes to create universal rules in international codes of nomenclature - the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN) and others. But in these international codes we do not find clear explanation, with which taxon attribute the taxon name must be connected, and why.

According to the attribute with which name is connected, several basically different groups of nomenclatures can be distinguished. Here we will discuss three of them - a ranking nomenclature (where name is firmly connected with rank), a volumetric nomenclature (where name is firmly connected with certain volume), and a hierarchical nomenclature (where name is connected with position of taxon in hierarchical classification). Difference between volumetric, ranking, and hierarchical principles of nomenclature is illustrated in Fig. 11.

Some authors suggested other nomenclatures as well, which seem to be less usable. Particularly, several authors suggested a phylogenetic nomenclature, where a name was connected with a certain common ancestor of the taxon. For this nomenclature criteria of availability have not been formulated, that makes it useless. Besides this, in the form in which the phylogenetic nomenclature was suggested, it directly contradicts to ICZN. For example, it was suggested to use family names (formed according to ranking rules of ICZN) according to quite different rules of phylogenetic nomenclature; such actions are completely inadmissible, as can lead only to nomenclatural chaos. If elaborate better version of phylogenetic mononomenclature, it would supply with names only holophyletic taxa (more exactly, taxa which are recently regarded to be holophyletic). But nomenclature can be useful only in the case if it supplies with names all taxa which are discussed, and not only taxa which are regarded to be "good" by this or that author: if only "good" taxa would be named, we would be unable to discuss anything.

Classification of names

According to their usage, names are divided to ranking, volumetric, hierarchical, and others (see above). According to their forms names can be typified (i.e. formed from the name of type genus) or non-typified. Some authors use a term "descriptive" for non-typified names, that seems to be unsuccessful: some typified names contain information on diagnostic characters (for example, Podurida - "springtailed"), while some non-typified names don't contain it (for example, Symphyla). Ranking names can be unificated or non-unificated: names are unificated if their terminal parts (usually suffixes and endings) are identical in names of taxa of the same rank, and different in taxa of different ranks. Differences in form of names are shown in Table 1.

Ranking nomenclatures (Fig. 11)

To ranking names belong some non-typified names and all names from majority of typified nomenclatures (one of such ranking unificated typified nomenclatures is the nomenclature regulated by ICZN).

In ranking nomenclatures a taxon is determined only by two attributes: by a rank and by a type taxon of lower rank.

Such principle of nomenclature is expedient for species, where it is successfully used in ICZN and other international codes of nomenclature. In a ranking nomenclature concrete species name is attributed to a set of organisms, to which a general definition of species can be used, and which contains a concrete type specimen. As a general definition of biological species exists (this definition is connected with a natural feature - reproductive isolation), a concrete name appears to be attributed to a concrete biological species; disagreements can be only about usage of the definition of biological species, i.e. these disagreements lie in a sphere of scientific discussion, being not arbitrary opinions.

For supraspecies taxa situation is quite different, because here any definitions of ranks are absent, and ranks (such as genus, family, order, class, phylum, kingdom and others) are given arbitrarily. Being absolutely artificial categories, supra-species ranks are not interesting for investigators, thus supra-species nomenclatural taxa (i.e. formal taxa, to which names are attributed) appear to be out of touch with systematical taxa (i.e. objects with which systematicists work). It is difficult to imagine, that somebody would be interested, for example, in investigation of the genus *Libellula* Linnaeus, 1758 itself, because in ranking nomenclature the genus *Libellula* is any group of dragonflies (with or without damselflies), if it includes a species *Libellula quadrimaculata*, and if we attribute to it a generic rank; in the existent literature it can be anything from a big natural group uniting all dragonflies and damselflies and known also under the name Odonata (as the genus *Libellula* was accepted by Linnaeus), to a subordinate group many times smaller. Such a complex of objects, which is the genus *Libellula* in all its meanings together (or any other ranking supra-species nomenclatural taxon) has no one feature which would be interesting to discuss in biological literature - it has no concrete morphological characteristic, no concrete phylogenetic position, no area of distribution, etc. Because of this, actually it is unnecessary to give own names to ranking supra-species taxa. A paradox is, that the carefully developed nomenclatural codes supply with names only ranking nomenclatural taxa, while systematical taxa remain lacking their own names, and what is more, lacking rights to have own names. For example, the mentioned several lines above "subordinate group many times smaller" has no (and can't have) its own name, while in contrast to the meaningless object "genus *Libellula* L.", it is a case of scientific interest.

Volumetric nomenclature (Fig. 11)

Conformably to supra-species taxa, a volumetric nomenclature corresponds for the tasks of systematic more than others; volumetric nomenclatural taxon is characterized by a constant volume, i.e. a composition of species included in it. Volumetric names of taxa (for example, the mentioned above name Odonata) always were and are used but till recently there were no any rules on their usage. It is possible to make rules regulating usage of volumetric taxa on the base of fixation of allowed volume (see below).

Besides the names, which are originally proposed as volumetric ones, we can regard as a volumetric name a name taken from any nomenclature (for instance, from a ranking one), if it is supplied by a reference to the author of the volume. For example, "*Libellula* sensu Linnaeus, 1758" or "*Libellula*: Linnaeus, 1758" means the same that the volumetric name "Odonata" (while if it is written "Linnaeus, 1758" without "sensu" or a colon, it means that here is a ranking nomenclatural taxon). Such widely accepted manner of designation of volumetric taxa allows to supply by names all volumetric taxa interesting for investigators, but it is cumbersome and not universal; the same volumetric taxon can be named by many different ways, if use various ranking names in usage of various authors.

Existing traditions in usage of non-typified taxa names

While names of species-group, genus-group and family-group are regulated by rules of ICZN and because if this are obligatory used as ranking ones, other names are not regulated by rules and can be used as ranking or as volumetric ones. It is interesting to point out that names are divided to ranking and volumetric ones: when

classification is changed, some names are used as ranking ones (i.e. the name is preserved for a taxon of the same rank independently of its volume), while other names are used as volumetric ones (i.e. the name is preserved for a taxon of the same volume independently of its rank). The principle of this division is unclear. For example, the name *Chilopoda* Latreille, 1817 is a volumetric one: a rank of its nomenclatural taxon had been changed from family (Latreille, 1817) to class (Pocock, 1893), but its volume always remained to be constant. The name *Neuroptera* Linnaeus 1758 is a ranking one: it always belonged to some taxon of ordinal rank, while volume of its nomenclatural taxon had been strongly changed. In the 10th edition of "Systema Naturae" (Linnaeus, 1758) the order Neuroptera included genera *Libellula* (i.e. dragonflies and damselflies), *Ephemera* (i.e. mayflies), *Phryganea* (i.e. caddisflies and stoneflies), *Hemerobius* (i.e. hemerobiids, myrmeleonids, sialids, winged termites and copeognats), *Panorpa*, and *Raphidia*; it was a wittingly artificial taxon. Later different authors changed volume of this order in variable manners, and recently under the name "order Neuroptera L." often a taxon is understood, which contains only a part of species included by Linnaeus in his genus *Hemerobius*. Another wittingly artificial order of the class Insecta in the Linnaean classification was an order Aptera. It contained all wingless arthropods. Group of such volume is not accepted in recent systematics, as well as the group corresponding to the Linnaean Neuroptera. Some authors tried to use the name Aptera as a ranking one, attributing it to one of orders to which the Linnaean order Aptera was divided: to Siphonaptera, to Anoplura, or to Thysanura. But most of authors regard the name Aptera as a volumetric one, and because of this do not use it. For wingless insects variable names were suggested - Apterygogenea Brauer, 1885, Apterygota Lang, 1888, Apterota Haeckel, 1896 and others, in order to avoid the name Aptera which according to the volumetric principles is regarded as being preoccupied.

Sometimes subordination of nomenclatural taxa is changed to opposite, when one of nomenclatural taxa is ranking, and another is volumetric. For example, the ranking name Insecta (belonging to a class of inconstant volume) and the volumetric name Hexapoda (belonging to a taxon of constant volume but inconstant rank) change places: class Insecta can include Hexapoda as a subclass or subordinate taxon of other rank (Kingsley, 1888 and others); names Insecta and Hexapoda can be synonyms belonging to the same class (Heymons, 1901 and others); superclass (or taxon of other rank higher than class) Hexapoda can include the class Insecta as a subordinate taxon (Lameere, 1895 and others).

Ranking and volumetric synonymy

In ranking nomenclature a symbol "=" (meaning synonymy) has no any analogies with a symbol "=" in mathematics. While in mathematics when $a=b$ and $b=c$ hence $a=c$, in ranking nomenclature it is not so. For example, family Siphlonuridae is accepted by some authors widely, including, genera *Dipteromimus* (with a single species *D. tipuliformis*) and *Rallidens* (with a single species *R. mcfarlanei*), and others; other authors accept the family Siphlonuridae narrowly and regard Dipteromimidae, Rallidentidae and other taxa in ranks of families. In order to show, that the family Siphlonuridae is accepted not narrow but in wide sense, one can write:

Siphlonuridae Banks, 1900
= Rallidentidae Penniket, 1966;
= Dipteromimidae Kluge et al., 1995.

But this does not mean that Rallidentidae = Dipteromimidae, because nobody never included *D. tipuliformis* to the family Rallidentidae and never included *R. mcfarlanei* to the family Dipteromimidae.

In contrast to the ranking synonymy, in a volumetric synonymy the mathematical rule that if $a=b$ and $b=c$, hence $a=c$ is kept. For example, if Odonata = *Libellula* sensu Linnaeus, and Odonata = Orthomyaria, hence Orthomyaria = *Libellula* sensu Linnaeus (see below).

Ranking and volumetric synonyms are two basically different subjects. But in some taxonomic works ranking and volumetric synonyms are placed in the same list of synonyms with the same symbol ". I order to avoid confusions, this must not be done. If necessary, for each taxon not one, but two lists of synonyms must be given: separately ranking synonyms and

separately volumetric synonyms. For these lists of synonyms different titles must be given, or they must be differently marked (for example, if one kind of synonyms is indicated by symbol "=", another kind of synonyms must be indicated in another way).

NEWLY PROPOSED RULES OF NOMENCLATURE

As it is impossible to combine ranking and volumetric principles of nomenclature, it is necessary to separate ranking and volumetric names with help of criteria of availability (see below) in such a manner, that a name available as ranking, would not be available as volumetric, and a name available as volumetric would not be available as ranking (Kluge, 1999).

I. Ranking nomenclature

To ranking names belong names of species-group, genus-group and family-group, which usage is regulated by the ICZN. As the starting point for family-group names is 1758 (when family-group taxa and family-group ranks were absent at all), it is unclear from the ICZN, which rank and which end must have a taxon in the original publication to be regarded as belonging to the family group. In correspondence with suggestions by some authors (Rohdendorf, 1977 et al.) it would be expedient to include to the family-group all typified names independently of their ranks. In this case as names belonging to the family-group (and thus falling under the principle of coordination in the family-group), all names must be regarded, which are formed from names of type genera by adding only suffixes, ends or/and bases "-form-" and "-morph-" (but not other bases - see below). It would be also expedient to make rules of ICZN more simple: to take away the separate coordination in family-group and to spread coordination of the genus-group to the family group. In this case a base of ranking name would not be depend on artificial supra-species ranks, and because of this would become more stable (see below - "Hierarchical nomenclature").

Names of genus-group and family-group can be used in the manner which is suggested by the ICZN (in this case they are ranking names), or can be used to form hierarchical names (see III).

II. Volumetric nomenclature

In order to make decision about usage of a volumetric name, the name must be estimated by tree position: 1) availability, 2) correspondence in volume, and 3) validity (instead of two points - availability and validity - used for ranking names).

II.1. Availability of volumetric names

Available volumetric names are all Latin names of zoological taxa, published beginning from 1758, which do not belong to the species-group, genus-group and family-group of ICZN, and which are not formed from names of type genera by adding only suffixes, ends or/and bases "-form-" and "-morph-".

Names which are formed from names of type genera by adding only suffixes, ends or/and bases "-form-" and "-morph-", must be regarded as ranking typified names (see I), independently if originally they were suggested as ranking or volumetric ones.

Examples: Odonata, Odonatoidea, Odonatoptera, and Odonatopterata are 4 different available volumetric names, as they are formed from the name "Odonata", which is not a generic name. Ephemeroptera, Ephemeropterida, and Ephemeropteroidea are 3 different available volumetric names, as they are formed by adding base "ptera" to the generic name "Ephemera". Oniscomorpha is an available volumetric name if it is attributed to a taxon in diplopods (where is no generic name Oniscus); but the same name Oniscomorpha would be a typified ranking name if it is attributed to the group of crustaceans which contains the genus Oniscus.

II.2. Correspondence in volume

II.2.A. Main concepts (suggested in Kluge, 1996)

1. Listed volume: A set of species, directly or indirectly indicated in the original publication as belonging to this taxon. If in the original publication not species, but ranking supra-species taxa are listed, and no indications about their species composition is given, into the listed volume only type species of these supra-species taxa are included.

2. Strictly listed volume: The listed volume minus species, about systematic position of which in the original publication doubts are expressed, and also minus species, which author of the publication has included in the list of species of this taxon erroneously, contrary to the diagnosis of the taxon given by him in that publication.
3. Excluded volume: A set of species, which are directly or indirectly indicated in the original publication as not placed into the given taxon, or as placed into other taxa. If in the original publication species composition of other (i.e. excluded) taxa is not given, the excluded volume must include only type species of these taxa.
4. Strictly excluded volume: The excluded volume minus species, about systematic position of which in the considered publication doubts are expressed, and also minus species, which author of the publication has included into another taxon erroneously, contrary to the diagnoses of taxa given by him in that publication.
5. Allowed volume: Any volume, including all species of the strictly listed volume and including no one species of the strictly excluded volume.

Example: The name Odonata was originally (Fabricius, 1792-1798) given to a taxon which included the genera Libellula and Aeshna (with 47 species now placed to various genera of Anisoptera) and the genus Agrion (with 5 species now placed to variable genera of Zygoptera); this composition of species is the listed volume of the name Odonata. In the same book many other insects were described, which were placed into taxa other than Odonata; this is the excluded volume of the name Odonata. The name Orthomyaria was originally (Schwanwitsch, 1946) given to the taxon which included Odonata and excluded all other insect orders; thus, it has the same allowed volume as Odonata.

II.2.B. Categories of names regarding a correspondence in volume

Regarding correspondence in volume to a certain taxon, all names are distinctly divided to three categories.

1. Names which do not correspond in volume to the given taxon. Here belongs every available volumetric name (see II.1), which allowed volume [see II.2.A(5)] contradicts to the volume of the given taxon. No one of such names can be regarded as valid for this taxon.
2. Names which conditionally correspond in volume to the given taxon. Here belongs every available volumetric name, which allowed volume does not contradict to the volume of the given taxon, but at the same time it does not contradict to volume of some other taxon (or taxa) in the same classification.
3. Names which distinctly correspond in volume to the given taxon. Here belongs every available volumetric name, which allowed volume does not contradict to the volume of the given taxon, but contradicts to volume of any other taxon in the same classification.

Example: If in our classification only extant taxa are present, the names Odonata and Orthomyaria (see II.1) are the names distinctly corresponding in volume to the taxon which includes all recently known species of odonates (dragonflies and damselflies). But if we use more complete classification, where extinct Paleozoic-Triassic insects are classified as well, we have two or more different taxa, each of which corresponds in its volume to the allowed volumes of Odonata and Orthomyaria. In this case we can say, that the names Odonata and Orthomyaria conditionally correspond to the taxon including odonates and their far Paleozoic-Triassic relatives, and at the same time the both names conditionally correspond for the taxon subordinate to the first one, and including only true odonates without their far relatives.

II.3. Validity of volumetric names

The valid volumetric name for the certain taxon is chosen among available names which distinctly correspond in volume to this taxon, and available names which conditionally correspond in

volume to this taxon. The oldest (after 1757) of these names is the valid one. If the oldest is a name which distinctly corresponds in volume to the given taxon, this name must be a unique valid name. If the oldest is a name, which conditionally corresponds to the given taxon, this name must be one of two (or several) valid names; the second valid name is chosen as the oldest among the names which distinctly correspond in volume to the given taxon.

If usage of the oldest name strongly contradicts to traditions, one of junior names can be chosen as valid one; but never valid name can be chosen among names which don't correspond in volume with the given taxon.

Catalogue of volumetric names

Usage of the rules of volumetric nomenclature, as well as usage of any other rules, is impossible if names are anonymous. But recently there are no usable catalogues on non-code names of zoological taxa, and for many names authorship is unknown. Because of this, we have started a work on creation of a computer informational system on names of zoological supra-species taxa, which do not belong to the genus-group and family-group of ICZN; this informational system (named TAXA_NOM), besides other, includes data about usage of names by different authors in various classifications and about various authorships, which was attributed to taxa names. In contrast to other catalogues and data bases (each of which is based on a single classification of doubtful quality), in TAXA_NOM all classifications are taken from literature as equivalent ones; thus TAXA_NOM it is really objective and can be widely used.

III. Hierarchical nomenclature (Fig. 11)

Besides ranking and volumetric nomenclatures, existence of a third type of nomenclature - hierarchical one - is possible, while till recently this type of nomenclature have not been used. In the hierarchical nomenclature, in contrast to the ranking one, name is not connected with any determined absolute rank (such as genus, family et al.), but is connected with a relative rank - i.e. with a number of hierarchically subordinate taxa placed above it.

For supra-species taxa the hierarchical nomenclature is more argued than the ranking one, because hierarchical nomenclature is based on a hierarchy of phylogenetic tree, which exists in nature, while the ranking nomenclature is based on absolute ranks, which are absent in nature. For species and sub-species taxa situation is opposite: here the ranking nomenclature is more proved, as it is based on biologically grounded determination of species, while there is no good explanation for existence of strict hierarchy of sub-species taxa (between which gene exchange takes place).

Thus, for supra-species taxa it is expedient to change the ranking nomenclature to the hierarchical one, and for the names of species-group it is expedient to preserve the ranking nomenclature of the ICZN. At the same time, the hierarchical nomenclature less agrees with needs of systematics, than the volumetric nomenclature, so if there is possibility to chose between the hierarchical and volumetric nomenclatures, the volumetric nomenclature must be preferred. The hierarchical nomenclature has a singe, but quite important advantage over the volumetric one: while in order to bring into order the volumetric nomenclature, it is necessary to introduce and confirm new rules and to create many new names, for introducing of the hierarchical nomenclature it is enough to take already existent rules of ICZN and already existent names of genus and family groups (which in their essence are ranking ones) and to change only their form, making them not ranking, but hierarchical ones. Here we are suggesting a convenient manner of creating names of hierarchical typified nomenclature on base of ICZN.

Hierarchical typified nomenclature on base of ICZN

This nomenclature is successfully used by the author for all supra-species taxa of Ephemeroptera (Kluge, publication in Internet 1998). It is based on two positions.

(1) In hierarchical classification all taxa can be signed as sets of numbers, which are widely used by some authors (Hennig, 1953 et al.) and which are often used for numeration of chapters in books and documents. In systematics such sets of numbers are

used only as addition to Latin names, for example: 1.Entognatha, 1.1.Diplura, 1.2.Ellipura, 1.2.1.Protura, 1.2.2.Collembola and so on (Hennig, 1981). But as each name has a unique number, in principle a name can be substituted by a number. An obstacle for substitution of names by numbers is the fact that beginning of numeration is completely arbitrary. Number of a taxon depends on an arbitrarily chosen starting point of counting, thus it can not be used as a universal name; but difference between any two numbers depends only on a chosen classification (which is not arbitrary at all), and this difference can be used as a universal taxon name. Hence, if begin numeration not from arbitrarily chosen taxon, but from a taxon distinctly fixed, on this base a hierarchical nomenclature can be created.

(2) It is possible to fix taxa as starting points of numeration with help of rules of recently actual ICZN. If take a name of the genus-group (let's call it *A-us*, and its type species *A-us a-us*), using rules of ICZN, we have to accept the name *A-us* to any of numerous supra-species taxa including the species *A-us a-us*, if at the present moment we attribute to this taxon a rank of genus or subgenus. There are no any rules which would limit attributing of this or that supra-species rank, thus we can attribute the name *A-us* to taxa of quite variable volumes. The smallest of them includes only the type species *A-us a-us*, and the largest includes besides *A-us a-us*, any species except for species which are type ones for genera and subgenera older than *A-us*.

Hence, an upper limit for volume of the ranking taxon *A-us* exists. In a concrete hierarchical classification the largest taxon to which the name *A-us* can be attributed, can be determined; if give to this taxon a special name, this name would be not a ranking, but hierarchical one. We name this taxon *A-us/g1*, where the letter g (from Latin "genus") indicates, that when chosen this taxon, we followed the rules of ICZN for genus-group, and the number 1 indicates that this is the first (from above) taxon, which can bear the name *A-us*. If from the generic name *A-us* any name of family-group had been formed, in this case it is possible to find the biggest taxon, which if attribute to it any rank of family-group, would have a name, formed from the generic name *A-us*; we name this taxon *A-us/f1*, where the letter f (from Latin "familia") means, that we followed the rules for family-group. The hierarchical names *A-us/g1* and *A-us/f1* can belong to the same taxon or to different ones. If they belong to the same taxon, we can name this taxon *A-us/fg1* (it is the same as to write *A-us/f1=A-us/g1*). The taxon, which is directly subordinated to *A-us/fg1* and includes the type species *A-us a-us*, is named *A-us/fg2*; if *A-us/fg2* is divided to subordinate taxa, among them a taxon *A-us/fg3* is present, and so on. The number in the end of the name indicates a relative rank, and the bigger is its number the lower is its rank. If names formed according to rules for genus-group and family-group do not coincide, names of taxa can be *A-us/f4=g3*, or *A-us/f1=B-us/g1*, etc. If in a given classification a hierarchical name formed from a generic name *A-us* is the single name, which can be formed from the name *A-us*, it is indicated by the number 1 in parentheses: *A-us/fg(1)* or *A-us/g(1)*; the parentheses mean that next time simple *A-us* can be written, as no other numbers beside 1 here can be present.

If compare these hierarchical names with numbers of taxa in hierarchical classification, the number in the end of hierarchical name corresponds to quantity of that last ciphers in the number, which belong to the taxa which names are formed from the generic name *A-us* (Table 2).

When ranking nomenclature is changed to hierarchical one, subjective synonymy (in sense of ICZN) disappears, and only objective synonymy (in sense of ICZN) is retained. As we change ranking nomenclature to hierarchical one not completely, but retain names of species-group taxa in the ranking nomenclature, subjective synonymy disappears also incompletely: there is preserved subjective synonymy of that supra-species taxa, which type species are subjective synonyms.

At the same time in the suggested hierarchical nomenclature, many names are double ones (i.e. actually consist of two hierarchical synonyms): one name is determined by the rules of ICZN for genus-group, another - by the rules for family-group. Such double nomenclature is evidently superfluous, and if numbers don't correspond - somewhat unwieldy and difficult to remember. This surplusity and unwieldy is only a reflection of surplusity and unwieldy of the recently actual ICZN: there rules of separate priority in genus-group and family-group (ICZN, Art. 36, 43) so strongly contradict to traditions and common sense,

that it was necessary to give a reservation for them (ICZN, Art. 40b). It is possible to make hierarchical nomenclature much more convenient, laconic and easy to remember, if take away from it everything connected with the family-group, and preserve only that parts of names which are formed according to the rules for genus-group. Than it is possible to take away from names "/g" as well, thus making names shorter. In this case, for example, instead of "Heptagenia/f1=Oligoneuria/g2 we can write "Oligoneuria"; instead of "Oligoneuria/f1=g2" - "Oligoneuria2"; instead of "Rhithrogena/fg1" - "Rhithrogena1".

We are using the unwieldy double names with a single aim - to make possible to transform easily hierarchical names to generally accepted ranking ones. As the ICZN ranking nomenclature is generally accepted, many people, when find in a taxonomic paper unusual hierarchical names, would like to see instead of them ranking names in a usual form. When double hierarchical names are present, every reader can change them to ranking ones himself, not using any additional materials. In order to do this, it is enough to attribute to these taxa any ranks in such manner, that for all taxa with the same generic name, the higher number would correspond to the lower rank (for example, for the taxa given in Table 2, one can chose ranks given in one of right colons, or suggest his own ones); if as a result of this a taxon gets any rank of family-group, the suffix and end corresponding to this rank must be added to the base of that generic name, after which letter "f" comes; if the attributed rank is a genus or subgenus - the correct ranking name is that one, after which letter "g" comes. For example, if one attributes to the taxon *Nesameletus/f1=Metamonioides/g1* a rank of tribe, it must be named *Nesameletini*, and if attribute to it a rank of genus - *Metamonioides*. Thus authors who use the hierarchical nomenclature, by no means limit freedom of their colleges, who want to use the habitual ranking nomenclature: he or she who does not want to invent ranks for taxa, does not invent them, and writes names in the hierarchical nomenclature, and he or she who wants to see ranks, is able to invent them according to his or her own taste, and easily change hierarchical names to ranking ones.

Such way of writing of hierarchical names without absolute ranks can be compared with tea without sugar: a sugar-basin and spoon are on a table, and everybody who wants, puts sugar to his cup according to his own taste, not dictating his tastes to others.

Formation of species name

In the hierarchical nomenclature absolute supra-species ranks are absent, so, correspondingly, a generic rank is also absent. But according to the rules of ICZN, a species name can exist only as a binomen, i.e. only in composition with a name of genus (but not of a taxon of any other rank). Species epithet must not be used without a generic name, because in the zoological nomenclature species epithets are often repeated; it is also impossible to change in binomen a generic name to a name of supra-species taxon of arbitrary rank, because in this case uncertainty of homonymy would appear.

In the hierarchical nomenclature species name can be written in following manner: at first, a species epithet is written, than author and year (always without parentheses), than in square brackets an initial generic name (independently, if it corresponds to modern opinion on systematic position of this species, or not); if the initial combination included a subgeneric name, this subgeneric name can be written in round parentheses behind the generic name inside the square brackets. In order to indicate the modern systematic position of the species, before the species epithet can be written a hierarchical name of any supra-species taxon (because of a special form peculiar to the hierarchical nomenclature, this name would not be taken for a generic name in binomen).

Such form of generic name has evident advantage over the traditional one. In the traditional form of binomen, the generic name has to fulfill at once two conflicting functions: (1) to make a species name unique and (2) to indicate the modern opinion of the author about systematic position of this species. Each of these problems is difficult itself, and it is not expedient to try to work out both of them at once. When systematic position of species changes, homonymy can appear or disappear, that leads to renaming of species epithet; sometimes, as a result of this, situation becomes so intricate, that it is difficult to understand which species is discussed here, that leads to confusions. From

other hand, in various cases it is expedient to indicate systematic position with different exactness, and a single generic name is not enough here.

For example, in two different publications names of two wittingly different species had been written in the traditional form as following:

- 1st species - *Epeorus znojkoi* (Tshernova, 1938),
- 2nd species - *Epeorus znojkoi* (Tshernova, 1938).

Such form of names does not allow to understand which species is discussed in each of these cases. Much more information is contained in following names:

- 1st species - *znojkoi* Tshernova, 1938 [Ecdyonurus],
- 2nd species - *znojkoi* Tshernova, 1938 [Iron].

Here the generic name has the same function as surname of human: initially it is given on the base of relationships, but later is used only for determination of individual, independently if it indicates relationships correctly or not. In order to indicate systematic position, a separate name must be used, this name can be changed depending of development of systematics. If our knowledge about the two named here species would be limited by the original descriptions and on investigation of type specimens (which are represented by a single stage of development - imago), systematical position of these species could be written in following manner:

- 1st species - *Rhithrogena/fg2 znojkoi* Tshernova, 1938 [Ecdyonurus],
- 2nd species - *Epeorus/g2 znojkoi* Tshernova, 1938 [Iron],

as the taxa *Rhithrogena/fg2* and *Epeorus/g2* have distinct diagnoses based on characters of imago. According to the modern classification, *Rhithrogena/fg2* and *Epeorus/g2* are divided to subordinate taxa (see Table 2), which can be distinguished only on base of larval characters. As now we know larval structure of both species, we can write:

- 1st species - *Rhithrogena/fg4 znojkoi* [Ecdyonurus],
- 2nd species - *Iron/g1 znojkoi* [Iron],
- or at greater length: *Epeorus/g3 Iron/g1 znojkoi* [I.].

All written here spellings of systematic position of the 2nd species are correct, but have various degree of exactness. In contrast to this, in the traditional form of spelling all binomens except one are regarded to be incorrect, and the only "correct" binomen appears to be different in different publications.

Linnaean and post-Linnaean principles of systematics

Linnaean principles of systematics represent a code of rules, which were distinctly formulated, but at the same time were not grounded or were grounded by reasons of convenience. In post-Linnaean systematics the rules of Linnaean systematics are used only in that degree, in which they are grounded by modern biology; that positions of Linnaean systematics, which can't be grounded are rejected by post-Linnaean systematics. Particularly, according to the Linnaean rules, classification of taxa must be strictly hierarchical (while in other fields of natural sciences classifications of objects are usually not strictly hierarchical); in the post-Linnaean systematics hierarchy of classification is grounded by the fact that the classification reflects phylogeny, while the phylogeny usually has a form of hierarchically branching tree. In the Linnaean systematics a category of discrete species is present; in the post-Linnaean systematics discrete nature of species is grounded by presence of reproductive isolation between species and absence of reproductive isolation inside a species; correspondingly, in cases when this phenomenon is absent, a question about expediency of usage of species category is raised. On the other hand, in the Linnaean systematics a category of absolute rank is present: besides the species rank, there is a generic rank with special status, other main (obligatory) supraspecies ranks (in Linnaean works - order, class and kingdom, later family and phylum were added) and additional (non-obligatory) ranks. In modern biology, presence of absolute ranks and their discrimination is not grounded, because of this

many modern authors avoid usage of ranks. But here they meet a following difficulty: recently existent rules of zoological nomenclature are adapted to the Linnaean systematics only, and are non-acceptable to the post-Linnaean one; particularly, according to these rules, a taxon can get name only if it gets an absolute rank. The Preamble of the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN) declares that "its provisions

and recommendations ... none restricts the freedom of taxonomic thought or action". But actually rules of the Code do not ensure observance of this very important position, as the demand to establish ranks is a restriction of freedom in taxonomical researches. The new principles of nomenclature described above, allow to avoid this difficulty and to move from the Linnaean to the post-Linnaean systematics.