

LA SISTEMÁTICA DE NUESTRO TIEMPO: HECHOS, PROBLEMAS Y ORIENTACIONES

JORGE V. CRISCI

Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

Tel. 54-21-257744, fax 54-21-257527, email jcrisci@netverk.com.ar.

El hombre primitivo procuraba comprender las fuerzas naturales a través de ceremonias o símbolos mágicos. Una conferencia es en cierto modo el ensayo de una magia menor. El conferenciante y su público crean un espacio de reflexión buscando acercarse a alguno de los infinitos enigmas que nos plantea el universo.

Permítanme que con temor, por la vastedad del tema y mis propias limitaciones, sugiera que la ceremonia que hoy nos convoca intente acercarse al apasionante enigma de la historia de la vida sobre la tierra tal como lo percibimos a través de la sistemática de nuestro tiempo.

La asombrosa y fascinante diversidad de criaturas que pueblan el universo de los seres vivos sugiere, con su esplendor, fecundidad y exuberancia, la existencia de una variedad infinita de formas singulares, sin un orden aparente. No obstante, una mirada más detenida nos permite descubrir que los seres vivos llevan su historia escrita en sí mismos. La mariposa, la orquídea, la fucsia, se mueven en el tiempo seguidas por su sombra. Ningún ser camina por la tierra sin imprimir en ella y en sí mismo la huella de su paso. Y es al escuchar las historias que los fenómenos singulares de la diversidad biológica nos relatan, que descubrimos una trama que conecta a todas las sombras. Es tarea de la sistemática el estudio de la diversidad de los seres vivos y el planteamiento de hipótesis respecto a esa trama u orden aparente (Crisci, 1977).

En nuestro siglo ningún símbolo del futuro ha sugerido más anticipación y misterio que el año 2 000. Ahora, ese momento épico donde nacen, al mismo tiempo, un nuevo año, una nueva década, un nuevo siglo y un nuevo milenio, está al alcance de la mano.

La inminencia de este momento extraordinario ha creado en la ciencia una atmósfera de reflexión de la que los sistemáticos no han podido escapar. Más

allá de la arbitrariedad que conlleva una marca en el calendario, podemos decir que para la mayoría de las disciplinas científicas este será el primer milenio que verán nacer, pero para la sistemática será el tercero y sin duda el más excitante.

El tercer milenio encuentra a la sistemática inmersa en un revolucionario período de cambios y avances notables, sólo comparable por la magnitud de sus consecuencias, con el período linneano del siglo XVIII.

El último Congreso Latinoamericano de Botánica del siglo es el lugar y el tiempo adecuados para revisar el estado actual de la sistemática biológica. Es imposible aquí una exhaustiva revisión de todos los aspectos de este revolucionario período, por lo tanto creo conveniente limitar los objetivos de esta conferencia a: 1] Revisar los imperativos y las circunstancias de nuestra época, entre los que transcurre la sistemática; 2] identificar a las cuestiones claves de la sistemática de nuestros días y discutir brevemente tres de ellas, sistemática filogenética, sistemática molecular, educación y sistemática

La época como tema de la sistemática

Todo intento de análisis de las bases y problemas de la sistemática de nuestro tiempo, implica una toma previa de posición sobre la posibilidad de hacer de la época, como fenómeno global, un tema biológico. La evolución histórica del pensamiento sistemático en los últimos 50 años, muestra una valoración cada vez mayor del presente. Al sistemático de hoy no le queda, pues, otra posibilidad que la de adentrarse en la época y tomarla como una estructura total, estableciendo su problemática. Por un lado, para extraer de ella los problemas sistemáticos que debe contemplar, y por el otro, como tema general de estudio para determinar el modo en que sus distintos factores y

elementos inciden en la actividad de los sistemáticos. Por ese camino, la sistemática puede ganar un derecho que hasta ahora le ha sido negado: participar activamente junto con otros enfoques en la interpretación de la época y en el aporte de soluciones a problemáticas sociales. Para ello es necesario preguntarnos: ¿Cuáles son los imperativos y circunstancias de nuestra época entre los cuales transcurre la sistemática?

Al menos, podemos señalar cuatro de ellos: 1] El problema de la biodiversidad; 2] el avance de las tecnologías informáticas; 3] la pluralización de la biología y, 4] La aparición de la biología molecular.

El problema de la biodiversidad. Linneo al crear su sistema clasificatorio a mediados del siglo XVIII, reconocía unas 9 000 especies de seres vivos. Casi 250 años después se reconocen científicamente alrededor de 1 500 000 (Crisci y Morrone, 1994). Actualmente se describen unas 10 000 especies nuevas (en realidad unas 13 000, pero 3000 resultan especies ya descritas con anterioridad) por año. Sobre la base de distintos métodos de cálculo se estima que el total de especies en el planeta alcanza una cifra que varía entre 10 y 15 millones (Crisci *et al.*, 1996). De esto surge que sólo conocemos científicamente un 10% o, en el mejor de los casos, un 15% del total de especies. Si mantenemos constante la velocidad de descubrimientos de nuevas especies, tardaríamos no menos de 500 años en inventariar científicamente al total de especies existentes. Pero los científicos creen que la mayoría de ellas se habrán extinguido mucho antes de ser descubiertas, dado que la actual tasa de extinción es del 5% por década (Raven y McNeely, 1998). Esta extraordinaria tasa de extinción es sólo comparable con las extinciones masivas del pasado geológico del planeta, pero con una gran diferencia: la crisis actual se debe principalmente a la actividad humana y a su impacto sobre los ambientes naturales.

El impedimento taxonómico ("taxonomic impediment", Anónimo 1994) es el concepto utilizado para definir los errores en nuestro conocimiento sobre el total de las especies que existen, la falta de sistemáticos, y el impacto que estas deficiencias causan en nuestra habilidad para conservar y utilizar la biodiversidad.

La mayoría de los gobiernos del mundo se adhieren a la Convención para la Diversidad Biológica ("Convention on Biological Diversity", CBD) (Glowka *et al.*, 1994) y a través de ella han reconocido la necesidad de invertir recursos para combatir el impedimento taxonómico. Esto ha sido expresamente aceptado en 1996 por la Conferencia de las Partes ("Conference of Parties") órgano supremo de la CBD, a través del apoyo a la denominada "Global Taxonomy

Initiative", propuesta por su órgano asesor SBSTTA (Subsidiary Body on Scientific, Technical and Technological Advice) . Desde ese momento, en las reuniones de la CBD como en otras reuniones internacionales se ha discutido acerca de la implementación de la "Global Taxonomy Initiative". Por ejemplo, en febrero de 1998, líderes científicos, políticos, economistas y representantes de las más importantes instituciones sistemáticas del mundo se reunieron en Darwin, Australia con el apoyo del Banco Mundial (a través del programa GEF), la CBD, el gobierno de Australia, el gobierno de los Estados Unidos de América, la Smithsonian Institution y la MacArthur Foundation y produjeron un documento que intenta dar las bases para la implementación de la "Global Taxonomy Initiative" ("The Darwin Declaration", documento inédito de nueve páginas). Apenas un mes atrás, en septiembre de 1998, el American Museum of Nueva York organizó una reunión similar ("Workshop on Systematic Inventories") con el apoyo, en este caso, de la Unión Internacional de Ciencias Biológicas (IUBS) y la National Science Foundation de los Estados Unidos de América y el auspicio de las Naciones Unidas (UNESCO, UNEP).

Por otro lado, la comunidad internacional de sistemáticos a través de numerosas sociedades e instituciones, ha reconocido la urgente necesidad de describir y comprender la biodiversidad (Forey *et al.*, 1994; Prance, 1995). Por ejemplo, la Willi Hennig Society, la Systematics Biologists, la American Society of Plant Taxonomists y la Association of Systematic Collections, han creado recientemente el proyecto "Systematics Agenda 2000" (Anónimo, 1994). Este proyecto define tres misiones básicas de la sistemática del siglo XXI: 1] realizar un inventario completo de la biodiversidad. Esto implica descubrir y describir especies aún desconocidas para la ciencia y describir en detalle las ya conocidas; 2] comprender la diversidad biológica. Esto conlleva la realización de revisiones sistemáticas de grupos elegidos, su análisis filogenético y la construcción de clasificaciones jerárquicas; y 3] creación de bases de datos para el manejo de la información sistemática relevante y creación de redes informáticas a través de las cuales fluya la información en todas direcciones. Las tres misiones convergen en un objetivo común: el uso sustentable y la conservación de la biodiversidad.

El avance de las tecnologías informáticas. Las computadoras han cambiado la manera de hacer sistemática (Crisci *et al.*, 1994); de alguna manera han jugado dos papeles complementarios, han sido protagonistas e instrumentos (Crisci y López-Armengol, 1983). Protagonistas, por originar una tendencia al cálculo, a

la medición precisa, a una clara definición de cada uno de los pasos de una clasificación y al acercamiento a la matemática. Instrumento, al permitir el manejo de una gran cantidad de información, la resolución de cálculos complejos de una manera confiable y la realización de todos los procesos a una gran velocidad. Dos claros ejemplos de la influencia de las computadoras en la sistemática son: los notables avances metodológicos en la reconstrucción de la filogenia como resultado de la creación de programas de computadoras (protagonista) y la creación de grandes bases de datos (instrumento).

La pluralización de la biología. A partir de la década de los 50 la metáfora de los niveles de organización de los seres vivos dominó la biología, en detrimento de la sistemática. Esta metáfora supone que los niveles de organización permiten, en la mayoría de los casos, generalizar los hallazgos científicos. Aquello que es cierto para los nemátodos es cierto para todos los grupos que comparten el nivel de organización con los nemátodos. De acuerdo con la visión más extrema de esta metáfora, las leyes de la biología sólo se revelan a través de un análisis intensivo e independiente de cada uno de los niveles de organización.

Los últimos años han traído consigo un rechazo a esa metáfora (Crisci, 1992). Los descubrimientos recientes demuestran que lo que es cierto para los nemátodos no es necesariamente cierto para otros grupos. La biología muestra una tendencia a lo plural, y un retorno a la importancia del estudio de los grupos en particular. El énfasis está ahora en cada uno de los grupos más que en los niveles de organización.

Hoy más que nunca las especies son vistas como hechos únicos, irrepetibles y singulares, cuyas estructuras responden a leyes generales pero que también poseen sus propias leyes. Esta pluralización de la biología trae aparejado un resurgimiento de la sistemática y de la biología comparada en general. Tal como lo dijo el biólogo E. O. Wilson (Wilson, 1989): "las leyes de la biología están escritas en el lenguaje de la diversidad".

La aparición de la biología molecular. El descubrimiento de la molécula de ADN a mediados de este siglo transformó la biología, y muchos aspectos de la vida humana han sido afectados por el conocimiento y manipulación de las propiedades de esta molécula. La biología molecular, disciplina que nace a partir de la descripción de la estructura de la molécula del ADN, ha facilitado un acceso sin precedentes a la información genética, y ha creado una nueva ventana a la naturaleza. Esa ventana permite otra visión de la historia de la vida sobre la Tierra y por lo tanto, ha ejer-

cido una notable influencia en la sistemática de los últimos 25 años (Sytsma y Hahn, 1994, 1997). Esta influencia está claramente manifestada en los cientos de trabajos sistemáticos que se publican anualmente utilizando técnicas de biología molecular.

Los cuatro factores señalados anteriormente constituyen las circunstancias entre las cuales transcurre la sistemática de nuestro tiempo y ellas de alguna manera marcan direcciones y ejercen una notable influencia desde fuera de nuestra disciplina. Tal vez convenga ahora tratar de identificar, ya dentro de la sistemática, las cuestiones claves que ocupan el centro de la escena en la tarea diaria del sistemático.

Cuestiones claves de la sistemática de nuestro tiempo. Inventarios: floras y catálogos; revisiones de grupos selectos; mantenimiento y aumento de las colecciones; creación de bases de datos; nomenclatura; concepto de especie; relación filogenia-clasificación; biogeografía; sociedad y sistemática; sistemática filogenética; sistemática molecular; educación y sistemática.

El tema inventarios (Raven, 1992) está estrechamente relacionado con la necesidad de conocer cuanto antes ese 85-90% de especies que no han sido descubiertas y que corren el riesgo de extinguirse antes de serlo. Estos inventarios pueden tener la forma de catálogos o de floras (Morin *et al.*, 1989; Wheeler, 1995). Un paso muy importante en esa dirección es comenzar con inventarios regionales, para lo cual se requiere una gran coordinación de científicos que concentren sus esfuerzos en una determinada región, para inventariar la mayoría de las especies que existen en la misma (Raven y Wilson, 1992).

La crisis de la biodiversidad exige no sólo los inventarios, sino requiere que además se profundicen los estudios revisionarios que produzcan un conocimiento exhaustivo y crítico de algunos grupos (Stuessy, 1975). Es preciso dar prioridad al estudio exhaustivo de grupos que tengan importancia, ya sea porque se piensa que son económicamente valiosos o porque se supone que están en riesgo de extinción.

El mantenimiento y aumento de las colecciones sistemáticas es un tema muy importante (Lane, 1996). El problema más grave que afrontan las colecciones es la falta de conciencia que los administradores de la ciencia (e incluso algunos científicos) tienen de su extraordinario valor. La desaparición o deterioro de una colección incapacita a la comunidad que la sufre de documentar el pasado, comprender el presente y de prepararse para el futuro (Crisci, 1998c).

Un tema de absoluta actualidad es la creación de bases de datos. Este tema está estrechamente relacionado con el avance tecnológico de las computadoras, pero mucho más con la necesidad de ordenar la in-

formación sistemática para ponerla al servicio de la sociedad y de la ciencia en particular (Soberón *et al.*, 1996). En las bases de datos la información sistemática que se recoge no sólo deberá estar accesible a los científicos, sino también a los poderes de decisión, tanto políticos como educacionales. De esta manera, la información estará disponible en forma inmediata en el caso de que haya que tomar alguna decisión. Si se desea hacer uso de alguna determinada región, con este sistema se podrá saber qué plantas o qué animales habitan allí y si prestan utilidad o son perjudiciales al hombre.

La nomenclatura no hubiera estado en la lista de puntos críticos veinte años atrás, hoy no sólo lo está, sino que se ha transformado en uno de los temas que más polémica ha generado en los últimos tiempos. La posibilidad de aplicar un nuevo código ("BioCode") (Hawksworth, 1997) y la posible creación de un registro de nombres de plantas y hongos como condición para ser considerados como válidamente publicados, generan apasionadas controversias como hacía tiempo no se veía en la comunidad sistemática (Turland y Davidse, 1998; Wilson, 1998). Estas propuestas tendrán un ámbito de debate y de decisión en el XVI Congreso Internacional de Botánica a llevarse a cabo en St. Louis (USA) en agosto de 1999.

El concepto de especie es tal vez el único tema que ha estado siempre en la lista de temas críticos durante los últimos 250 años de la sistemática y, aparentemente, seguirá allí por muchos años. Preguntas tales como: ¿qué es una especie?, ¿cómo la reconocemos? y ¿cuál es el concepto a aplicar para reconocerla? siguen sin respuestas que ganen la aceptación general (Crisci, 1981). Aquí vale la pena destacar que la especie no sólo es un problema conceptual de la sistemática, sino que modernamente ha adquirido un valor social, dado que es la unidad de medida más utilizada para cuantificar la biodiversidad (Claridge *et al.*, 1997).

La relación filogenia-clasificación es un tema crítico que ocupa con su controversia la escena sistemática, ¿los grupos taxonómicos a formar deben ser siempre monofiléticos? o ¿se deben aceptar en algunos casos los grupos parafiléticos? La controversia llega a su punto más alto con la propuesta de nomenclaturas que reflejen solamente grupos monofiléticos (de Queiroz, 1996).

La biogeografía es la ciencia hermana de la sistemática y como tal está bajo la influencia del período revolucionario que acontece en esta última. Como consecuencia de ello la biogeografía atraviesa un período de cambios y avances notables (Morrone y Crisci, 1995) y su estrecha relación con la sistemática ha sido extremadamente fecunda en las últimas dos décadas (Crisci, 1998a; Katinas *et al.*, 1998).

La relación sociedad y sistemática es un tema que siempre ha recibido escasa atención. Sin embargo, los tiempos que se viven obligan a los científicos (entre ellos a los sistemáticos) a justificar su tarea ante la sociedad que los mantiene. Por otro lado, a medida que los inventarios biológicos y las bases de datos se vayan organizando en los diferentes países y se tornen activos, la población verá en ellos un instrumento para el uso racional y la preservación de la biodiversidad.

He elegido tres de los temas críticos para discutirlos algo más profundamente: sistemática filogenética, sistemática molecular y educación y sistemática.

Sistemática filogenética. En el siglo XIX Lamarck, Cuvier y Darwin, descubrieron que la vida tiene una historia, pero fue Darwin (en 1837 y en 1859) el primero en sugerir la imagen del árbol genealógico para representarla. Haeckel en 1866 creó el concepto de filogenia para definir esa historia y publicó el primer árbol genealógico con significado evolutivo. A partir de Haeckel y por casi un siglo hubo numerosos intentos, fallidos o incompletos, para formular un método de reconstrucción de la filogenia y su representación gráfica como un árbol genealógico. Recién, en 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig, presentó las bases de un método al que denominó sistemática filogenética (también se le reconoce bajo el término cladismo) (Crisci, 1998b), que actualmente se ha convertido en el enfoque más aceptado para reconstruir la historia de la vida (Donoghue, 1994; Kitching *et al.*, 1998). El cladismo busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen (Crisci y Katinas, 1997). El axioma fundamental del cladismo es que, como producto de la evolución, la naturaleza posee un orden jerárquico que puede ser descubierto y representado mediante un diagrama jerárquico ramificado (árbol o cladograma). Este diagrama se construye sobre la base de conjuntos replicados de novedades evolutivas compartidas (sinapomorfías) expresadas de la manera más económica posible (*parsimony* o principio de simplicidad) (Farris, 1983). Los organismos pueden parecerse por compartir caracteres que se hallaban en un ancestro lejano o por caracteres presentes en la especie que dio origen al grupo del que forman parte. Por ejemplo, las plantas angiospermas se asemejan entre sí porque poseen tejidos de conducción, un carácter que ya estaba presente en el ancestro que dio origen a todas las plantas vasculares o traqueofitas, pero también se asemejan por la presencia de carpelos que forman el ovario floral (futuro fruto), un carácter que sólo aparece en su ancestro común más reciente. En este caso, se considera que para las angiospermas el tejido de conduc-

ción es un carácter primitivo y la presencia de un ovario es un carácter evolucionado. Así, las similitudes entre los organismos, se ordenan jerárquicamente debido a que algunos caracteres aparecen antes que otros en el tiempo. Los caracteres primitivos se denominan "plesiomorfos", y los evolucionados caracteres "apomorfos". Cuando estos caracteres son compartidos por varios organismos, se denominan "simplesiomorfias" y "sinapomorfias", respectivamente. Sólo las sinapomorfias indican relaciones de parentesco, y todos los organismos que comparten una sinapomorfia forman un grupo "monofilético". Por ejemplo, la clorofila de las plantas y las glándulas mamarias de los mamíferos son las sinapomorfias que hacen que tanto las plantas como los mamíferos sean considerados grupos monofiléticos (Wiley *et al.*, 1991).

Se pueden aplicar varios criterios (Crisci y Stuessy, 1980; Weston, 1994) para saber cuándo un carácter es apomorfo o evolucionado. El criterio más utilizado para determinar los caracteres apomorfos es la comparación del grupo en estudio con el grupo externo o grupo hermano, es decir, el más afín al grupo estudiado. Si el carácter que se observa aparece en el grupo en estudio y en su grupo hermano, se lo considera plesiomorfo, pues se infiere que se hallaba presente en el ancestro común a ambos grupos. Si el carácter examinado sólo aparece en el grupo en estudio, se lo considera apomorfo, pues se infiere que es una novedad evolutiva.

Una vez halladas las sinapomorfias, es posible construir sobre esa base, numerosos cladogramas (hipótesis) que reflejen las relaciones genealógicas entre los organismos estudiados. Sin embargo, se elige aquel o aquellos cladogramas que impliquen la menor cantidad de pasos evolutivos (Crisci, 1982).

Sistemática molecular. Los notables avances de la biología molecular, y en especial los de las tecnologías para la determinación de la estructura primaria del ADN, han contribuido en mucho a la aparición y maduración de la sistemática molecular (Hillis *et al.*, 1996). El uso de marcadores moleculares en la sistemática presenta tres grandes ventajas: a) fácil acceso a cientos de caracteres (a veces miles) en un corto período de tiempo; b) diferentes genes y regiones dentro de los genes, evolucionan a diferentes velocidades generando caracteres que ayudan a responder cuestiones evolutivas o sistemáticas que van desde el origen de la vida a variaciones intraespecíficas; c) los marcadores moleculares presentan en general poca o ninguna plasticidad con respecto a la variación ambiental.

Los marcadores moleculares más utilizados en la sistemática son los siguientes (Bult, 1998): Secuencia

de ADN; electroforesis de enzimas; ensayos inmunológicos; hibridación ADN/ADN; polimorfismo en sitios de restricción en ADN (RFLP); polimorfismo en ADN amplificado con "primers" al azar (RAPD) y otros métodos similares basados en PCR ("Polymerase chain reaction"); secuencia de aminoácidos en proteínas.

La utilidad de cada uno de estos tipos de marcadores moleculares depende del tipo de pregunta evolutiva que el sistemático intente contestar (Avice, 1994).

En este momento el marcador molecular más difundido es el dato de secuencia del ADN; este tipo de dato tiene la ventaja sobre los otros marcadores moleculares que la comparación de genes homólogos de diferentes taxa puede ser establecida directamente por el método denominado alineamiento múltiple de secuencias. Esto marca una clara diferencia con la determinación de homologías en otros marcadores moleculares, tales como las bandas de un gel, o las propiedades inmunogenéticas o la asociación cinética en la hibridación de ADN-ADN, donde todo el proceso de determinación de homologías es, cuando menos, problemático principalmente cuando los taxa comparados están poco relacionados entre sí (Bult, 1998).

Para secuencia de ADN los genes más utilizados en sistemática molecular (Martínez, 1997; Simpson, 1997) son los siguientes: a) ADN ribosomal (nuclear) ITS, SSU de rDNA, LSU de rDNA y 5S (separado de la región 18S-ITS-26S); b) ADN cloroplástico rbcL, ndhF, matK y tRNA, y c) ADN mitocondrial citocromo b, citocromo oxidasa I y diversos genes para estudios animales.

Las tecnologías de secuenciación de ADN avanzan a pasos agigantados (e.g., "biochips"). Cada día que pasa se abaratan los costos y se simplifica y se hace más eficiente el método. Esto genera (y generará aún más en el futuro) estudios basados en más de un gen. Incluso ya se ha logrado la secuencia completa del genoma de una docena de organismos celulares incluyendo un Archaea (*Methanococcus jannaschii*) y un Eukarya (*Saccharomyces cerevisiae*) (Bult, 1998).

Es interesante observar la íntima relación que existe entre la sistemática molecular y la sistemática filogenética. Todos los estudios moleculares comparados, casi sin excepción, finalizan en un análisis filogenético. Esto no siempre sucede con los estudios morfológicos comparados. Otra evidencia de esta íntima relación es la gran cantidad de biólogos moleculares que se dedican a la teoría de la reconstrucción filogenética, realizando en los últimos años grandes aportes a esta última disciplina (e.g., Hillis, 1995; Givinish y Sytsma, 1997). Esta estrecha relación puede explicarse pues la sistemática molecular aparece cuando la sistemática filogenética ya era el paradig-

ma dominante de la sistemática y como tal lo acepta en su origen. La morfología comparada es por otra parte muy antigua, y de hecho su larga tradición careció hasta hace pocos años de un método riguroso de reconstrucción filogenética.

Tal vez resulte provechoso tratar de identificar cuáles son las cuestiones claves de la sistemática filogenética de nuestros días, incluyendo también aquellas que resultan de su interacción con la sistemática molecular. De más está decir que dada la extraordinaria actividad en estas dos disciplinas es imposible que esta lista sea exhaustiva. Entre esas cuestiones se hallan: homología (Hall, 1994; De Luna y Mishler, 1996), codificación de caracteres (Stevens, 1991), matrices de datos de gran tamaño (Soltis y Soltis, 1996), algoritmos de computación (Swofford *et al.*, 1996), peso de caracteres (Kluge, 1997), "maximum likelihood" versus "parsimony" (Siddal y Kluge, 1997), "three-item statements analysis" versus "Wagner parsimony" (Nelson y Platnick, 1991), confianza estadística de grupos y cladogramas (Farris *et al.*, 1994), "supertrees" (Sanderson *et al.*, 1998), filogenias experimentales (Hillis *et al.*, 1992), reloj molecular (Moritz y Hillis, 1996), nuevos usos de la filogenia (*e.g.*, epidemiología) (Harvey *et al.*, 1996), conservación de la biodiversidad y filogenia (Morrone y Crisci, 1992), adaptación y filogenia (Givnish y Sytsma, 1997), ecología, comportamiento y filogenia (Brooks y McLennan, 1991), el método comparado (Harvey y Pagel, 1991), árboles de consenso (Bremer, 1990), coevolución y filogenia (Page, 1994), información filogenética en Internet (Bult, 1998), morfología versus moléculas (Hillis, 1987).

Es imposible discutir aquí cada uno de estos temas clave, por ello limitaremos la discusión a uno solo de ellos, el problema de "la morfología *versus* las moléculas" en la reconstrucción filogenética.

Sin temor a equivocarnos, podemos decir que la discusión sobre el valor de distintos tipos de caracteres nació con la clasificación (Crisci, 1984). Cada vez que en los 2000 años de historia de la taxonomía biológica, un avance metodológico o una innovación tecnológica permitieron contar con un nuevo tipo de carácter, la controversia renació con fuerza y las rivalidades produjeron ortodoxias y herejías. (Valdría la pena recordar que muchas veces el hereje de hoy constituye el ortodoxo de mañana).

La aparición, en las últimas décadas de las técnicas moleculares y el extraordinario desarrollo de los métodos de reconstrucción filogenética —tanto en sus aspectos teóricos como computacionales— ha creado una situación inédita en la historia de la biología, donde la controversia acerca del "mejor" tipo de carácter puede ser analizada en profundidad y desde

distintos ángulos. Repasemos entonces la controversia entre la "morfología" y las "moléculas" tal como está planteada hoy día. Para ello, examinemos las ventajas que se adjudican uno y otro lado (Crisci y Morrone, 1995).

Una de las ventajas de los caracteres morfológicos es que se pueden tomar a partir de ejemplares conservados, ya que, a pesar de que cierta información molecular podría ser obtenida a partir de ejemplares de colecciones, la mayor parte de las técnicas moleculares (por el momento) requieren material fresco o criopreservado. Por otra parte, es posible tomar con más facilidad caracteres morfológicos de fósiles en clara ventaja sobre los moleculares.

Un punto importante en esta controversia, y no siempre considerado, es el tema del muestreo. Un sistemático utilizando caracteres morfológicos revisa cientos y hasta miles de ejemplares, mientras que un estudio molecular se restringe a unos pocos ejemplares por taxón.

No menos importante, y asociado con el tema del muestreo, es el hecho de que el estudio molecular de un grupo siempre está basado en identificaciones de los taxónomos empleando caracteres morfológicos (salvo en virus y a veces en bacterias).

Las ventajas de los caracteres moleculares (ya citadas anteriormente) son muy sólidas y tan convincentes como las esgrimidas por los morfólogos. En primer lugar, el número de caracteres moleculares producido en un solo estudio es siempre mucho mayor que en un estudio morfológico de ese mismo grupo taxonómico. Los caracteres moleculares reflejan, además, un amplio espectro de niveles filogenéticos que van, de acuerdo con la molécula analizada, desde relaciones interpoblacionales (*e.g.*, ADN mitocondrial) hasta relaciones entre grandes grupos (*e.g.*, ADN ribosómico). Este espectro no siempre se obtiene con los caracteres morfológicos. Por último, la plasticidad fenotípica y otros procesos de variación no heredable que afectan principalmente a los caracteres morfológicos no afectan mayormente a los caracteres moleculares.

Una revisión de los estudios empíricos comparativos (*e.g.*, Conti *et al.*, 1993) entre los resultados moleculares y morfológicos de diversos grupos muestra en la mayoría de los casos una congruencia parcial entre los distintos tipos de caracteres. Esta congruencia (o incongruencia) parcial, nunca total, nos obliga a preguntarnos ¿biológicamente, qué deberíamos esperar?

Todos los caracteres heredables de un organismo, ya sean moleculares o morfológicos, son el producto de una misma historia evolutiva, por lo que cuando se los analiza con los métodos apropiados debería

esperarse que condujeran al mismo cladograma. Cabe entonces preguntarse, ¿qué causa la incongruencia? (Sytsma, 1990).

Una posible causa de incongruencia es la existencia de errores metodológicos en la obtención y el análisis de los datos (muestreo, determinación de homologías, algoritmos de construcción de los árboles y selección del tipo de molécula). Sin soslayar la importancia de las causas metodológicas, las causas más interesantes son aquellas que tienen un fundamento biológico.

Existen diferentes tipos de homología en los genes, los que deben ser distinguidos al analizar datos moleculares. Secuencias homólogas son aquellas que se originan a través de la especiación, en cuyo caso hablamos de genes ortólogos. Cuando las secuencias homólogas se originan por duplicación de genes, sin que ocurra especiación, se habla de genes parálogos.

Esta distinción es necesaria porque sólo las secuencias ortólogas pueden utilizarse para inferir la filogenia de las especies. La confusión entre secuencias ortólogas y parálogas puede resultar en una filogenia de las moléculas que no coincida con la de las especies que las contienen.

La hibridación entre dos especies (generalmente asociada con la poliploidía) es un fenómeno común en plantas que puede causar un cierto grado de incongruencia entre distintas fuentes de caracteres. Esta reunión de genes puede llevar a situaciones donde el material génico heredado maternalmente de uno de los padres (cloroplastos y mitocondrias, por ejemplo) puede mostrar relaciones más estrechas con una tercera especie distinta de la otra especie parental.

Finalmente, las diferentes tasas de cambio en diferentes tipos de caracteres es un fenómeno que no debería producir incongruencias si el método de análisis de datos es cladístico, ya que la cladística no tiene en cuenta la tasa de cambio en las ramas de los cladogramas. Sin embargo, grandes cambios ocurridos en un breve lapso que afecten a un único tipo de carácter, podrían llegar a provocar ciertas incongruencias incluso bajo un análisis cladístico.

La mayoría de los autores hoy día tratan de eludir el conflicto y asumen el compromiso cuando analizan varias fuentes de caracteres simultáneamente. La manera en que este "compromiso" puede ser llevado a la práctica, es a su vez motivo de controversias.

Existen dos grandes enfoques de este compromiso: la partición y la combinación de caracteres. Básicamente, la partición consiste en analizar independientemente las matrices de datos basadas en distintas fuentes de caracteres, obtener los respectivos cladogramas y luego combinar los árboles de las diferentes fuentes en un único cladograma de consenso

(Miyamoto y Fitch, 1995). La combinación consiste en reunir en una única matriz de datos la información de todas las fuentes y analizar filogenéticamente esa matriz (Kluge, 1989). La mayoría de los científicos prefiere la combinación.

Educación y sistemática. Alfred N. Whitehead, uno de los pensadores más originales de este siglo, planteó con claridad meridiana la problemática educativa de nuestro tiempo cuando expresó: "Nuestras teorías sociológicas, nuestra filosofía política, nuestros principios comerciales, nuestra política económica y nuestras ideas sobre la educación derivan de una tradición ininterrumpida de grandes pensadores y ejemplos prácticos que vienen desde la época de Platón. Toda esta tradición lleva en su trama el postulado de que cada generación vivirá en circunstancias básicamente idénticas a las que regían las vidas de sus padres, y que estas circunstancias pasarán a su vez a configurar la vida de sus hijos. *Estamos viviendo el primer período de la historia de la humanidad en el que dicho postulado resulta falso.*" (Whitehead, 1947).

En los últimos 20 años numerosos científicos, sociólogos y economistas confirmaron esta "discontinuidad con el pasado" (Peter Drucker) y la describieron desde diferentes perspectivas: mutación cultural (K. Boulding), divisoria de aguas (J. Salk), sociedad postindustrial (D. Bell), la edad de la información (J. Naisbitt), la tercera ola y el shock del futuro (A. Toffler), el punto de inflexión (Club de Roma). Todas estas perspectivas, sin embargo, coinciden en describir a esta discontinuidad con una palabra: cambio.

Rápidos y profundos cambios se están dando en la ciencia, en la tecnología, en la política, en la demografía y en la economía. Estos nuevos tiempos exigen nuevos objetivos educacionales. El futuro de las personas, de las naciones y del mundo depende en gran medida de la preparación que las jóvenes generaciones posean para enfrentar los cambios (Bybee y McInerney, 1995).

La enseñanza de la ciencia, y en especial de la biología, se encuentra entre las herramientas imprescindibles para comprender y sobrevivir esta discontinuidad con el pasado. No necesito describir aquí los problemas demográficos, políticos y económicos que algunos de los cambios desfavorables de esta era produjeron, pero sí quiero insistir en la más seria consecuencia biológica que asola a nuestro planeta como resultado de esos cambios: la pérdida de la biodiversidad. Pérdida que se ve agravada por la escasez de sistemáticos preparados para enfrentarla.

Este traumático cambio exige nuevos objetivos educacionales que contemplen la problemática de la biodiversidad y que resalten el papel que la sistemá-

tica tiene en la prevención y minimización del problema (Crisci, 1994).

Las sociedades han creado las escuelas con el objetivo de transmitir la cultura a los jóvenes y ofrecer a los estudiantes la oportunidad de autorrealizarse.

La sociedad humana de nuestro tiempo necesita producir ciudadanos informados y educados sobre el tema de la biodiversidad (los ciudadanos informados son una condición fundamental para el éxito del sistema democrático).

A su vez los estudiantes de nuestro tiempo necesitan como parte de su autorrealización aprender a: valorar la biodiversidad; valorar la sistemática; comunicar información utilizando conceptos sistemáticos y tomar decisiones racionales con respecto a la problemática de la biodiversidad.

Un cambio educativo que contemple estas necesidades de la sociedad y de los estudiantes debe partir de los siguientes fundamentos: la biodiversidad es un recurso global que necesita ser preservado; la sistemática es la herramienta básica para el estudio de la biodiversidad; la enseñanza de la sistemática juega un papel importante en la conservación de la biodiversidad; el aprendizaje de la sistemática es un proceso activo y constructivo y a enseñanza de la sistemática debe estar basada en problemas reales, que demuestren el significado de la biodiversidad para la sociedad y las personas.

Un ejemplo de la preocupación que la comunidad educativa internacional tiene sobre la problemática de la sistemática en la educación es un libro recientemente publicado por la Unión Internacional de Ciencias Biológicas en cooperación con la UNESCO. Esta obra (Crisci *et al.*, 1993) tuvo tres objetivos fundamentales: definir un núcleo básico de conocimientos sistemáticos que debería ser enseñado en las escuelas; establecer un conjunto de criterios para guiar la revisión del currículo respecto a este tema y proveer ejemplos de actividades educativas consistentes con los criterios.

Recientemente una institución reconocida internacionalmente por su extraordinaria contribución a la educación biológica, *Biological Sciences Curriculum Study* (BSCS), ha sido encomendada por la *National Science Foundation* (NSF) de los Estados Unidos de América para desarrollar y publicar un CD-ROM sobre taxonomía, sistemática y biodiversidad con el objeto de ser utilizado en las escuelas secundarias, es decir, dirigido a adolescentes. El proyecto tiene un presupuesto cercano al millón de dólares y trabajan en él decenas de expertos (educadores, biólogos, expertos en informática, escritores, etc.) que comenzaron su tarea de 30 meses, en abril de 1998. El director de este proyecto es el Profesor Joseph McInerney (*Biological*

Sciences Curriculum Study, 5415 Mark Dabbling Blvd., Colorado Springs, CO 80918-3842, USA).

Es necesario en este punto discutir el tema educativo desde nuestra problemática regional. América Latina forma parte de los llamados países en desarrollo. La población humana de estos países presenta ciertas estadísticas que describen crudamente su realidad y su relación con el problema de la biodiversidad (Raven, 1988): constituye el 77% (4.300 millones de personas) de la población mundial; un 40% de la misma vive en condiciones de extrema pobreza; utiliza sólo el 20% de la energía mundial; controla sólo el 15% de la economía mundial; contiene sólo el 6% de los científicos e ingenieros del mundo y convive con el 80% de la biodiversidad del planeta.

Nadie duda que cualquiera sea la solución elegida para cambiar esta grave situación, deberá incluir necesariamente a la educación. Sin embargo, la educación sobre la sistemática y la biodiversidad fracasará, a menos que su enseñanza esté vinculada a un plan educativo estratégico para la región. Un plan estratégico (Rowley *et al.*, 1997) es una manera efectiva de tratar con el cambio y el futuro, que cuando menos obliga a: pensar a largo plazo; definir cuidadosamente las prioridades; identificar las necesidades y peculiaridades de la región y evaluar los recursos para incrementar la eficiencia de su uso.

Dicho plan debería tener dos objetivos fundamentales: a) mejorar y modernizar (y de ser necesario introducir) la enseñanza de nociones sistemáticas en todos los niveles educativos, a través de la comprensión conceptual, el aprendizaje activo y el valor social de la disciplina; b) Formar nuevos sistemáticos.

El plan deberá contemplar como mínimo las siguientes dimensiones: ciencias de la educación; estructura organizativa de la biología; circunstancias socioculturales de la región; los ciudadanos y la botánica y ciencias de la educación. Dentro de esta dimensión existen al menos 5 temas para debatir.

a) Teoría del aprendizaje. El extraordinario avance de la teoría del aprendizaje debe ser tenido en cuenta en un plan educativo estratégico; b) aprender a aprender. No se debe formar simples ejecutores que repitan consignas o recetas, sino personas capaces de hallar fuentes de información, cómo acceder a nuevos conocimientos y cómo usar toda esa información en forma relevante y racional; c) Estudiantes de por vida. Un mundo de cambios basados fuertemente en los conocimientos, exige el estudio permanente como medio de adaptación productiva a la sociedad; d) Base en el futuro. Esto no significa predecir el futuro, sino preparar a los jóvenes a planear la sociedad y sus propias vidas en función de las circunstancias en las que vivirán; e) Habilidades cognitivas de orden supe-

rior. La enseñanza debe incluir, no sólo habilidades de bajo nivel cognitivo (por ejemplo comprensión y aplicación de conceptos, términos y procedimientos), sino también las habilidades cognitivas de orden superior (por ejemplo el análisis, la síntesis y la evaluación de hipótesis científicas).

Estructura organizativa de la biología. La existencia de al menos 5 reinos y de algunos organismos que pueden ser considerados parte de más de un reino desafía el postulado de que todos los organismos son plantas o animales. Por otra parte, la creciente importancia de disciplinas diagonales que se aplican a todos los grupos como la ecología, la genética, la bioquímica y la biología molecular, contribuye además a esta nueva estructura de la biología. Estas fuerzas de cambio necesitan ser debatidas para desarrollar un programa educativo eficiente.

Circunstancias socioculturales de la región. La ciencia contemporánea pone énfasis en las investigaciones que contribuyen directamente al bienestar humano y el progreso de las sociedades. Un programa educativo debe ir en la misma dirección. Por ello es necesario identificar la problemática social de nuestra región y tener como principales objetivos educativos la responsabilidad social de los botánicos y el colocar a los jóvenes en condiciones de enfrentar, desde la biología, la problemática social.

Los ciudadanos y la botánica. En los países democráticos en donde las decisiones políticas y sociales incluyen cada vez más complejas cuestiones técnicas, es crítico tener un electorado informado. Por ejemplo, cuestiones como la pérdida de la biodiversidad exige un electorado capacitado para entender información compleja (y a veces contradictoria). Por ello, es necesario definir para nuestra región, el núcleo de conocimientos básicos de sistemática que un ciudadano necesita para tomar decisiones responsables y racionales sobre temas legales, éticos y sociales concernientes a los seres vivos.

El plan deberá surgir de la comunidad botánica latinoamericana e implicará la responsabilidad del liderazgo. Las instituciones botánicas latinoamericanas, muchas de ellas excelentemente administradas, han enfrentado el cambio, pero pocas se han adaptado a él. Esta adaptación exige algo más que una administración competente, exige el liderazgo. Administrar es la capacidad de manejar múltiples problemas, neutralizar los conflictos, motivar al personal y mantener el presupuesto bajo control. Liderar, por otro lado, es el coraje moral de concebir una imagen de la botánica en el futuro de la región y la energía

intelectual para persuadir a la comunidad de la sabiduría y validez de esa imagen. Es hacer la imagen factible y atrayente.

Conclusiones

Como último acto de este ensayo de magia menor, les pido que juntos viajemos al pasado, a unos 12 000 años atrás a este mismo lugar. Observemos la increíble belleza de este Valle de México circundado de montañas boscosas, con sus dos volcanes y sus lagos. Seamos testigos del momento en que este paisaje se reflejó por primera vez en una mirada humana, compartamos el asombro y la felicidad que embargó a ese lejano cazador recolector y preguntémosnos ¿cuál fue el secreto de las culturas superiores que a partir de allí evolucionaron? Tenemos una sola respuesta: el maíz. Es indudable que el origen y la historia de América Latina están indisolublemente ligados a los vegetales. Hoy, a las puertas del tercer milenio, necesitamos nuevamente de las plantas para renacer. Pero, ¿cómo cantar de un modo condigno esa necesaria epopeya de la botánica del siglo XXI? Permítanme que lo haga parafraseando un poema de Borges (Borges, 1985).

En América Latina están conspirando.

El hecho data de 12 000 años atrás.

Se trata de hombres de diversas estirpes, que profesan diversas religiones y que hablan en diversos idiomas.

Han tomado la extraña resolución de ser razonables.

Han resuelto olvidar sus diferencias y acentuar sus afinidades.

Fueron olmecas, aztecas, mayas, incas y diaguítas, tenían el hábito de la agricultura y no ignoraban que los vegetales eran la fuente de la vida.

Fueron oidores y adelantados cuya tarea permitió que el tomate, el maíz y la papa se difundieran por el planeta.

Fueron Ruiz y Pavón, herborizando en los Andes, Humboldt y Bonpland recorriendo el Orinoco y Darwin coleccionando en la Patagonia. Son un descendiente maya en el Chiapas actual, atesorando en su lenguaje tzeltal la taxonomía vegetal de sus antecesores.

Son un fisiólogo, un ecólogo o un sistemático, pero también son Rzedowski y Cabrera y Marticorena, y Marchesi y Murillo y Sagástegui Alva y Barroso y Jaramillo y Dietrich y todos ustedes.

En América Latina crece una torre de razón y de firme fe donde las plantas que alumbraron el origen de la región, son hoy día el motivo de la unión de estos pueblos.

Mañana serán todo el planeta. Acaso lo que digo no es verdadero, ojalá sea profético.

Agradecimientos

Quiero comenzar con mi agradecimiento a la Comisión Organizadora del Séptimo Congreso Latinoamericano de Botánica y del Decimocuarto Congreso Mexicano de Botánica por el honor que me dispensa al invitarme a participar de estas importantes actividades y permitirme visitar, una vez más, al bello y generoso México, tan cercano a mi corazón.

Agradezco a Liliana Katinas la permanente ayuda en la elaboración de este trabajo. Asimismo, agradezco a Paula Posadas, Edgardo Ortiz Jaureguizar, Mariano Donato, Federico Ocampo, Paul Berry, Rodolfo Raffino y Mario Aguilar, la lectura crítica del manuscrito. Piero Marchionni mecanografió las numerosas versiones de esta conferencia y preparó las ilustraciones que fueron utilizadas durante la exposición oral de la misma.

Mi investigación básica ha sido generosamente apoyada durante los últimos años por la National Geographic Society (NGS Grants # 3966-88, 4662-91, 5776-96) y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la Argentina.

Literatura citada

- Anónimo. 1994. Systematics Agenda 2000. Charting the biosphere. Documento producido por la Systematics Agenda 2000, un grupo constituido por la American Society of Plant Taxonomists, la Society of Systematic Biologists y la Willi Hennig Society, en cooperación con la Association of Systematics Collections.
- Avise J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall. New York, USA. 511 p.
- Borges J. L. *Los conjurados*. Alianza Editorial. Madrid, España. 97 p.
- Bremer K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics* 6:369-372.
- Brooks D. R. y McLennan D. A. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior. A research program in comparative biology. University of Chicago Press. Chicago, USA. 434 p.
- Bult C. 1998. Current issues in molecular systematics. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68:445-457.
- Bybee R. W. y McLnerney J. D. (Eds.). 1995. Redesigning the science curriculum. Biological Sciences Curriculum Study. Colorado Springs, USA. 138 p.
- Claridge M. F., Dawah H. A. y Wilson M. R. 1997. Species. *The units of biodiversity*. Systematics Association Special Volume No. 54. Chapman & Hall. London, Gran Bretaña. 439 p.
- Conti E., Fischbach A. y Sytsma K. J. 1993. Tribal relationships in Onagraceae: Implications from rbcL sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:672-685.
- Crisci J. V. 1977. Clasificación biológica: naturaleza, objetivos, fundamentos. *Obra del Centenario del Museo de La Plata, Botánica*, 3:51-61.
- Crisci J. V. 1981. La especie: realidad y conceptos. VI Jornadas Argentinas de Zoología:21-32.
- Crisci J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *J. Theor. Biol. Special Issue on unsolved problems* 97:35-41.
- Crisci J. V. 1984. Taxonomic congruence. *Taxon* 33(2):233-239.
- Crisci J. V. 1992. Reflexiones en torno a la biología comparada. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires) 44:159-164.
- Crisci J. V. 1994. Biodiversity in the classroom. En: Nakayama K. Ed. A call for action-Environmental education now and for a sustainable future. Papers presented at the IUBS/CBE Symposium 1993. Tsukuba, Japón, 161-168.
- Crisci J. V. 1998a. El cladismo y la biogeografía histórica. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68:459-463.
- Crisci J. V. 1998b. Forma, espacio, tiempo: los métodos modernos de reconstrucción filogenética. Introducción. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68:443-444.
- Crisci J. V. 1998c. Una forma de olvido. *Museo* 2(12):37-38.
- Crisci J. V. y Katinas L. 1997. La filogenia frente a la justicia. *Ciencia Hoy* 8(43):28-35.
- Crisci J. V., Lanteri A. A. y Ortiz Jaureguizar E. 1994. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección. En: Llorente-Bousquets J. y Luna-Vega I. Eds. *Taxonomía biológica*. Fondo de Cultura Económica, UNAM, México, 207-225.
- Crisci J. V. y López-Armengol M. F. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografía No. 26, Serie de Biología. Programa de Monografías Científicas, OEA. Washington, D.C. 128 p.
- Crisci J. V., McInerney J. D. y McWethy P. J. 1993. *Order and diversity in the living world: Teaching taxonomy and systematics in schools*. The Commission for Biological Education of the International Union of Biological Sciences. The Sheridan Press. Hanover, Pennsylvania, USA. 96 p.
- Crisci J. V. y Morrone J. J. 1994. Por quién doblan las campanas: la sistemática y la crisis de la biodiversidad. *Museo* 1(4):17-21.
- Crisci J. V. y Morrone J. J. 1995. Morfología, moléculas y la historia de la vida: de ortodoxias y herejías. *Innovación y Ciencia* 4(1):58-63.
- Crisci J. V., Posadas P. E. y Morrone J. J. 1996. La biodi-

- versidad en los umbrales del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 6(36):34-40.
- Crisci J. V. y Stuessy T. F. 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Systematic Botany* 5(2):112-135.
- De Luna E. y Mishler B. D. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:131-146.
- de Queiroz K. 1996. A phylogenetic approach to biological nomenclature as an alternative to the Linnean systems in current use. En: Reveal J. L. Ed. Proceedings of a mini-symposium on biological nomenclature in the 21st century. University of Maryland: <http://www.life.umd.edu/bees/96sym.html>.
- Donoghue M. J. 1994. Progress and prospects in reconstructing plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81:405-418.
- Farris J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. En: Platnick N. y Funk V. Eds. Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. Advances in Cladistics 2:7-36. Columbia University Press. New York, USA.
- Farris J. S., Källersjö M., Kluge A. G. y Bult C. 1994. Permutations. *Cladistics* 10:65-76.
- Forey P. L., Humphries C. J. y Vane-Wright R. I. (Eds.) 1994. *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association Special Volume No. 50. The Systematics Association by Clarendon Press. Oxford University Press Inc. New York, USA. 438 p.
- Givnish T. J. y Sytsma K. J. (Eds.). 1997. *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge University Press. New York, USA. 621 p.
- Glowka L. E., Burheime-Guilmim F., Synge H., McNeely J. A. y Gündling L. 1994. A guide to the Convention on Biological Diversity. Gland, Switzerland. World Conservation Union.
- Hall B. K. (Ed.). 1994. *Homology. The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, Inc. San Diego, USA. 483 p.
- Harvey P. H., Leigh Brown A. J., Maynard Smith J. y Nee S. (Eds.). 1996. *New uses for new phylogenies*. Oxford University Press. New York, USA. 349 p.
- Harvey P. H. y Pagel M. D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. New York, USA. 239 p.
- Hawksworth D. L. (Ed.). 1997. The new bionomenclature. The BioCode debate. Biology International. International Union of Biological Sciences. Special Issue No. 34. 103 p.
- Hillis D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18:23-42.
- Hillis D. M. 1995. Approaches for assessing phylogenetic accuracy. *Systematic Biology* 44(1):3-16.
- Hillis D. M., Bull J. J., White M. E., Badgett M. R. y Molineux I. J. 1992. Experimental phylogenetics: Generation of a known phylogeny. *Science* 255:589-592.
- Hillis D. M., Moritz C. y Mable B. K. (Eds.). 1996. *Molecular systematics*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland. Massachusetts, USA. 655 p.
- Katinas L., Morrone J. J. y Crisci J. V. 1998. Track analysis reveals the compositae nature of the andean biota. *Australian Journal of Botany* 46(4).
- Kitching I. J., Forey P. L., Humphries C. J. y Williams D. M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second edition. Oxford University Press. New York, USA. 228 p.
- Kluge A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38:7-25.
- Kluge A. G. 1997. Testability and refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics* 13(1-2):81-96.
- Lane M. 1996. Roles of natural history collections. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 83:536-545.
- Martínez M. 1997. Sistemática molecular: comparación entre diferentes métodos y sus aplicaciones. *Boletín de la Sociedad de Botánica de México* 60:123-136.
- Miyamoto M. M. y Fitch W. M. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44(1):64-76.
- Morin N. R., Whetstone R. D., Wilken D. y Tomlinson K. L. (Eds.). 1989. Floristics for the 21st century. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 28. 163 p.
- Moritz C. y Hillis D. M. 1996. Molecular systematics: Context and controversies. En: Hillis D. M., Moritz C. y Mable B. K. Eds. *Molecular systematics*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland. Massachusetts, USA, 1-13.
- Morrone J. J. y Crisci J. V. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* 6:53-66.
- Morrone J. J. y Crisci J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematic* 26:373-401.
- Nelson G. y Platnick N. I. 1991. Three-taxon statements: A more precise use of parsimony? *Cladistics* 7(4):351-366.
- Page R. D. M. 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10(2):155-173.
- Prance G. T. 1995. Systematics, conservation and sustainable development. *Biodiversity and Conservation* 4:490-500.
- Raven P. H. 1988. Biological resources and global stability. En: Kawano S, Connell J. H. y Hidaka T. Eds. *Evolution and coadaptation in biotic communities*. University of Tokyo Press. Tokyo, Japón, 3-27.
- Raven P. H. 1992. Los inventarios biológicos como la herramienta fundamental para el desarrollo de la conser-

- vación de los recursos biológicos. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Buenos Aires) **44**:209-214.
- Raven P. H. y McNeely J. A. 1998. Biological extinction: Its scope and meaning for us. En: Lakshman D. y McNeely J. A. Eds. *Protection of global biodiversity. Converging strategies*. Duke University Press. Durham and London, 3-32.
- Raven P. H. y Wilson E. O. 1992. A fifty-year plan for biodiversity studies. *Science* **258**:1099-1100.
- Rowley D. J., Lujan H. D. y Dolence M. G. 1997. *Strategic change in colleges and universities. Planning to survive and prosper*. Jossey-Bass Inc., Publishers. San Francisco, USA. 343 p.
- Sanderson M. J., Purvis A. y Henze C. 1998. Phylogenetic supertrees: Assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution* **13**(3):105-109.
- Siddal M. E. y Kluge A. G. 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* **13**(4):313-336.
- Simpson J. 1997. Molecular markers. *Boletín de la Sociedad de Botánica de México* **60**:73-76.
- Soberón J., Llorente J. y Benítez H. 1996. An international view of national biological surveys. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **83**(4):562-573.
- Soltis P. S. y Soltis D. E. 1996. Phylogenetic analysis of large molecular data sets. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **59**:99-114.
- Stevens P. F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* **16**:553-583.
- Stuessy T. F. 1975. The importance of revisionary studies in plant systematics. *Sida* **6**:104-113.
- Swofford D. L., Olsen G. J., Waddell P. J. y Hillis D. M. 1996. Phylogenetic inference. En: Hillis D. M., Moritz C. y Mable B. K. Eds. *Molecular systematics*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland. Massachusetts, USA, 407-514.
- Sytsma K. J. 1990. DNA and morphology: Inference of plant phylogeny. *Tree* **5**(4):104-110.
- Sytsma K. J. y Hahn W. J. 1994. II Molecular Systematics: 1991-1993. *Progress in Botany* **55**:307-333. Springer-Verlag Berlin Heilderberg.
- Sytsma K. J. y Hahn W. J. 1997. II Molecular Systematics: 1994-1995. *Progress in Botany* **58**:470-499. Springer-Verlag Berlin Heilderberg.
- Turland N. J. y Davidse G. 1998. Registration of plant names: Undesirable, unnecessary, and unworkable. *Taxon* **47**(4):957-962.
- Weston P. H. 1994. Methods for rooting cladistic trees. En: Scotland R. W., Siebert D. J. y Williams D. M. Eds. *Models in phylogeny reconstruction*. Systematics Association Special Volume No. 52. The Systematics Association by Clarendon Press. Oxford University Press Inc. New York, USA, 125-155.
- Wheeler Q. D. 1995. Systematics, the scientific basis for inventories of biodiversity. *Biodiversity and Conservation* **4**:476-489.
- Whitehead A. N. 1947. *Aventura de las ideas*. José Janés Editor. Barcelona. 308 p. (Edición original en inglés, 1933).
- Wiley E. O., Siegel-Causey D., Brooks D. R. y Funk V. A. 1991. *The compleat cladistic: A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas. Museum of Natural History, Spec. Pub. Num. 19.
- Wilson E. O. 1989. The coming pluralization of biology and the stewardship of systematics. *BioScience* **39**(4):242-245.
- Wilson, H. D. 1998. Why we need registration. *Taxon* **47**(4):967-968.