

## Entre dos aguas (II)

# TENDIENDO PUENTES: DE LA EVOLUCIÓN COMO PROCESO A LA NOMENCLATURA COMO HERRAMIENTA

José L. Yela

Area de Biología Animal, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad Pablo de Olavide, Ctra. de Utrera, km 1, 41013 Sevilla

**Dirección actual:** Area de Biología Animal, Facultad de Ciencias del Medio Ambiente, Universidad de Castilla-La Mancha, Real Fábrica de Armas, Avda. Carlos III s. n., 45005 Toledo

correo-e: [jlyela@amb-to.uclm.es](mailto:jlyela@amb-to.uclm.es)

página en Internet: [www.upo.es/depa/webdex/yela.html](http://www.upo.es/depa/webdex/yela.html)

### Introducción

Antes que nada, una explicación. “Entre dos aguas” nació con la pretensión de ser una sección regular del *Boletín de la SEA*. Pero los hechos mandan. Los “desheredados”, es decir, los becarios, postdoctorales, profesores contratados (por lo general “infracontratados” o “subinfracotrados”) e incluso los investigadores y profesores universitarios de plantilla que no estamos adscritos a facción o grupo de poder alguno -como yo mismo me considero no sin cierta satisfacción interna- gozamos de algunas ventajas. Entre ellas una fundamental, la de poder expresar aquello que pensamos con el único freno de una cierta corrección formal. Pero también padecemos duros inconvenientes. En ocasiones, demasiado duros, teniendo en cuenta la estructura altamente jerarquizada y obsoleta de la Universidad española, donde el favor debido se convierte en uno de los ejes centrales, y donde, por lo tanto, los “desheredados” no somos sino *rara avis*, molestos dedos en la llaga sangrante de la arbitrariedad y el abuso de poder asumidos como norma. Todo el mundo sabe lo que ocurre cuando le tocas su fibra retorcida al jefezuelo de turno. Y digo “jefezuelo” muy a sabiendas; esta figura abunda, puesto que el funcionamiento endogámico, tribal, de la Universidad española (datos incontestables en Navarro & Rivero, 2001) lleva en demasiadas ocasiones a los puestos de mando intermedios a mediocridades afines a las instancias más elevadas. Todo el mundo sabe, digo, lo que ocurre cuando le tocas su fibra retorcida al jefezuelo de turno, especialmente si le pones boca arriba las cartas que tan celosamente guarda escondidas en el fondo del armario. Para que nadie las vea, claro, y esto no es únicamente una metáfora; hay profesores funcionarios que esconden libros, apuntes, transparencias y material bajo llave para que otros no los usen... en la era en que todo tiende a colocarse en Internet, para que la accesibilidad sea máxima (y luego se extrañan de que uno responda como responde). Han sido tiempos duros para el que escribe, estos pasados (aunque no mucho más que otros, todo hay que decirlo). Y quién sabe lo que puede venir, estando el patio como está. Así que, aunque temas no faltan, irán saliendo “Entre dos aguas” cuando “el tiempo lo permita”. Y, obviamente, mientras el *Boletín* lo considere oportuno y no se me llame al orden.

Durante los cursos 1998/1999 y 1999/2000, los tiempos duros a los que acabo de aludir, impartí clases de Zoología al primer curso de la licenciatura de Ciencias Ambientales en la Facultad de Ciencias Experimentales de la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla. Ello, tras mi paso por el CSIC y por el INIA. El primer tema docente al que hacía frente debería haber consistido en algunos ejercicios de nomenclatura zoológica, con objeto de familiarizar a los alumnos en el uso correcto de la nomenclatura binominal (o lineana). Digo debería porque ésta era la pretensión del responsable (?) del Area de Biología Animal. En mi opinión,

sin embargo, la idea no era muy ambiciosa, y sólo me amoldé a ella en parte. ¿De qué nos vale conocer la herramienta si desconocemos de dónde viene, para qué sirve y cómo se relaciona con el resto de las herramientas y conceptos básicos de la biología? Es más; estando la nomenclatura lineana, como está, relativamente desacreditada, dado que se basa en una concepción fijista, predarwiniana del mundo ¿no sería mejor poner a los alumnos al día de las alternativas que se están proponiendo, y discutir las muy brevemente? Mi propuesta personal, pues, fue la de construir, de la manera más sencilla y elemental, una trama a modo de puente que uniera la definición del proceso biológico por excelencia (la **evolución**) y los productos que genera (la **diversidad biológica**) con la de la necesidad del uso de herramientas para denominar esos productos (la **nomenclatura biológica**), todo ello desde un punto de vista crítico. O sea, ir a la raíz de las cosas y comprender, de la manera más resumida posible, algo de su esencia, no simplemente hacer unos ejercicios rutinarios con una herramienta que, probablemente, tiene sus días contados, y con la que una parte sustancial de la comunidad científica no se siente cómoda. En las líneas que siguen, intentaré hacer un resumen de lo que fue éste mi primer tema por el interés general que pudiera tener, ya que supone una tentativa de sintetizar y divulgar ideas que son básicas en cualquier rama de la biología. De alguna forma, me hago eco de las palabras de Stephen J. Gould (en Milner, 1995: 10) en el sentido de que **“la ciencia va en busca de una verdad externa, pero sólo desde una perspectiva intrincadamente inserta en los contextos sociales. Cuando los científicos ignoran el contexto, no sólo actúan de forma elitista, sino que impiden cualquier comprensión auténtica del cambio y la utilidad de la ciencia”**. El argumento de este primer tema iba dirigido a estudiantes de primer curso (18-20 años), cuya idea de los fenómenos naturales es, en general, muy imprecisa. El texto está ligeramente remodelado, en parte gracias a la excelente información contenida en el monográfico “Evolución y filogenia de Arthropoda” del *Boletín de la SEA* y a discusiones mantenidas con los propios alumnos y con diferentes colegas en el marco de los cursos “Sistemática filogenética” y “Fundamentos de taxonomía y nomenclatura animal”, organizados en Madrid por la Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales en Mayo de 2000. Está especialmente dirigido tanto a los alumnos de 1º como a todos quienes se acercan al mundo de los procesos de la Naturaleza, incluida la Entomología, desde ópticas muy diferentes y con formaciones dispares. Ya que espero seguir usando este mismo esquema en clase en años sucesivos, aceptaría agradecido comentarios críticos de cualquier tipo, puesto que el afán por sintetizar al máximo me puede haber hecho incurrir en lugares (demasiado) comunes.

## Construyendo el puente

### Objetivos

En definitiva, el título de mi primer tema quedó en “Evolución y diversidad animal. Taxonomía (sistemática) y nomenclatura zoológica” (Yela, 1999). Como objetivos se marcaron:

1. entender el significado y la importancia de la evolución por selección natural;
2. comprender el origen de la diversidad animal y las acepciones de diversidad manejadas en biología;
3. comprender los principios básicos de la taxonomía (sistemática) y la nomenclatura zoológica, y entender que la primera es una ciencia evolutiva y la segunda es una técnica, una herramienta básica de la taxonomía; y
4. discutir los fundamentos del Código de Nomenclatura Zoológica vigente, aprender a escribir e interpretar correctamente nombres científicos de animales y dar una idea sucinta sobre los códigos alternativos en cuya elaboración se trabaja

Nótese que lo que se me sugirió que fuera el germen de la clase quedó relegado a la parte final, tras otras partes conceptualmente más ricas, expuestas, repito, de la manera más elemental posible en forma de preguntas y respuestas (e invitando a los alumnos a participar en la construcción del argumento). El jefe es el jefe, ya lo sé. Pero cuando uno advierte que está funcionando al ralentí, por la razón -más o menos confesable- que sea, lo que en mi modesta opinión hay que hacer es tratar de ayudarle a que dé los pasos con más decisión. Otra cuestión es que él interprete estos intentos de cooperación como amenazas de alguien que podría hacerle sombra; otra cosa es que él, en vez de intentar sumar esfuerzos haciendo comunes las iniciativas, trate de bloquear tus propuestas, minimice aquellas que llevas a cabo cuando ves claro que no te queda otra alternativa (que no sea la pasividad) o incluso, en vez de hacer **comunes** las propuestas, las intenta hacer **suyas**... En fin, no quiero insistir.

### Evolución

Empecemos, pues, por el principio. ¿Qué es **evolución**? **Cambio**. Así de sencillo... y así de importante. ¿Cuándo se habla de evolución en biología, o qué tipos de cambio implican evolución en los seres vivos? Pues varios, pero tres son, a grandes rasgos, los principales:

1. **cambios de las frecuencias génicas** de determinados caracteres dentro de una población (es un proceso a corto plazo, observable y medible directamente);
2. **aparición de órganos nuevos** (novedades evolutivas) (proceso generalmente a largo plazo, medible indirectamente);
3. y aparición de nuevas especies a partir de las ancestrales (por **anagénesis**, o sustitución en el tiempo de una especie por la siguiente, por **cladogénesis**, o disgregación de una especie ancestral en dos o más derivadas, o por cualquiera de las otras modalidades conocidas hoy día; es también un proceso generalmente a largo plazo, observable sólo a fragmentos y medible indirectamente).

Es muy importante resaltar lo anterior, puesto que un error muy extendido incluso entre biólogos es el de asimilar evolución con especiación, lo que no es cierto: **evolución no siempre consiste en la sustitución de unas especies por otras**. Se producen procesos a otros niveles, ya sea jerárquicamente inferiores o a escala temporal más corta, como los antedichos cambios de frecuencias génicas a nivel de poblaciones, o superiores o a escala temporal más larga, como los procesos macroevolutivos o entre linajes sobre cuya naturaleza tanto se discute (Rensch, 1959; Cracraft, 1985; Eldredge & Cracraft, 1980; Funk & Brooks, 1990).

¿Qué implica, incluso desde un punto de vista social, reconocer que se produce cambio en los seres vivos, por qué es tan importante la idea de evolución? Porque introduce una componente de **temporalidad** que había estado ausente del pensamiento

occidental desde Aristóteles hasta Darwin y Wallace, por decirlo de una manera escueta (aunque desde mediados del siglo XVIII, gracias principalmente a Buffon, se venía especulando con las ideas del cambio evolutivo y la temporalidad). El famoso “*Origen de las especies*” de Darwin (Darwin, 1859) supuso un cambio radical de la filosofía occidental, en realidad el cambio de mayor magnitud del último siglo y medio (y puede que más). Antes de Darwin, la explicación generalmente admitida de los hechos naturales se basaba en conceptos fijistas, estáticos (todas las especies fueron creadas en el mismo instante, tal como las vemos ahora; es decir, no se han modificado); después de Darwin, las explicaciones se basan en una concepción **dinámica** (los organismos se van transformando progresivamente). Además, antes de Darwin se interpretaba la vida bajo una óptica finalista; después de Darwin, las leyes que guían los hechos naturales se asume que son las del **azar** y la **contingencia** (lecturas altamente recomendadas, entre otras que podrían citarse: Monod, 1977, Gould, 1989 y Milner, 1995). La importancia del reconocimiento del proceso evolutivo es tal que Dobzhansky, en su conocido y fundamental libro “*Genética y el origen de las especies*” (Dobzhansky, 1937), escribe la conocida frase:

“*Nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución*”.

El mérito fundamental de Darwin no fue, sin embargo, el de aportar pruebas concluyentes de la existencia de evolución; fue el de proponer un **mecanismo** para explicarla, la **selección natural**. Tras la integración de las ideas de Darwin con las de la herencia de Mendel y el descubrimiento de la base molecular del funcionamiento del material hereditario, se reconoce que la evolución de los seres vivos (eucariotas) es consecuencia de la acción sucesiva de tres procesos que operan a distintos niveles:

1. La **mutación**, consistente en cambios en la estructura del ADN (o material hereditario). Ya que ésta es la responsable de la composición y forma de las proteínas (que constituyen el armazón fundamental de los organismos), las mutaciones son, en su mayor parte, las que dan lugar a proteínas distintas y, en definitiva, a expresiones fenotípicas (= formas) nuevas.
2. La **recombinación**, o intercambio de fragmentos de ADN entre cromosomas homólogos durante la meiosis (por lo que, por definición, sólo afecta a organismos eucariotas con reproducción sexual). Ya que en una célula diploide dada los cromosomas se organizan para la reproducción en parejas (divalentes), uno de cuyos integrantes procede del padre del ser vivo en cuestión y otro de la madre, la recombinación produce la mezcla de los caracteres de uno y otro. De esta manera, la recombinación se convierte en un proceso que potencia la variabilidad genética sobre la que después operará la selección natural, al multiplicar el número de combinaciones génicas.
3. La **selección natural**, que consiste en la supervivencia diferencial de los fenotipos (individuos) mejor dispuestos (más aptos) para afrontar las condiciones ambientales. Aquellos individuos que portan las combinaciones génicas que mejor les acomodan al ambiente tienen mayores probabilidades de llegar a reproducirse y por tanto de transmitir estos genes a las generaciones siguientes (véase discusión y bibliografía en Cordero Rivera, 1999).

Es muy importante señalar que estos procesos tienen naturalezas muy distintas y, como se ha dicho, ocurren a distintos niveles: la mutación y la recombinación son **azarosas** y tienen lugar sobre el **material hereditario** (la mutación a nivel **molecular**, o **citológico** cuando es estructural, y la recombinación a nivel **citológico**; la primera no es observable directamente, mientras que los cambios citológicos sí pueden serlo con un microscopio de la suficiente resolución). La selección **no es azarosa** y ocurre sobre los **individuos** (Williams, 1966; Lacadena, 1976; Provine, 1984; Sober, 1984; Futuyma, 1986; Milner, 1995).

## Diversidad: conceptos, mecanismos y unidades de medida

¿Qué han originado estos procesos evolutivos sobre el sustrato biológico a lo largo de la historia de la Tierra? Han originado la aparición sucesiva de formas vivas diversas, es decir, la **diversidad** de los seres vivos (ya concebida como variedad de tipos de organización corporal, ya como variedad de especies). La diversidad de los seres vivos se puede interpretar como la **variedad de respuestas** que la materia viva ha ido encontrando para poder perpetuarse ante diferentes situaciones ambientales; dicho de otra manera, la diversidad actual es **consecuencia de un proceso de diferenciación adaptativa (en sentido amplio) por el que se originan nuevas formas a partir de antecesores comunes** (Tellería, 1987; Díaz & Santos, 1997; Hickman *et al.*, 1998).

La diversidad de los animales es asombrosa: el número de especies vivientes descritas es de alrededor de **1'8 millones** (lo que supone sólo alrededor de un 1 % de las que se supone que han existido; Mayr, 1969), y se estima que puede haber entre 3 millones (May, 1990, 1994; Thomas, 1990; Gaston, 1991, 1994; Gaston & Hudson, 1994; May & Nee, 1995) y casi 100 millones de especies animales (Erwin, 1988; Stork, 1988), de los cuales aproximadamente un 60 % son insectos (Pyle *et al.*, 1981; Groombridge, 1992). Una estimación sobre qué proporción de seres vivos son animales es todavía difícil de obtener, puesto que una idea aproximada depende tanto de la comprensión de la diversidad de otros grupos relativamente mal conocidos sobre los cuales se producen avances constantemente (protozoos, hongos, bacterias, arqueas, etc.; véase Embley *et al.*, 1995) como del avance del conocimiento de la diversidad de los propios animales (en grupos hiperdiversos como insectos, ácaros, nemátodos, etc.).

En los dos párrafos anteriores hemos usado tres conceptos básicos en biología que conviene definir para evitar ambigüedades, en la medida de lo posible: **adaptación**, **diversidad** y **especie**. Intentémoslo, aunque sea sucintamente.

¿Qué es **adaptación**? Hemos sugerido que la diversidad de formas vivas es consecuencia de un proceso de diferenciación adaptativa. Eso implica que la diferenciación de formas vivas no se ha producido de cualquier manera, sino porque nuevas formas (en definitiva, la expresión de nuevas combinaciones génicas) se van ajustando mejor a nuevas situaciones ambientales. Esta última frase contiene ya en sí misma la idea de adaptación. Pero definámosla algo más en detalle. Conviene resaltar que hay dos acepciones de adaptación:

1. una más general, más intuitiva, usada principalmente por los etólogos y psicólogos evolutivos (adaptación en sentido amplio), que se refiere a la condición, de todas las posibles para un ser vivo determinado, que le permite ajustarse mejor al medio en que vive y como consecuencia reproducirse con mayor éxito (y, a la larga, ser parte de una estirpe favorecida en términos de persistencia, por lo que tendrá más posibilidades de diversificarse o dar lugar a otras estirpes). En palabras de Reeve & Sherman (1993), “una adaptación es una variante fenotípica que proporciona la mayor eficacia biológica de todas las de una serie dada de variantes en un medio determinado”;
2. otra más restrictiva, usada sobre todo por ecólogos evolutivos y taxónomos (adaptación en sentido estricto), que se refiere únicamente a la **condición por la cual un ser vivo se ajusta a un estado dado del medio, que se produce sin que medie preadaptación, que resulta de selección natural, representa una ventaja en términos de eficacia biológica o adecuación al medio (=“fitness”) y es heredable** (véase, por ejemplo, Williams, 1966, Lewontin, 1978, Provine, 1984 o Milner, 1995).

De esta forma, aquellas condiciones biológicas que permiten a un ser vivo ajustarse a un estado dado del medio y ser biológicamente

eficaz en él, pero que no resultan de selección natural inducida por ese estado concreto del medio, no son adaptaciones en sentido estricto, sino exaptaciones (en el sentido que dan al término Gould & Vrba, 1982; véase Yela, 1997). Las exaptaciones (o exadaptaciones; Milner, 1995) se traducen en meros ajustes ecológicos de los seres vivos a las circunstancias en que viven (Janzen, 1985). A ojos de un ecólogo, que estudia los sistemas naturales tal como se encuentran actualmente en la Naturaleza, un sistema en que a las relaciones seres vivos-ambiente subyace una base adaptativa fuerte puede no distinguirse aparentemente en nada de otro en el que predominan los ajustes ecológicos (Herrera, 1992). Sin embargo, para entender la evolución de los sistemas naturales es crítica la distinción entre adaptaciones y exaptaciones. La cuestión no es sencilla, pues en realidad la adaptabilidad es cuestión de grado, como consecuencia de la historia evolutiva más o menos larga y accidentada de especies y linajes y el posible y concomitante desplazamiento de funciones de determinadas estructuras. El asunto clave no es, por tanto, distinguir si un atributo está o no adaptado a una función, sino en qué medida está adaptado para desempeñar esa función y exaptado para otra o es simplemente neutro, e incluso si esto es variable entre poblaciones.

¿Qué es **diversidad animal**? El término “diversidad”, o más específicamente “biodiversidad”, se ha hecho popular incluso al nivel del ciudadano medio, especialmente a raíz de la Conferencia sobre Diversidad Biológica de Río de Janeiro de 1992 (United Nations Environment Programme, 1992), en la que muchos de los países integrantes de Naciones Unidas firmaron en dicha ciudad brasileña el convenio sobre diversidad biológica (o convenio de biodiversidad; véase Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2000). En muchas ocasiones, la popularización lleva emparejada (entre otras muchas cosas) una pérdida de rigor en las definiciones, o al menos una desviación mayor o menor del concepto original (Martín Piera, 1997; Yela, 2000). Interesa, pues, hacer un esfuerzo por reconocer qué queremos decir los biólogos cuando hablamos de diversidad. Se pueden reconocer **tres acepciones** básicas del término diversidad:

1. **Diversidad faunística**: es, simplemente, el número de especies que encontramos en un determinado lugar. Este concepto se usa básicamente en el estudio cualitativo de los agregados locales de animales o **faunística**.
2. **Diversidad ecológica**: ya no es una simple cantidad absoluta, sino una proporción. Es la relación entre el número de especies de una determinada área y el número de individuos de cada especie, y por lo tanto da idea sobre la heterogeneidad de seres vivos del área considerada. En función de la escala geográfica, se reconocen la diversidad ecológica local o  $\alpha$  **diversidad**, la diversidad ecológica de gradiente dentro de un mismo hábitat o  $\beta$  **diversidad** (medida como *tasa de recambio* de especies entre lugares) y la diversidad ecológica regional o  $\gamma$  **diversidad** (Whittaker, 1970; Pielou, 1975). Como es lógico, el concepto de diversidad ecológica se usa en **ecología**.

La diversidad faunística y la diversidad ecológica son conceptos **cuantitativos** cuya unidad es la **especie**.

3. **Diversidad biológica** o **biodiversidad**: es el concepto que refleja la complejidad del conjunto de seres vivos de un determinado lugar desde el nivel genético hasta el nivel de ecosistema o paisaje (Norse *et al.*, 1986; Wilson, 1988, 1994; Solbrig, 1991; Hawksworth, 1995a; Purvis & Hector, 2000), que tiene en cuenta la calidad de las especies que se están tratando (raras, amenazadas, singulares taxonómicamente, importantes ecológicamente, etc.; discusión y referencias en Martín Piera, 1997). Es, por tanto, un concepto **cualitativo**, que se usa en **biología de la conservación** (considerada muchas veces una rama de la ecología) (véase Howlett & Dhand, 2000, y páginas siguientes; véase también Primack, 1993 y Meffe & Carroll, 1997).

¿Qué es una **especie**? La respuesta a esta pregunta es mucho más difícil. Como hemos visto, en general se considera la **unidad de diversidad**, al menos en Zoología y Ecología (Dobzhansky, 1937; May, 1995). Sin embargo, sus límites conceptuales no están claros, debido precisamente a la naturaleza dinámica del proceso evolutivo y a las diferentes modalidades de especiación. En palabras de O'Hara (1994), "la naturaleza histórica del proceso evolutivo tiñe de un inevitable indeterminismo a la noción de especie". Aunque hay sobre dos decenas de definiciones de especie, algunas parecidas pero otras drásticamente diferentes (véanse discusiones y referencias en Domínguez, 1992 o de Haro, 1999), a grandes rasgos podemos usar tres criterios para distinguirlas:

1. un criterio **popular**, el de **reconocimiento**: una especie es el conjunto de individuos que responden a un mismo patrón morfológico. Por ejemplo el gato, compuesto de todos aquellos individuos que comparten una serie de características, y que reconocemos como distinto al tigre, al lince o a la lagartija colilarga (por exagerar un poco). Esta idea enlaza directamente con el concepto tipológico de especie que predominaba en tiempos predarwinianos, que era fijista y que asumía que cada especie podía caracterizarse por una esencia (inmutable, tal como fue definida por Aristóteles). El criterio de reconocimiento es usado hoy día por los taxónomos para delimitar **morfoespecies**, es decir, conjuntos de individuos semejantes y suficientemente distintos de otros conjuntos de individuos de los que se supone (a veces sin mucho fundamento; véase, por ejemplo, Knowlton, 1993 o Packer & Taylor, 1997) que están reproductivamente aislados. En grupos de organismos muy diversos, como los artrópodos, en los que en la práctica no suele ser posible comprobar el aislamiento reproductor, las especies quedan generalmente definidas como morfoespecies. Es muy importante reconocer este hecho, que es sistemáticamente ignorado por muchos taxónomos.
2. un criterio **biológico**: una especie es el conjunto de individuos que son real o potencialmente fértiles entre sí y cuya descendencia es viable, es decir, que están reproductivamente (genéticamente) aislados de otros conjuntos de individuos (Dobzhansky, 1937; distintas versiones, bajo distintas denominaciones, han sido discutidas por Jordan, 1905; Mayr, 1940, 1963, 1976; Paterson, 1980, 1981, 1985; Hailman, 1995; y otros). Una especie así definida es una **bioespecie** o **especie biológica**. A pesar de la elegancia de la definición de bioespecie, existen muchas excepciones y casos de difícil adscripción (discusiones y datos para la reflexión pueden encontrarse en Huxley, 1942; Mayr, 1942, 1963, 1976, 1982; Stebbins, 1950; Mayr & Provine, 1980; Wiley, 1981; Vrba, 1985; Futuyma, 1986; o Lambert & Spencer, 1995). Tanto es así, que incluso se ha llegado a dudar de la operatividad del criterio (Sokal & Crovello, 1970).
3. un criterio **evolutivo** o **filogenético**: una especie es una stirpe o secuencia de poblaciones ancestrales y descendientes que evoluciona separadamente de otras y, por lo tanto, tiene unas tendencias evolutivas propias de carácter unitario (Simpson, 1953; 1961; diferentes variantes son discutidas por Van Valen, 1976; Wiley, 1978, 1981; Cracraft, 1983; Nixon & Wheeler, 1990; Christoffersen, 1995; y otros). Como en el caso anterior, la definición teórica es prácticamente irreprochable; el problema es reconocer las unidades (especies) así definidas en la práctica.

En consecuencia, en la práctica lo que se utiliza es aquel concepto al que mejor se acomodan nuestras observaciones.

Podría intentarse también una definición de especie basada en el material genético (los genes), en la línea de las ideas de biólogos como Dawkins (1976), Raff (1996) o Maynard Smith (1998): una especie sería la expresión fenotípica de la unidad (más

o menos discreta) de material genético capaz de perpetuarse a sí misma como tal con (cierta) independencia de otras unidades semejantes, y sujeta a un determinado grado de variabilidad que la haría capaz de afrontar ciertas vicisitudes ambientales.

## El parentesco evolutivo: taxonomía

Con sólo echar una ojeada a nuestro alrededor, nos damos cuenta de que hay grupos de especies más parecidas entre sí que con otras. ¿Qué nos sugiere esto? Que existe un **parentesco** entre las especies, es decir, que grupos de especies más parecidas tendrán **ancestros comunes** (derivarán del mismo antecesor). De esta forma, las especies se pueden incluir en grupos jerárquicos cada vez más amplios. Los grupos jerárquicos, incluida la especie, se denominan genéricamente **taxones** (o taxa).

Como se ha dicho, el criterio para agrupar las especies en taxones es su grado de semejanza. Sin embargo, no toda semejanza revela parentesco. Existen dos tipos de semejanzas que, en principio, habría que poder distinguir bien (dentro de las dificultades epistemológicas que el mismo término implica; Hall, 1994; Patterson, 1982):

1. las **homologías** o equivalencias evolutivas ("semejanzas reales"), que sí indican parentesco por provenir de antecesores comunes; por ejemplo, las alas de los lepidópteros y los élitros de los coleópteros (ambos son grupos de insectos), o las aletas pectorales de los peces y las patas anteriores de los tetrápodos (que son vertebrados gnatostomados); se trata, como definió Owen (1843), del **mismo órgano** aunque pueda aparecer bajo diferentes formas o cumplir misiones diversas;
2. las **analogías** ("semejanzas aparentes"), que no indican relaciones de parentesco estrecho; por ejemplo, las alas de insectos, murciélagos o pájaros, que sirven todas para volar pero no provienen de una misma estructura, y han aparecido en distintos momentos evolutivos por **convergencia**. En palabras de Owen (1843), se trata de una parte u órgano en un animal que tiene la **misma función** que otra parte u órgano en un animal diferente.

Los parentescos y jerarquía de los animales son estudiados por la **taxonomía** (ciencia de los taxones), que puede definirse como la ciencia que trata los principios de la ordenación animal. La taxonomía es denominada también **sistemática** por algunos autores, pero no por otros; en realidad, las diferencias conceptuales entre taxonomía y sistemática no están del todo claras, y el tema ha sido objeto de amplio debate (véase, por ejemplo, Simpson, 1961; Hennig, 1966; Mayr, 1969, 1981; Wiley, 1981; Mayr & Ashlock, 1991; Quike, 1993; Minelli, 1994; o resúmenes en español en Bello, 1996; de Haro & Melic, 1998 o Nieto Nafria, 1999). En resumen, hay una cierta tendencia, explícita o implícita, a aceptar las definiciones de Mayr (1969), que reconoce tres niveles de estudio taxonómico:

1.  $\alpha$ -taxonomía: se ocupa de la descripción (caracterización) y diagnóstico de las especies; el hecho de describirlas ya implica asociarlas a un género, y por lo tanto a todas las categorías taxonómicas superiores (más inclusivas). Por lo tanto, la  $\alpha$ -taxonomía es esencialmente una tarea de clasificación.
2.  $\beta$ -taxonomía: se ocupa del estudio conjunto de grupos de especies emparentadas (géneros, tribus, familias) o del conjunto de especies de un determinado grupo de un área determinada (taxofauna según Mayr; fáunula según Agenjo); este segundo aspecto ha sido denominado también **faunística**.
3.  $\gamma$ -taxonomía: se ocupa de indagar las relaciones de parentesco evolutivo (= **filogenia**) de poblaciones coespecíficas (mediante las herramientas conceptuales de la **genética de poblaciones** y la **genética cuantitativa**) y de especies o grupos de especies emparentadas (mediante las herramientas de la llamada **taxonomía evolutiva**, del **feneticismo** y, especialmente, del **cladismo**; véase Felsenstein, 1979; Mayr, 1999;

López Caballero & Pérez Suárez, 1999; y Arnedo, 1999). En realidad, la mayoría de los autores denomina **sistemática** a la  $\gamma$ -taxonomía.

Si denominamos taxonomía (en sentido estricto) al conjunto de  $\alpha$ -taxonomía y  $\beta$ -taxonomía y sistemática a la  $\gamma$ -taxonomía, los objetivos de la taxonomía serían la descripción e inventariado de la diversidad y los de la sistemática serían la descripción y explicación de los patrones de relaciones de parentesco que observamos entre seres vivos. En este supuesto, la taxonomía sería una ciencia básicamente inductiva y la sistemática participaría de las aproximaciones inductiva e hipotético-deductiva.

### Nomenclatura zoológica

Requisito previo para describir la diversidad animal e indagar en sus relaciones de parentesco es la posesión de una herramienta para nombrarla (es decir, para poderse referir a cada taxon), que es la **nomenclatura zoológica**. Esta puede definirse como la parte de la  $\alpha$ -taxonomía que regula la adjudicación precisa e inequívoca de los nombres asignados a los diferentes taxones (Monserrat, 1988; Yela, 1999). La nomenclatura zoológica debería satisfacer tres condiciones básicas:

1. que, dentro de la mayor **simplicidad** posible, contribuyera a **reflejar las relaciones filogenéticas** entre los taxones. Esta condición es sumamente difícil de alcanzar, si es que es posible (véase Sanchíz, 1999). De hecho, la nomenclatura tradicional lineana o nomenclatura binominal, que sigue siendo la única oficialmente reconocida, no es evolutiva estrictamente hablando (de Queiroz & Gautier, 1992, 1994), y por lo tanto se duda de que sea la herramienta más adecuada para contribuir al inventario eficiente y rápido de la diversidad biológica (la cual se ha generado por procesos evolutivos). Debe recordarse que dicho inventario es una de las tareas prioritarias de la biología (Janzen, 1993; Janzen *et al.*, 1993; Wilson, 1985b, 1994), una vez reconocida la importancia del conocimiento de la biodiversidad (Brussard & Ehrlich, 1992; Ehrlich, 1994; Wilson, 1994; Naeem *et al.*, 1994, 1995; Lovejoy, 1995; Bengtsson *et al.*, 1997) y en el contexto de su drástica disminución actual debida a la presión humana (Lewin, 1983; Wilson, 1985a, 1988, 1994; Ehrlich & Wilson, 1991; Meffe & Carroll, 1997; Bellés, 1998; véase Díaz *et al.*, 2001). Existen algunas propuestas nomenclaturales recientes muy interesantes basadas en los métodos filogenéticos (entre ellas el PhyloCode y la basada en “unidades taxonómicas de menor amplitud” o LITUs; véase Cantino *et al.*, 1999, Härlin, 1999 y Pleijel & Rouse, 2000, respectivamente, y el último párrafo de este trabajo), aunque todas ellas adolecen, todavía, de dificultades de orden análogo al de la nomenclatura lineana;
2. universalidad: que sea única para toda la comunidad de zoólogos; y
3. estabilidad: que, siempre que sea posible, los nombres se mantengan sin cambios a lo largo del tiempo.

La nomenclatura zoológica lineana o binominal está sujeta a unas reglas, recogidas en el **Código Internacional de Nomenclatura Zoológica** (CINZ). Hasta muy recientemente, la última versión (3ª edición) era la de 1985, escrita en inglés y francés (véase International Trust for Zoological Nomenclature, 1985). Pero a principios del año 2000 fue publicada una cuarta edición que incluye una traducción al español (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000). Esta versión española contiene prefacios a la propia edición española y a la cuarta edición (con interesantes apuntes históricos); una introducción de W. D. L. Ride que explica con todo detalle el objetivo del Código, sus principios, unos antecedentes históricos y las modificaciones propuestas en esta edición; un preámbulo; 90 artículos (agrupados en 18 capítulos); un glosario de términos; un sumario de la condición de

las obras, nombres y actos nomenclaturales; dos apéndices (sobre ética y recomendaciones generales); y un capítulo complementario sobre la constitución y el papel de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Algunos de los principios básicos del CINZ son:

1. la nomenclatura zoológica proporciona el nombre que debe usarse para cualquier taxon sin importar los límites taxonómicos o la categoría que se les dé;
2. todo nombre dentro del ámbito del CINZ, sea del nivel taxonómico que sea, está permanentemente vinculado a un individuo concreto denominado tipo portanombre (**principio de tipificación**); una especie o subespecie lo está a un ejemplar único o a una serie de ejemplares (los tipos), un género o subgénero a una especie nominal (la especie tipo), una familia a un género nominal (el género tipo), etc.;
3. deben usarse aquellos nombres propuestos más antiguamente (**principio de prioridad**), con excepción de aquellos casos que vayan claramente en contra de las condiciones de universalidad y estabilidad; como fecha inicial, antes de la cual los nombres no se consideran disponibles, se establece la del 1 de Enero de 1758, que se propone como la de publicación de la 10ª edición del *Systema Naturae* de Linnaeus (en castellano, Lineo);
4. un mismo nombre no debe usarse para dos taxones (**principio de homonimia**);
5. el nombre científico de cualquier especie, pero no el de cualquier otro taxon de cualquier otra categoría, consiste en la combinación de dos nombres (binomen o combinación **binominal**), del que el primer término es el nombre del género al que se adscribe la especie y el segundo es el propiamente específico (**principio de nomenclatura binominal**), de acuerdo con la propuesta original de Lineo (Linnaeus, 1758). Por ejemplo, *Homo sapiens*, nombre científico que se asigna a nuestra propia especie (donde *Homo* se refiere al género y *sapiens* a la especie). Todos los nombres científicos de taxones de rango superior a especie son **uninominales**, es decir, constan de una sola palabra. Por ejemplo *Homo* (género), Hominidae (familia) o Primates (orden). Además, pueden utilizarse nombres **trinominales** y **tetranominales**. Los trinominales constan de tres palabras y se refieren o bien a las subespecies (por ejemplo, *Homo sapiens sapiens*; el tercer término se refiere a la subespecie) o bien a las especies cuando van adscritas a sus subgéneros correspondientes (por ejemplo, *Homo (Homo) sapiens*; en este caso, el tercer término se refiere a la especie, y es el segundo el que nos indica que estamos considerando un subgénero, ya que los nombres subgenéricos se escriben siempre entre paréntesis y con mayúscula). Los tetranominales constan de cuatro palabras, y son el resultado de considerar el subgénero y la subespecie en un mismo nombre (por ejemplo, *Homo (Homo) sapiens sapiens*, donde el segundo término se refiere al subgénero y el cuarto a la subespecie);
6. el CINZ proporciona en sus artículos las pautas para el establecimiento de nuevos nombres o de nombres de reemplazo, y refiere a la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica la resolución individual de los casos conflictivos.

Como el resto de los nombres regulados por el CINZ, cada nombre específico o subespecífico está permanentemente vinculado a un tipo portanombre. En otras palabras, cada especie o subespecie tiene algún representante real o individuo(s) de referencia elegido(s) entre los ejemplares con que se ha descrito. El tipo (o tipos) está(n) normalmente depositado(s) en un Museo. El CINZ reconoce las siguientes categorías de tipos: holotipo, hapantotipo, paratipo, alotipo, sintipo, neotipo, lectotipo y paralectotipo.

**Holotipo:** es el ejemplar concreto, único, sobre el que se basa la descripción de una especie o subespecie; es el tipo portanombre. En el caso de los protistas cuyos ciclos vitales se componen de varias fases, cada preparación con individuos de cualquiera de estas fases es un **hapantotipo**; un hapantotipo es, pues, un holotipo “compuesto”, que no puede restringirse por selección de un solo ejemplar.

**Paratipo(s):** es el (los) ejemplar(es) restante(s) de la serie original en que se basa la descripción de una especie o subespecie. En ocasiones, se selecciona un ejemplar del sexo opuesto al del holotipo y se designa como **alotipo**, aunque este término no esté regulado por el CINZ.

**Sintipos:** cuando la descripción de una especie se basa en una serie de dos o más ejemplares, no habiendo designado el descriptor un holotipo singular, cada uno de los ejemplares se denomina sintipo.

**Neotipo:** es el ejemplar único designado como portanombre de una especie o subespecie cuando hay necesidad de definir el taxon y no existe (o se cree que no existe) un holotipo, por haberse perdido o destruido.

**Lectotipo:** es aquel ejemplar único que se selecciona como portanombre de una serie de sintipos en un momento posterior al de la descripción original, con objeto de evitar errores de interpretación.

**Paralectotipo(s):** es el (los) ejemplar(es) restante(s) de la serie original de sintipos una vez que se ha seleccionado un lectotipo.

El CINZ establece una serie de categorías taxonómicas a las cuales toda especie debe quedar adscrita a la hora de su descripción, denominadas **categorías obligatorias**. Estas son **reino, tipo** o **filum, clase, orden, familia, género y especie**. El resto de las categorías son denominadas **optativas**, e incluyen todas aquellas a las que se antepone el prefijo super, sub, o infra (por ejemplo, superclase, subtipo, infraorden), así como sección, falange, tribu, variedad, forma y raza.

El CINZ propone unos sufijos (terminaciones) específicos para todas aquellas categorías cuyos nombres son regulados en él:

- **oidea** (Superfamilia): por ejemplo, Hominoidea
- **idae** (Familia): por ejemplo, Hominidae
- **inae** (Subfamilia): por ejemplo, Homininae
- **ini** (Tribu): por ejemplo, Hominini
- **ina** (Subtribu): por ejemplo, Hominina

Los sufijos de los nombres para taxones de otras categorías no están regulados por el CINZ.

Los nombres científicos de rango superior a género se escriben con letra normal; los de rango genérico y específico se escriben siempre en cursiva (o, en caso alternativo, se subrayan). Todos los nombres científicos de rango igual o superior a subgénero deben comenzar por mayúscula; los términos específicos y subespecíficos, por contra, siempre comienzan por minúscula.

Tras el nombre latino se escriben el **nombre del descriptor original** y el **año de la descripción**; por ejemplo, *Homo sapiens* Linnaeus, 1758. Por convenio, se acepta la abreviatura “L.” para Lineo, por lo que el anterior nombre puede escribirse también *Homo sapiens* L., 1758.

Si el nombre del descriptor original y el año de descripción van **entre paréntesis**, esa especie fue descrita originalmente en otro género que aquel en el que se la incluye actualmente. Por ejemplo: *Orthosia cerasi* (Fabricius, 1775) fue descrita originalmente como *Noctua cerasi* por Fabricius, en 1775.

En ocasiones el término genérico y el específico son iguales, lo que da lugar a los nombres **tautónimos** (como *Bufo bufo* o *Cossus cossus*).

Se denominan **sinonimias** a aquellos nombres diferentes que se refieren a una única especie. Por ejemplo, *Lithophane*

*ornitopus* (Hufnagel, 1766) (descrita originalmente como *Phalae-na ornitopus* Hufnagel, 1766) y *Lithophane rizolitha* ([Denis et Schiffermüller], 1775) (descrita originalmente como *Noctua rizolitha* [Denis et Schiffermüller], 1775) son dos nombres aplicables a la misma especie, y por lo tanto sinonimias, y en virtud del principio de prioridad el nombre válido es el primero.

Hay combinaciones binominales cuyo término específico es el mismo pero que se refieren a especies diferentes (por ejemplo, *Panolis flammea* y *Trigonophora flammea*). Ambos nombres son perfectamente válidos; no son homónimos porque el término genérico es diferente.

El CINZ permite abreviar el término genérico de los binómenes usando sólo la inicial (por ejemplo, *H. sapiens*), aunque para evitar confusiones recomienda escribir el nombre completo al menos una vez en cada documento. Un caso de posible confusión se produce cuando dos binómenes con igual término específico están encuadrados en géneros cuya inicial es la misma; deben escribirse entonces los binómenes completos en cada ocasión en que se mencionen, para asegurar sin ambigüedades a qué especie nos estamos refiriendo cada vez.

Cabe destacar que existen cinco Códigos oficiales de nomenclatura diferentes para distintos tipos de organismos: el de virus (*International Code of Virus Classification and Nomenclature*), el de bacterias (*International Code of Nomenclature of Bacteria: Bacteriological Code*), el de plantas silvestres (*International Code of Botanical Nomenclature*), el de plantas cultivadas (*International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*) y el de animales (*International Code of Zoological Nomenclature*, que se está comentando). Esta diversidad de criterios nomenclaturales dentro de una misma disciplina general es una singularidad de la biología (Hawksworth, 1995b); pero es hasta cierto punto comprensible dados los diferentes conceptos de especie o entidad biológica análoga (y, por ende, los diferentes mecanismos subyacentes) a que están sujetos los diferentes grupos de organismos. En los últimos años, sin embargo, se está haciendo un esfuerzo por proveer a toda la comunidad biológica y científica de un único Código que regule los nombres de todos los organismos, denominado el **BioCode** (véase International Committee on Bionomenclature, 1996, 1997). El último manuscrito disponible del BioCode puede consultarse en <http://romlx6.rom.on.ca/biodiversity/biocode/biocode1997.html>.

## Alternativas a la nomenclatura zoológica lineana

Como se ha indicado ya, la nomenclatura tradicional lineana (incluida la recogida en el BioCode) no es evolutiva estrictamente hablando. Diversos autores están trabajando en nomenclaturas alternativas que hagan posible la definición de los nombres de los taxones de acuerdo con criterios monofiléticos, es decir, de parentesco evolutivo. La tarea topa con diversas dificultades epistemológicas y prácticas, y no es ni mucho menos fácil. Entre las alternativas en marcha se pueden destacar dos:

1. el **PhyloCode** (<http://www.ohiou.edu/phylocode>), o conjunto de reglas formales que regula la denominada nomenclatura filogenética. Esta, de acuerdo con Cantino *et al.* (1999) y Cantino & de Queiroz (2000), propone nombrar las diferentes partes del árbol de la vida -tanto especies como clados más inclusivos- en referencia explícita a la filogenia. Es decir, la definición de los nombres de los clados está basada en criterios monofiléticos, ya sean los nodos (bifurcaciones) del árbol filogenético, ya sus ramas, ya determinadas apomorfias (estados de carácter exclusivos de un clado o grupo monofilético y compartidos por todos sus integrantes). La ventaja sobre el sistema lineano clásico es que la nomenclatura filogenética no requiere equiparar taxones con especies y clados, por lo que su estabilidad es mucho mayor. El PhyloCode, de momento, sólo está disponible como manuscrito. En muchos aspectos formales se basa en el BioCode; de hecho, está ideado no para reemplazar a éste, sino para ser usado concurrentemente;

2. el sistema LITU (“least inclusive taxonomic unit” o unidad taxonómica de menor amplitud), cuya base conceptual han desarrollado Pleijel & Rouse (2000), propone eliminar la especie como taxon de referencia, dadas las dificultades inherentes a su definición. En este sistema, basado en la nomenclatura filogenética, se utiliza el grupo filogenético de menor amplitud de un taxon dado en un momento dado, que por lo tanto cambiará a medida que se vayan reconociendo nuevos grupos monofiléticos en el seno de la LITU original. Sin embargo, su denominación permanece estable.

### Agradecimiento (y dedicatoria)

Durante estos dos primeros años de docencia universitaria he vuelto a tener casi constantemente en mente a mis maestros, en cuyo espejo me miro cada día. Al escribir estas líneas me vienen inevitablemente al recuerdo. Mi interés por los fenómenos de la Naturaleza es anterior a mi contacto escolar con las Ciencias Naturales; pero tuve la suerte de que mi profesor de Bachillerato de esta asignatura fuera don Julio Alvarez, un naturalista completo y dedicado de lleno a sus oligoquetos, con una capacidad didáctica y de transmisión de entusiasmo fuera de lo común. El influyó decisivamente en mi posterior dedicación a la Zoología. Puso el listón muy, muy alto; no he vuelto a tener maestro como él (en la Facultad conocí algunos buenos profesores, casi todos de la rama fundamental; pero nadie que se aproximara a don Julio, puesto que José Luis Tellería no fue directamente profesor mío, y sólo disfrute de su claridad, concisión y excelencia en una práctica en que sustituía a... no recuerdo quien). Por otro lado, cuando hablo de las semillas que un profesor siembra en sus alumnos me acuerdo vivamente de las que aún están germinando en mí, de todas esas exquisitas lecciones de saber vivir y saber estar que mi profesor de Matemáticas de Bachillerato, don José María Galán, dejó adormecidas en las conciencias de sus entonces adolescentes alumnos, y que con el paso de los años han despertado y florecido con inusitada potencia. El influjo de don José María en mi formación como persona ha sido inmenso. El insistía en que era importante aprender Matemáticas, pero más importante aún a ser persona. Y no sólo hablaba, sino que fundamentalmente actuaba.

Esa es exactamente la filosofía y la actitud que, modestamente, intento ahora perpetuar en mis propios alumnos. Sed buenas personas, tened palabra, usad los argumentos, tened en cuenta la opinión de los demás y sed tolerantes; pero al mismo tiempo no os dejéis engañar por las apariencias, **sed críticos, cultivad la inquietud, luchad sin descanso contra la mentira, la desidia y la indefinición ambivalente que nos rodea y confunde**. Gracias, pues, don Julio, don José María, estéis donde estéis. Que indudablemente estáis; porque vuestra semilla sigue germinando cada día.

En cuanto a los aspectos formales y conceptuales del artículo, agradezco la lectura crítica y las sugerencias de Miguel Angel Alonso Zarazaga, Pedro A. Alvarez, Joaquín Baixeras, Elisa Bello, Xim Cerdá, Adolfo Cordero, Mario Díaz, Martín Domínguez, Virginia González-Alvaro, Antonio García-Valdecasas, Mario Hidalgo, Pedro Jordano, Jorge M. Lobo, Antonio Melic, Rafael Villafuerte, mi hermano Carlos Yela y mi mujer, Charo Berzosa, lo cual no significa que estén necesariamente de acuerdo con todas las ideas vertidas aquí.

Qué suerte, por otro lado, haber tenido los alumnos que he tenido en mi fugaz paso por la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla, qué inmensa suerte. La semilla ha pasado de generación. Está en ellos, y no hay nada que nadie pueda hacer para evitar que, en su momento, vaya germinando. Este artículo está dedicado a todos vosotros, sin excepción alguna, como homenaje personal a los momentos tan intensos que me habéis hecho pasar, como agradecimiento por tantas cosas como me habéis enseñado y habéis refrescado en mi memoria. Algunos de vosotros habéis sido especialmente generosos conmigo, particularmente a partir de que los liliputienses mentales de turno empezaran a dinamitar lo que entre todos estábamos empezando a construir y me señalaran con disimulo grosero la puerta de salida. Gracias especiales, pues, a vosotros: María Balibrea, Raquel Camba, Víctor Cardona, María Cortada, Mayte Domínguez, Carmen González, Alvaro Hurtado, Inma Moreno, Mamen Orellana, Jesús Ruano, Jesús Santiago, Laura Tomás. Que la semilla que os he pasado de mis mayores germine con fuerza y la transmitáis a quienes vengan detrás, vosotros que habéis entendido el mensaje.

### Bibliografía

- ARNEDO, M. A. 1999. Cladismo: la reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico “Evolución y filogenia de Arthropoda”): 57-84.
- BELLO, E. 1996. *Herramientas taxonómicas por ordenador. Los Halacáridos subterráneos continentales en la Península Ibérica*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid.
- BELLÉS, X. 1998. *Supervivientes de la biodiversidad*. Rubes. Barcelona.
- BENGTSSON, J., JONES, H. & SETÁLA, H. 1997. The value of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**: 334-336.
- BRUSSARD, P. F. & EHRLICH, P. R. 1992. The challenges of conservation biology. *Ecological Applications*, **2**: 1-2.
- CANTINO, P. D., BRYANT, H. N., DE QUEIROZ, K., DONOGHUE, M. J., ERIKSSON, T., HILLIS, D. M. & LEE, M. S. Y. 1999. Species names in phylogenetic nomenclature. *Systematic Biology*, **48**: 790-807.
- CANTINO, P. & DE QUEIROZ, K. 2000. *PhyloCode: A phylogenetic code of biological nomenclature*. <http://www.ohiou.edu/phylocode>.
- CHRISTOFFERSEN, M. L. 1995. Cladistic taxonomy, phylogenetic systematics, and evolutionary ranking. *Systematic Biology*, **44**: 440-454.
- COMISIÓN INTERNACIONAL DE NOMENCLATURA ZOOLOGICA 2000. *Código Internacional de Nomenclatura Zoológica* (4ª edición). Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). Madrid.
- CORDERO RIVERA, A. 1999. Adaptación, selección natural y la falacia de “la supervivencia de la especie”. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico “Evolución y filogenia de Arthropoda”): 613-617.
- CRACRAFT, J. 1983. Species concepts and speciation analysis. *Current Ornithology*, **1**: 159-187.
- CRACRAFT, J. 1985. Species selection, macroevolutionary analysis, and the “hierarchical theory” of evolution. *American Zoologist*, **34**: 222-229.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray. London.
- DAWKINS, R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press. New York.
- DE HARO, J. J. 1999. ¿Qué es una especie? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico “Evolución y filogenia de Arthropoda”): 105-112.
- DE HARO, J. J. & MELIC, A. 1998. Taxonomía, sistemática, filogenia y clasificaciones. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **23**: 57-58.
- DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 449-480.
- DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. 1994. Toward a phylogenetic system of biological nomenclature. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**: 27-31.
- DÍAZ, J. A. & SANTOS, T. 1997. *Zoología*. Editorial Síntesis. Madrid.
- DÍAZ, M., YELA, J. L. & FERNÁNDEZ, F. 2001. *Biología de la Conservación*. [http://www.uclm.es/to/MAmbiente/Bioanimal/Zoologia\\_uclm](http://www.uclm.es/to/MAmbiente/Bioanimal/Zoologia_uclm).
- DOBZHANSKY, TH. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
- DOMÍNGUEZ, M. 1992. El concepte d'espècie: un anàlisi des de la Zoologia. *Treballs de la Societat Catalana de Biologia*, **43**: 109-116.
- EHRLICH, P. R. 1994. Energy use and biodiversity loss. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **344**: 99-104.
- EHRLICH, P. R. & WILSON, E. O. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, **253**: 758-762.
- ELDRIDGE, N. & CRACRAFT, J. 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology*. Columbia University Press. New York.

- EMBLEY, T. M., HIRT, R. P. & WILLIAMS, D. M. 1995. Biodiversity at the molecular level: the domains, kingdoms and phyla of life. *Biodiversity. Measurement and estimation* (ed. D. L. Hawksworth), pp. 21-33. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- ERWIN, T. L. 1988. The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. *Biodiversity* (ed. E. O. Wilson), pp. 123-129. National Academy Press. Washington.
- FELSENSTEIN, J. 1979. Alternative methods of phylogenetic inference and their interrelationship. *Systematic Zoology*, **28**: 49-62.
- FUNK, V. A. & BROOKS, D. R. 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contributions to Botany*, **73**: 1-45.
- FUTUYMA, D. J. 1986. *Evolutionary biology* (2nd edition). Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- GASTON, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, **5**: 283-296.
- GASTON, K. J. 1994. Spatial patterns of species description: how is our knowledge of the global insect fauna growing? *Biological Conservation*, **67**: 37-40.
- GASTON, K. J. & HUDSON, E. 1994. Regional patterns of diversity and estimates of global insect species richness. *Biodiversity and Conservation*, **3**: 493-500.
- GOULD, S. J. 1989. *Wonderful life*. Penguin Books. London.
- GOULD, S. J. & VRBA, E. S. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8**: 4-15.
- GROOMBRIDGE, B. (ed.) 1992. *Global biodiversity. Status of the Earth's living resources: a report compiled by the World Conservation Monitoring Centre*. Chapman & Hall. London.
- HAILMAN, J. P. 1995. Toward operationality of a species concept. *Speciation and the recognition concept: theory and application* (ed. D. H. Lambert & H. G. Spencer), pp. 103-122. John Hopkins University Press. Baltimore.
- HALL, B. (ed.) 1994. *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press. San Diego.
- HÄRLIN, M. 1999. Phylogenetic approaches to nomenclature: a comparison based on the nemertean case study. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **266**: 2201-2207.
- HAWKSWORTH, D. L. 1995a. *Biodiversity. Measurement and estimation*. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- HAWKSWORTH, D. L. 1995b. Steps along the road to a harmonized nomenclature. *Taxon*, **44**: 447-456.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press. Urbana.
- HERRERA, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, **140**: 421-446.
- HICKMAN, C. P. JR, ROBERTS, L. S. & LARSON, A. 1998. *Principios integrales de Zoología*, 4ª edición. McGraw-Hill/Interamericana de España. Madrid.
- HOWLETT, R. & DHAND, R. 2000. Foreword: Nature insight biodiversity. *Nature*, **405**: 207.
- HUXLEY, J. S. 1942. *Evolution, the modern synthesis*. Allen and Unwin. London.
- INTERNATIONAL COMMITTEE ON BIONOMENCLATURE (ed.) 1996. *Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms* (3<sup>rd</sup> draft). International Union of Biological Sciences. Paris.
- INTERNATIONAL COMMITTEE ON BIONOMENCLATURE (ed.) 1997. *Draft BioCode (1997): the prospective international rules for the scientific names of organisms* (4<sup>th</sup> draft). <http://romlx6.rom.on.ca/biodiversity/biocode/biocode1997.html>.
- INTERNATIONAL TRUST FOR ZOOLOGICAL NOMENCLATURE (ed.) 1985. *International Code of Zoological Nomenclature*. University of California Press. Berkeley.
- JANZEN, D. H. 1985. On ecological fitting. *Oikos*, **45**: 308-310.
- JANZEN, D. H. 1993. Taxonomy: universal and essential infrastructure for development and management of tropical wildland biodiversity. *Proceedings of the Norway/UNEP expert conference on Biodiversity, Trondheim, Norway* (ed. O. T. Sandlund & P. J. Schei), pp. 100-113. NINA. Oslo.
- JANZEN, D. H., HALLWACHS, W., JIMÉNEZ, J. & GÁMEZ, R. 1993. The role of the parataxonomists, inventory managers, and taxonomists in Costa Rica's National Biodiversity Inventory. *Biodiversity prospecting* (ed. W. V. Reid et al.), pp. 223-254. World Resources Institute. Washington.
- JORDAN, K. 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, **83**: 151-210.
- KNOWLTON, N. 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 189-216.
- LACADENA, J. R. 1976. *Genética* (2ª edición). AGESA. Madrid.
- LAMBERT, D. H. & SPENCER, H. G. 1995. *Speciation and the recognition concept: theory and application*. John Hopkins University Press. Baltimore.
- LEWIN, R. 1983. No dinosaurs this time. *Science*, **221**: 1168-1169.
- LEWONTIN, R. C. 1978. Adaptation. *Scientific American*, **239**: 212-230.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, loci* (10ª edición). Holmiae.
- LÓPEZ CABALLERO, E. J. & PEREZ SUÁREZ, G. 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico "Evolución y filogenia de Arthropoda"): 45-564.
- LOVEJOY, T. E. 1995. The quantification of biodiversity: an esoteric quest or a vital component of sustainable development? *Biodiversity. Measurement and estimation* (ed. D. L. Hawksworth), pp. 81-87. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- MARTIN PIERA, F. 1997. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones?. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **20** (Monográfico "Los Artrópodos y el hombre"): 25-55.
- MAY, R. M. 1990. How many species? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **330**: 293-304.
- MAY, R. M. 1994. Biological diversity: differences between land and sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **343**: 105-111.
- MAY, R. M. 1995. Conceptual aspects of the quantification of the extent of biological diversity. *Biodiversity. Measurement and estimation* (ed. D. L. Hawksworth), pp. 13-20. The Royal Society-Chapman & Hall. London.
- MAY, R. M. & NEE, S. 1995. Taxonomy - the species alias problem. *Nature*, **378**: 447-448.
- MAYNARD SMITH, J. 1998. *Genes, embryos and evolution*. Weidenfeld. London.
- MAYR, R. 1940. Speciation phenomena in birds. *American Naturalist*, **74**: 249-278.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press. New York.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill. New York.
- MAYR, E. 1976. *Evolution and the diversity of life*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1981. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, **214**: 510-516.
- MAYR, E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MAYR, E. 1999. Taxonomía evolutiva. Evolutionary taxonomy. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico "Evolución y filogenia de Arthropoda"): 35-39.
- MAYR, E. & ASHLOCK, P. D. 1991. *Principles of Systematic Zoology* (2ª edición). McGraw-Hill. New York.
- MAYR, E. & PROVINE, W. B. (eds.) 1980. *The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press. Cambridge, Mass.
- MEFFE, G. K. & CARROLL, C. R. (eds.) 1997. *Principles of Conservation Biology* (2<sup>nd</sup> edition). Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- MILNER, R. 1995. *Diccionario de la evolución*. Bibliograf. Barcelona.
- MINELLI, A. 1994. *Biological systematics. The state of the art*. Chapman & Hall. London.
- MONOD, J. 1977. *Chance and necessity*. Penguin Books. London.
- MONSERRAT, V. J. 1988. Repaso a la nomenclatura zoológica. *Bases para un curso práctico de Entomología* (ed. Asociación española de Entomología), pp. 3-10. Imprenta Juvenil. Barcelona.
- NAEEM, S., THOMPSON, L., LAWLER, S., LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, **368**: 734-737.
- NAEEM, S., THOMPSON, L., LAWLER, S., LAWTON, J. H. & WOODFIN, R. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **347**: 249-262.

- NAVARRO, A. & RIVERO, A. 2001. High rate of inbreeding in Spanish universities. *Nature*, **410**: 14.
- NIETO NAFRIA, J. M. 1999. Sobre sistemática, taxonomía y otros términos relacionados. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico "Evolución y filogenia de Arthropoda"): 41-44.
- NIXON, K. C. & WHEELER, Q. D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics*, **6**: 211-223.
- NORSE, E. A., ROSENBAUM, K. L., WILCOVE, D. S., WILCOX, B. A., ROMME, W. H., JOHNSTON, D. W. & STOUT, M. L. 1986. *Conserving biological diversity in our national forests*. The Wilderness Society. Washington D. C.
- O'HARA, R. 1994. Evolutionary history and the species problem. *American Zoologist*, **34**: 12-22.
- OWEN, R. 1843. *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. Longman, Brown, Green & Longman. London.
- PACKER, L. & TAYLOR, J. S. 1997. How many hidden species are there? An application of the phylogenetic species concept to genetic data for some comparatively well known bee "species". *The Canadian Entomologist*, **129**: 587-594.
- PATERSON, H. E. H. 1980. A comment on mate recognition systems. *Evolution*, **34**: 330-331.
- PATERSON, H. E. H. 1981. The continuing search for the unknown and the unknowable: a critique of contemporary ideas on speciation. *South African Journal of Science*, **77**: 113-119.
- PATERSON, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. *Species and speciation* (ed. E. S. Vrba), pp. 21-34. Transvaal Museum Monograph, 4. Pretoria.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. *Problems of phylogenetic reconstruction* (ed. K. A. Joysey & A. D. Friday), pp. 21-74. Academic Press. London.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley. New York.
- PLEIJEL, F. & ROUSE, G. W. 2000. Least-inclusive taxonomic unit: a new taxonomic concept for biology. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **267**: 627-630.
- PRIMACK, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- PROVINE, W. B. 1984. Adaptation and mechanisms of evolution after Darwin: a study in persistent controversies. *The Darwinian heritage* (ed. D. Kohn), pp. 825-866. Princeton University Press. Princeton.
- PURVIS, A. & HECTOR, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature*, **405**: 212-219.
- PYLE, R. M., BENTZIEN, M. & OPLER, P. 1981. Insect conservation. *Annual Review of Entomology*, **26**: 233-258.
- QUIKE, D. L. J. 1993. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Chapman & Hall. London.
- RAFF, R. A. 1996. *The shape of life: genes, development and the evolution of animal form*. University of Chicago Press. Chicago.
- REEVE, H. K. & SHERMAN, P. W. 1993. Adaptation and the goals of evolutionary research. *The Quarterly Review of Biology*, **68**: 1-32.
- RENSCH, B. 1959. *Evolution above the species level*. Columbia University Press. New York.
- SANCHIZ, B. 1999. Un programa de investigación nunca emprendido: la inferencia filogenética como test psicométrico. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26** (Monográfico "Evolución y filogenia de Arthropoda"): 95-103.
- SECRETARIAT OF THE CONVENTION ON BIOLOGICAL DIVERSITY (ed.) 2000. *The handbook of the convention on biological diversity*. Earthscan. London.
- SIMPSON, G. G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press. New York.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press. New York.
- SOBER, E. 1984. *The nature of selection*. MIT Press. Cambridge.
- SOKAL, R. R. & CROVELLO, T. J. 1970. The biological species concept: a critical evaluation. *American Naturalist*, **104**: 127-153.
- SOLBRIG, O. T. (ed.) 1991. *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. International Union of Biological Sciences. Cambridge, Mass.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press. New York.
- STORK, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **35**: 321-337.
- TELLERÍA, J. L. 1987. *Zoología evolutiva de vertebrados*. Síntesis. Madrid.
- THOMAS, C. D. 1990. Fewer species. *Nature*, **347**: 237.
- UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME 1992. *Convention on biological diversity, June 1992*. Environmental Law and Institutions Programme Activity Centre. Nairobi.
- VAN VALEN, L. 1976. Ecological species, multispecies and oaks. *Taxon*, **25**: 233-239.
- VRBA, E. S. (ed.) 1985. *Species and speciation*. Transvaal Museum Monograph, 4. Pretoria.
- WHITTAKER, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Macmillan. New York.
- WILLIAMS, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press. New Jersey.
- WILSON, E. O. 1985a. The biological diversity crisis: a challenge to science. *Issues in Science and Technology*, **1985** (fall), 20-29.
- WILSON, E. O. 1985b. Time to revive systematics. *Science*, **230**: 1227.
- WILSON, E. O. (ed.) 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington D. C.
- WILSON, E. O. 1994. *La diversidad de la vida. En defensa de la pluralidad biológica*. Grijalbo. Barcelona.
- WILEY, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, **27**: 17-26.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley. New York.
- YELA, J. L. 1997. "Coevolución" de plantas e insectos: procesos y mecanismos subyacentes. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **19**: 3-5.
- YELA, J. L. 1999. *Programa de prácticas (Zoología)*. Universidad Pablo de Olavide. Sevilla.
- YELA, J. L. 2000. Formación especializada en ecología y educación medioambiental: conceptos fundamentales y aplicación al voluntariado. *Formación en voluntariado social* (ed. Diputación Provincial de Sevilla), pp. 89-111. Universidad Pablo de Olavide. Sevilla.

## La Diversidad Biológica de Iberoamérica

Vol. I (1992) — Vol. II (1998) — Vol. III (1998)

Ver Reseña *Bol. SEA*, **27**: 159-161.

Instituto de Ecología, A.C.  
Departamento de Publicaciones  
A.P. 63, Xalapa 91000, Veracruz, México  
Tef. +52(28) 42-18-20, 42-18-21  
Fax: +52(28) 18-78-09  
libros@ecologia.edu.mx  
Pago mediante cheque, giro bancario o giro postal.

Más información en página web:  
<http://www.ecologia.edu.mx/pubs/nuevos.htm>