



Ciencia Nicolaita 86

ISSN: 2007-7068



Universidad
Michoacana
de San Nicolás
de Hidalgo

La relevancia emergente de una visión pluralista de la biología sistemática

The emerging relevance of a pluralistic view of systematic biology

Efraín De Luna*, Dolores González

Para citar este artículo: Efraín De Luna*, Dolores González, 2022. La relevancia emergente de una visión pluralista de la biología sistemática. *Ciencia Nicolaita* no. 86, 54-68. DOI: <https://doi.org/10.35830/cn.vi86.676>



Historial del artículo:

Recibido: 6 de julio de 2022

Aceptado: 28 de septiembre de 2022

Publicado en línea: diciembre de 2022



Ver material suplementario



Correspondencia de autor: efrain.deluna@inecol.mx



Términos y condiciones de uso: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/privacy>



Envíe su manuscrito a esta revista: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/submissions>



La relevancia emergente de una visión pluralista de la biología sistemática

The emerging relevance of a pluralistic view of systematic biology

Efraín De Luna*, Dolores González

Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Ver. México.

Resumen

El impacto de los datos moleculares y la aplicación de métodos analíticos para la inferencia de filogenias, han promovido la división epistemológica y separación gremial entre los taxónomos. Un diagnóstico de esta disociación son las filogenias moleculares sin referencia a los caracteres taxonómicos, homología, sinapomorfias, ni a las conclusiones taxonómicas inferidas mediante los grupos monofiléticos. Se argumenta la relevancia de la biología sistemática como ciencia epistemológicamente pluralista, con al menos tres componentes: la perspectiva histórica, la exploración de la biodiversidad y el manejo de la información taxonómica. La pluralidad epistemológica lleva a integración, no a antagonismos, ni competencia interna. Bajo esta visión, cada una de las tres áreas tiene la misma importancia, aunque diferentes requerimientos empíricos, analíticos y tecnológicos.

Palabras clave: epistemología, educación, secuencias del DNA, morfología, inventarios

Abstract

The impact of molecular data and the application of analytical methods for the inference of phylogenies have promoted an epistemological division and separation among taxonomists. A diagnosis of this dissociation are the molecular phylogenies without reference to taxonomic characters, homology, synapomorphy, nor to the taxonomic conclusions inferred by monophyletic groups. We argue the relevance of systematic biology as an epistemologically pluralist science with at least three components: the historical perspective, the exploration of biodiversity, and the management of taxonomic information. Epistemological plurality leads to integration, not antagonisms, or internal competition. Under this vision, each of the three areas has the same importance, although different empirical, analytical, and technological requirements.

Keywords: epistemology, education, DNA sequences, morphology, inventories

Introducción

La sistemática se ha convertido en un área de gran importancia para la biología moderna. El conocimiento generado por los taxónomos en todo el mundo ha sido fundamental para el descubrimiento de nuevas medicinas, compuestos químicos industriales, recursos genéticos para el desarrollo agrícola, forestal y pesquero, diagnosis de patógenos y control de plagas. También la sistemática es central en el esfuerzo de conservación de grupos taxonómicos o ambientes prioritarios. Además, si se sostiene que la mejor manera de entender los procesos biológicos es analizarlos en un contexto comparativo, resulta necesario que las unidades de estudio y que la clasificación sean el reflejo de la historia filogenética de los organismos para tener una base robusta de comparación. Evidentemente, la sistemática provee los fundamentos que permiten la organización de todo el conocimiento biológico (Systematics Agenda 2000, 1991; Cracraft, 2002; Daly *et al.*, 2012; Hinchliff *et al.*, 2014). Uno de esos fundamentos es el marco de trabajo conceptual histórico, el cual no puede ser generado por ningún otro segmento de la comunidad biológica (Chernoff *et al.*, 1989).

La relevancia de las hipótesis de relaciones filogenéticas, radica en que proveen un enfoque científico para el estudio de la trayectoria histórica de los procesos, las unidades y la distribución en el tiempo y el espacio de la diversidad biológica (Schuh, 2000; Wheeler, 2012). Tal perspectiva histórica se modela en forma de hipótesis filogenéticas explícitas, sean moleculares (secuencias de nucleótidos en porciones del ADN, genomas, transcriptomas) o combinadas con otros tipos de datos (por ejemplo, datos morfológicos, morfométricos, conductuales, etc.). Las filogenias inferidas tienen aplicaciones siempre que se lleven a cabo comparaciones entre organismos. Las filogenias se consideran como la base para las inferencias sobre la historia del cambio de los caracteres y la secuencia temporal del origen y distribución geográfica de los grupos, patrones y procesos a la escala micro y macro-evolutiva, así como las interacciones ecológicas. Por esta razón, los desarrollos teóricos de la sistemática, los métodos filogenéticos y las filogenias publicadas no solo son de interés para los taxónomos, sino también para una audiencia científica más amplia que incluye todos los estudiosos de las ciencias biológicas,

particularmente ecólogos, etólogos, biólogos de la conservación y aun algunas disciplinas comparativas fuera de la biología (Platnick y Cameron, 1977; Wiley, 1981; Myers y Giller, 1988; Smith y Donoghue, 2010; Nunn, 2011; Wheeler y Whiteley, 2015).

Dos factores han ayudado a percibir la importancia de la investigación sistemática, por un lado, el impacto del uso de datos moleculares y por otro, la aplicación de métodos cuantitativos (parsimonia, verosimilitud y probabilidades Bayesianas) para la agrupación de la variación de esos datos y la conformación de grupos taxonómicos. Mucho del dinamismo de la investigación taxonómica en las décadas recientes, es de hecho el producto de la disponibilidad cada vez más amplia de tecnologías de generación de datos mediante secuenciación automatizada del ADN (Meier, 2008; Heather y Chain, 2016). Tal dinamismo ha llevado a algunos al extremo de anticipar el tiempo en el que la taxonomía consista fundamentalmente en obtener secuencias de nucleótidos y confrontar esos datos para solucionar la siempre difícil tarea de identificación de especímenes (Tautz *et al.*, 2003; Taylor y Harris, 2012). Esta idea comercializada como “DNA barcoding”, se promovió considerando que el número de taxónomos en el mundo ha declinado al grado de poner en peligro la propia existencia de la taxonomía; este enfoque reduccionista fue duramente refutado (Prendini, 2005; Wheeler, 2005; Will *et al.*, 2005). La reacción generada en la comunidad de taxónomos solo resaltó la importancia de los objetivos científicos de la sistemática y de la necesidad de un universo amplio y heterogéneo de datos para un enfoque integrativo (Dayrat, 2005), tanto en las decisiones de identificación como en la clasificación (Will *et al.*, 2005; Meier, 2008).

Aunque probablemente algunas actividades de la taxonomía están en crisis (Agnarsson y Matjaž, 2007; Wheeler, 2013; Villaseñor, 2015), una tesis de esta revisión es que la amenaza más peligrosa es la división epistemológica y consecuente separación gremial entre los propios taxónomos. Unos especializándose en el uso de datos moleculares para propósitos de estudios filogenéticos (sistemática molecular), y otros dedicándose únicamente a la descripción de especies, exploraciones de la diversidad y la identificación de especímenes para inventarios por áreas geográficas. Uno de los diagnósticos de esta tendencia es la disociación epistemológica entre los análisis filogenéticos

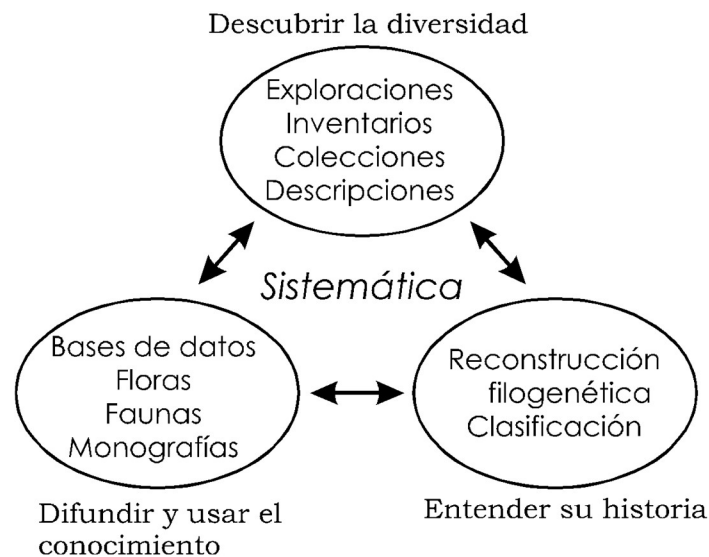


Figura 1. Una visión de la estructura pluralista de la sistemática con al menos tres componentes.

y la clasificación taxonómica (Wheeler, 2004; Franz, 2005; Figura 1). Tal divergencia ha estado asociada a la proposición de que el interés central de la sistemática son las propiedades estadísticas de las filogenias “and it is nearly irrelevant how they are used in taxonomy” (Felsenstein, 2001, p. 467), por lo que bajo este enfoque epistemológico de la sistemática, “the delimitation of higher taxa is no longer a major task of systematics” (Felsenstein, 2004, p. 145). Para muchos, ahora la sistemática solo consiste metodológicamente en los análisis filogenéticos con datos moleculares y la descripción estadística (*sensu* Felsenstein, 2004) de las propiedades de las hipótesis filogenéticas mismas. Este tipo de análisis procede aplicando métodos probabilísticos para estimar los valores de las verosimilitudes máximas y probabilidades Bayesianas de las hipótesis filogenéticas (De Luna *et al.*, 2005). Al usar estos métodos, se está normalizando cada vez más inferir filogenias moleculares sin luego hacer referencia a los caracteres taxonómicos (ni morfológicos, ni moleculares), ni a las homologías, las sinapomorfias y los grupos monofiléticos (Wheeler, 2008, 2016; Assis, 2017). Tal disociación indica un olvido fundamental del contenido pluralista, tanto intelectual como empírico de la biología sistemática. El futuro de la sistemática se basa en una visión pluralista sin tanto énfasis en las diferencias por los dominios de estudio (por grupos taxonómicos o por áreas geográficas) o en la tecnología de los tipos de datos (moleculares o morfológicos).

Otro diagnóstico de la disociación epistemológica es la segregación curricular de la sistemática en los planes educativos. Las nuevas generaciones comienzan con la bifurcación entre filogenias y taxonomía ante el énfasis en los cursos de sistemática solo para la reconstrucción de filogenias y los escasos cursos para la identificación y exploración de la diversidad taxonómica. Décadas atrás, la misma separación entre los análisis filogenéticos y la taxonomía, se debía justamente a la circunstancia educativa opuesta. Ciertamente, varios factores históricos podrían ayudar a entender la actual circunstancia (Michán y Llorente, 2003; Llorente-Bousquets, *et al.*, 2008). Taxónomos aún activos se formaron en la etapa de la concepción de la taxonomía como ciencia exploratoria y descriptiva. Otros, no incorporaron las filogenias en su investigación por la resistencia sociológica ante el desarrollo de los nuevos métodos de inferencia de los grupos taxonómicos. Sin duda, un factor histórico que ha contribuido también a la actual separación entre filogenias y taxonomía, es la carencia de un conocimiento taxonómico básico de muchos grupos de organismos, tanto de plantas como de animales. Aún ahora esto sigue siendo un impedimento para emprender estudios filogenéticos con organismos de los que no se sabe casi nada o que hay enormes huecos en su taxonomía por su enorme diversidad. El reto que tiene el sistema educativo, es el de brindar las opciones para la oportunidad de formarse con los conceptos, métodos analíticos y herramientas tecnológicas digitales bajo una visión pluralista.

En este marco, el propósito de esta contribución es destacar la relevancia de la educación y la investigación en la biología sistemática entendiéndola como una actividad epistemológicamente pluralista que integra al menos tres componentes: la perspectiva histórica, la exploración de la diversidad biológica y el manejo de la información sobre las especies del planeta. Al describir la estructura epistemológica de estos tres componentes de la sistemática, se señalan algunos de los avances y retos en cada área. En el contexto de los taxónomos, el objetivo de promover tal visión pluralista es transformar la manera como vemos la estatura científica de nuestra propia disciplina. Resulta imperativo que entendamos cómo ha madurado la sistemática epistemológicamente en esas tres áreas, expandiendo la base empírica con nuevos datos y fortaleciendo las capacidades analíticas y predictivas con nuevos métodos inferenciales. En el contexto general de la comunidad científica, se espera que esta contribución ayude a resaltar la importancia emergente de la sistemática, argumentando su estado actual como ciencia madura en los tres principales componentes de la sistemática biológica.

La estructura pluralista de la Biología Sistemática

Nuestra habilidad de convivir satisfactoriamente con las más de ocho millones de especies que habitan el planeta (Mora *et al.*, 2011), depende del discernimiento que tenemos de ellas. Este comienza con nuestro conocimiento de cuántas especies existen y dónde se distribuyen. Un mejor entendimiento se logra cuando investigamos cuáles son sus características morfológicas, bioquímicas o genéticas y cómo su existencia particular se relaciona histórica y ecológicamente con otras especies, inclusive la nuestra. La generación y comunicación de este conocimiento básico para documentar, entender y conservar la biodiversidad, son las tareas de la biología sistemática (Systematics Agenda 2000, 1991; Daly *et al.*, 2012). El campo de acción de los taxónomos es vasto y consta por lo menos de tres áreas complementarias (Figura 1).

Un área primaria de la sistemática la constituyen los estudios de exploración de la biosfera e inventariado de la biodiversidad, tanto actual (neontología) como del pasado (paleontología). Dada la inmensidad de la diversidad orgánica, la tarea de exploración es

tan enorme que fácilmente consume el trabajo entero del taxónomo. Otra parte básica e indispensable, consiste en el estudio de los patrones históricos y la elaboración de hipótesis sobre la filogenia para la clasificación de la vida. Además de la reconstrucción filogenética, el tercer componente comprende la difusión y el uso del conocimiento que la sistemática genera. Esta información se transmite principalmente a través de floras, faunas y monografías.

La argumentación de una perspectiva pluralista del estudio científico de la diversidad biológica, se ha organizado aquí en tres temas fundamentales: 1) Exploración de la diversidad; 2) Reconstrucción histórica; y 3) Difusión y uso del conocimiento (Figura 1). En cada tema se describen los objetivos y tareas particulares. La investigación en cada una de las tres tareas seguirá requiriendo de diferentes habilidades educativas y recursos tecnológicos de vanguardia. En esta exposición se resaltan los avances y retos vigentes que apuntan hacia nuevos desarrollos empíricos, metodológicos o conceptuales. Evidentemente, esto también señala la educación y colaboración transdisciplinaria cada vez más exigente en cuanto al entrenamiento necesario en filosofía de la ciencia, estadística, biología molecular, etc., para los estudiantes de sistemática biológica.

Los avances y retos en el área de exploración

La dimensión de la tarea exploratoria de los biólogos sistemáticos ha ilustrado cómo el esfuerzo requerido para leer millones de libros en medio de una biblioteca incendiándose. Considerando la estimación de que existen al menos ocho millones de especies en la Tierra (Mora *et al.*, 2011) y que se extinguen unas 27 000 especies por año (Wilson, 1992), la situación equivale a que en los últimos trescientos años se hubieran alcanzado a “leer” solo un poco más del 15 % de los libros, mientras que se ha perdido el 1 % del total cada cuatro años. No es difícil visualizar que a ese ritmo de exploraciones, el catálogo completo de la vida en el planeta está en el futuro muy lejano, al tiempo que la tasa de extinción se acelera. Ante este escenario, la conservación de la diversidad biológica ha sido el primer objetivo de la “Convención sobre Diversidad Biológica” de la ONU (CBD, 1993). No obstante, la expansión de poblaciones humanas, el incre-



mento de la pobreza, los conflictos militares y políticos y la sobreexplotación de los recursos naturales, continúan con el deterioro de la calidad ambiental y el consecuente exterminio irreversible de la diversidad de especies conocidas y no conocidas. La tarea del biólogo sistemático de identificar, catalogar y documentar la vida en la Tierra es entonces inmensa, imprescindible y urgente.

Los retos en el área exploratoria de la sistemática en Latinoamérica son enormes y, aunque ha habido avances (Forero, 1994), el ritmo de investigación todavía es muy lento. En México, CONACYT ha financiado buena parte de la investigación taxonómica y, además, existe un programa gubernamental (CONA-BIO) dirigido especialmente a atender esta necesidad (Llorente-Bousquets, 2008). La tendencia en las últimas décadas ha sido que los recursos se destinen a “ciencia aplicada” y los trabajos taxonómicos no son considerados como tales. Indudablemente, cualquier plan de desarrollo científico debe promover la continuidad y expansión de los esfuerzos gubernamentales para investigación sobre exploración e inventarios de la biodiversidad. No obstante, nuestro ritmo de trabajo no solo depende de mayores recursos financieros, sino también de una mejor capacitación curricular. Los taxónomos tenemos la obligación de educarnos mejor para lograr competitividad al concursar por los recursos. Central a ese propósito, es urgente que nuestros programas de posgrado formen investigadores científicos con las habilidades teóricas y metodológicas de la sistemática pluralista de nuestro tiempo. Se requiere una educación de la biología sistemática pluralista diseñada para que abarque los tres componentes y que proporcione las capacidades para la tarea de explorar, documentar, entender e interpretar la historia de la diversidad y la consecuente difusión del conocimiento.

Los avances y retos en el área de la reconstrucción histórica.

La clasificación consiste en agrupar organismos en especies y estas a su vez en grupos taxonómicos mayores. Tal tarea requiere inferir la historia de esos grupos y cómo se relacionan entre sí (filogenia). Estas deducciones científicas de eventos en el pasado derivan del examen minucioso de la variación de características en muchos organismos fósiles o actuales, por

ejemplo, se estudia la variación en la anatomía, los cromosomas y las estructuras morfológicas. Un desarrollo constante ha sido la disponibilidad para los taxónomos de equipo de laboratorio necesario para estudiar la variación en las secuencias del ADN, frecuentemente todavía por sectores o genes particulares (González, 1998), pero ahora también genomas completos y transcriptomas (Pyron, 2015; Bowman *et al.*, 2017; Zhao *et al.*, 2019; Kapli *et al.*, 2020). Cualquiera que sea la naturaleza de los datos, las observaciones sobre la variación entre organismos siempre se interpreta para deducir la jerarquía de grupos mediante la detección de la relación de ascendencia-descendencia entre las especies e inferir cómo clasificarlas. Tal valoración inferencial de los datos (sean morfológicos o moleculares) se efectúa mediante métodos numéricos (parsimonia, verosimilitudes, probabilidades Bayesianas) para el análisis de similitudes conocidos como “filogenéticos” (De Luna *et al.*, 2005). El resultado de estos análisis es la formación de grupos a varios niveles taxonómicos y constituye lo que técnicamente conocemos por “clasificar”. La construcción del sistema de clasificación consiste en dos componentes metodológicamente distintos: a) el reconocimiento de los grupos o linajes (agrupación), y b) la organización de esos grupos en un sistema de rangos (categorías taxonómicas).

Agrupación. Entre los distintos criterios, se ha intentado formar grupos por cuestión de su similitud total (clasificación fenética) o por la interpretación de su presunta derivación evolutiva (c. evolutiva). Alternativamente, en los sistemas de clasificación filogenéticos se agrupan los organismos por compartir la ancestría o linaje (filogenia), la cual se deduce de un cladograma. Por lo tanto, la pregunta del sistemático filogenético ya no es: ¿cuál especie “deriva” de otra?, sino: ¿cuál especie es “hermana” de otra? Las especies hermanas se clasifican en el mismo género (o linaje) y así sucesivamente se forman los demás grupos taxonómicos. Los biólogos sistemáticos elaboran estas decisiones con la formalidad característica de las hipótesis científicas sujetas a refutación (De Luna, 1995).

La formalización de la sistemática como ciencia, ha sido posible gracias al desarrollo de los análisis filogenéticos de las similitudes (morfológicas, moleculares, etc.) como mecanismo de inferencia para producir o

refutar hipótesis sobre homología y grupos monofiléticos (De Luna, 1996; De Luna y Mishler, 1996). La disponibilidad de nuevas fuentes de datos, sin duda ha vigorizado a la sistemática por el fortalecimiento de su base empírica; no obstante, esta ciencia se ha formalizado y ha avanzado aceleradamente por los cambios en los conceptos y sus métodos de análisis de caracteres y los métodos para la inferencia de filogenias (De Luna *et al.*, 2005). El desarrollo de los métodos cladísticos ha provisto un contenido teórico robusto a la parte de la sistemática que se encarga de construir el marco histórico para la biología. Lo anterior se ha visto reflejado en el impacto conceptual y metodológico en otras áreas de investigación, especialmente la biogeografía y la ecología comparada (Brooks y McLennan, 1991; Harvey y Pagel, 1991; Weber y Agrawal, 2012).

Categorías taxonómicas. La comunidad taxonómica ha convenido que ordenar y nombrar la diversidad de formas de vida requiere de un sistema limitado y estable de siete categorías básicas (o rangos) para colocar subgrupos de organismos dentro de otros grupos principales. La primera vez que se aplicaron consistentemente estas categorías taxonómicas, fue en la obra *Systema Naturae* de Carlos Linneo desde 1758. Su sistema de categorías consistía en solo cuatro rangos: “especies” agrupadas en “géneros”, “órdenes” y “clases”. El sistema de rangos actual se ha modificado sustancialmente, pero las categorías taxonómicas lineanas siguen en uso. En muchos casos, la estructura de categorías taxonómicas se ha expandido para acomodar niveles intermedios designados con los prefijos “sub” o “super” dependiendo del nivel. Por ejemplo, podemos encontrar subfamilias, superórdenes y subreinos, entre otros.

La categoría taxonómica más elemental es para ciertos grupos reconocidos como especies. En una secuencia de grupos dentro de grupos, el problema ha sido a cuál nivel se le asigna a un grupo el rango de especie. Desde Linneo, se entendía que los grupos de organismos morfológicamente distintos debían ser reconocidos a este rango, pero solo si las diferencias persistían en la descendencia. A partir de la tercera década del siglo XX, tal concepto de la “relación reproductiva” como método para reconocer especies se perpetuó con elementos del desarrollo de la genética de poblaciones y heredabilidad de características en ambientes controlados. El concepto “biológico” de especie entonces se integró como la unidad funcional en

la teoría sintética de la evolución y el neodarwinismo. Simpson (1961) y Mayr (1963) promovieron el concepto “biológico” de especie como el grupo de organismos que poseen características semejantes, capaces de fecundarse entre sí y que tienen descendencia fértil. En medio de otro cambio conceptual (teoría filogenética o cladismo) en la sistemática biológica iniciado por Hennig (1966), la especie ha pasado actualmente a concebirse como un grupo o “linaje” de organismos conectados por su ancestría o filogenia común (concepto filogenético de especie, ver referencias en Wilson, 1999). La “relación reproductiva” se sustituye con el concepto de la “relación de ancestría filogenética”. Un resumen recomendable de los distintos conceptos y definiciones de “especie” lo podemos encontrar en el libro de texto de Wheeler (2012). La idea principal es que, bajo un enfoque filogenético, los linajes se descubren con métodos numéricos de agrupación, los cuales seleccionan hipótesis óptimas bajo criterios alternativos de parsimonia, verosimilitudes y probabilidades Bayesianas (De Luna *et al.*, 2005). Algunos de los grupos monofiléticos descubiertos cuantitativamente pueden nombrarse al rango de especies (Mishler, 2009). Pero ante varios grupos anidados en una filogenia, queda aún la decisión sobre cuáles grupos monofiléticos se les puede asignar o no cierto rango.

Si bien las decisiones de agrupación dependen de métodos cuantitativos de inferencia sobre el valor informativo de las similitudes, sean morfológicas o moleculares, las decisiones sobre la asignación de rango han sido mayormente arbitrarias. En el caso del rango de especie, una idea es que las diferencias entre especies deben ser características cuya variación es heredada y transmitida a los descendientes (apomorfias). Bajo esta idea, el aislamiento reproductivo no agrupa, sino que se considera uno de los criterios para asignar el rango de especie solo a grupos que mantienen la cohesión y separación reproductiva. A cualquier nivel, el grupo como linaje se reconoce por las características poseídas solo por organismos filogenéticamente conectados (sinapomorfias, Mishler y De Luna, 1997), pero no hay métodos cuantitativos para la asignación de cada rango, como el de género, el de familia, o el de clase, el cual sigue siendo por convención.

Los rangos proveen el contexto para la aplicación de los nombres científicos de los grupos taxonómicos. En vista de la arbitrariedad en la asignación de rangos,



se ha argumentado en dos direcciones. Por un lado, se ha propuesto que los rangos no deberían influir en las reglas de aplicación de los nombres científicos de los grupos. Actualmente, la sintaxis de los nombres en latín incluye sufijos correspondientes a ciertas categorías taxonómicas. Por ejemplo, el sufijo “ceae” implica un grupo de plantas al nivel de familia, como en *Rosaceae*. Unas propuestas sugieren modificar o eliminar este tipo de sufijos y abandonar por completo el sistema de rangos (Hennig, 1975; Hull, 1966; Wiley, 1979, 1981). Como alternativa se han considerado diversos criterios y sintaxis para los nombres (Serenio, 2005), incluso el uso de códigos de números para indicar la posición filogenética de cada grupo (Queiroz y Gauthier, 1990, 1992). La idea de un sistema sin rangos argumenta que se puede nombrar un linaje o grupo relevante, pero sin la connotación nomenclatural de un rango en particular usando “nombres con terminaciones estándar” (Naomi, 2014). Por otro lado, tanto la propuesta de un sistema sin rangos, como la nomenclatura alternativa, han encontrado resistencia en la comunidad taxonómica. Hay quienes consideran que los rangos y la nomenclatura asociada han sido útiles, pues contienen información taxonómica, facilitan la comunicación y sirven como representantes para la organización del árbol de la vida (Nixon *et al.*, 2003; Giribet *et al.*, 2016).

Los avances y retos en el área de difusión del conocimiento taxonómico

Los sistemas de clasificación tradicionalmente se han publicado en forma de monografías, revisiones y sinopsis de grupos taxonómicos particulares. El énfasis de estas obras es sobre un taxón y varían en la cobertura de las descripciones de las especies, los nombres científicos en sinonimia, la distribución ecológica y geográfica, las observaciones acumuladas de varios sistemas de caracteres (citológicos, químicos, anatómicos, etc.) y otros datos suplementarios. Cuando el énfasis no es sobre un taxón, sino sobre la diversidad en una región particular, entonces ese conocimiento se ha publicado en tratados (por ejemplo, *Flora Neotrópica*) que incluyen claves de identificación e ilustraciones de las especies. El gran número de especies del taxón o lo extenso de la región, llevan a que muchos de los trabajos sean un compromiso entre estos dos

enfoques y entonces se publica el tratamiento de un taxón para un área geográfica particular (por ejemplo, la serie *Flora de Veracruz*). Cualquiera que sea la extensión de la obra, se ha establecido la nomenclatura taxonómica, las claves de identificación y las bases de datos como los elementos universales en la comunicación del conocimiento taxonómico. El reto ahora es transitar hacia el uso de las nuevas vías de comunicación con la tecnología digital e internet (Gostel *et al.*, 2013).

Un elemento importante en la comunicación y difusión del conocimiento, es la nomenclatura científica asociada a la clasificación biológica. La comunidad taxonómica mundial ha convenido que los nombres de todos los grupos de organismos, desde el rango de especie hasta el de Reino, se comuniquen en latín; en algunos grupos taxonómicos se ha usado el griego para los nombres de las categorías supraespecíficas (por ejemplo, *Arthropoda*, R. Novelo com. pers., 2022). La convención se originó cuando Carlos Linneo, en 1758, enlistó y describió en latín un compendio mundial en dos volúmenes (*Systema Naturae*) de las especies de plantas y animales conocidas en ese tiempo. Desde entonces, el establecimiento de nuevos nombres para los grupos o especies recién descubiertas se regula por este sistema. Los procedimientos detallados de validación y prioridad de nombres científicos se publican en códigos internacionales de nomenclatura. Una iniciativa favorable fue la de agregar el inglés como “idioma oficial” en la publicación de las descripciones originales de las plantas, en el código de Melbourne (McNeill, 2012; Art 39.2). Al hacer al inglés un idioma alternativo para las diagnós, se ha favorecido la participación de taxónomos jóvenes en la descripción de especies, pues el latín no se enseña en ningún programa de la carrera de biología ni en los posgrados. Evidentemente, se continuará usando el sistema Linneano de rangos, la nomenclatura de los grupos y el latín en las diagnós originales, al tiempo que las alternativas siguen provocando discusiones y generando soluciones (Nixon *et al.*, 2003).

La elaboración de catálogos y monografías fueron el elemento principal en la sistemática de los 1700 y 1800. Muchas de esas obras contienen descripciones y dibujos que siguen siendo la fuente principal o única del conocimiento taxonómico para varios grupos. Por esta razón, se han canalizado esfuerzos para la impre-

sión moderna de facsímiles y varias de esas obras clásicas ahora están disponibles nuevamente en formato digital (BHL, 2022).

Después de 300 años, la difusión del conocimiento taxonómico de las exploraciones y de las clasificaciones se sigue canalizando en los medios convencionales como monografías, floras y artículos científicos con descripciones detalladas de los organismos, mapas de su localización, ilustraciones y fotografías. A pesar de la urgencia, el trabajo monográfico ya no es el elemento más dinámico entre los taxónomos actuales, en parte debido a que los sistemas de evaluación científica no han calificado apropiadamente las publicaciones de este tipo de trabajo taxonómico (Krell, 2002; Wägele *et al.*, 2011; Steiner *et al.*, 2015). El papel de la reconstrucción filogenética resulta muy relevante en vista de la relación conceptual entre la filogenia como método para formar grupos y las clasificaciones necesarias para elaborar las monografías de esos grupos. El reto es estimular y capacitar la investigación monográfica ligada metodológicamente a la investigación filogenética, integrando también los medios digitales (Gostel *et al.*, 2013) para la mayor difusión y uso del conocimiento taxonómico.

La estatura científica de la sistemática de nuestro tiempo

Hemos argumentado que las tareas de investigación en la biología sistemática incluyen tres objetivos científicos complementarios: descubrir la biodiversidad, entender su historia y difundir y usar ese conocimiento. En las décadas recientes, estas tres áreas se han beneficiado de la disponibilidad de tecnología (microscopios, secuenciadores, computadoras, programas, etc.) para obtener caracteres morfológicos y secuencias del ADN, genomas completos, transcriptomas, así como de infraestructura digital para el manejo de información florística y taxonómica. Además, varios métodos robustos para análisis de patrones de similitud y reconstrucción filogenética, han revitalizado la investigación sobre la clasificación de la biodiversidad. Pero también esta dinámica ha catalizado las controversias y ha polarizado las actitudes dentro de la comunidad de los taxónomos segregados en cada una de las tres áreas. Tal división puede constituirse en la mayor amenaza a la sobrevivencia de la

sistemática como ciencia integradora y multidisciplinaria. Un reto importante para todos los taxónomos es cambiar nuestra percepción y visualizar que cada una de las tres áreas de la sistemática tiene su importancia, sus requerimientos educativos y metodológicos especiales y sus propias dificultades teóricas y prácticas. Como ejemplos de la necesidad de este cambio de percepción, se señalan al menos tres mitos que han dividido a los taxónomos: i) la visión de la taxonomía como un arte, ii) la idea de progresión a partir de una taxonomía alfa, y iii) la calificación de “tradicional” a ciertos estilos de hacer taxonomía. Precisamente, el entendimiento pluralista de la sistemática permite analizar, corregir, abandonar o reubicar en su debido contexto las controversias filosóficas, metodológicas, los desarrollos empíricos, los retos y avances.

Ciencia vs arte. Un primer tópico de controversia mal ubicado ha sido el supuesto debate sobre si la sistemática califica como ciencia o si es un arte. En términos generales, el arte se ha considerado una actividad intuitiva, subjetiva y sin restricciones por reglas o principios (Cusmariu, 2016). En el contexto de la sistemática evolutiva (*sensu* Simpson, 1961; Mayr, 1963), la dicotomía inicialmente fue usada para resaltar la objetividad de los nuevos métodos numéricos en la sistemática progresando hacia una ciencia. Por ejemplo, Sokal y Sneath (1963) argumentaron que “the practice of taxonomy has remained intuitive and commonly inarticulate, an art rather than a science”. También Hennig (1966) resaltó que “systematics is science and not art” para justificar epistemológicamente los métodos filogenéticos en la formación de grupos taxonómicos. En el contexto actual, esta dicotomía se ha trasladado al contraste entre las actividades de exploración e identificación, y a las de la clasificación filogenética. Cuando la sistemática se visualiza parcialmente como una actividad proveedora de servicios de identificación y curación de especímenes, no es difícil entender por qué algunos taxónomos y no taxónomos todavía describen la sistemática como un arte. Ciertamente las habilidades de identificación requieren entrenamiento bajo la tutela de un especialista y esa experiencia taxonómica se adquiere con años de práctica; sin embargo, eso tampoco significa que el área exploratoria de la sistemática no sea científica y que solo la filogenética sí lo sea. Las tres áreas de la sistemática funcionan como un todo, aunque en la práctica muchos taxónomos nos especializamos en una o dos



de las áreas. La ubicación adecuada de esta controversia evita la posición antagonista que ha dividido la educación y la investigación de los taxónomos especializados en la reconstrucción filogenética, con los especializados en la exploración por grupos taxonómicos y por regiones geográficas o en la difusión del conocimiento taxonómico.

Taxonomía alfa vs omega. Un segundo escollo que la visión de una estructura pluralista permite eliminar, es la visión filosófica positivista de la sistemática como una serie de etapas sucesivas iniciando con la “taxonomía alfa”, luego la “beta”, llegando a otra fase comúnmente llamada “biosistemática” y avanzando progresivamente hacia la “omega” (Valentine y Löve, 1958; Davis y Heywood, 1963; Stace, 1989). Tal posición epistemológica prescribe que la investigación taxonómica en una fase depende o se justifica solo en virtud del suficiente avance de la fase anterior. Algunos taxónomos lógicamente han razonado que por esto deberían hacerse primero los trabajos de exploración e inventarios y solo después se justificarían o podrían realizar los trabajos de filogenias. Bajo esta perspectiva positivista, los taxónomos estaríamos obligados a solo ejecutar investigaciones de inventarios (Forero, 1994). A juzgar por la tendencia reciente, esta línea de argumentación no ha detenido la elaboración de trabajos taxonómicos basados en filogenias. Evidentemente la comunidad taxonómica, ha percibido que la relación entre las tres áreas no es una secuencia operativa hacia un objetivo distante, sino de iteración complementaria y simultánea.

Taxonomía tradicional vs moderna. Un tercer aspecto que el contexto de la sistemática pluralista permite eliminar, es la pretendida calificación de cierto trabajo taxonómico como “tradicional” y otro como “moderno”. Estos términos todavía se usan en tres contextos equivocadamente. Para algunos taxónomos, lo “tradicional” designa el trabajo de exploración y de inventarios, mientras que lo “moderno” alude al de filogenia y clasificación. Este primer uso implica un contraste entre áreas y niveles de investigación no equivalentes. Dentro de cada área de la sistemática es posible detectar procesos diferentes de trabajo para la exploración, la filogenia y el manejo de información. Por ejemplo, la investigación en el área de inventarios puede ser “tradicional” o “moderna” dependiendo de los diferentes métodos y tecnologías de exploración para producir un inventario.

Un segundo contraste inapropiado hace referencia a la naturaleza de los “datos” taxonómicos. En este contexto empírico, lo “tradicional” consiste en observar datos morfológicos y lo “moderno” es coleccionar datos moleculares (Hillis, 1987; Maddison, 1996). Este segundo uso desinformado deriva de la idea de que la taxonomía basada en morfología ya ha sido superada en favor de los estudios con datos moleculares (Scotland *et al.*, 2003). El argumento de una supuesta diferencia en la calidad informativa de los datos, un carácter a la vez, en la reconstrucción filogenética, ya se ha superado con base en comparaciones del contenido de homoplasia tanto en los datos moleculares, como en los datos morfológicos, tasas de cambio heterogéneas, niveles de soporte, complementariedad, etc. (Wiens, 2004; Giribet, 2015). Una ventaja innegable de los datos moleculares es que son muchos más que los que se pueden extraer de la morfología, pero en la comparación uno a uno, los caracteres morfológicos y moleculares contienen niveles equivalentes de información filogenética (homología) y también de homoplasia, aunque a distintos niveles jerárquicos de agrupación (Sanderson y Donoghue, 1989; Radel *et al.*, 2013; Speed y Arbuckle, 2017; Crispell *et al.*, 2019).

Tanto conceptualmente como empíricamente, es ventajoso siempre combinar los tipos de datos disponibles y lógicamente el soporte de las hipótesis filogenéticas aumenta entre más caracteres se usan (Nixon y Carpenter, 1996; Sereno, 2007; Assis, 2009; Laing *et al.*, 2017). En la relación epistemológica confirmatoria, las filogenias derivadas de datos morfológicos pueden robustecerse al complementarlas con la filogenia derivada del análisis de muchos más datos moleculares (Fernández *et al.*, 2018). En la relación epistemológica iterativa (Yeates *et al.*, 2011), las filogenias moleculares han permitido reanalizar la variación morfológica para mejorar la taxonomía de los grupos. También existen muchos ejemplos de análisis combinados que ilustran la complementariedad de las tasas de cambio de los datos morfológicos y moleculares en la resolución de filogenias a varios niveles taxonómicos (Larson, 1998; Hernández-Lara *et al.*, 2018; Solis-Zurita *et al.*, 2019). Indudablemente, el tipo de datos no son un índice de la calidad de un trabajo taxonómico, sino los métodos de análisis numéricos de las similitudes (sean morfológicas o moleculares) para las

decisiones de agrupación (parsimonia, verosimilitudes, probabilidades posteriores).

La tercera área donde se ha promovido acreditar lo “moderno” para descalificar lo “tradicional”, es respecto a la utilidad de los métodos hipotético-deductivos (parsimonia) y los probabilísticos (verosimilitudes y probabilidades posteriores) para la inferencia de las filogenias (De Luna *et al.*, 2005). Para muchos, el uso de caracteres morfológicos evoca de manera inmediata a la inferencia por los métodos “tradicionales” con parsimonia, mientras que lo “moderno” consiste en el uso de marcadores moleculares para la inferencia de filogenias con métodos de máxima verosimilitud o probabilidades posteriores (Holder y Lewis, 2003). Esta es una disyuntiva sociológica, pues los tipos de datos no prescriben los tipos de análisis (Siddall y Kluge, 1997; Sober, 2004). En tal desacreditación se enfatizan las versiones de los métodos probabilísticos más recientes con las versiones más ancestrales de los métodos de parsimonia. Tal contraste temporal es absurdo, especialmente considerando que como científicos deberíamos discernir la diferencia relevante, no en los métodos, sino en el campo epistemológico (de Queiroz y Poe, 2001; Goloboff, 2003; De Luna *et al.*, 2005; Assis, 2015, 2017). Evidentemente en el desarrollo futuro de ambas epistemologías, siempre habrá alguna funcionalidad metodológica más reciente o eficiente. En estos tres contextos, los tipos de actividades, los tipos de datos y los tipos de análisis, se pretenden acreditar los méritos simplemente por ser lo moderno. Obviamente, el desafío es de naturaleza educativa. La educación del taxónomo debe incluir una visión pluralista de los métodos de exploración de la biodiversidad, de los métodos filogenéticos en la sistemática moderna y del uso de la infraestructura digital para comunicar el conocimiento taxonómico.

Conclusiones

La investigación científica en la biología sistemática involucra tanto la perspectiva histórica como la exploración de la diversidad biológica y el manejo de la información sobre las especies del planeta. ¿Qué ventajas tiene esta visión pluralista? Primero, permite argumentar que cada una de las tres áreas tiene la misma importancia. Esto a su vez, permite ubicar y valorar los avances y retos de cada área. Por ejemplo, la urgencia de las exploraciones e inventarios no necesariamente

nos limita a este tipo de trabajo, ni es razón para postergar los estudios en el área de reconstrucción filogenética. Del mismo modo, el formalismo de las filogenias y lo exuberante de los datos moleculares, no necesariamente debe continuar drenando los recursos económicos ni diluyendo el esfuerzo educativo para la exploración y la comunicación. Cada área de la sistemática tiene sus prioridades y aspectos de investigación relevantes. Hemos argumentado en esta revisión que la sistemática es una disciplina científica madura entre el resto de la biología y se caracteriza por el dinamismo teórico, metodológico y empírico en al menos esas tres áreas. El entendimiento de la estructura pluralista de la sistemática es importante para valorar apropiadamente los debates teóricos, los avances metodológicos y los problemas persistentes desplegados en la literatura de los últimos años.

La percepción adecuada de las características de cada área de la sistemática, también permite ubicar y conciliar actividades aparentemente en competencia. Los antagonismos inapropiados entre “inventarios o filogenias”, “filogenias o taxonomía alfa” o entre sistemática “morfológica” y “molecular”, sobreviven en parte debido a una visión parcial de la sistemática. La sistemática es una ciencia donde la diversidad de objetivos y tareas justifica el pluralismo de métodos científicos para realizarlas, si consideramos la combinación de metodologías disponibles para la exploración e inventarios, la clasificación y la difusión del conocimiento taxonómico.

Esta visión pluralista es particularmente necesaria en vista de la imagen pobre auto impuesta por un sector de la comunidad de taxónomos y la percepción por parte de la comunidad científica en general, cuando peligrosamente se enfatiza o visualiza solo la actividad exploratoria y de inventarios. La pluralidad epistemológica lleva a integración, no al aislamiento, ni antagonismos, ni competencia interna. Hasta que los taxónomos valoremos la relevancia y la estatura de nuestra propia disciplina, no podremos cambiar la percepción que la comunidad científica en general tiene de la sistemática. Esta percepción es importante en la competencia por fondos y por los espacios de publicación. Un reto es balancear el pragmatismo y la urgencia de inventariar la biodiversidad con el entrenamiento teórico y metodológico para la investigación filogenética. La visión pluralista de la sistemática permite ubicar las necesidades educativas básicas de los taxónomos en



las tareas de exploración, reconstrucción filogenética y comunicación del conocimiento. Evidentemente, el desarrollo futuro de la educación e investigación sistemática debe continuar promoviendo tanto la investigación exploratoria, como la filogenética y la de difusión.

Agradecimientos

Apreciamos mucho las reacciones, correcciones y sugerencias a una versión ancestral a este texto de (alfabéticamente por apellidos): Dra. Itzi Fragoso Martínez (INECOL), Dr. Ricardo García Sandoval (UNAM), Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL), Dr. Andrés Ramírez Ponce (INECOL) y Biól. Nut Suárez Pérez (Posgrado, INECOL). Igualmente damos las gracias por las sugerencias y correcciones al texto en las revisiones de la Dra. Sabina Lara Cabrera y el Dr. Omar Chassin Noria. Finalmente, apreciamos la ayuda del equipo de “Ciencia Nicolaita” por la revisión editorial.

Referencias

- Agnarsson, I., and Matjaž, K., 2007, Taxonomy in a Changing World: Seeking Solutions for a Science in Crisis: *Systematic Biology*, 56, 3, 531-539.
- Assis, L.C., 2015, Homology assessment in parsimony and model-based analyses: two sides of the same coin: *Cladistics*, 31, 3, 315-320.
- Assis, L.C., 2009, Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics: *Cladistics*, 25, 5, 528-544.
- Assis, L.C., 2017, The jazz of cladistics: *Systematics and Biodiversity*, 15, 5, 1-6.
- BHL, “About the Biodiversity Heritage Library”, <https://about.biodiversitylibrary.org>
- Bowman, J.L. et al. [110 autores], 2017, Insights into land plant evolution garnered from the Marchantia polymorpha genome: *Cell*, 171, 2, 287-304. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2017.09.030>
- Brooks, D.R., and McLennan, D., 1991, Phylogeny, ecology, and behavior: *Chicago, University of Chicago Press*, p. 434.
- CBD, “Introduction”, Convention on Biological Diversity, <https://www.cbd.int/intro/>
- Chernoff, B., Duncan, T., Elias, T., Mishler, B., Novacek, E., Theriot, E., Wheeler, Q.D., and Wood, D.S., 1989, Commentary on the place of systematics: *ASC Newsletter*, 17, 1, 1-2.
- Cracraft, J., 2002, The seven great questions of systematic biology: An essential foundation for conservation and the sustainable use of diversity: *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89, 127-144.
- Crispell, J., Balaz, D., and Gordon, S.V., 2019, HomoplasyFinder: a simple tool to identify homoplasies on a phylogeny: *Microbial Genomics*, 5, 1, e000245. DOI: <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000245>
- Cusumariu, A., 2016, Toward an Epistemology of Art: *Symposium*, 3, 1, 37-64.
- Daly, M., Herendeen, P.S., Guralnick, R.P., Westneat, M.W., and McDade, L., 2012, Systematics Agenda 2020: the mission evolves: *Systematic Biology*, 61, 4, 549-552.
- Davis, P.H., and Heywood, V.H., 1965, Principles of angiosperm taxonomy: *Princeton, P. Van Nostrand Co. Inc.*, p. 556.
- Dayrat, B., 2005, Towards integrative taxonomy: *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 3, 407-417.
- De Luna, E., 1995, Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica: *Acta Botánica Mexicana*, 33, 63-79.
- De Luna, E., 1996, Epistemología de la investigación taxonómica: Inferencias filogenéticas y su evaluación: *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 58, 43-53.
- De Luna, E., and Mishler, B., 1996, El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos: *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59, 1-16.
- De Luna, E., Guerrero, J.A., and Chew-Taracena, T., 2005, Sistemática Biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética: *Hidrobiológica*, 15, 3, 351-370.
- Felsenstein, J., 2001, The troubled growth of statistical phylogenetics: *Systematic Biology*, 50, 465-467.
- Felsenstein, J., 2004, “A digression on history and philosophy”, in J. Felsenstein, ed., *Inferring Phylogenies*, Sunderland, Sinauer Associates, pp. 123-146.
- Fernández, R., Edgecombe, G.D., and Giribet, G., 2018, Phylogenomics illuminates the backbone of the Myriapoda Tree of Life and reconciles morphological and molecular phylogenies: *Scientific Reports*, 8, 1-7.
- Forero, E., 1994, El futuro de la botánica en América Latina. Acuerdos y realidades: *Ciencias*, 34, 35-41.
- Franz, N.M., 2005, On the lack of good scientific reasons for the growing phylogeny/classification gap.: *Cladistics*, 21, 5, 495-500.

- Giribet, G., 2015, Morphology should not be forgotten in the era of genomics-a phylogenetic perspective: *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 256: 96-103.
- Giribet, G., Hormiga, G., and Edgecombe, G.D., 2016, The meaning of categorical ranks in evolutionary biology: *Organisms, Diversity and Evolution*, 16, 427-430. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0263-9>
- Goloboff, P.A., 2003, Parsimony, likelihood, and simplicity: *Cladistics*, 19, 91-103.
- González, D., 1998, Marcadores moleculares para los estudios comparativos de la variación en ecología y sistemática: *Revista Mexicana de Micología*, 14, 1-21.
- Gostel, M.R., Dal Forno, M., and Weeks, A., 2013, A navigation guide to cyberinfrastructure tools for botanical and lichenological systematics research: *Plant Science Bulletin*, 59, 3, 111-130.
- Harvey, P.H., and Pagel, M.D., 1991, The comparative method in evolutionary biology: *London, Oxford University Press*, p. 239.
- Heather, J.M., and Chain, B., 2016, The sequence of sequencers: The history of sequencing DNA: *Genomics*, 107: 1-8.
- Hennig, W., 1966, Phylogenetic systematics: *University of Illinois Press*, p. 261.
- Hennig, W., 1975, "Cladistic Analysis or Cladistic Classification?": A Reply to Ernst Mayr: *Systematic Zoology*, 24, 2, 244-256.
- Hernández-Lara C., Espinosa de Los Monteros, A., Ibarra-Cerdeña, C.N., García-Feria, L., and Santiago-Alarcón, D., 2018, Combining morphological and molecular data to reconstruct the phylogeny of avian Haemosporida: *International Journal of Parasitology*, 48, 14, 1137-1148.
- Hillis, D.M., 1987, Molecular versus morphological approaches to systematics: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 23-42.
- Hinchliff, C.E., Smith, S.A., Allman, J.F., Burleigh, J.G., Chaudhary, R., Coghill, L.M., Crandall, K.A., Deng, J., Drew, B.T., Gazis, R., Gude, K., Hibbett, D.S., Katz, L.A., Laughinghouse IV, H.D., McTavish, E.J., Midford, P.E., Owen, C.L., Ree, R.H., Rees, J.A., Soltis, D.E., Williams, T., and Cranston, K.A., 2014, Synthesis of phylogeny and taxonomy into a comprehensive tree of life: *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 41, 12764-12769.
- Holder, M., and Lewis, P.O., 2003, Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches: *Nature Reviews, Genetics*, 4, 275-284.
- Hull, D.L., 1966, Phylogenetic nomenclature: *Systematic Zoology*, 15, 14-17.
- Kapli, P., Yang, Z., and Telford, M.J., 2020, Phylogenetic tree building in the genomic age: *Nature Review, Genetics*, 21, 428-444. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0233-0>
- Krell, F.T., 2002, Why impact factors don't work for taxonomy: *Nature*, 415, 957. <https://doi.org/10.1038/415957a>
- Laing, A.M., Doyle, S., Gold, M.E.L., Nesbitt, S.J., O'Leary, M.A., Turner, A.H., Wilberg, E.W., and Poole, K.E., 2017, Giant taxon-character matrices: the future of morphological systematics: *Cladistics*, 34, 3, 333-335.
- Larson, A., 1998, "The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics", in R. DeSalle, and B. Schierwater, eds., *Molecular Approaches to Ecology and Evolution*, Basel, Birkhäuser, pp. 275-298.
- Llorente-Bousquets, J., Michán, L., González, J., and Sosa, V., 2008, "Desarrollo y situación del conocimiento de las especies", in *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*, México, CONABIO. pp. 193-214.
- Maddison, W.P., 1996, "Molecular approaches and the growth of phylogenetic biology", in D. Ferraris, and S.R. Palumbi, eds., *Molecular zoology: Advances, strategies, and protocols*, New York, Wiley Liss Inc., pp. 47-63.
- Mayr, E., 1963, Animal species and evolution: *Cambridge, Harvard University Press*, p. 783.
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H., and Turland, N.J., eds., 2012, International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. Regnum Vegetabile 154. Glashütten: Koeltz Scientific Books. <https://www.iapt-taxon.org/melbourne/main.php>
- Meier, R., 2008, "DNA sequences and taxonomy: Opportunities and challenges", in Q.D. Wheeler, ed., *The new taxonomy*, Boca Raton, CRC Press, pp. 95-127.
- Michán, L., and Llorente, J., 2003, La taxonomía en México durante el siglo XX: *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*, 13, 1-250.



- Mishler, B.D., 2009, Three centuries of paradigm changes in biological classification: is the end in sight?: *Taxon*, 58, 61-67.
- Mishler, B.D., and De Luna, E., 1997, Sistemática filogenética y el concepto de Especie: *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 60, 45-57.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., and Worm, B., 2011, How many species are there on earth and in the ocean?: *PLoS Biol*, 9, 8, e1001127.
- Myers A.A., and Giller, P.S., eds., 1988, Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions: *London, Chapman and Hall*, p. 578.
- Nixon, K., and Carpenter, J.M., 1996, On simultaneous analysis: *Cladistics*, 12, 3, 221-241.
- Nixon, K., Carpenter, J.M., and Stevenson, D.W., 2003, The Phylocode is fatally flawed, and the "Linnaean" system can easily be fixed: *The Botanical Review*, 69, 1, 111-120.
- Nunn, C.L., 2011, The comparative approach in evolutionary anthropology and biology: *Chicago, The University of Chicago Press*, p. 380.
- Platnick, N.I., and Cameron, H.D., 1977, Cladistic Methods in Textual, Linguistic, and Phylogenetic Analysis: *Systematic Biology*, 26, 4, 380-385.
- Prendini, L., 2005, Comments on "identifying spiders through DNA barcodes": *Canadian Journal of Zoology*, 83, 498-504.
- Pyron, R.A., 2015, Post-molecular systematics and the future of phylogenetics: *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 384-389.
- Queiroz, K. de, and Gauthier, J., 1990, Phylogeny as a Central Principle in Taxonomy: Phylogenetic Definitions of Taxon Names: *Systematic Zoology*, 39, 4, 307-322.
- Queiroz, K. de, and Gauthier, J., 1992, Phylogenetic Taxonomy: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 449-480.
- Queiroz, K. de, and Poe, S., 2001, Philosophy and phylogenetic inference: a comparison of likelihood and parsimony methods in the context of Karl Popper's writings on corroboration: *Systematic Biology*, 50, 305-321.
- Radel, D., Sand, A., and Steel, M., 2013, Hide and seek: placing and finding an optimal tree for thousands of homoplasy-rich sequences: *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69, 1186-1189.
- Sanderson, M.J., and Donoghue, M.J., 1989, Patterns of variation in levels of homoplasy: *Evolution*, 43, 8, 1781-1795.
- Schuh, R.T., 2000, Biological Systematics: Principles and Applications (Comstock Books): *Cornell, Cornell University Press*, p. 236.
- Scotland, R.W., Olmstead, R.G., and Bennett, J.R., 2003, Phylogeny reconstruction: the role of morphology: *Systematic Biology*, 52, 539-548.
- Sereno, P.C., 2005, The Logical Basis of Phylogenetic Taxonomy: *Systematic Biology*, 54, 4, 595-619.
- Sereno, P.C., 2007, Logical basis for morphological characters in phylogenetics: *Cladistics*, 23, 565-587.
- Siddall, M., and Kluge, A., 1997, Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics*, 13, 313-336.
- Simpson, G.G., 1961, Principles of animal taxonomy: *New York, Columbia University Press*, p. 247.
- Smith, S.A., and Donoghue, M.J., 2010, Combining historical biogeography with niche modeling in the Caprifoliaceae clade of Lonicera (Caprifoliaceae, Dipsacales): *Systematic Biology*, 59, 322-341.
- Sober, E., 2004, The contest between Parsimony and Likelihood: *Systematic Biology*, 53, 4, 644-653.
- Sokal, R.R., and Sneath, P.H.A., 1963, Principles of numerical taxonomy: *San Francisco, W. H. Freeman and Co.*, p. 359.
- Solis-Zurita C., De Luna, E., and González, D., 2019, Phylogenetic relationships in the *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) complex based on three molecular markers, continuous characters, and geometric morphometric data: *Zoologica Scripta*, 48, 419-439.
- Speed, M.P., and Arbuckle, K., 2017, Quantification provides a conceptual basis for convergent evolution: *Biological Review*, 92, 815-829.
- Stace, C.A., 1989, Plant taxonomy and Biosystematics: *London, Edward Arnold*, p. 264.
- Steiner, F.M., Pautasso, M., Zettel, H., Moder, K., Arthofer, W., and Schlick-Steiner, B.C., 2015, A Falsification of the citation impediment in the taxonomic literature: *Systematic Biology*, 64, 5, 860-868.
- Systematics Agenda 2000, 1991, Integrating biological diversity and societal needs: *Systematic Biology*, 40, 4, 520-523.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R.H., and Vogler, A.P., 2003, A plea for DNA taxonomy: *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 2, 70-74.
- Taylor, H.R., and Harris, W.E., 2012, An emergent science on the brink of irrelevance: a review of the past 8 years of DNA barcoding: *Molecular Ecology, Resources*, 12, 3, 377-388.

- Valentine, D.H., and Löve, A., 1958, Taxonomic and biosystematics categories: *Brittonia*, 10, 153-166.
- Villaseñor, J.L., 2015, ¿La crisis de la biodiversidad es la crisis de la taxonomía?: *Botanical Sciences*, 93, 1, 03-14.
- Wägele, H., Klusmann-Kolb, A., Kuhlmann, M., Haszprunar, G., Lindberg, D., Koch, A., and Wägele, J.W., 2011, The taxonomist - an endangered race. A practical proposal for its survival: *Frontiers in Zoology*, 8, 25. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-8-25>
- Weber, M.G., and Agrawal, A.A., 2012, Phylogeny, ecology, and the coupling of comparative and experimental approaches: *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 7, 394-403.
- Wheeler, Q.D., 2004, Taxonomic triage and the poverty of phylogeny: *Philosophical Transactions of the Royal Society*, B. 359, 571-583.
- Wheeler, Q.D., 2005, Losing the plot: DNA barcodes and taxonomy: *Cladistics*, 21, 405-407.
- Wheeler, Q.D., 2008, Undisciplined thinking: morphology and Hennig's unfinished revolution: *Systematic Entomology*, 33, 1, 2-7.
- Wheeler, Q.D., 2013, Are reports of the death of taxonomy an exaggeration? Commentary: *New Phytologist*, 201, 370-371.
- Wheeler, Q.D., 2016, "This struggle for survival: Systematic biology and institutional leadership", in D. Williams, M. Schmitt, and Q. Wheeler, eds., *The Future of Phylogenetic Systematics: The Legacy of Willi Hennig (Systematics Association Special Volume Series*, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 469-478.
- Wheeler, W.C., 2012, Systematics: a course of lectures: *London, Wiley-Blackwell Publishing Ltd.*, p. 448.
- Wheeler, W.C., and Whiteley, P.M., 2015, Historical Linguistics as a Sequence Optimization Problem: Uto-Aztecan Language Evolution and Biogeography: *Cladistics*, 31, 113-125.
- Wiens, J.J., 2004, The role of morphological data in phylogeny reconstruction: *Systematic Biology*, 53, 4, 653-661.
- Wiley, E.O., 1979, An annotated Linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems: *Systematic Biology*, 28, 3, 308-337.
- Wiley, E.O., 1981, Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics: *New York, John Wiley and Sons*, p. 439.
- Will, K.W., Mishler, B., and Wheeler, Q.D., 2005, The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy: *Systematic Biology*, 54, 5, 844-851.
- Wilson, E.O., ed., 1992, The Diversity of Life: *Cambridge, Belknap Press*. p. 464.
- Wilson, R.A., 1999, Species. New interdisciplinary essays: *Cambridge, The MIT Press*, p. 235.
- Yeates, D.K., Seago, A., Nelson, L., Cameron, S.L., Joseph, L., and Trueman, J.W.H., 2011, Integrative taxonomy, or iterative taxonomy?: *Systematic Entomology*, 36, 209-217.
- Zhao, Y.J., Liu, X.Y., Guo, R., Hu, K.R., Cao, Y., and Dai, F., 2019, Comparative genomics and transcriptomics analysis reveals evolution patterns of selection in the *Salix* phylogeny: *BMC Genomics*, 20, 253. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5627-z>