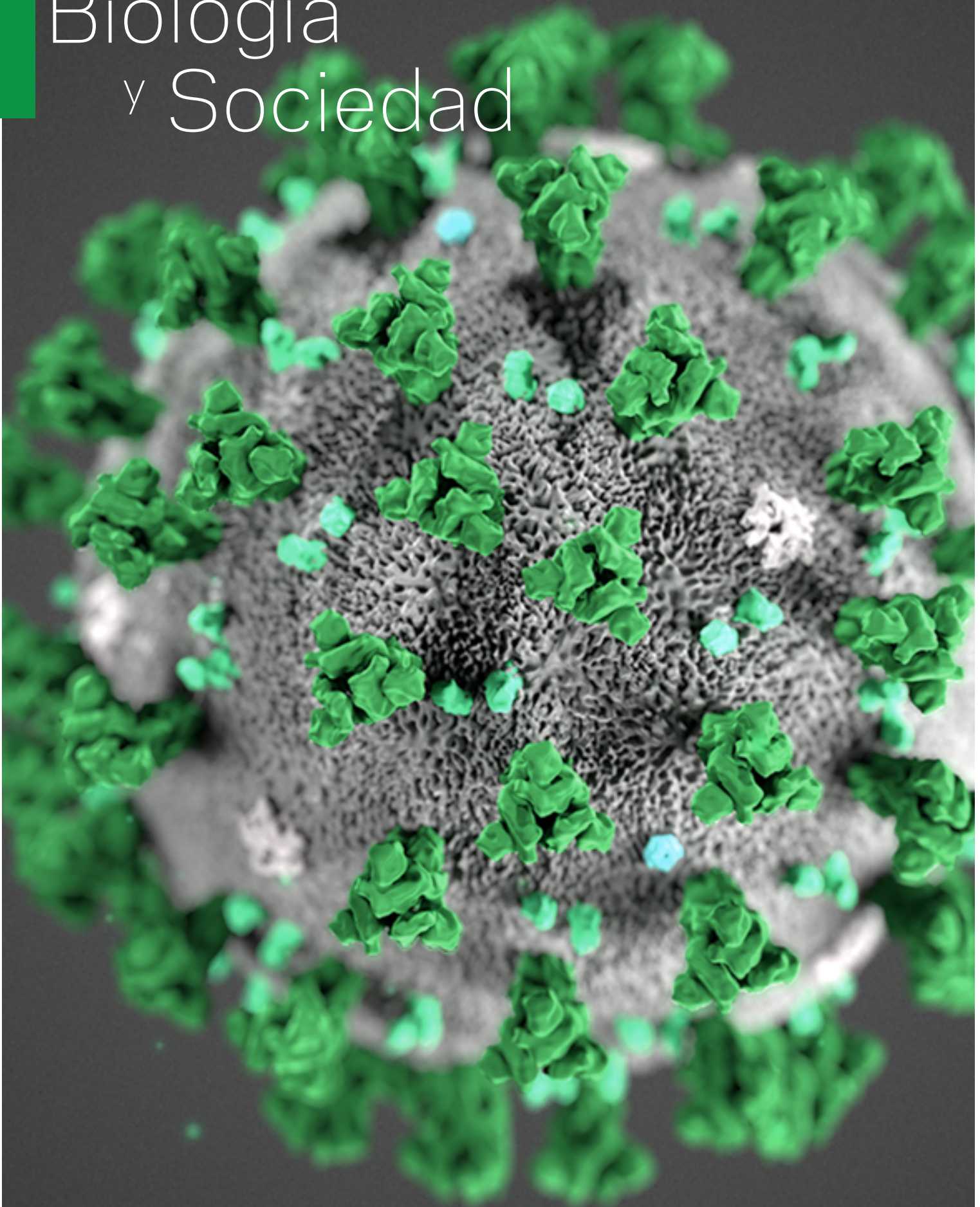


# Biología y Sociedad



Una publicación de la  
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

Mtro. Rogelio G. Garza Rivera  
**Rector**

Dr. Santos Guzmán López  
**Secretario General**

QFB. Emilia Edith Vásquez Farías  
**Secretario Académico**

Dr. Celso José Garza Acuña  
**Secretario de Extensión y Cultura**

Lic. Antonio Ramos Revillas  
**Director de Publicaciones**

Dr. José Ignacio González Rojas  
**Director de la Facultad de Ciencias Biológicas**

### **Cuerpo Editorial de Biología y Sociedad**

Dr. Jesús Ángel de León González  
**Editor en Jefe**

Dra. María Elena García-Garza  
**Editor Técnico**

### **Editores adjuntos:**

Dr. Juan Gabriel Báez-González  
**Alimentos**

Dr. Sergio I. Salazar-Vallejo  
Dra. Evelyn Patricia Ríos-Mendoza  
**Biología Contemporánea**

Dr. Sergio Arturo Galindo-Rodríguez  
Dra. Martha Guerrero-Olazarán  
**Biotecnología**

Dr. José Ignacio González-Rojas  
Dr. Eduardo Alfonso Rebollar-Téllez  
Dr. Erick C. Oñate-González  
**Ecología y Sustentabilidad**

Dr. Reyes S. Tamez-Guerra  
Dr. Iram P. Rodríguez-Sánchez  
**Salud**

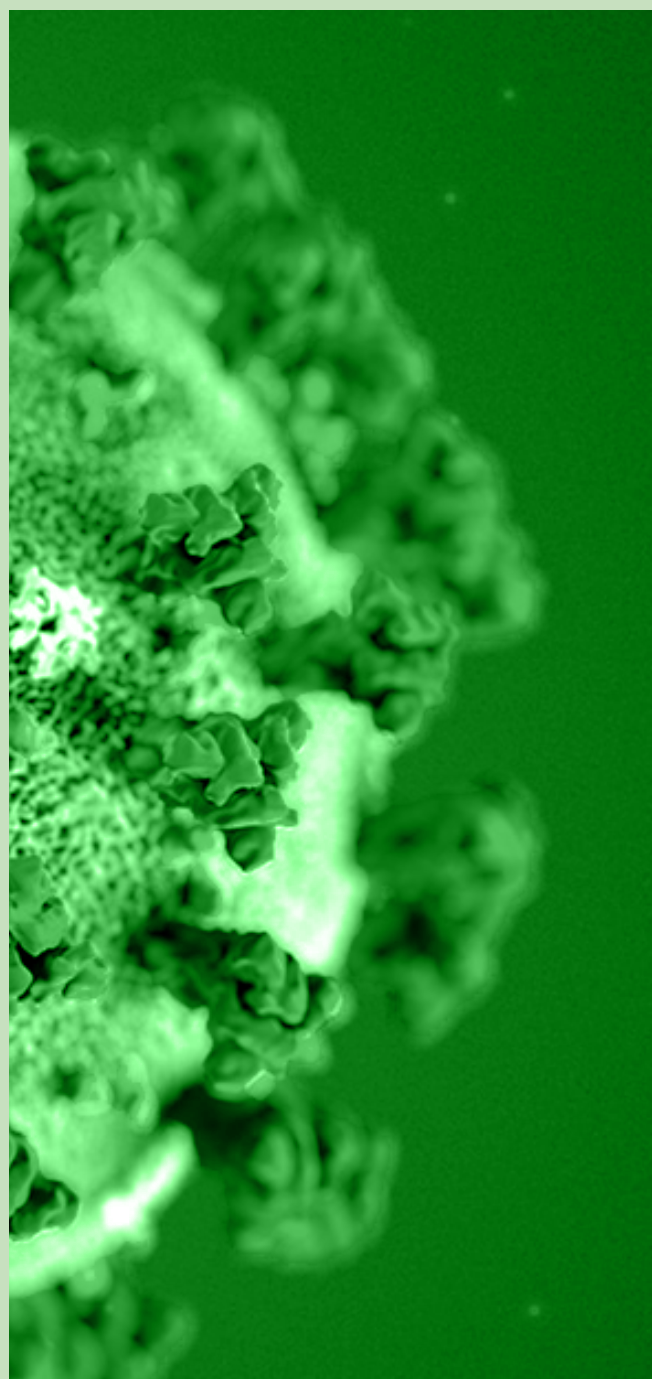
Jorge Ortega Villegas  
**Diseñador Gráfico**

M.C. Alejandro Peña Rivera  
**Desarrollo y Diseño Gráfico, Web**

Ing. Jorge Alberto Ibarra Rodríguez  
**Página web**

**BIOLÓGÍA Y SOCIEDAD**, año 3, No. 5, primer semestre de 2020, es una Publicación semestral editada por el UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN, a través de la FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS. Av. Universidad s/n, Cd. Universitaria San Nicolás de los Garza, Nuevo León, www.uanl.mx, biologiaysociedad@uanl.mx Editor responsable: Dr. Jesús Ángel de León González. Número de Reserva de Derechos al Uso Exclusivo No. 04-2017-060914413700-203, Ambos otorgados por el Instituto Nacional de Derecho de Autor. Responsable de la última actualización de este número: y fecha: Dr. Jesús Ángel de León González, de fecha 18 de septiembre de 2018. ISSN en trámite. Las opiniones y contenidos expresados en los artículos son responsabilidad exclusiva de los autores y no necesariamente reflejan la postura del editor de la publicación.

**Queda prohibida la reproducción total o parcial, en cualquier forma o medio, del contenido de la publicación sin previa autorización.**



## CONTENIDO

PRACTICAL METHODS FOR THE MORPHOLOGICAL RECOGNITION AND DEFINITION OF GENERA. WITH A COMMENT ON POLYCHAETES (ANNELIDA)	4
MURCIÉLAGOS POLINIZADORES DEL NORESTE DE MÉXICO	35
MONITOREO DE NIVELES DE PLOMO EN CIUDAD UNIVERSITARIA (UANL), UTILIZANDO AVES COMO BIOINDICADORES	45
ADAPTÁNDOSE A UN MUNDO CAMBIANTE: LA IMPORTANCIA DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL EN ESTUDIOS DE CONSERVACIÓN	52
CASOS EXITOSOS DE LA TRANSGÉNESIS EN EL CONTINENTE AMERICANO	62
CORONAVIRUS: UNA EMERGENCIA VIRAL	75
RESEÑA DE LIBROS: SALUD, ENVEJECIMIENTO, SENTIMIENTOS Y EVOLUCIÓN	83
SOBRE LOS AUTORES	88

**E**n este inicio del 2020, *Biología y Sociedad* llega a su quinto número consecutivo, producto del esfuerzo conjunto del Cuerpo Editorial de esta revista de divulgación científica. Un inicio de año con múltiples problemas a nivel global debido principalmente al brote de una enfermedad que es producida por la infección de un coronavirus no conocido previamente en el humano. Esto ha traído consigo un cambio en la conducta social en la mayoría de los seres humanos, esperemos que se controle en breve y con el mínimo de afectación para la sociedad en general.

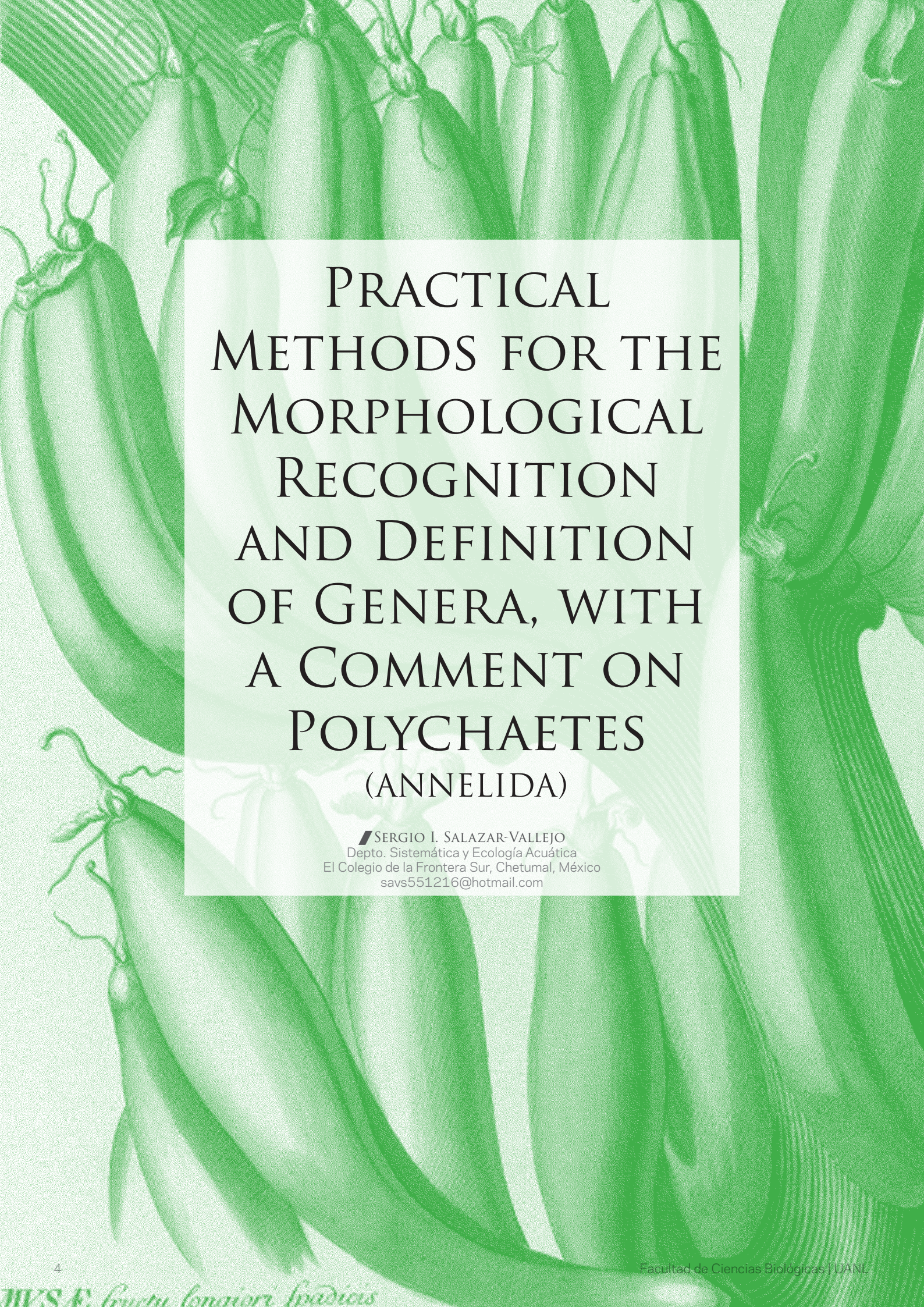
En este número les presentaremos una serie de artículos muy diversos e interesantes. En la sección de *Biología Contemporánea*, el Dr. Sergio I. Salazar Vallejo nos presenta un recorrido histórico sobre los métodos de reconocimiento y definición de géneros en taxonomía, con un acercamiento a lo que sucede en un grupo diverso de invertebrados marinos, los anélidos poliquetos.

En la sección de *Ecología y Sustentabilidad*, la Dra. Emma Patricia Gómez Ruiz nos presenta algunos aspectos de la vida de los murciélagos alimentadores de néctar, los cuales cumplen un papel ecológico fundamental para los ecosistemas al fungir como polinizadores de plantas. La Dra. Alina Olalla Kerstupp y colaboradores nos ofrecen una visión a las consecuencias producidas por la exposición a los contaminantes como son los metales pesados y el plomo en particular, utilizando como modelo las aves residentes en Ciudad Universitaria (UANL), en San Nicolás de los Garza, Nuevo León. Por otra parte, la MC Yanet Sepúlveda de la Rosa nos presenta los impactos negativos del desarrollo de índole antropogénico hacia los sistemas biológicos naturales en todo el mundo, evidenciados por el comportamiento de diversas especies. Nos muestra los principios de una nueva ciencia en nuestro país, "la conducta de la conservación".

En la sección de *Salud* el Dr. Iram P. Rodríguez Sánchez y la Dra. Diana Reséndiz Pérez nos muestran algunos casos de éxito de la transgénesis en el continente americano, entendida como el uso de técnicas moleculares para la modificación de diferentes seres vivos, a pesar de que esto no es aceptado por todas las corrientes de pensamiento, los autores nos explican el uso de esas técnicas en diversos modelos biológicos y su impacto en el ámbito económico y de consumo. Además, el Dr. Juan Francisco Contreras Cordero y la Dra. Claudia B. Plata Hipólito nos presentan un trabajo informativo sobre la historia del estudio del Coronavirus y su impacto en la humanidad a través del tiempo. Proporcionan recomendaciones para evitar la infección con el virus SARS-CoV-2 mejor conocido como COVID-19.

Por último, en la sesión *Reseñas de libros*, el Dr. Sergio I. Salazar Vallejo nos habla sobre dos libros importantes, "La solución de los telómeros: un acercamiento revolucionario para vivir más joven, más sano y más tiempo", de Elizabeth Blackburn, premio nobel de medicina en 2009 y Elissa Epel quien ha trabajado en el tema del estrés y sus efectos en el envejecimiento y la obesidad, sus estudios en conjunto les ha permitido concluir que los telómeros son un indicador de nuestra calidad de vida. Además, "El código del envejecimiento: la nueva ciencia de envejecer y lo que significa para mantenerse joven" escrito por Josh Mitteldorf con comentarios de Dorion Sagan, el cual habla sobre la longevidad humana y las posibles razones para su evolución.

Esperamos que el contenido de este quinto número sea de su agrado, y haga más breve la cuarentena que actualmente vivimos, quedémonos en casa y cortemos la transmisión del COVID-19.



PRACTICAL  
METHODS FOR THE  
MORPHOLOGICAL  
RECOGNITION  
AND DEFINITION  
OF GENERA, WITH  
A COMMENT ON  
POLYCHAETES  
(ANNELIDA)

✓ SERGIO I. SALAZAR-VALLEJO  
Depto. Sistemática y Ecología Acuática  
El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, México  
savs551216@hotmail.com

## ABSTRACT

There are very few publications dealing with methods for the morphological recognition of genera, and how they can be defined, in comparison to those available dealing with species issues. My objective is to provide a historical review, synthesize and discuss some ideas or practical procedures about this problem. Genera are recognized because member species depict a general morphological pattern, and usually one or a few diagnostic characters separate each genus from other similar genera. Human mind detects patterns by comparative morphology and this explains why experience is extremely important in taxonomy. Analogy is also involved, because by understanding how character patterns help recognizing taxonomic groups, these patterns can be extrapolated in less well-known groups. From an historical perspective, botanists and zoologists perceived or defined genera differently with some common considerations and procedures. Genera are natural groups, size-variable and shape-conservative, that are recognized by different cultures. As explanatory hypothesis, genera are unstable and difficult to define because their contents are modified after the study of species from different localities; once planetary revisions are made, the resulting delineation is improved because variations are better understood or assimilated into current definitions. A necessary step for this improvement is the standardization of the terminology for morphologic features, but planetary revisions are the only means to reach this goal. As in other fields in systematic zoology, the recognition of genera among marine annelids (polychaetes) relied in a comparative approach, after the standardization of the terminology for body appendages. The study of larger collections with specimens from distant localities helped to clarify the morphological patterns, but their evaluation sometimes drove to contradictory conclusions, such as a widespread acceptance of cosmopolitan species. Although there are several pending issues, there has been a progressive improvement, especially after the inclusion of additional methods, but more efforts are needed for taxonomic training, and for improving the job market.

*“THIS ESSAY IS CONTRIBUTED IN THE HOPE THAT, EVEN IF ITS OWN ARGUMENTS ARE OF LITTLE VALUE, IT MAY, AT LEAST, INDUCE OTHERS TO INVESTIGATE THE SUBJECT ON MORE CORRECT PRINCIPLES THAN HAVE HITHERTO BEEN FOLLOWED.”*

HUGH E. STRICKLAND, 1841



**Keywords:** natural groups, comparative morphology, experience, revisions.

**Disclaimer.** This review will not focus on philosophical or logical aspects; these issues have been included in several contributions such as Rogers (1958), Lubischew (1969), Callebaut (2005), Pavlinov (2011), Varma (2013), Nicholson & Gawne (2015), or the many contributions by Kirk Fitzhugh (<https://rancholabrea.academia.edu/KirkFitzhugh/Papers>).

## INTRODUCTION

How to define a genus has remained a difficult question during at least the last 100 yr. One of the reasons for this is that in comparison with what has been written about species, or about how to proceed for describing species (Dubois, 2010), there are very few publications dealing with procedures regarding genera, how they can be recognized or defined (Dubois, 1988; Winston, 1999; Páll-Gergely, 2017). This historical review tries to fulfill this need and throughout it, statements are translated from the original language (mostly French).

This review starts by taking a look at the synthesis and proposal by Constant Duméril (1805) on the use of comparative methods. It is now easily available, and should be read by anyone interested in the subject (see below). His two main ideas were: 1) "When we think about the means how we acquire and develop knowledge, we note it is always as a consequence of a comparison" (p. vii), and 2) "The natural method ... by arranging the organisms in a most convenient series after their characters, could not establish this comparison, but by choosing between two propositions, becomes the main merit for the classification" (p. ix).

During many years, practicing taxonomists have followed precedent works or keys and apparently undeclared traditions (Agassiz, 1859:208), in a scenario that sometimes rendered contradictory conclusions. Not surprisingly, there are some unpleasant perspectives referring to the unstable delineation of genera (McGregor, 1921), or other ones pointing out to the relevance of taxonomists' expertise to define what a species or a genus could be (Regan, 1926:75). Consequently, these ideas stressed that taxonomic decisions were subjective or arbitrary, and even the reliance on experience was regarded as cynicism (Kitcher, 1984:308). This type of ideas or interpretations were probably due to inadequate means to overcome argumentations, combined with the fact that traditional procedures were not easily available, or that taxonomists failed to be explicit enough regarding his own methods, such that they cannot be easily followed or understood.

This lack of formal explanation generated some critics during the last century. For example, Anderson *et al.* (1923) expressed concern because "the value of the genus has been consistently and progressively lowered since it was first established ... tomorrow it promises to be but little more than a species." Ridgway (1923:371) regarded genera as natural, and that they were scientifically characterized; however, "many of the current genera are, in their composition, really not natural genera at all, but more or less heterogeneous lots of species which resemble one another ..." (Ridgway, 1923:373), and that "evolution of the genus concept is directly the result of progressively increasing knowledge resulting from continual additions to the material studied" (Ridgway, 1923:374) something that was anticipated by Macleay (1821:89). Some of these approaches can be explained because Linnaeus proposals were not easily available; however, a brief

synthesis about his methods was available in English and that, despite some contrary opinions, he indicated that genera were natural (Ramsbottom, 1938:197).

Rogers & Appan (1969:614) concluded: "the ability to perceive patterns is the most significant quality differentiating an inefficient taxonomist from a competent one." However, how to become a competent taxonomist was not explained, although it can be understood by studying precedent publications and especially about the means to proceed in large taxonomic efforts. Some abridged ideas for coping with genera in Botany can be found in Sivarajan & Robson (1991:107 ff), and Stuessy (2009a:163 ff). The following sections include information about genera in Botany as a means to provide a general framework, or to emphasize some ideas; these inclusions are by no means exhaustive, but selective. There seems to be no similar efforts for zoology, despite some excellent synthesis (Panchen, 1992), and this explains why there follows a larger section on this field.

In this contribution, Kemp's (2016) hypothesis about taxa are followed. They are: 1) organisms fall into discrete clusters of similar morphology that differ from other clusters, despite the environmental continuum they inhabit; 2) these morphospace units include all characters representing groups of species; 3) groupings are determined by closely similar ecological niches; and 4) "correlated progression is the most important mechanism for maintaining integration while permitting major evolutionary transitions."

Definition (<https://en.wikipedia.org/wiki/Definition>) is a statement of the meaning of a term; definitions can be intensional if they provide the essence of a term, or extensional if they list the objects that a term describes. In this review, definitions are regarded as intensional. When definitions try to encompass genera, they become diagnosis. In this review, Hamilton & Wheeler (2008:339) are followed by recognizing that although "species are not infrequently described by reference to a single trait when more diagnostic traits are unavailable (footnote) ... taxon definition, description, and diagnosis are usually made by more than one (kind of) character." See Dubois (2017) for an extensive analysis of the use of description, definition and diagnosis.

Further, a critical evaluation about the perceptions and procedure to recognize and define genera will be presented. The main objective, however, will be on zoological genera with some examples taken from marine annelids or polychaetes, a group that has caught my interest during the last 40 years. This is because their affinities have been problematic, not only for generic delimitations, but for matching traditional supra-generic groupings with those resulting from modern analytical methods. Further, there will be an opening section on pattern detection, followed by a review about relevant historical achievements, to show there were indications about how to deal with genera, but they were overlooked or rejected, probably after a superficial reading or understanding. I agree with Mary Winsor (2009:43) that "for the sake of taxonomy's reputation ...

its past achievements should be accurately understood and appreciated." A different, recent perspective is available elsewhere (Cambefort, 2016).

## PATTERN DETECTION

There are many studies on how the human mind can detect patterns in nature and how this capability has helped us during evolution (Raven *et al.*, 1971:1210). Some of the easier to find are Sinha (2002), or di Carlo *et al.* (2012), and the successful books by Kahneman (2011), or Kurzweil (2012) are worthy readings. There is a lot of information available in internet but at least a couple of blogs will help improve its understanding (see Wadhawan 2014). It should be no surprise that in an experiment on identification of foreign plants, three taxonomists working independently, agreed upon the differences between genera and species (Anderson, 1957:261), or between crabs and lobsters among experts and naïve non-experts (Reindl *et al.*, 2015:33). De Hoog (1981: 780) indicated that "the human mind ... has the ability to intuitively produce classification by holistically sensing a 'Gestalt'" because intuition "is effective from the first view of the organisms, and evolves during the entire data collection."

A short overview about pattern recognition is now needed. Recognition means to know again and this repeated identification or knowledge depends on our perception, which means how the inputs we receive become meaningful. How we perceive depends on two issues (<http://www.s-cool.co.uk/a-level/psychology/attention/revise-it/pattern-recognition>): template matching hypothesis and feature detection model. In the first, incoming stimuli are compared against templates in our long term memory; if there is a match, the stimulus is identified. In the second, however, stimuli are broken down into their component parts for identification, and it allows a degree of variation in the stimuli.

This is partially explained because of feature detectors. These are brain cortex cells devoted to visual information, and are sensitive to the orientation of contour lines. This is a biological explanation but they cannot account for the effect of context on perception. The other explanation must include the fact that our perception of patterns is modified by our expectations, or knowledge, and this is a top-down processing, whereas perception based upon features of the stimuli are rather bottom-up processes. Some additional ideas are available elsewhere (Salazar-Vallejo, 2019).

Bartlett (1940:349) indicated that two processes operate for distinguishing genera: Analysis and Synthesis. The analysis stems from the fact that as people gathers more experience make finer distinctions such that different names are needed "for newly distinguished entities which have previously been called by the same original name. The original name becomes generic in its application; variously qualified it provides the basis for specific names." On the contrary, genera are set up by synthesis "as language becomes clumsily rich in separate names for closely

similar things, there is a tendency toward grouping or classification under the same name on the basis of newly perceived similarities."

Despite some computational or refined techniques for analysis of morphological similarity, no consensus has been reached on this ground, and even some recent publications have pointed out persistent problems with the available methods for analyzing phylogenetic affinities (Fitzhugh, 2012; Fitzhugh *et al.*, 2015:691-692).

## FROM LINNAEUS TO WALLACE

As indicated above, the contributions by Linnaeus (Fig. 1) were misunderstood for a long time, despite some timely critical synthesis or translations trying to clarify his methods (Rose, 1775; Palàu y Verdèra, 1778; Svenson, 1945). Among others, Stevens (2002), Winsor (2003, 2006), Müller-Wille (2005, 2007, 2013), Barsanti (2011), Müller-Wille & Charmantier (2012), have shown that Linnaean methods were not essentialist and that his genera and species concepts were descriptive and polytypic, nor following logical divisions but tried to find natural groups by induction, and based upon empirical methods including making systematic comparisons (collation).

The Linnaean taxonomic method was briefly explained as an introduction (*Ratio operis*) to the first edition of *Genera Plantarum* (Linnaeus, 1737), and it was later expanded in his *Philosophia Botanica* (Linnaeus, 1751), which was translated at least to English (Rose, 1775) and Spanish (Palàu y Verdèra, 1778). As emphasized by Müller-Wille (2005:60), this *Ratio operis* had been completely ignored by historians of Biology. There are three recent translations available, one in French (Hoquet, 2005), and two others in English (Müller-Wille & Reeds, 2007; Cambefort, 2016), and by following the original sequence and numbering, the main Linnaean aphorisms related to genera can be synthesized as follows (mostly after Müller-Wille & Reeds, 2007):

1. All our knowledge depends on a comparative method (collation).
6. Genera and species are natural (repeated in aphorism 8). "We have to study the limits of genera with attentive and diligent observation, since it is very difficult to determine them *a priori*, even though this work takes effort."
8. "According to our own understanding, (we) must submit ourselves to the laws of nature and, with diligent study, learn to read the features."
10. "Each genus is circumscribed by true limits and terms, which we call generic characters."
15. Generic characters can be artificial, essential and natural.
16. Artificial characters are imposed on a genus to facilitate its identification.
17. Essential characters supply the genera with a single and most characteristic feature.
18. "I therefore propose natural characters ... which exhibit all obvious and common features in fructification" such as flower's calyx, corolla, stamens, pistils, or fruits.

19. Four mechanical principles must be also incorporated: number, shape, situation and proportion.

Before leaving Müller-Wille & Reeds (2007) translation, let me emphasize an aphorism (25) which is especially relevant for scientific communication: Express your ideas with “as few words as possible” and prefer weighty words instead of pompous, eloquent phrases.

On the other hand, it must be indicated the relevance of Pitton Tournefort (Fig. 1) for the Linnaean *Ratio operis*. Tournefort provided definitions for 700 genera and 9000 species (; Leroy 1956:351), integrated into 22 classes, and by explaining his method he stated (Tournefort, 1694: 20): “the distribution of species under their true genera is not arbitrary ... the author of Nature ... has imprinted a common character in each of its species which will help us guide arranging them in their natural setting.”

Tournefort also indicated the three main methodological questions (pp 23-25): 1) “For establishing genera, to know if the needed characters should be found in the five ordinary plant parts ... or if it is enough to have such characters in four of them, in three, in two, or in a single part;” 2) “If we should regard in all genera the same parts, and to the same number of parts; or if it is allowed in certain genera to rely indistinctly over some of them over the other (parts);” 3) (unnumbered) “The parts of the plant must be examined one after the other.” In summary (p. 28) he indicated that his method: 1) relies on flowers and fruits (emphasized as absolutely needed in p. 30), 2) seasonal observations are needed to confirm their characters, and 3) some other characters are supplementary, if already employed to separate genera.

Vasilyeva & Stephenson (2012:26) made some additional remarks relevant for delineating genera from Linnaeus' *Philosophia Botanica*: “*Essentialis character unica idea distinguit Genus a congeneribus sub eodem ordine naturali*” (Linnaeus, 1751:128, Sect. 187), which they translated as: The essential character as a *unique idea* distinguishes a genus from those of the same kind included in the same natural order. Vasilyeva & Stephenson further explained that by *unique idea*, Linnaeus referred to “all genera that are distinguished simultaneously and somehow serves as a cohesive agent at the generic level.” And that this means that genera “are comparable in level only when they are distinguished by states of the *same character set*,” and these characters should be fundamental for delimiting genera.

In order to have a more complete perspective of Linnaean ideas, two other aphorisms, already discussed by Barsanti (2011), deserve to be repeated here.: Aphorism 77 in *Philosophia Botanica* (Linnaeus, 1751): Plant affinities can be shown as a landscape in an orographic map; and 2) in pages of his Inquiry on Plant Sex (Linnaeus 1790:127-128; transl. by Barsanti, 2011): “it cannot be doubted that new species appear through hybridization. From this we learn that the hybrid is, for the medullary substance, the internal parts of

the plant and the reproductive organs, an exact image of the mother but, for the leaves and other external parts, an image of the father. These considerations give new bases for the study of nature ... In fact, it seems to follow that the various species of plants belonging to the same genus were, originally, a single plant, and arose from it by hybrid generation... The botanist should think that the species of each genus are only as many different plants as there were associations with the flowers of a single species and that, therefore, a genus is nothing but a certain number of plants derived from the same mother by the work of different fathers.”

Michel Adanson (Fig. 1) was a French naturalist with an interest for plants, and made five trips to Senegal where he collected many specimens and, at the same time, amassed an interesting collection of mollusks that helped him propose a different approach to taxonomy (Adanson, 1757). His volume included two parts, being the first one a chronological history about his trips, and the second a critique of the state of mollusk taxonomy, which deserves some comments because he made relevant recommendations. For example, for characters he stated (Adanson, 1757, 2:xx): “I have not assigned particular characters to each genus that I propose, because they are arbitrary, sometimes vary, and are often equivocal once new species are discovered; I have provided an exact and complete description; this will contain the best characters, once they are assembled together, those that are arbitrary and those that are real.”

Regarding molluscs and to improve the observation of as many details as possible, he introduced dorsal and ventral views of each gastropod shell, and recommended illustrating gastropod shells as in living condition, not upside down (Adanson, 1757, 2:xxvi). He then presented a detailed account of shell and body parts and tried to standardize the terminology for the corresponding structures regarding variations due to size, age or sex.

Five years later he finished the study of the Senegalese plants he had collected, and made a complete catalogue of plant families (Adanson, 1763). The monograph has four parts: a) Historical methods and systems in Botany; b) Current state of Botany; c) Proposed families; and d) How to improve Botany. In the first part he divided previous classification methods into universal or general, and referred to them later as artificial and natural (Adanson, 1763:xciv), as has been done before, whenever they include all known species, or only those present in a certain region or country. In the historical account, he praises Tournefort (Adanson 1763:xxx) because Tournefort “has introduced in Botany order, purity and precision, by proposing very smart and certain principles to establish genera and species, and by founding on these principles the so-far easiest and most precise method.” On the contrary, he regarded Linnaeus method as problematic, artificial and restricted to plant fructifications (flower and fruits), and presented some critics along several pages (Adanson, 1763:xxxix-xxlvii).



It is interesting to note that in the second part, Adanson (1763:civ) praised Tournefort because he was “the first who assigned, in 1694, satisfactory generic characters common to many plant species, based upon the fructification parts, and provided the rules ... to fix the limits.”

Adanson (1763:civ-civi) further defined Tournefort’s plant genera as: “an assemblage of many species resembling each other in all parts of fructification or only on those essential features after Tournefort, and by all six parts of fructification after Linnaeus.”

He also (Adanson, 1763:cxxiii) regarded that a hierarchy of characters was false, such that for classes there are some characters of fructification (flowers and fruits), for genera all or most essential characters of fructification, and for species those other characters not belonging to fructifications. He recommended instead, regarding all parts of the plant for defining the characters (extended from page clv). Adanson also noted that plants could be recognized by name, by definition or by description. For definition (or diagnosis) he stated that: “the definition is a short note, an abridged table with the main characters of an object compared to (or not at all) another one,” whereas: “The description is a detailed account of all parts and qualities of an object compared to (or not at all) to another one! (Adanson, 1763:cxxiv). It is remarkable and regretful this distinction has not been properly understood, even by some contemporary authors (Cifelli & Kielan-Jaworowska, 2005).

Nevertheless, and quite contradictory, for the third part of his monograph Adanson explained his own method. His three main points were that (Adanson, 1763:cliv-clivi):

1. All methods are defective and cannot be natural because they are based upon a single part or a small number of plant parts.
2. Genera or species are not static.
3. Characters that have been regarded as natural are not at all.

He then argued for regarding all plant parts as the only means to reach a natural method, that this idea was proposed by Buffon, and that he reached this conclusion after the study of Senegalese materials. He later presented the 58 (65 actually) different arrangements of families based upon single characters (Adanson, 1763:ccii-cccvii).

Johan Christian Fabricius (Fig. 1) made a significant modification to the Linnean system for insects, because Linnaeus used wings to separate his classes. Fabricius, however, relied upon the feeding appendages (Fabricius, 1775, Prolegomena, 5<sup>th</sup> page): “Such that a new idea to use the feeding appendages as characters for classes and genera was tested. They were constant and sufficient and genera became more natural.”

For his monograph on insect genera, Fabricius provided some additional brief explanations (Fabricius,

1776, Prolegomena, pp 9<sup>th</sup> to 10<sup>th</sup>) emphasizing the relevance of the feeding appendages together with other characters such as antennae for lepidopterans (page 6<sup>th</sup>), and metamorphosis, larvae or pupa features (page 7<sup>th</sup>), and habitat (page 8<sup>th</sup>) for other groups. Other contributions by Fabricius are detailed elsewhere (Tuxen, 1967). Macleay (1821:490-494) reviewed several Linnean or Fabrician taxonomic principles regarding some beetle genera, and rejected the selection of single morphological features to define them.

Jean-Baptiste Lamarck (Fig. 1) proposed a slightly different approach. He also believed that genera were not natural groups, but defined by taxonomists; in his contribution to the *Encyclopédie Méthodique*, he indicated that plant genera were “one type of division established among plants to facilitate their knowledge, and that result from particular species assemblages under a common feature” (Lamarck, 1786b:630). He also indicated that it was Caspar Bauhin the first to propose generic names based upon shared characters, but Tournefort improved this procedure by using floral and fruit characters, and that the method was later refined by Linnaeus by using calyx, corolla, stamens, pistil, pericarp and seeds (Lamarck, 1786b:630-631). After giving an extensive account of some Linnean problematic genera, Lamarck proposed some guidelines for establishing them (Lamarck, 1786b:634) and two of them were: 1) Genera should not have too many species and be based upon constant and well-defined characters; 2) Genera should not be too reduced.

Antoine-Laurent de Jussieu (Fig. 1) belonged to a family of French botanists working in the Royal Botanical Garden in Paris (Williams, 2001). This explains part of the long name of his monograph (de Jussieu, 1789), which unlike Lamarck’s *Flora of France*, who wrote in French, it was written in Latin. de Jussieu (1789:lx-lxi) concluded that characters have different relevance. He thought that characters should be weighted or calculated, such that a constant feature would be equivalent to some variable ones. Consequently, characters were regarded as belonging to one of three types: a) primary uniform, or essential because they were constant and uniform whenever they are present; b) secondary subuniform or general, which are uniform but can exceptionally vary; and c) tertiary semi-uniform or variable. Further, genera belonging to the same family must be recognized by the presence of essential characters, although sometimes they can be recognized by using general or variable features, and this is made after a comparison within the same family, and after making a hierarchy of characters.

André Marie Constant Duméril (Fig. 2), as indicated above, explained he used a comparative method and dealt with the animals for which he listed 976 genera and introduced many names; for example, *Nomenclator Zoologicus* lists 106 genera attributed to him (although they have 1806 as their date instead of the correct one of 1805). Duméril’s method was explained in the preface (pp vii-xxiv) and besides those



**Figura 1.** Personajes y fuentes. Tournefort <https://www.sciencephoto.com/media/77897/view/joseph-de-tournefort-french-botanist>, Linnaeus [https://en.wikipedia.org/wiki/File:Carolus\\_Linnaeus\\_by\\_Hendrik\\_Hollander\\_1853.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/File:Carolus_Linnaeus_by_Hendrik_Hollander_1853.jpg), Adanson <http://www.bihrmann.com/caudiciforms/div/hist2.asp>, Fabricius [https://en.wikipedia.org/wiki/Johan\\_Christian\\_Fabricius](https://en.wikipedia.org/wiki/Johan_Christian_Fabricius), Lamarck <https://www.biografiasyvidas.com/biografia/l/lamarck.htm>, de Jussieu <https://wellcomecollection.org/works/jauwc4uq>.

ideas indicated above, some other ones are worth repeating:

- a. (p. ix) "The natural method indicates us the families and the respective disposition of genera, whereas the system, by using different means, establishes the needed inversions, continually provides us the most developed objects, under some features, those absolutely opposed conforming particularities."
- b. (p. ix) "The study methods of Botany, so productive to determine species, have served as a model to this work."
- c. (p. xiv) "While granting that for every class the character lies in an essential and important organ, whose modifications would also sustain the proposal of orders and genera, the only evidently resulting advantage is that descriptions will be always short and comparative."
- d. (p. xvii) "The general disposition of this work will be appreciated once it is known its arrangement is as a large synoptic table where, in a series of twin, successive branches, all known animal genera are exposed."

- e. (p. xviii) "The synoptic tables drive to the names of genera whose essential character often lies in a simple indicative note, but always constant and easy to be detected. These divisions and subdivision are so arranged, to its surplus, such that it is rare that for determining a genus more than eight consecutive observations are needed ..."

The objective of Alphonse de Candolle's (Fig. 2) for his *Elementary Theory of Botany* was that " (1815:77) "it became necessary to compile the principles of the natural method, not to follow this or that author, but to take advantage of all recent observations." This is especially relevant because: (p. 77) "What can be learnt is reduced to some general ideas, that the First-Class Botanists exposed in their conversations rather than in their books, and that are even a number of opinions that Bacon called floating, because they were never exposed with a method, and they have never been seriously discussed."

De Candolle's book has an introduction and three other parts: 1) Plant taxonomy or theory of classifications, 2)

Phytogeography or theory of descriptive Botany, and 3) Botanical glossary, or knowing the terms. By combining the Greek words for order (*taxis*) and for law or rule (*nomos*), he coined taxonomy (p. 19). He indicated that "the theory of natural classification essentially includes three parts: 1) the estimation of the relative importance that must be given to the organs compared against each other; 2) the knowledge of those instances that could mislead us regarding the true nature of organs; 3) the evaluation of the importance that must be given to each perspective under which an organ is regarded" (de Candolle, 1815:78).

A species was defined (de Candolle, 1815:157) as "the collection of all organisms that resemble more to each other than to other organisms, that by reciprocal fecundation, can produce fertile offspring, and that they reproduce in such a way that we can, by analogy, regard that all of them have resulted from a single organism." In turn, a genus was defined as (de Candolle, 1815:183): "the collection of species that have a remarkable similarity in the arrangement of their organs." He added that genera (p. 184) "cannot be regarded but as aggregations of similar species united by a shared character."

De Candolle (1815:186) emphasized that "genera should be proposed upon characters that, compared between them, have had the same relevance; as a consequence, in a family, any character that has been used to separate some genera, should retain the same importance in all similar cases." And that (p. 189) "genera must always be based upon the importance of the characters, and not on the number of included species".

De Candolle (1815:201) indicated, about how to display the arrangement of organisms, that "Linnaeus was the first, with his usual sagacity, to compare the plant kingdom to a map." de Candolle (1815:203) added that "In nature there are no continuous series, the organisms group along very unequal distances, such that it is impossible to display their true characters along a linear order, and that it is only through tables (keys), being general or partial, that one can grasp an idea about the general pattern of nature."

For de Candolle (1815:259) a character is "the particular feature upon which we can distinguish an organism or a collection of organisms. A character is specific, generic, ordinal, or classical, if it can distinguish a species, a genus, an order, or a class."

Between de Candolle and de Mirbel (Fig. 2), the contributions by Henri Cassini must be summarized (Stevens, 2009, citations therein). Cassini proposed 324 genera and hundreds of new species, and preferred to see nature as a three dimensional network, which is more complex than a map. Stevens (2009:36) concluded this is the 'substitution of the linear by the reticulate method.' Cassini also concluded that 'hypotheses were indispensable when talking about analogies, and to make the natural relationships of things clear' (Stevens, 2009:37).

Charles-François de Mirbel (1832:472) regarded positive characters as constant or variable, and emphasized the use of positive, constant characters to unite different groups; he also noted that some of these characters are present singly, or forming groups (p. 473). For genera, he indicated (p. 477): "Since genera result from very real organic analogies, the adopted generic classification by botanists is based upon nature." Regarding the hierarchical nature of characters, he concluded (p. 481) "It is also evident that usually most family characters would be useless for distinguishing genera, because they must be found in all genera in the family ... and it follows that each organism in any family has three types of characters: the family characters, the genus characters, and the species characters."

In the American continent, Constantine Rafinesque (Fig. 2) provided some interesting perspectives. After 40 yr of experience he had proposed about 500 genera, which eventually grew up to 2700, and 6,700 species in over 1,000 books and publications (Chambers, 1992:6; Warren, 2004:159). Rafinesque insisted that "no proper genus can exist without a character applying to all the species it contains." For distinguishing them it would be mandatory "to frame none but *positive* and *exclusive* characters of a permanent nature in contrast - and besides to shorten long descriptions by avoiding repetitions, or merely stating how a genus may differ from another, which always implies that they agree in everything else." (p. 10). Rafinesque (1836:39) also pointed out that "genera are the collective groups of species, that agree in the characters of the fructification. No species belongs to a genus unless it agrees with all the others therein included." He also indicated that genera are natural groups (repeated in page 95). He proposed 50 rules of nomenclature by 1814, and revised them later (Rafinesque, 1836:81). Several referred to genera and their definition are interesting. For example, his rule 1: "all species united by some essential definite characters must form a genus" (rewritten as 4: all plants "possessing similar characters must form a genus, and bear the same name"), and 7: "if a genus has been made upon erroneous characters, it must be annulled, and united to the genus that bears the real character."

Rafinesque also concluded that (1836:93-94): "... the importance of floral organs stands in the following order: 1) Pistil and fruit ... 2) Stamens (and their insertion) ... 3) Perigone or floral covering ... 4) Fruits and seeds ... 5) Accessory parts..." And that "it is very important neither to invert this order of values, nor to ascribe more power to any than really can be ascertained." Regretfully, most Rafinesque's ideas and proposals faced rejection or ignorance by his peers, but his contributions are now better understood and appreciated (Mosquin, 2012).

In Zoology there were two contributions where Hugh Strickland (Fig. 2) was involved. In the first, Strickland (1841) explained the true method for discovering natural systems and rejected some proposal based upon the then popular ideas of symmetry of the natural world. He indicated (p. 184) that the natural system was "the arrangement of species according to the degree



**Figura 2.** Personajes y fuentes: Dumeril <https://pixels.com/featured/andre-marie-constant-dumeril-french-mary-evans-picture-library.html>, de Candolle <https://www.pictorialpress.com/timeline/pre-1900/alphonse-de-candolle/>, Mirbel <http://dicci-eponimos.blogspot.com/2010/01/mirbel-charles-francois-brisseau.html>, Rafinesque <https://dailyjstor.org/the-raffish-and-radical-constantine-samuel-rafinesque/>, Strickland [https://es.wikipedia.org/wiki/Hugh\\_Edwin\\_Strickland](https://es.wikipedia.org/wiki/Hugh_Edwin_Strickland), Agassiz [https://es.wikipedia.org/wiki/Louis\\_Agassiz#/media/Archivo:Louis\\_Agassiz.jpg](https://es.wikipedia.org/wiki/Louis_Agassiz#/media/Archivo:Louis_Agassiz.jpg).

of resemblance in their essential characters" and that "for the degree in which one species resembles another must not be estimated merely by the conspicuousness or numerical amount of the points of agreement, but also by the physiological importance of these characters to the existence of the species." And inadvertently repeated de Candolle's (1815) idea on distance, and anticipating Mayr's ideas on discontinuities or gaps (see below), Strickland indicated that species should be arranged "at greater or less distance from each other, in proportion to the degree of resemblance." For Strickland, this process resembled that of a geographical survey (p. 189), and that (p. 190) "the natural system may, perhaps, be most truly compared to an irregularly branching tree, or rather to an assemblage of detached trees and shrubs of various sizes and modes of growth." Such that "may the natural system be drawn on a map, and its several parts shown in greater detail on a series of maps." He concluded (p. 192, Fig. 3) "no linear arrangement, whether adopted in a museum, a catalogue, or a descriptive work, ever can express the true succession of affinities: such an arrangement, therefore, is necessarily in great measure artificial, and, if sanctioned by custom, may still be adhered to. The true order of affinities can only be exhibited (if at all) by a pictorial representation on a surface, and the time

may come when our works on natural history may all be illustrated by a series of maps ..."

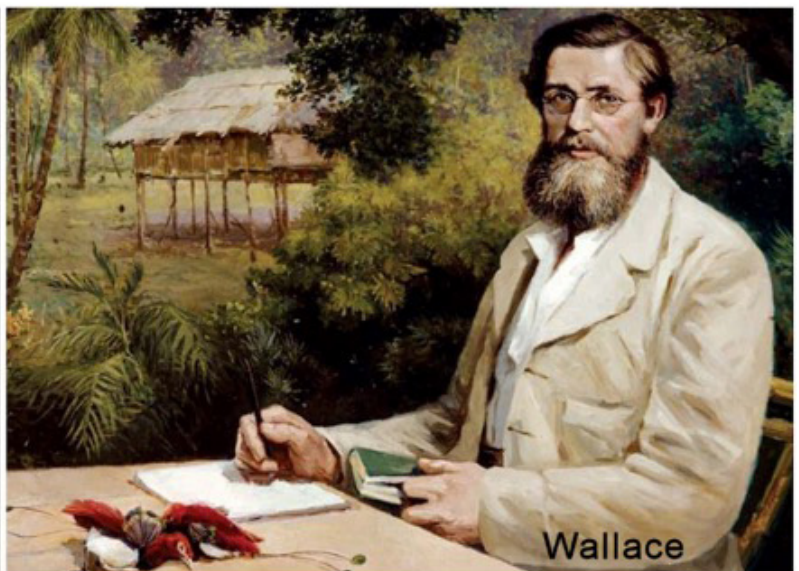
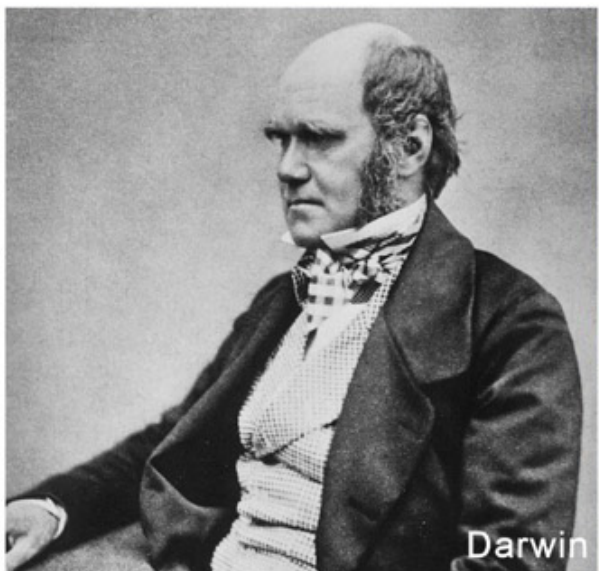
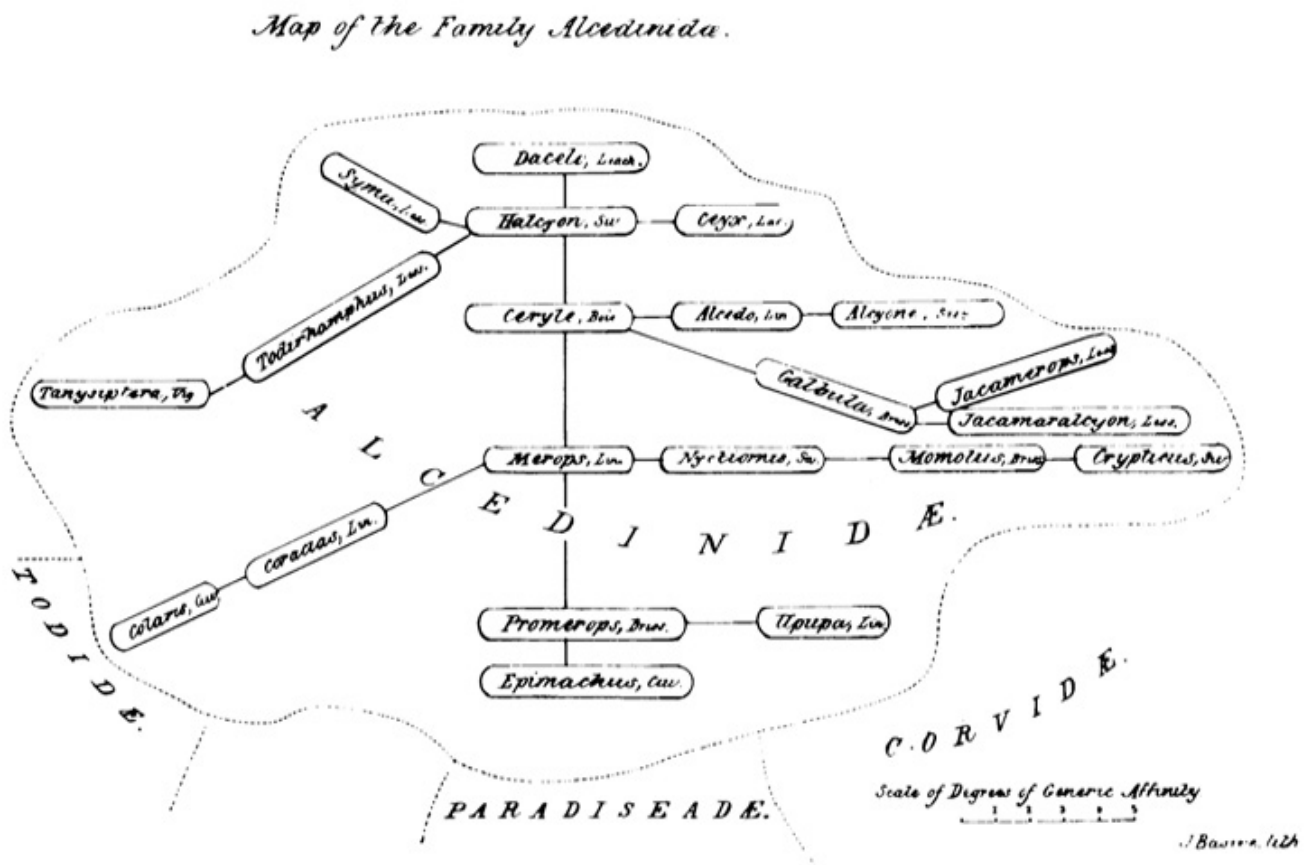
The other contribution had a wider nomenclatural perspective. The Strickland committee (Strickland et al., 1843:263) dealt with some practical issues, and provided some indirect recommendations. For example, in the comments for article 3 they indicated that "when a genus is subdivided into other genera, the original name should be retained for that portion of it which exhibits in the greatest degree its essential characters as first defined." Further, in the remarks for article 11 (p. 267) they indicated: "Two things are necessary before a zoological term can acquire any authority, viz. *definition* and *publication*. Definition properly implies a distinct exposition of essential characters, and in all cases we conceive this to be indispensable, although some authors maintain that a mere enumeration of the component species, or even of a single type, is sufficient to authenticate a genus." The recommendations of the Strickland Committee were not followed with enthusiasm. On the contrary, Agassiz (1871:23, footnote) regarded them 'by no means satisfactory' and that "the recent revision of these rules shows how impossible it is to lay down general instructions intended to be retrospective and prospective; to apply

them to times of which the scientific spirit was so totally different from our own".

Louis Agassiz (Fig. 2) undertook a titanic effort for his Contributions to the Natural History of the United States; the first volume included a thorough study about classification, which was published separately as well. He was already well-known by his monographs on fossil fishes and by preparing the *Nomenclator Zoologicus*. Agassiz emphasized that despite many discrepancies, and *contra* Lamarck (1809) all taxonomic groups were natural, and tried to provide means to define them; he defined genera (Agassiz, 1859:249) as "natural groups of a peculiar kind; and their special distinction

rests upon the ultimate details of their structure". A few lines above, he indicated that his definition has been taken from Latreille, whom he regarded as the most prolific author on the subject of genera. It must be indicated that Latreille's monographs were systematic arrangements of crustaceans and insects (Latreille, 1796, 1806; Dupuis, 1974), but the means he followed for defining his genera were not explained, beyond an indication that he was following Fabricius, his mentor (Latreille 1808). This was implicit in the standardized presentation of characters for each genus.

Charles Darwin (Fig. 3) has a widespread influence in many issues in Biology, and made a large taxonomic



**Figura 3.** Mapa de afinidades genéricas según Strickland (1841), Darwin [https://en.wikipedia.org/wiki/Charles\\_Darwin#/media/File:Charles\\_Darwin\\_seated\\_crop.jpg](https://en.wikipedia.org/wiki/Charles_Darwin#/media/File:Charles_Darwin_seated_crop.jpg), Wallace <https://www.newscientist.com/article/mg22029421-100-alfred-russel-wallace-a-very-rare-specimen/>

effort by revising the *Cirripedia*. In the *Origin* (Darwin, 1859, chapter 13) he referred to classification and other relevant concepts. He said that (p. 413-414) "propinquity of descent, - the only known cause of the similarity of organic beings, - is the bond, hidden as it is by various degrees of modification, which is partially revealed to us by our classifications." And a few pages expanded it twice; first (p. 420): "the natural system is founded on descent with modification; that the characters which naturalists consider as showing true affinity between any two or more species, are those which have been inherited from a common parent, and, in so far, all true classification is genealogical; that community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking." And second (p. 423): "the principle of inheritance would keep the forms together which were allied in the greatest number of points."

He later added (p. 415) that "almost all naturalists lay the greatest stress on resemblances in organs of high vital or physiological importance ... But their importance for classification, I believe, depends on their greater constancy throughout larger groups of species; and this constancy depend on such organs having generally been subjected to less change in the adaptation of the species to their conditions of life."

Regarding characters, Darwin emphasized that (p. 417) "The importance, for classification, of trifling characters, mainly depends on their being correlated with several other characters of more or less importance" and probably thinking about Aristotle's ideas that "a classification founded on any single character, however important that may be, has always failed; for no part of the organization is universally constant." He later commented on the work of other naturalists doing classifications, including Augustus St. Hilaire, that (p. 418) "If they find a character nearly uniform, and common to a great number of forms, and not common to others, they use it as one of high value; if common to some lesser number, they use it as of subordinate value." Further, Darwin added (p.426): "when several characters ... occur together throughout a large group of beings having different habits, we may feel almost sure, on the theory of descent, that these characters have been inherited from a common ancestor. And we know that such correlated or aggregated characters have especial value in classification."

Quite interestingly, he cited de Saint-Hilaire, and only cited him for the whole chapter, but failed to read his advertisement (de Saint-Hilaire, 1840): "Every time that I have published any special work, I have scrupulously cited the authors to whom I have borrowed anything."

Darwin further explains his perspective (p. 434): "We have seen that the members of the same class, independently of their habits of life, resemble each other in the general plan of their organization. This resemblance is often expressed by the term 'unity of type;' or by saying that the several parts and organs in the different species of the class are homologous." Di Gregorio (1982) made a compilation about zoological

classification in Victorian Britain, and his paper is relevant to those interested in these features and their development in the United Kingdom.

A couple of definitions by Alfred Russel Wallace (Fig. 3) deserve to be included here: A species "is a group of living organisms, separated from all other such groups by a set of distinctive characters, having relations to the environment not identical with those of any other group of organisms, and having the power of continuously reproducing its like. Genera are merely assemblages of a number of these species which have a closer resemblance to each other in certain important and often prominent characters than they have to any other species" (Wallace, 1895:441).

## XX CENTURY

In the dawn of the New Systematics, which tried to combine genetics and taxonomy, there were three meetings in the United States. They are presented separately because they were part of botanical or zoological conferences, and because their conclusions were slightly different. Further, unlike their XIX-century predecessors, modern taxonomists tended to be more specialized in their research efforts, and consequently reading or incorporating ideas or methods from different fields became a rather uncommon practice. However, it must be indicated that after 260 yr of taxonomic studies, no paradigm shift seems to have ever happened (Stuessy, 2009b), but a chronological presentation might help understand how we get where we are.

## BOTANY

There were two major scientific meetings organized jointly by the Botanical Society of America and the American Society of Plant Taxonomists in 1937 and in 1952; they resulted in two series of contributions. The first meeting produced five contributions, although an early critique about the instability of genera had been made by Hitchcock (1921:251), and species had been declared as non-existent (Bessey, 1908:218). Harley Bartlett (1940) provided the historical development of the genus concept, and showed it was an important component in many cultures (see Atran, 1987 for an impressive revision); he also indicated that for Linnaeus the genus was a natural entity, comprising species morphologically similar because of a "real genetic relationship" (Bartlett, 1940:362).

Edgar Anderson (1940) made a questionnaire for taxonomists trying to find out what were the major ideas around the genus concept. From 50 taxonomists, 26 indicated genus was the more natural unit (than species), and 31 indicated that genera originate in the same way as species (Anderson, 1940:366; Barraclough, 2010:1810). He also noticed that "there is a very strong correlation between monographic experience (as opposed to floristic one, *mih*) and a trend to emphasize that genera are more natural groups than species ..." (Anderson, 1940:368). It is noteworthy that

trying to help improve decision making, Ronald Fisher took some of Anderson's data and developed his method of discriminant functions, which relied upon statistics for quantitative characters and tell apart different populations; regretfully, the method was not followed by Anderson himself (Hagen, 2003:361).

Greenman (1940) provided a perspective from Morphology. It is no surprise that for him "our present system of classification is ... the result of the experience of many generations; and it rests primarily on comparative morphology" (Greenman, 1940:371). In reference to the effect of revisions he confirmed previous conclusions (Hitchcock, 1921:251) and indicated that "many genera, as now delimited in literature, have been greatly altered from the original interpretation... It not infrequently happens that generic names, which have been reduced to synonymy, upon a more intensive study have to be revived and given coordinate generic rank" (Greenman, 1940:372). He further suggested (p. 373) that for formulating our concept of a genus we should "take into consideration not only comparative morphology, but also geographical relationships." A formal method was recently proposed to address this type of analysis (Zapata & Jiménez, 2012).

Earl Sherff (1940) tried to provide some means for delimiting genera. First, he emphasized the need for planetary or monographic revisions and for a corresponding perspective (Sherff, 1940:376, 377), which was right, indeed, and continues to be a pressing need (Kocielek & Williams 2015). Second, however, he disliked splitting of genera "solely upon the presence or absence of one or more supposedly diagnostic characters" (p. 378), which is interesting. Third, he rejected the pressure to "turn to experimental taxonomy, especially in its ecological and genetical aspects" (Sherff, 1940:380). This anticipated a pressure over taxonomists to become 'more modern,' or more involved with other environmental scientists, which has been slightly modified nowadays, if any at all (Wheeler, 2008).

The last contribution dealt with changing generic concepts (Camp, 1940). Camp regarded the genus (p. 381) as "a unit expressive of close phyletic relationship." However (p. 382) "there is no equality in the standard delimitation; that in one group of plants, those characters which scarcely constitute specific differences, in another may be sufficient to separate the genera." This, as indicated above, has been already anticipated by Adanson (1763:cxxii). On the need to incorporate or generate other sources of information, Camp concluded that (p. 387) "... we as taxonomists must face the issue. Either we must take our place with those who are attacking the fundamental problems of biology, or we will degenerate into mere namers of specimens. We must either confine ourselves to the grinding out of a few lines of miserably inadequate Latin with *sp. nov.* and our names hooked onto it, or be biologists." And (p. 388): "are we, the taxonomists, then, to be stuck forever with concepts of the limits of genera as defined by Linnaeus, by Bentham, or even Asa Gray?"

Turrill (1942a-c) made an interesting historical account of botanical taxonomy and phylogeny in three major

contributions. In the first part, the historical development is presented and it is remarkable that French and German quotes were not translated; botanists should be very fluent in those languages, indeed. The second part dealt with taxonomic and phylogenetic concepts and criteria, and with the data used in classification and phylogeny. The third and last part dealt with the classification and phylogeny in major groups, an analysis of the logical against phylogenetic classifications, as they were defined in those times, and phylogenetic diagrams.

Rogers McVaugh (1945:15-17) made eight recommendations for recognizing genera and indicated that (page 15) "most of the suggested procedures are fairly obvious, but I am not aware of any previous attempt to evaluate and integrate them." The original wording was repeated elsewhere (Gillis, 1971:89; Grasshoff, 1975:71-72), and the recommendations can be synthesized as:

1. Characters. Prefer qualitative morphological characters ("nature of plant-parts, or the presence or absence of some distinctive attribute") rather than weaker characters ("changes in number, shape, position or attachment of parts"); weighting characters was assessed and recommended by McNeill (1972).
2. Homogeneity. The most important generic criterion is the homogeneity in many characters of its member species.
3. Standards and boundaries. Proposals must be framed by the "diagnostic features of the more inclusive genera" and "any segregate genus should be sharply delimited."
4. Stability. The "... position of any genus increases rapidly in proportion to the number of differentiating characters..." and "... if it comprises two or more species, ... if the group have (sic) a distinctive geographical range..."

The second botanical meeting indicated above produced six contributions and included an invited essay (Lawrence *et al.*, 1953). Just (1953:103) proposed large scale generic diagnosis, and international cooperation. He also indicated that 'the genus is admittedly the most workable and comprehensive taxonomic unit' and that 'most genera represent well defined natural units.' He then repeated the then new definition by Buxbaum (Just, 1953:105): 'the genus is the sum total of species belonging to a phylogenetic unit recognized as such by the unity of its morphological type (generic types).'

Bailey (1953) and Eames (1953) emphasized the study of anatomy for revising families, with the latter focusing in flowers. Rollins (1953) proposed cytogenetic studies and noted that during the previous symposium, a negative perspective had been presented. Cave (1953) incorporated some approaches of cytology and embryology for delimiting genera.

Lawrence (1953) proposed some means to attain integrative definitions of genera, especially in difficult

families, for incorporating anatomical, embryological, or other type of data. His recommendations included promoting specific areas of research, to collaborate with specialists in those fields, to publicize the fulfilling of these missing details, and to gather materials to be sent to specialists for approaching these research needs.

Mason (1953) revised the relevance of plant geography to plant taxonomy. He indicated that (p. 155): "the greatest value of plant geography to the taxonomist is in the utility of its principles as a set of limitations to theory and as a foundation for the logic of his interpretations". He then moved to criticize the studies on areography by recalling his previous conclusions that "the most significant aspect of the area of any interbreeding population is the set of environmental conditions that prevail and to which members of the population are preadapted" and for discontinuous distributions, he added "we must think of distributional problems in terms of the dynamics of divergence".

De Hoog (1981:780) stated that "the most accepted axiom of taxonomy is that order exists and is expressed in character correlation. The main criterion of goodness of a given classification, predictivity, is based on this axiom." Some other issues related to defining genera, species and varieties in diatoms (Round, 1997), or plants in general (Malik 2017) deserve a further analysis for interested parties.

## ZOOLOGY

The zoological perspective came out a few decades later of the first Botanical meeting indicated in the preceding paragraphs. The New York Academy of Sciences organized a special issue dealing with the definition of genera, species and subspecies in vertebrates (Bogert, 1943). For genera, Bogert (1943:108) indicated that "criteria for genera cannot be defined on any grounds ..." Let's start with some of the contributions for this issue, and then proceed as the idea has been modified as taxonomic methods were progressing.

Dunn (1943:123) dealt with amphibians and reptiles. He indicated that "genera are matters of opinion, personal arrangements of species," and that for distinguishing them the characters "are all of the same status. There is no distinction between individual, varietal, subspecific, specific and generic characters." However, in the following pages he modified his perspective (Dunn, 1943:129): "The arrangement of ... (species) into higher categories is done on a basis of morphological similarity. The original purpose was to afford a convenient classificatory basis as an aid in identification and in reference. Therefore, the criteria for genera are convenience and relationship." He later added (Dunn, 1943:130) that because ecological divergence is usually correlated with morphological change, the genus is based upon morphology and ecology. This is especially important because, for example, there is a positive correlation between latitudinal range of bivalve genera and its species content, both globally and within regions (Krug *et al.*, 2008).

Next came Carl Hubbs, an ichthyologist with an impressive experience on freshwater fishes (after the study of over one million specimens), and who mainly focused on subspecies, varieties and introgressions. Hubbs (1943:110) indicated that "systematic characters must have a genetic basis", that for ranking organisms as subspecies or genera, "we must be arbitrary", and that "it is bad science to deny that decisions are arbitrary". His final statement was that there are "no objective criteria for genera" (p. 121).

Ernst Mayr discussed the criteria for birds. He defined the genus (Mayr, 1943:138; Mayr & Ashlock, 1991:135) in opposition to species, which emphasize distinctness, as being collective and emphasize similarity or relationship. However, he insisted: "nobody has ever found an objective criterion for the genus" and that he preferred one admitting its subjective nature. He even proposed a definition (p. 139): "A genus is a systematic unit including one species or a group of species, presumably of common phylogenetic origin, which is separated from other similar units by a decided gap." The size of this gap was expected to "be in inverse relation to the size of the unit", which was proposed to avoid recognizing many monotypic genera (see below).

Mayr also pointed out some important facts for genera: 1) species are arranged in groups separated by small or large gaps; and 2) this is a natural phenomenon. However, there are no taxonomic characters "that prove generic distinctness" (p. 139). There was a similar perspective among mammals (Hall, 1943), and the definition for genera was later modified by Mayr *et al.* (1953:50) into "the essential property of genera is morphological distinctness (usually correlated with the occupation of distinctly different ecological niches)."

The most cited contribution in the issue was by George G. Simpson. He was a paleontologist, working especially on mammals, and made several important contributions to taxonomy (Olson, 1991). For understanding and defining genera, Simpson (1943:154) proposed: "if the subgroups do not intergrade in one well-marked character, or preferably in several characters, it is proper to infer that the subgroups are species and the group a genus." Further, by analyzing how to proceed, he indicated (Simpson, 1943:155) "every working taxonomist knows that some morphological differences do tend to be diagnostic of certain levels of classification, but the problem of determining this correspondence is essentially empirical and the values are properly assigned only *a posteriori*. Once so determined, there may be a degree of probability, not certainty that similar values can be assigned *a priori* in studying allied forms." A lengthy explanation was provided elsewhere (Simpson 1945), but as indicated by Vasilyeva & Stephenson (2012:28), this *a posteriori* determination has been already indicated by Linneaus himself (Linneaus, 1751:100, Stat. 159).

Simpson was especially influential during 30 yr because of the two editions (1939, 1960) of his *Quantitative Zoology* (Hagen, 2003:356); the second edition was



completely revised by Richard Lewontin, who promoted that uniting statistics and biology “was a common commitment to hypothesis-testing and probabilistic thinking” and he included a chapter on analysis of variance (Hagen, 2003:365).

These contributions in Botany or Zoology overlooked an important paper by Vavilov (1922), now famous because of his ideas about the center of origin of cultivated plants; he lost against Russian genetist Lysenko and died of starvation in prison. However, his publication was ignored probably because it was based upon variations or polymorphism in cultivated plants, despite its catchy title as “*The law of homologous series in variation.*” The paper runs through 45 printed pages providing plenty of details and analysis of several issues that helped him reach relevant conclusions, and were inadvertently incorporated as a means to understand morphological patterns and their regularities. Thus, he concluded (Vavilov, 1922:75): 1) genera “more or less nearly related to each other are characterized by similar series of variation with such a regularity that, knowing a succession of varieties in one genus ..., one can forecast the existence of similar forms and even similar ... differences in other genera.” 2) “whole botanical families in general are characterized by a definite cycle (series) of variability which goes similarly through all genera of the family”, and trying to explain the differences he added (Vavilov, 1922:76): 3) “genera consequently differ ... by their specific complexes of morphological and physiological nature. These differences we shall call radicals. There might be radicals for ... genera, and whole families too.” He also made some comments extending these ideas to animals (Ivanov, 1922:84): “Exterior characters of many animals show an evident subordination to the law of homologous variation ... The systematical division of many genera ..., shows in some cases a clear series of homologous variation.”

It is noteworthy that a precedent was long established among French zoologists and was called parallel variation (Portères, 1950), which was originally proposed, albeit briefly, by Isidore Saint-Hilaire (1832:380-381, footnotes): “The species in a genus, the genera in a family, the families in an order, and even the orders in a class ... form almost constantly ... parallel series with those preceding and those following ...”

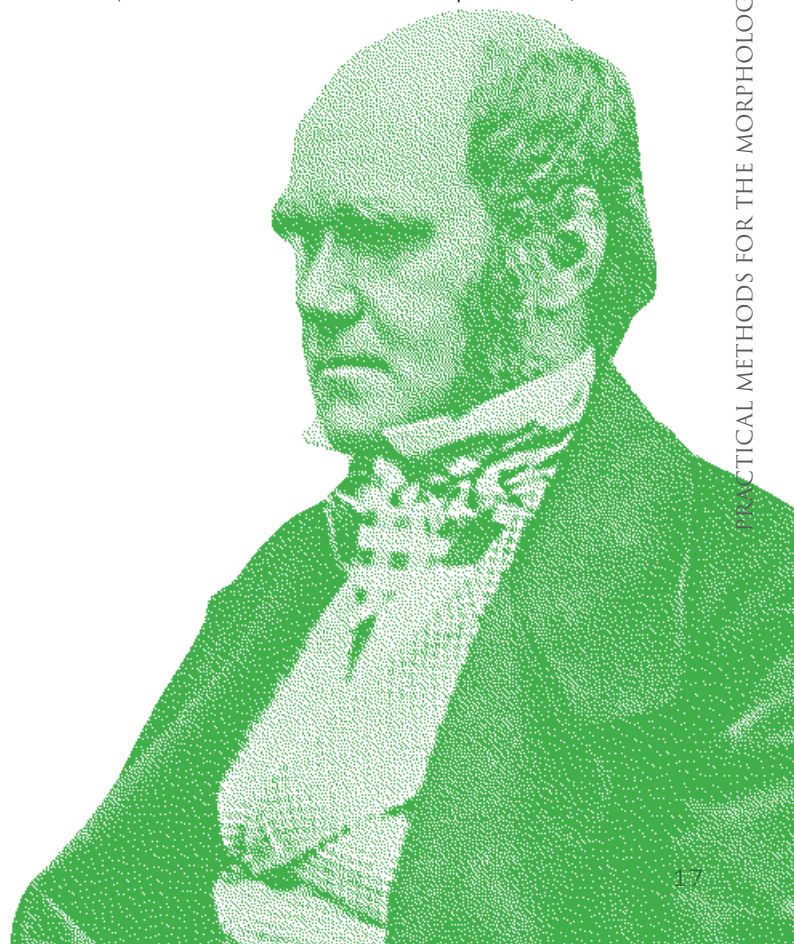
Folta (2015) assessed molecular-genetic extensions of these ideas, and found partial support; for those traits controlled by single genes, it works fine, whereas in multigenetic traits, it is less precise. Further, Vasilyeva (1999) and Vasilyeva & Stephenson (2010) have been enthusiastically promoting a more widespread use of Vavilov principles in the taxonomy of fungi. In particular, their recommendation for a critical evaluation of character hierarchy, and then by generating a table for a combinational analysis of the main diagnostic features, filling the cells with matching taxa, helps finding out which could be synonyms or deserving independent generic status (Vasilyeva & Stephenson, 2010:49, Fig. 2; Salazar-Vallejo, 2020).

## SPECIES PER GENUS

One means to explore if genera are natural units is to analyze how species are distributed among genera, and if there is a common pattern. It has been shown that the number of species per genus relationships in plants or animals show a striking similarity that can be explained by power laws or as fractals (Bock & Farrand, 1980; Burlando, 1990, 1993; Minelli et al., 1991; Newman, 2005; Krug et al., 2008; Strand & Panova 2015; Sigwart et al., 2018).

Genera having one or a few species are more abundant than those having many species; this pattern is confirmed from classifications made by different taxonomists, working on different character sets, and on different groups of organisms. Williams (1951:171) concluded that “there must be some corresponding order in the natural relations of species and genera.” Another interpretation is that this numerical pattern may also reflect the development of the taxonomic knowledge for a certain group; since taxonomists look for patterns and for their anomalies, and once the latter are detected, they would be named and frequently set into distinct, separate genera.

Other taxonomists could have reached similar conclusions and introduced different names for other monotypic genera. It is after revisionary works that this type of problem is detected and hopefully solved. Nevertheless, some genera could remain monotypic just because of their unique combination of characters (Strand & Panova, 2015); on the other hand, taxon age and ecological diversification can explain species richness (Stadler et al., 2014) and species per genus distributions have a real potential to reveal diversification dynamics (Foote, 2012:135; see Stevens, 1997 for an alternative explanation).



These species:genus numerical proportions also fit a logarithmic series (Williams, 1951:172). However, because more than a single series could be used, no classification is necessarily better, but all may be correct (Williams, 1951:175), and “the relative relationships that we call species, genera, etc., are real - but the point at which we draw the line is a question of personal opinion.” Clayton (1972) supported the same perspective.

Without any attempt to deal with the long debate about what a species is, let's refer to Arthur Cronquist (1978) interesting critique of the biological species concept, and his operational approach, later known as the morphological species concept: “the smallest groups that are consistently and persistently distinct, and distinguishable by ordinary means.” It is interesting that Seifert (2014) reached a similar conclusion for his pragmatic species concept: “a species is a cluster of organisms which passed a threshold of evolutionary divergence. Divergence is determined by one or several operational criteria described with adequate numerics. A single conclusive operational criterion is sufficient. Conflicts between operational criteria require an evolutionary explanation. Thresholds for each operational criterion are fixed by consensus among the experts of a discipline under the principle of avoiding over-splitting.”

## ZOOLOGICAL GENERA

After the proposal by Willi Hennig (1966), all taxa should be monophyletic in a phylogenetic classification. This was a proposal for refinement of taxonomic practice to deal with the problem of grouping similar species, or species groups, that have also improved our understanding of evolutionary relationships among organisms (de Queiroz & Gauthier, 1992). However, because there are many different options to group similar taxa, the Linnean hierarchy was regarded as inadequate and there were proposals for abandoning it, whereas some others have pointed out some means to improve the Linnean hierarchies and to retain them. Other perspectives are the recognition of holophyletic instead of monophyletic groups, and that paraphyletic units are common and widespread, together with several different options for speciation (Hörandl & Stuessy, 2010). The essential difference is between process and pattern and a refinement of their formulation, or at least a better understanding, should be mandatory (Envall, 2008).

A.J. Cain was uncomfortable with the Linnean system and criticized it from his own perspective about Aristotle, although later in life he modified his approach (Winsor, 2001). Cain (1956:107) indicated “most of our genera are not natural units but merely represent a stage of classification above that of the species, in the sense that many are merely easily keyed-out groups and thus artificial ...” He then added (Cain, 1956:108) “...the genus cannot now be regarded as a naturally discrete group either in relation to its ancestors and descendants, or at any one time. It is not necessarily definable by one single peculiar attribute, nor are its constituents monotypic, equivalent, essentially merely subdivisions of it, or themselves wholly discrete. It

is monophyletic, but purely positional in rank, and a collection of phyletic lines, not an entity subdivisible into species.”

He made some other criticisms from a logical perspective (Cain, 1958). For example, he indicated that for defining genera, Linnaeus (Cain, 1958:148) stated: “The *essential character* of a genus is that which gives some characteristic peculiar to it, if there is one such, which will instantly serve to distinguish it from all others ...the *factitious character* is one that distinguishes a genus from all others in an artificial order and is used only as a succedaneum until the natural classification can be discerned.” From a practical perspective, he added (Cain, 1958:150): “... the overworked taxonomist, required to get out such a classification, will inevitably use the most striking characters as basis for his “definitions” because *they will be the most easily described in words*, and they may then assume a wholly disproportionate importance to his classification.” Returning to definition of genera by Linnaeus, Cain indicated that (Cain, 1958:158): “... each genus differs in (at least) one particular attribute from its nearest relatives (in accordance with Logical Division) and must be the smallest group of species.”

Robert Inger made an extensive study of Philippine amphibians and then tackled the problem of defining genera (Inger, 1958). He indicated that genera have been regarded as a difficult taxonomic category, probably because the genus is a synthetic group, whereas the species is an analytic one, and that taxonomists have delimited genera on morphological grounds, disregarding the function for the observed structures (Inger, 1958:371). The alternative method must take into account the functionality and adaptive value of characters, already indicated by Strickland (1841:184), in terms of genetics, biomechanics, and natural selection, and this implies that characters have different relevance for adaptation, and because of this difference, they should not be treated as equal to each other (Inger, 1958:373 ff). He concluded (p. 383) that there were three advantages by defining genera upon complex adaptive features: 1) such that each genus represents “the same kind of entity: a distinct mode of life and a distinct evolutionary shift”, 2) they would allow “predictions of habits and ecology that test taxonomic conclusions”, and 3) “species interrelationship is maximized.”

Probably inspired by a growing trend in quantitative biology led by, among others Hutchinson (1957), Legendre & Vaillancourt (1969) proposed a mathematical model for defining genera and species. Their definition for genus was (page 247): “a category including only species that are naturally related by monophyletism (genetic concept); this category may also be arbitrarily delimited so as to correspond to the intuitive idea that one has of an evolutionary peak that is distinct from any other closely related peak (evolutionary concept).” They then introduced a mathematical model emphasizing distance methods but without an empirical test of it. Despite other contributions on the same argument (Legendre, 1971, 1972), the proposal has not been followed at all. In fact, it has been shown that taxonomic decisions can rely upon univariate or multivariate analysis (Ohler & Dubois, 1999), such

that further refinements are not really better than simpler methods.

Clayton (1983:150) tried to clarify the use of the genus concept. First, he indicated that the “morphological evidence for the existence of species clusters is sufficiently compelling to ensure the(ir) universal acceptance” and that the “morphological relationships are judged by estimating the degree of overall similarity between species, similarity being expressed in terms of shared character states.” He further added that “despite our failure to find an objective criterion ... species clusters of varying distinctness exist in nature.” Clayton’s (1983:151-152) operational rules for defining genera were:

1. Characters are ranked, albeit subjectively, to recognize species clusters;
2. These species clusters must be relatively distant to each other, but there is no way to define the distance;
3. Genera must be marginally well-cut, but there are always some intermediate forms;
4. Size of cluster depends on convenience; and
5. Species tend to be densely packed and analogy is important to define how densely species will be grouped.

Stevens (1985:460) recommended that “when groups are being compared, the comparison should be between characters of the basal lineage of the groups, not between all characters occurring somewhere in them.”

Lemen & Freeman (1984:1219) were “fascinated by the apparent tendency of members of a genus to have the same shape (body pattern, *mishi*) in contrast to the great differences in shape among genera at the family level.” They also noted that “the high morphological similarity of congeneric species would reflect the ecological pressures of adaptive zones, *sensu* Simpson (1944; Dumont *et al.*, 2012), to confine morphological divergence” (Lemen & Freeman, 1984:1221). Trying to explain this, they used the information about size and shape of three families of bats and subjected them to three different evolutionary models. This is relevant because body size has an extremely high adaptive importance, by indicating the operation of environmental conditions (Maurer *et al.*, 1992:951; Barraclough *et al.*, 1998:752). These models were defined as uni-modal, size-coupled/size-decoupled, and saltational. In the first, changes in morphology through time have a normal distribution; the second is a complex combination between some size-dependent changes, where all characters have a similar direction of change, and size-decoupled changes, where characters become decoupled and change independently. The saltational model resembles the size-coupled change, but differs by having a larger magnitude of change. Lemen & Freeman (1984:1234) concluded that genera are size variable and shape conservative and that the decoupled/adaptive zone model explains these groups. Further, they think that “evolution proceeds as a two-step process: one, diversification in size within one shape group, and two, decoupling of correlated

characters to form new shape groups that may in turn diversify in size.” They listed some relevant properties (Lemen & Freeman, 1984:1236):

1. Decoupled or adaptive zone groups (genera) will differ in size along an allometric curve;
2. Genera will be shape conservative but not always monophyletic;
3. Genera may overlap, especially if divergence jumps are small; and
4. Rates of coupled and decoupled events determine both number of species per genus, and the shape diversity in each family.

Alain Dubois (1982, 1988) extended the biological species concept to genera, defined genera as evolutionary units, and indicated that the defining criterion for genera was the interbreeding of its species. This sounds interesting but likewise the biological species concept, it applies only to those organisms whose reproduction and descendants can be detected and evaluated. This is hardly usable among marine invertebrates, where colonial corals are probably among the best studied species, but most others are barely known after their original description, or those available as preserved museum specimens.

Armand Maggenti (1989) commented upon genera and families as natural groups. For genera, he followed Mayr’s definition emphasizing gaps between groups of species and that (p. 4): “a genus will have common features that facilitate recognition” and that: “as a phylogenetic unit, the genus differs from similar and related assemblages by reflecting an ecological unit that is adapted to a particular mode of life.”

Warren Allmon (1992) listed three working definitions for genera: 1) phylogenetic, 2) phenetic, and 3) hybridization. The latter has been proposed by Dubois (1982) and, as indicated above, cannot apply to fossils or preserved organisms. The phylogenetic definition regard genera as monophyletic clades which can be separated by at least one distinct, derived character or synapomorphy (Fransen 2002); this approach has been shown to be relevant in many retrospective studies of generic classifications (Kawano 2000). The phenetic definition regards genera as clusters in morphological space, separated from other clusters by many differences as already indicated by Mayr. Allmon (1992:151) added that “the phenetic concept of genera expresses the common definition of many taxonomists and field naturalists (...): different genera look different, and are usually readily distinguishable by relatively unsophisticated hand examination.”

For lucanid beetles, on the other hand, Kawano (2000) concluded that genera are quantitatively describable biological entities regarding mandible allometry and dimorphism. This evolutionary trend involving allometry of ornaments or weapons is also present in other animal groups (Kodric-Brown *et al.*, 2006). Vinarski (2013:45) recently compiled the available

information and concluded that a synthetic concept for genera should include morphological similarity, phylogenetic affinities, and ecological occupation of an adaptive zone. A more traditional study involved the assessment of morphological features for inferring phylogenies (Clarke, 2011), and the main conclusion is that morphologic characters are relevant, especially because for most species molecular data would be very difficult or impossible to obtain. Some of these morphological characters might become key innovations causing faster diversification rates (Barracough, 2010; Garbino, 2015).

Maruvka et al. (2013: abstract, box) have developed a SEO (speciation-extinction-origination) model which "supports the consistency of generic boundaries based on morphological differences between species" and that "although taxonomic groupings are manmade, they nonetheless reflect natural evolutionary processes." On this same ground, Eronen et al. (2010) concluded that morphological "traits are the means by which organisms interact with their environment." More recently, Ezard et al. (2016:3) would add that genera are: "in one sense, a crude index of morphological disparity through time."

## POLYCHAETE GENERA

In the following abridged historical account for polychaete genera, the contributions of Grube and three French taxonomists must be analyzed. Lamarck, Savigny and de Quatrefages made several contributions in invertebrate zoology and only Savigny attained widespread recognition during his life, whereas the two others faced indifference or open rejection because of their ideas. Unlike the French trio which dealt with several taxonomic groups, Grube concentrated on annelids and tried to cover all families (Roemer, 1880; Zaddach, 1880).

After Linnaeus (1758), Lamarck (1818) and later Savigny (1822) proposed several groups of annelids, including genera, based upon both comparative morphology and standardized terminology for body appendages. De Blainville (1828:422) indicated how to proceed: "The proposal of genera is supported by considering different organs in each order and family; but it is in general by the particular arrangement of cephalic appendages, pharynx armature, parapodial appendages and of those at the end of body."

It might seem enigmatic how Lamarck moved from being a botanist to become the founder of invertebrate zoology. His achievements in evolutionary theory are also very important. On this ground, he was also capable to refine his ideas and change his mind about species and major groups' relationships (Gould, 2000). Because Lamarck made some contributions in hydrology and meteorology, he had a cosmic approach (Stafleu, 1971) and his life achievements are really impressive. For example, he was a bank employee while preparing the *Flore Française* (publ. 1778), then botanist in the *Jardin des Plantes* for 15 years, and from 1793 he became a professor of zoology, when he was 49, in the *Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*.

The three volumes of the *Flora of France* were written in French, as indicated above, and all species were arranged in dichotomous or almost always dichotomous keys, which made it a very successful contribution and strengthen a tradition in taxonomic works. It must be emphasized that keys usually follow the Aristotelian principle of the 'Excluded Middle' such that only extreme conditions are used (Stearn, 1959:16), and that the characters included, since Linnaeus, are either essential or synoptic. Stearn (1959:18) stated that "an essential character (*nomen specificum essentielle*) is a single character enabling the species to be recognized by it alone", whereas "a synoptic character (*nomen specificum legitimum*) mentions several features which are diagnostic when associated but not so when taken singly." There were some earlier dichotomous keys published about 100 yr before (Griffing, 2011; Voss, 1952), but they did not have the same impact and widespread use as those made by Lamarck.

The transformation of Lamarck into a zoologist was through the study of mollusks. He had been an avid collector and made two contributions about mollusks for the *Encyclopédie Méthodique*, and another one about the classification of shells in 1798 and 1799, respectively. His series of publications on other invertebrates started in 1801, when he introduced the theory of biological transformism. Stafleu (1971:401) thought that Lamarck arrived to this level of synthesis because he had a good understanding about geology and how relevant was the changing earth surface, and by understanding that by extension, these changes might also be present in living organisms.

After Stafleu (1971:410) the development of Lamarck's contributions to taxonomy were also presented in the *Encyclopédie*; for species, he wrote: "In Botany as in Zoology, the species is necessarily made by the assemblage of similar organisms, which are perpetuated by reproduction" (Lamarck, 1786a:395). This stems from earlier ideas by Buffon (1753, 4:384-385), and even farther back to Cesalpino who made a similar proposal in 1583 (Atran, 1987:202); these ideas would fit into what is now known as Mayr's biological species criterion. However, as indicated above, Lamarck regarded genera as "perfectly artificial, generated by the human mind". It must be indicated that Henri Milne-Edwards, for the second edition of Lamarck's invertebrates *opus magna*, continued using Latin diagnoses for each genus and introduced tabular or key formats for major groups, but not for all genera, as he had done, albeit quite roughly, for the crustaceans section in the same volume (Milne-Edwards, 1838).

Unlike Lamarck, who was rejected for his ideas on evolution, Savigny was widely acknowledged as a very good naturalist during his life. He participated in the French Expedition to Egypt and worked on several invertebrate and vertebrate groups; for example, he made a careful study of insect mouth parts and showed their homologies, what was later known as the Savigny Theory (Kellog, 1902; des Cilleuls & Girard, 1968:31). Regretfully, a serious disease made him abandon his research activities quite early, but he was recognized by the high quality of his contributions.

By the way, there are some problems trying to define the publication date of the corresponding part of annelids. It was apparently finished and available in 1809 (Ehlers, 1864:12; des Cilleuls & Girard, 1968:30), and was certainly circulating in 1812 (de Blainville, 1828:622; Grube, 1851:158), but it was presented to the Académie des Sciences on either 19 June (de Blainville, 1828:380), or 14 July, 1817 (Pallary, 1931:716). However, Sherborn (1897:287) by following a review dated 1827, probably based upon the second edition (available in Gallica, digital library from France, and dated 1826), concluded that 1822 should be the publication date. This was later confirmed and ruled out (Tollit, 1986, ICZN 1987); therefore, the annelid part should be cited as Savigny (1822).

Savigny (1822:3-4) indicated that annelids should be characterized after a standardization of the terminology for body appendages, especially cephalic, pharyngeal and parapodial features, such that their modifications can be better understood. Consequently, he defined his orders, families, genera and species by the combination of external features, such as the presence of palps, antennae, and eyes, together with parapodial features (cirri, branchiae, chaetae and aciculae), internal modifications in the pharynx and even the presence of enteric diverticula. However, Savigny did not use dichotomous or polytomous keys but rather listed his groups into a tabular fashion. For the species, he combined his material from the Egypt expedition with other specimens deposited in the Paris museum, or previously published by others from different localities. Polychaetae chaetae have many different patterns; they are useful for sensing the environment, moving and anchoring to the sediment or tube where the animals live, and traditionally have been used for taxonomic purposes (Merz & Woodin, 2006).

Two papers by Grube are especially significant because he proposed a new arrangement for annelids, listed all available family names, proposed some new ones, listed all known genera and species, and introduced keys as synoptic tables; first for families (Grube, 1850, foldout on page 281), and later for genera and species (Grube, 1851). This second part was really innovative and useful, but because it did not appear in an academic journal, its widespread use was likely limited. Further, probably derived from the size of the task, by defining genera Grube had an irregular perspective and some of his genera or species were apparently not separated after standard approaches or delineations, but rather after his own experience.

Enter Armand de Quatrefages (Fig. 4). Because he had made doctoral studies on mathematics, medicine and natural sciences, he divided his efforts into the study of annelids and anthropology (Hamy, 1892). His main interests on zoology are indicated by the fact that he published 84 papers in 12 years (1840-1852), a high number even for XXI-century authors, which included results of field trips and observations of living specimens in the lab (Hamy 1892:10).

However, his monograph *Histoire Naturelle des Années Marins et d'Eau Douce* (de Quatrefages, 1866) was the

most relevant work for this topic. Trying to find a natural order for annelids, he followed de Jussieu comparative approach regarding characters (de Quatrefages, 1866; l:169): "the most essential character must be the one present among the largest number of species and groups." This corroborates that trying to find a natural order, de Jussieu gave different weight to characters (Stevens, 1994:34-35).

Among other things, de Quatrefages provided synoptic tables for orders, suborders, and families, and then for genera in each family. For this, he went further into a stricter, standardized approach and, as a result, the number of genera was markedly increased. In the table below it can be seen that de Quatrefages almost tripled the number of known genera in about five years, reaching almost 250 (50 genera/year), whereas it took about 90 yr to increase it seven times to 1513 (Fauchald, 1977; 13 genera/year). By the way, Kinberg proposed 54 genera in a series of small papers based upon the specimens collected during the expedition of the Swedish Frigate Ship Eugenie (Kinberg, 1857-1910).

Kristian Fauchald's Pink Book (Fauchald, 1977) is the last thorough compilation of most polychaete taxa and besides preparing dichotomous keys, he provided standardized diagnoses for each order, family and genus. During 40 yr (1961-2002), Fauchald made 72 publications including proposals of three families, 34 genera and described 256 new species (Ward, 2005).

Year	Author	Genera
1758, 1767	Linnaeus	5
1822	Savigny	26
1838	Milne-Edwards	49
1851	Grube	86
1857-1867	Kinberg	54
1861	Schmarda	97
1866	de Quatrefages	245
1977	Fauchald	1513

Fauchald started his academic career in polychaete taxonomy with a paper on Norwegian nephtyids (Fauchald, 1963), and five years later and within the same family, he proposed his first genus: *Inermonephtys*. After following a standard protocol by making an analysis of several diagnostic features for nephtyids and, by defining his new genus, he concluded that (Fauchald, 1968:9): "It must be emphasized that no single character can be used to distinguish any genus. A set of three or four characters is necessary and sufficient to describe all known genera." He also included a key and a table to compare diagnostic features for all nephtyid genera; however, he apparently confused diagnosis with description since in his key most genera are diagnosed by single features. Thus, *Micronephtys* is the only genus lacking interramal cirri, *Nephtys* is the only genus with recurved interramal cirri, and *Inermonephtys* is the only genus with smooth pharynx (and with one pair of antennae).

It might be interesting to indicate that Olga Hartman, Fauchald's Ph.D. advisor, proposed her first genus in the scale-worm family Polynoidae: *Halosydnella* (Hartman 1938), and separated it from *Halosydna* Kinberg with some features as body shape and size, and pattern of elytra (scales) arrangement along the body. It seems, however, that the most similar genus to *Halosydnella* is *Acholoe* Claparède (Fauchald, 1977:59) and they differ by the type of neurochaetal tips: *Halosydnella* has uni- and bidentate neurochaetae, but *Acholoe* has only unidentate neurochaetae.

A contribution by Ralph Chamberlin (Fig. 4) deserves some comments regarding the importance of keys to understand the segregation of morphological patterns, or to find out parallelisms at different hierarchical levels (Vasilyeva, 1999:164). Chamberlin made a few papers on polychaetes because he devoted most of his time to spiders, centipeds and millipeds; his larger contribution (Chamberlin, 1919) dealt with materials collected during three cruises of the *Albatross* in the Pacific Ocean. He presented a key to families, and then 42 keys to genera in the same number of families, driving to 587 genera, and 54 were newly described. It must be emphasized that he did not study specimens for these keyed-out genera, but followed previous publications, such that his keys became one of the major contributions in the volume.



**Figura 4.** Personajes y fuentes. De Quatrefages <https://wellcomecollection.org/works/eju7c5yf>, Chamberlin <https://en.wikiquote.org/wiki/File:Ralph-V.-Chamberlin.jpg>.

The frequent use of Fauchald's taxonomic keys to families or genera builds up a mental perspective that incorporates family and generic body-patterns. In his keys, characters are arranged in a hierarchical succession, such that their relative relevance is evident, and this hierarchical succession is different for each polychaete family. Further, for some families, having 10 or more genera, these sequences provide an excellent perspective about inter-generic differences and about patterns of generic characters. This explains why, whenever a specimen is observed, a well-trained mind notices if this represents a different or unique morphological pattern; after repeatedly running the keys and observing different worms, one acquires a valuable perspective about body patterns. Then, because "the characters used in keys should be the most clear-cut and distinctive diagnostic characters" (Winston, 1999:370), and because they are presented as "alternative, generally mutually exclusive features" (Tyrl,

2010:79), they provide a perspective for body patterns, understood as different combinations of characters. This approach can be set into an analogical context, and then the relative degree of difference observed in a particular specimen can lead us to conclude this particular body pattern should belong to a distinct, probably new genus (Wheeler, 2008:4). Nevertheless, there are taxonomic problems in most polychaete families; usually an imperfect or heterogenous means for making standard comparisons, or some problems to assess homologous structures have resulted in unstable delimitations for many genera (Salazar-Vallejo & Hutchings, 2012).

As indicated above, geographical distribution is very important in recognizing different taxa. Species with restricted geographical distribution have been known for a long time, especially after the results of some major scientific or exploratory expeditions. The first formulation was by Buffon (1761, 9:101). By referring to the mammals of the New World, in comparison to those living in the Old World, he stated: "further, we see that among all animals living or passing by the Northern lands, which could be common to the two worlds ... cannot be found in both places at the same time." This was generalized as "environmentally similar regions but isolated from each other, have different assemblages of mammals and birds", or even further as "different areas have different species." For Nelson (1978:274-275), this is the first biogeographical law. On the basis of these restricted distributions de Candolle (1820) formulated botanical regions, which was later employed for defining ornithological (Sclater 1858), or vertebrate regions (Wallace, 1876; Proches & Ramdhani, 2012; Holt *et al.*, 2013; Kreft & Jetz, 2013).

De Quatrefages published two notes on the geographical distribution of marine annelids, which were later incorporated into his monograph. In the first note (de Quatrefages, 1864) he announced the forthcoming monograph and added that he had studied over 700 preserved lots from the Paris museum, but made the plates based upon living specimens (with the exception of one *Aphrodita* and one *Hermione*). He listed 10 main ideas and two of them deserve comments: 1) annelids live in all the seas and they are cosmopolitan if regarded as orders and even genera, and 2) annelid species have a restricted distribution. He explained (page 173): "The number of common species in two continents, in two hemispheres, to the eastern and western seas in the same continent, etc., if it is not absolutely nil, it will always be excessively reduced ... I have not found a single common species in our (Atlantic) ocean and Mediterranean coasts." The larger paper (de Quatrefages, 1865) was mostly an extended series of explanations about his zoogeographic conclusions.

Regretfully, de Quatrefages ideas on species distributions were rejected by some influential taxonomists, and the ideas of four of them are relevant to clarify this perspective. It must be emphasized that all of these specialists made large reports resulting from faunistic surveys, or from maritime explorations. Pierre Fauvel (1897) regarded one specimen from New Caledonie,

despite some morphological differences, as identical to a species described from Equatorial Western Africa (*Eupolyodontes cornishi* Buchanan, 1894), and in a later publication (Fauvel, 1925) he concluded that cosmopolitanism was very common among polychaete species. His remarks were: 1) "Many exotic species have been described as special to this or that region, but often, if we carefully compare with the species in our coasts, trying to find specimens of similar sizes, we soon conclude that there are only insignificant differences, such as those that can be noticed among specimens from the same locality" (Fauvel, 1925:313), and 2) "Species from the Indian Ocean also live over the western African coast and along both coasts of Tropical America, in the Atlantic and in the Pacific" (Fauvel, 1925:314).

Hermann Augener (1913) in his study of Southwestern Australian polychaetes, indicated that there were many species identical to those found in the Mediterranean Sea, or in other northern localities. Charles Monro made several publications on tropical polychaetes and dealing with those living in Pacific Panama, he concluded (Monro, 1928:75): "The fauna of the Panama coast is tropical, and the forms here studied confirm Prof. P. Fauvel's contention that among the Polychaeta the tropical fauna includes many species common to the Atlantic, the Pacific and the Indian Ocean." The last influential expert was Olga Hartman. She combined her early efforts trying to clarify some nomenclatural issues, revising type material in museums, and studying the Eastern Pacific fauna in general, and especially the Californian species. In an evaluation of endemism (Hartman, 1955:43) she made a very important but little known conclusion: "The list of endemic species is far more considerable and comprises, for California alone, more than 500 species. Fewer than two per cent of the total number are cosmopolitan." In her Atlases for Californian polychaetes (Hartman, 1968, 1969) she changed her mind by regarding 34% of the fauna as made up by cosmopolitan species. However, after several revisions made over different polychaete families or genera, the general conclusion is that cosmopolitan species are very rare. However, there are exceptions including those species living associated with some cultivated marine molluscs, like the giant Japanese oyster that has been the subject of intensive mariculture in many different countries, driven by migratory birds, or being carried in ballast water. If cosmopolitans are real, they should be present along a similar ecological horizon, not along widely different regimes of salinity, temperature, substrate and depth (Salazar-Vallejo *et al.*, 2014).

As far as a simple routine could be desired (Jenyns, 1833), it would be very difficult to provide it for any taxonomic group. However, as a rough synthesis on the means to recognize and delineate genera, a series of steps and experiences will help any practicing taxonomist to discover a new morphological pattern, and then proceed to propose it as a new genus:

Assess characters that have been used in the group by understanding the original descriptions and more recent redescriptions; if available, concentrate especially

on those publications dealing with size-variation, or modifications due to sexual maturity.

Second, study as many specimens as possible, including type and non-type material, and standardize their characterization, making a comparative approach either by comparing specimens against each other or, by using a series of photographs of specimens of similar size; thus, differences could be detected more easily than based upon memories of the specimens. If there is no study about variation, do it on your own for showing how reliable the characters are being independent of body size.

Third, find out new characters or modifications that help define or explain groups, or new means to understand the traditional characters, such that the discovered discontinuities help explain the groups you have detected.

Fourth, for a newly discovered morphological pattern, look for previously junior synonyms because the pattern might have been already noted, and a name proposed for it, although the differences were not fully understood. If so, reinstate the previous name; if not, then propose a new genus-group name for it. In either case, modify the diagnosis to clarify the differences among similar genera, and incorporate a key to help identify the resemblances and differences among genera; this will facilitate understanding the relevance of the discontinuities just discovered.

Fifth, arrange the illustrations by following a similar approach such that diagnostic features are clearly shown; now, proceed to complete the text and figures for preparing the first draft of your publication. Be prepared for some negative evaluations, especially if the new proposal modifies a lot the current paradigm. Take the best of referees recommendations and improve the document as much as possible, such that it can be accepted for publication. Then, look for another challenge.

## PERSPECTIVES

Annelid phylogenetics is undergoing an interesting transformation. Most traditional suprageneric or familiar polychaete groupings were not recovered by using modern analytical methods based upon morphological or molecular characters (Zrzavý *et al.*, 2009; Kvist & Siddall, 2013; Purschke *et al.*, 2014). However, a modification of previous data into amino acid sequences of 231 genes resulted in the confirmation of the ancient groups Errantia and Sedentaria, although with some modifications (Struck *et al.*, 2011), such as the inclusion of echiurans and sipunculans within annelids, and recognizing the highly modified Chaetopteridae as a basal group. Later, Struck (2011) named the combination of Errantia and Sedentaria as Pleistoannelida, leaving out, but still within annelids, several other groups such as sipunculans, magelonids, myzostomids, chaetopterids and oweniids, together with some of the formerly called archiannelid families;

this was later improved by detecting paralogous sequences (Struck, 2013). Later refinements include Weigert *et al.* (2014), Andrade *et al.* (2015), and Parry *et al.* (2016), but several details are still unsettled and additional studies are expected in the near future.

DNA barcoding of the COI mitochondrial gene is a powerful method for identifying species, which of course has some limitations (Fitzhugh, 2006; Rubinoff *et al.*, 2006; DeSalle, 2007; Sbordoni, 2010; Collins & Cruickshank, 2013) which must be taken into account. A study on a large number of birds (Hebert *et al.*, 2004) promoted the use of DNA barcodes for recovering generic groups. Further, some studies on marine fishes have involved the use of COI barcoding approaches to define species and genera depending on their relative dissimilarity, as expressed by the so-called Kimura 2-parameter (K2P), such that percentage differences were 0.4% between species, 10% between genera, 15% between families, 22% between orders, and 23% between classes (Ward *et al.*, 2005). Asgharian *et al.* (2011:469, Table 3) indicated that in seven different projects dealing with marine fishes, the average distances were 0.30 (range: 0.17-0.47) for members of the same species, 11.4 (range: 3.70-16.05) for members of the same genus, and 17.9 (range: 13.92-20.72) for members of the same family. Another study (Jaafar *et al.*, 2012) concluded that the K2P distances were overlapped: "... in accordance with expectations based on taxonomic hierarchy: 0% to 4.82% between individuals within species, 0% to 16.4% between species within genera, and 8.64% to 25.39% between genera within families."

On the other hand, there are some other problems when trying to cope with separating species (or genera) by using COI barcoding among polychaetes. Kvist (2016:2244, Table 2) has shown that for polychaetes there is a very wide variation in published data, being the average data of about 29% for interspecific, and up to 10% for intraspecific distances. He explains this, not surprisingly, because "... the taxonomic labels associated with the sequences are incorrect" (Kvist, 2016:2249). This has been early noticed by Stoeckle (2003) and by Pleijel *et al.* (2008) but there is no means to solve the earlier problematic identifications, but additional sequences must rely on better taxonomic procedures. Identifications, by the way, can be very problematic in some little studied areas like deep-sea polymetallic nodule fields such that a reverse taxonomic approach—first sequencing, then identifying—was regarded as the only option available (Janssen *et al.*, 2015).

For polychaetes, there are fewer large-scale studies than in other large marine invertebrate groups (Radulovic *et al.*, 2010), and one deserving mention was made by Carr *et al.* (2011), where the affinities of Canadian polychaetes living in three oceans was assessed. They concluded that average K2P distances for members of the same species was 0.38, whereas for genera it was 16.50; this somehow resemble what has been found among fishes.

Defining polychaete genera by using morphological features after thorough analyses has resulted into

different perspectives; in some studies (Carrera-Parra, 2006), lumbrinerid genera were well defined, whereas for nereidid genera provided with paragnaths (Bakken & Wilson, 2005), or for polycirrids (Fitzhugh *et al.*, 2015), many genera could not be defined because of large polytomies. Although there is relevant information on morphological features, taxonomic studies should include molecular methods and there has been some interesting results in other taxonomic groups (Padial & de la Riva, 2007).

Comparing chromosome numbers is a promising field but there are some problems for linking their diploid numbers, or chromosomal shape, to taxonomic categories. For example, most nereidids, including *Platynereis* and *Perinereis*, have a diploid number of 28 chromosomes (Ipucha *et al.*, 2007), but *Laeonereis* has 38 (Leitão *et al.*, 2010). Because the chromosome number is highly conservative, it could not be diagnostic. However, Grassle *et al.* (1987) found 14, 20 and 26 chromosomes in sibling *Capitella* species. Further, in four species of *Neanthes*, Reish *et al.* (2014) indicated that there were 18, 22, or 28 chromosomes. On the other hand, Pesch & Mueller (1988) found that what has been regarded as allopatric populations for the same species (*Neanthes arenaceodentata*), were actually two different species with chromosomes having different number and shape, one with 18, the other with 24.

## PENDING ISSUES

There are several pending problems or challenges for taxonomic practice and evolutionary studies in the near future; for some interesting philosophical issues see Hołyński (2005), Wilkins & Ebach (2014), and Minelli (2014) or the first issue of *Megataxa*. Morphologically defined genera are usually reflected in molecular phylogenies, indicating that morphological approaches are not overdue (Kawano, 2000; Jablonski & Finarelli, 2009; Filatov *et al.*, 2013; Lee & Palci, 2015), despite the fact they might look anachronistic from a molecular perspective.

There is a lack of consistency between Linnean taxonomic ranks such as family, genera or species, when different groups of organisms are taken into account, because they evolved or have spanned along different time scales (Johns & Avise, 1998), as Hennig had noticed already (1966:72), and early anticipated by Agassiz (1859:233). Avise & Liu (2011) have emphasized the large discrepancies between vertebrates, which might be roughly arranged in a chronological fashion as amphibians, then reptiles, birds and mammals. However, invertebrate groups are older; for example, decapod crustaceans tend to be twice as old as amphibians. Avise & Liu (2011:712) suggested that the date of origin could be appended to taxonomic ranks but the proposal has not been incorporated into current taxonomic practice; however, some invertebrates are older than decapods, but their fossil record is scarcer such that setting their first appearance is not straightforward.



Cavalier-Smith (2010) has pointed out that the influence of Hennigian cladistics must be reduced by incorporating some evolutionary processes for phylogenetic analysis such as stasis, cell merging, allopolyploidy, and lateral gene transfer, together with a reappraisal of paraphyletic taxa. There might be a need (Zander, 2013:1) for pluralistic approaches "to correct the difficulties in which modern systematics has found itself." Phylogenetic analysis need some improvements (Ebach *et al.*, 2013; Vasilyeva & Stephenson, 2013), not only for considering the above evolutionary processes but a better understanding of how the computer algorithms work (Brazeau, 2011). Further, in some problematic groups, more than one solution is possible and none should be rejected *a priori* such that they can coexist (Vinarski, 2013), and especially for those groups capable of hybridize and undergo introgression (Zakharov *et al.*, 2009). Another critique and evaluation of cladistics was made by Aubert (2015) and his interesting and useful recommendations should be taken into account for future studies.

## EPILOGUE

Despite the fact we currently have plenty of analytical sophistication, including molecular indicators, together with many statistical and computer software for image comparison, morphological taxonomy must be strengthened. Otherwise, the current bottle-neck of having many discovered species by molecular methods, but still waiting for being formally (or even turbo-) described will not be solved. Further, most taxonomists have been following a long tradition for

pattern recognition and undertaking revisionary studies, but we have seldom been explicit enough about how to proceed. Younger colleagues must understand that it takes several years to fully understand a group of species, their variations and affinities. At the same time, older colleagues must keep in mind these needs and do their best to encourage and accelerate the formation of a much needed batch of new taxonomists. Of course, it will also help we push our authorities and politicians into promoting new permanent positions concentrated on morphological studies. No one else will do these activities for us, or for the forthcoming colleagues (Salazar-Vallejo & González, 2016).

## ACKNOWLEDGMENTS

This revision was encouraged by my former and current students of polychaete taxonomy, and as a position paper for my seminar on advanced systematics. Eduardo Suárez-Morales and Jacobo Schmitter-Soto, both from Ecosur, as well as Kirk Fitzhugh (LACM), Pat Hutchings (AM), and J. Rolando Bastida-Zavala, carefully read earlier drafts and their recommendations improved this contribution. The availability of classical papers in the Biodiversity Heritage Library, Digital Library of the American Museum of Natural History, Gallica, InternetArchive, Persée, or Smithsonian Libraries, together with the kind help of ECOSUR librarians, especially José Santos Gómez, made easy the finding and reading of what used to be very difficult to find documents. Of course, institutional subscriptions were really useful and are highly acknowledged. 🌸



## REFERENCES

- Adanson, M. 1757. *Histoire naturelle du Sénégal. Coquillages*. C.J.B. Pauche, Paris, 190+xciv+275 pp, 19 Pls. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/11585/#summary>
- Adanson, M. 1763. *Familles des Plantes*. Vincent, Paris, 1186 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/271/#summary>
- Agassiz, A. 1871. Systematic zoology and nomenclature. *American Naturalist*. 5: 353-356 <http://www.jstor.org/stable/2447062>
- Agassiz, L. 1859. *An Essay on Classification*. Longman, Brown, Green, Longmans & Roberts, London, 381 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/1831/#summary>
- Allmon, W.D. 1992. Genera in Paleontology: Definition and significance. *Historical Biology*. 6: 149-158. [http://www.museumoftheearth.org/files/research/pubs/51\\_Allmon\\_%281992%29\\_Genera\\_in\\_Paleontology\\_Definition\\_and\\_Significance\\_Historical\\_Biology\\_6\\_%28149-158%29.pdf](http://www.museumoftheearth.org/files/research/pubs/51_Allmon_%281992%29_Genera_in_Paleontology_Definition_and_Significance_Historical_Biology_6_%28149-158%29.pdf)
- Anderson, E. 1940. The concept of the genus, 2. A survey of modern opinion. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 67: 363-369 [http://www.jstor.org/stable/2481069?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2481069?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Anderson, E. 1957. An experimental investigation of judgements concerning genera and species. *Evolution*. 11: 260-263. <https://www.jstor.org/stable/2406055>
- Anderson, R.M. (+ 27 coauthors). 1923 The genus debased. *Auk*. 40: 179-180. <https://sora.unm.edu/node/12896>
- Andrade, S.C.S., Novo, M., Kawachi, G.Y., Worsaae, K., Pleijel, F., Gorobet, G. & Rouse, G.W. 2015. Articulating "archiannelids": Phylogenomics and annelid relationships, with emphasis on meiofaunal taxa. *Molecular Biology and Evolution*. 32: 2860-2875. <https://academic.oup.com/mbe/article-lookup/doi/10.1093/molbev/msv157>
- Asgharian, H., Sahafi, H.Y.H.A., Ardalan, A., Shekarriz, S. & Elahi, E. 2011. Cytochrome c oxidase subunit 1 barcode data of fish of the Nayband National Park in the Persian Gulf and analysis using meta-data flag several cryptic species. *Molecular Ecology Resources*. 11: 461-472. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1755-0998.2011.02989.stract;jsessionid=833CFD4C26EFE25552BADAAF28D0B7B6.f02t03?userIsAuthenticated=false&deniedAccessCustomisedMessage=>
- Atran, S. 1987. Origin of the species and genus concepts: An anthropological perspective. *Journal of the History of Biology*. 20: 195-279. <http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00138437#page-1>
- Aubert, D. 2015. A formal analysis of phylogenetic terminology: Towards a reconsideration of the current paradigm in Systematics. *Phytoneuron*. 2015-66: 1-54. <http://www.phytoneuron.net/2015Phytoneuron/66PhytoN-PhylogeneticTerminology-pdf>
- Augener, H. 1913. Polychaeta 1. Errantia. *Fauna Südwest-Australiens, Ergebnisse der Hamburger südwest-australischen Forschungreise 1905*. 4: 64-304. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/31515#page/3/mode/1up>
- Avise, J.C. & Liu, J.-X. 2011. On the temporal inconsistencies of Linnean taxonomic ranks. *Biological Journal of the Linnean Society*. 102: 707-714. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2011.01624.x/pdf>
- Bailey, I.W. 1953. The anatomical approach to the study of genera. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 121-125.
- Bakken, T. & Wilson, R.S. 2005. Phylogeny of nereidids (Polychaeta, Nereididae) with paragnaths. *Zoologica Scripta*. 34: 507-547. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1463-6409.2005.00200.x/abstract>
- Barracough, T.G. 2010. Evolving entities: towards a unified framework for understanding diversity at the species and higher levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*. 365: 1801-1813. <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/365/1547/1801>
- Barracough, T.G., Nee, S. & Harvey, P.H. 1998. Sister-group analysis in identifying correlates of diversification. *Evolutionary Ecology*. 12: 751-754. <http://link.springer.com/article/10.1023%2FA%3A1017125317840>
- Barsanti, G. 2011. Linnaeus: The order of nature, the nature of man, and evolution. *Journal of the Siena Academy of Sciences*. 3: 61-65. <ftp.fadoi.org/index.php/jsas/article/download/jsas.2011.61/344>
- Bartlett, H.H. 1940. The concept of the genus, 1. History of the generic concept in Botany. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 67: 349-362. [http://www.jstor.org/stable/2481068?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2481068?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Bessey, C.E. 1908 The taxonomic aspect of the species question. *American Naturalist*. 42: 218-224. <http://www.jstor.org/stable/2455533>

- Bock, W.J. & Farrand, J. 1980. The number of species and genera of Recent birds: A contribution to comparative systematics. *American Museum Novitates*. 2703: 1-29. <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/5389>
- Bogert, C.M. 1943. Introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 107-108. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31296.x/abstract>
- Brazeau, M.D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biological Journal of the Linnean Society*. 104: 489-498. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2011.01755.x/full>
- Buffon, G.L.L. 1749-1768. *Histoire naturelle Générale et Particulière, avec la Description du Cabinet du Roi*. 15 vols. Imprimerie Royal, Paris (<http://www.buffon.cnrs.fr>).
- Burlando, B. 1990. The fractal dimension of taxonomic systems. *Journal of Theoretical Biology*. 146: 99-114. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80046-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80046-3)
- Burlando, B. 1993. The fractal geometry of evolution. *Journal of Theoretical Biology*. 163: 161-172. <http://dx.doi.org/10.1006/jtbi.1993.1114>
- Cain, A.J. 1956. The genus in evolutionary taxonomy. *Systematic Zoology*. 5: 97-109. <http://sysbio.oxfordjournals.org/content/5/3/97.extract>
- Cain, A.J. 1958. Logic and memory in Linnaeus' system of Taxonomy. *Proceedings of the Linnean Society of London*. 169: 144-163. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.1958.tb00819.x/abstract>
- Callebaut, W. 2005. Again, what the philosophy of Biology is not. *Acta Biotheoretica*. 53: 93-122. <http://link.springer.com/article/10.1007/s10441-005-5352-7>
- Cambefort, Y. 2016. How general are genera? The genus in systematic zoology. In: Chemla, K., Chorlay, R. & Rabouin, D. (Eds), *The Oxford Handbook of Generality in Mathematics and the Sciences*. Oxford University Press, Oxford, 257-284.
- Camp, W.H. 1940. The concept of the genus, 5. Our changing generic concepts. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 67: 381-389. [http://www.jstor.org/stable/2481072?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2481072?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Carr, C.M., Hardy, S.M., Brown, T.M., McDonald, T.A. & Hebert, P.D.N. 2011. A tri-oceanic perspective: DNA barcoding reveals geographic structure and cryptic diversity in Canadian polychaetes. *PLoS ONE*. 6(7), e22232, 12 pp. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0022232>
- Carrera-Parra, L. 2006. Phylogenetic analysis of Lumbrineridae Schmarda, 1861 (Annelida: Polychaeta). *Zootaxa*. 1332: 1-36. <http://www.mapress.com/zootaxa/2006f/z01332p036f.pdf>
- Cavalier-Smith, T. 2010. Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*. 365: 111-132. <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/365/1537/111>
- Cave, M.S. 1953. Cytology and embryology in the delimitation of genera. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 140-153.
- Chamberlin, R.V. 1919. The Annelida Polychaeta. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*. 48: 1-493. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/49195#/summary>
- Chambers, K.L. 1992. Evolution before Darwin: The musings of Constantine Rafinesque. *Kalmiopsis*. 1992: 5-9. <http://www.npsoregon.org/kalmiopsis/kalmiopsis02/chambers1.pdf>
- Cifelli, R.L. & Kielan-Jaworowska, Z. 2005. Diagnosis: Differing interpretations of the ICZN. *Acta Palaeontologica Polonica*. 50: 650-652. <http://www.app.pan.pl/archive/published/app50/app50-650.pdf>
- Clarke, D.J. 2011. Testing the phylogenetic utility of morphological character systems, with a revision of *Creophilus* Leach (Coleoptera: Staphylinidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 163: 723-812. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1096-3642.2011.00725.x/abstract>
- Clayton, W.D. 1972. Some aspects of the genus concept. *Kew Bulletin*. 27: 281-287. [http://www.jstor.org/stable/4109454?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/4109454?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Clayton, W.D. 1983. The genus concept in practice. *Kew Bulletin*. 38: 149-153. [http://www.jstor.org/stable/4108098?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/4108098?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Collins, R.A. & Cruickshank, R.H. 2013. The seven deadly sins of DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*. 13: 969-975. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1755-0998.12046/abstract>
- Cronquist, A. 1978. Once again, what is a species? In: Romberger J.A., Foote R.H., Knutson L. & Lents P.L. (Eds), *Beltsville Symposia in Agricultural Research, 2. Biosystematics in Agriculture*: 3-20. Wiley, Montclair, 340 pp. [this is difficult to find; a pdf can be shared upon request].
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London, 502 pp <https://archive.org/details/onoriginofspec00darw>
- de Blainville, H.-M. D. 1828. Vers. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 57: 365-625. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/81595#page/371/mode/1up>
- de Candolle, A.P. 1815. *Théorie Élémentaire de la Botanique, ou Exposition des Principes de la Classification Naturelle et de l'Art de Décrire et d'Etudier les Végétaux*. Déterville, Paris, 500 pp (+ 25 unnumb pages for Index). <http://www.biodiversitylibrary.org/item/193841>
- de Candolle, A.P. 1820. Géographie Botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 18: 359-422. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/74506#page/365/mode/1up>
- de Hoog, G.S. 1981. Methodology of taxonomy. *Taxon*. 30: 779-783. <https://www.jstor.org/stable/pdf/1220079.pdf>
- de Jussieu, A.L. 1789. *Genera Plantarum secundum Ordines Naturales Disposita, juxta Methodum in Horto Regio Parisiensi Exaratam, Anno MDCCLXXIV*. Herissant, Paris, 594 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/284#/summary>
- de Mirbel, C.-F.B. 1828. Théorie Fondamentale de la Botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles*. 53: 470-508. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/81615#page/480/mode/1up>
- de Quatrefages, A. 1864. Note sur la distribution géographique des annélides. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*. 59: 170-174. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k3016q/f172.image.r>
- de Quatrefages, A. 1865. Mémoire sur la distribution géographique des annélides. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*. 1: 1-14. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/49413#page/9/mode/1up>
- de Quatrefages, A. 1866(1865). *Histoire Naturelle des Annélés Marins et d'Eau Douce: Annélides et Gephyreans*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, 2 vols, and atlas.
- de Queiroz, K. & Gauthier, J. 1992. Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 23: 449-480. <http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.es.23.110192.002313>
- de Saint-Hilaire, A. 1840. *Leçons de Botanique, comprenant Principalement la Morphologie Végétale, la Terminologie, la Botanique Comparée, l'Examen de la Valeur des Caractères dans les divers Familles Naturelles, etc*. Loss, Paris, 2 vols. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6540140c/f9.image.r=Lecons%20de%20Botanique>

- Des Cilleuls, J. & Girard, V. 1968. L'étrange maladie de M.J.C. Lelorgne de Savigny, Naturaliste, Membre de l'Institut d'Égypte et de l'Académie des Sciences (1777-1851). *Histoire des Sciences Médicales*. 2: 29-40. <http://www.biusante.parisdescartes.fr/sfhm/hsm/HSMx1968x002x001/HSMx1968x002x001x0029.pdf>
- DeSalle, R. 2007. Phenetic and DNA taxonomy; a comment on Waugh. *BioEssays*. 29: 1289-1290. <http://desalle.amnh.org/pdf/DeSalle.2007.BioEssays.pdf>
- Di Carlo, J.J., Zoccolau, D. & Rust, N.C. 2012. How does the brain solve visual object recognition? *Neuron*. 73: 415-434. <http://www.cell.com/neuron/abstract/S0896-6273%2812%2900092-X>
- Di Gregorio, M.A. 1982. In search of the Natural System: Problems of zoological classification in Victorian Britain. *History and Philosophy of the Life Sciences*. 4: 225-254 <http://www.jstor.org/stable/23328374>
- Dubois, A. 1982. Some comments on the genus concept in Zoology. *Monitore Zoologico Italiano, nova serie*. 22: 27-44. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00269786.1988.10736539#.VpP1WFKaXKA>
- Dubois, A. 1988. The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, série A, Zoologie*. 140: 1-122.
- Dubois, A. 2010. Describing new species. *Taprobanica*. 2: 6-24. <http://tapro.sjoi.info/articles/abstract/10.4038/tapro.v2i1.2703/>
- Dubois, A. 2017. Diagnosis in zoological taxonomy and nomenclature. *Bionomina*. 12: 63-85 <https://doi.org/10.11646/bionomina.12.1.8>
- Duméril, A.M.C. 1805(1806). *Zoologie Analytique, ou Méthode Naturelle de Classification des Animaux rendue plus facile à l'aide de Tableaux Synoptiques*. Allais, Paris, 344 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/44011#page/9/mode/1up> (1806 is the date for the second printing and this is the BHL copy; See Gregory S.M.S. 2010. The two 'editions' of Duméril's *Zoologie analytique*, and the potential confusion caused by Frieriep's translation *Analytische Zoologie*. *Zoological Bibliography* 1: 6-8 in [http://www.iucn-tftsg.org/wp-content/uploads/file/Articles/Gregory\\_2010.pdf](http://www.iucn-tftsg.org/wp-content/uploads/file/Articles/Gregory_2010.pdf)
- Dumont, E.R., Dávalos, L.M., Goldberg, A., Santana, S.E., Rex, K. & Voigt, C.C. 2012. Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proceedings of the Royal Society, B*. 279: 1797-1805. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/279/1734/1797>
- Dunn, E.R. 1943. Lower categories in Herpetology. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 123-131. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31298.x/abstract>
- Dupuis, C. 1974. Pierre André Latreille (1762-1833): The foremost entomologist of his time. *Annual Review of Entomology*, 19:1-14. <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.en.19.010174.000245>
- Eames, A.J. 1953. Floral anatomy as an aid in generic limitation. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 126-132.
- Ebach, M.C., Williams, D.M. & Vanderlaan, T.A. 2013. Implementation as theory, hierarchy as transformation, homology as synapomorphy. *Zootaxa*. 364: 587-594. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3641.5.7>
- Ehlers, E. 1864. *Die Borstenwürmer (Annelida: Chaetopoda) nach Systematischen und Anatomischen Untersuchungen, Erste Abtheilung*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 191 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/18348#page/5/mode/1up>
- Envall, M. 2008. On the difference between mono-, holo-, and paraphyletic groups: a consistent distinction of process and pattern. *Biological Journal of the Linnean Society*. 94: 217-220. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.2008.00984.x/abstract>
- Eronen, J.T., Polly, P.D., Fred, M., Damuth, J., Frank, D.C., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Stenseth, N.C. & Fortelius, M. 2010. Ecometrics: the traits that bind the past and present together. *Integrative Zoology*. 5: 88-101. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-4877.2010.00192.x/epdf>
- Ezard, T.H.G., Quental, T.B. & Benton, M.J. 2016. The challenges of inferring the regulators of biodiversity in deep time. *Philosophical Transactions Royal Society B*. 371: 20150216, 11 pp, <http://dc.doi.org/10.1098/rstb.2015.0216>
- Fabricius, J.C. 1775. *Systema Entomologiae, sistens Insectorum Classes, Ordines, Genera, Species, adiectis Synonymis, Locis, Descriptionibus, Observationibus*. Kortii, Flensburgi et Lipsiae, 832 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/82400#page/3/mode/1up>
- Fabricius, J.C. 1776. *Genera Insectorum eorumque Characteres Naturales Secundum Numerum, Figuram, Situm et Proportionem omnium Partium Oris Adiecta Mantissa Specieum Nuper Detectarum*. M.F. Bartschii, Chilonii, 310 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/82410#page/5/mode/1up>
- Fauchald, K. 1963. Nephtyidae (Polychaeta) from Norwegian waters. *Sarsia*. 13: 1-32. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00364827.1963.10409514#.VpQQwlKaXKA>
- Fauchald, K. 1968. Nephtyidae (Polychaeta) from the Bay of Nha Trang, South Viet Nam. *Scientific Results of Marine Investigations of the South China Sea and the Gulf of Thailand 1959-1961, Naga Report*. 4: 5-22, 5 Pls.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms: Definitions and keys to the orders, families and genera. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*. 28: 1-188. <https://repository.si.edu/handle/10088/3435>
- Fauvel, P. 1897. Observations sur l'*Eupolyodontes cornishii* Buchanan (annélide polychète errante). *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, 5e série*. 1: 88-112. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/17688#page/188/mode/1up>
- Fauvel, P. 1925. Bionomie et distribution géographique des annélides polychètes. In: *Livre du Cinquantenaire de l'Université Catholique d'Angers*: 307-317. Société Anonyme des Editions de l'Ouest, Angers,.
- Filatov, M.V., Frade, P.R., Bak, R.P.M., Vermeij, M.J.A. & Kaandorp, J.A. 2013. Comparison between colony morphology and molecular phylogeny in the Caribbean scleractinian coral genus *Madracis*. *PLoS ONE*. 8(8), e71287, 6 pp. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0071287>
- Fitzhugh, K. 2006. DNA barcoding: An instance of technology-driven Science? *BioScience*. 56: 462-463. <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/56/6/462.full.pdf+html>
- Fitzhugh, K. 2012. The limits of understanding in biological systematics. *Zootaxa*. 3435: 40-67. <http://www.mapress.com/zootaxa/2012/f/zt03435p067.pdf>
- Fitzhugh, K., Nogueira, J.M.M., Carrerette, O. & Hutchings, P. 2015. An assessment of the status of Polycirridae genera (Annelida: Terebelliformia) and evolutionary transformation series of characters within the family. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 174: 666-701. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/zoj.12259/abstract>
- Folta, K.M. 2015. Molecular-genetic extensions of Vavilov's predictions. *HortScience*. 50: 777-779. <https://hort.purdue.edu/newcrop/pdfs/777.full.pdf>
- Foote, M. 2012. Evolutionary dynamics of taxonomic structure. *Biology Letters*. 8: 135-138. <http://rsbl.royalsocietypublishing.org/content/early/2011/08/16/rsbl.2011.0521>

- Fransen, C.H.J.M. 2002. Taxonomy, phylogeny, historical biogeography, and historical ecology of the genus *Pontonia* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae). *Zoologische Verhandelingen*. 336: 1-433. [www.vliz.be/imisdocs/publications/213124.pdf](http://www.vliz.be/imisdocs/publications/213124.pdf)
- Garbino, G.S.T. 2015. How many marmoset (Primates: Cebidae: Callitrichinae) genera are there? A phylogenetic analysis based on multiple morphological systems. *Cladistics*. 31: 652-678. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cla.12106/abstract>
- Gillis, W.T. 1971. The systematics and ecology of Poison-Ivy and Poison-Oaks (*Toxicodendron*, Anacardiaceae). *Rhodora*. 73: 72-159, 161-237, 370-443, 465-540. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/124398>
- Gould, S.J. 2000. *The Lying Stones of Marrakech: Penultimate Reflections in Natural History*. Harmony, New York, 368 pp.
- Grasshoff, J.L. 1975. *Metastevia* (Compositae: Eupatorieae): A new genus from Mexico. *Brittonia*. 27: 69-73. <http://link.springer.com/article/10.2307%2F2805648>
- Grassle, J.P., Gelfman, C.E. & Mills, S.W. 1987. Karyotypes of *Capitella* sibling species, and of several species in the related genera *Capitellides* and *Capitomastus* (Polychaeta). *Bulletin of the Biological Society Washington*. 7: 77-88.
- Greenman, J.M. 1940. The concept of the genus, 3. Genera from the standpoint of Morphology. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 67: 371-374. [http://www.jstor.org/stable/2481070?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2481070?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Griffing, L.R. 2011. Who invented the dichotomous key? Richard Waller's watercolors of the herbs of Britain. *American Journal of Botany*. 98: 1911-1923. <http://www.amjbot.org/content/98/12/1911.full>
- Grube, E.A. 1850. Die Familien der Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte*. 16: 249-364. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/51061#page/257/mode/1up>
- Grube, E.A. 1851. *Die Familien der Anneliden mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. Ein systematischer Versuch* (The new section is entitled as Uebersicht der Annelidengattungen und Arten zu ihrer vorläufigen Unterscheidung; pp 117-164). Nicolaischen Buchhandlung, Berlin, 164 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/101174#page/5/mode/1up>
- Hagen, J. 2003. The statistical frame of mind in Systematic Biology from *Quantitative Zoology* to *Biometry*. *Journal of the History of Biology*. 36: 353-384. <http://link.springer.com/article/10.1023/A:1024479322226>
- Hall, E.R. 1943. Criteria for vertebrate subspecies, species and genera: the mammals. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 141-144. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31300.x/pdf>
- Hamilton, A. & Wheeler, Q.D. 2008. Taxonomy and why History of Science matters for Science: A case study. *Isis*. 99: 331-340. <http://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/588691>
- Hamy, E.-T. 1892. *Hommage a la Mémoire de M.A. de Quatrefages de Bréau*. Discours prononcé a l'Ouverture du Cours d'Anthropologie du Muséum d'Histoire Naturelle, le 31 Mai 1892. Ernest Leroux, Paris, 24 pp. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6571729j.r=>
- Hartman, O. 1938. The types of the polychaete worms of the families Polynoidea and Polyodontidae in the United States National Museum and the description of a new genus. *Proceedings of the United States National Museum*. 86: 107-134. <http://library.si.edu/digital-library/book/proceedingsofuni861940unit>
- Hartman, O. 1955. Endemism in the North Pacific Ocean, with emphasis on the distribution of marine annelids, and descriptions of new or little known species. In: *Essays in the Natural Sciences in Honor of Captain Allan Hancock on the Occasion of his Birthday*: 39-60. University of Southern California, Los Angeles. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/27606#page/55/mode/1up>
- Hartman, O. 1968. *Atlas of the Errantiate Polychaetous Annelids from California*. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 828 pp.
- Hartman, O. 1969. *Atlas of the Sedentariate Polychaetous Annelids from California*. Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, 812 pp.
- Hebert, P.D.N., Stoeckle, M.Y., Zemlak, T.S. & Francis, C.M. 2004. Identification of birds through DNA barcodes. *PLoS Biology*. 2(10), e 312, 7 pp. <http://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.0020312>
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- Hitchcock, A.S. 1921. The type concept in systematic Botany. *American Journal of Botany*. 8: 251-255. <https://archive.org/details/jstor-2434993>
- Holt, B.G. + 14 coauthors. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*. 339: 74-78. <https://www.sciencemag.org/content/339/6115/74.full>
- Hołyński, R.B. 2005. Philosophy of science from a taxonomist's perspective. *Genus*. 16: 469-502. <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/Philosophy%20taxonomy.pdf>
- Hoquet, T. 2005. *Les Fondaments de la Botanique: Linné et la Classification des Plantes*. Vuibert, Paris, 290 pp.
- Hörandl, E. & Stuessy, T.F. 2010. Paraphyletic groups as natural units of biological classification. *Taxon*. 59: 1641-1653. [http://www.explorelifeonearth.org/cursos/Hoerandl\\_Stuessy\\_2010.PDF](http://www.explorelifeonearth.org/cursos/Hoerandl_Stuessy_2010.PDF)
- Hubbs, C.L. 1943. Criteria for subspecies, species and genera, as determined by researches on fishes. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 109-121. <http://deepblue.lib.umich.edu/bitstream/handle/2027.42/74997/j.1749-6632.1943.tb31297.x.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22: 414-427. <http://www2.unil.ch/biomapper/Download/Hutchinson-CSHSymQunBio-1957.pdf>
- Inger, R.F. 1958. Comments on the definition of genera. *Evolution*. 12: 370-384. [http://www.jstor.org/stable/2405859?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2405859?seq=1#page_scan_tab_contents)
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1987. Opinion 1461: A ruling on the authorship and dates of the text volumes of the *Histoire naturelle* section of Savigny's *Description de l'Égypte*. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 44, 219-220. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/388>
- Ipucha, M.C., Santos, C.G., Lana, P.C. & Sbalqueiro, I.J. 2007. Cytogenetic characterization of seven South American species of Nereididae (Annelida: Polychaeta): Implications for the karyotypic evolution. *Journal of Basic & Applied Genetics*. 18: 27-38. [www.scielo.org.ar/pdf/bag/v18n2/v18n2a03.pdf](http://www.scielo.org.ar/pdf/bag/v18n2/v18n2a03.pdf)
- Jaafar, T.N.A.M., Taylor, M.I., Nor, S.A.M., de Bruyn, M. & Carvalho, G.R. 2012. DNA barcoding reveals cryptic diversity within commercially exploited Indo-Malay Carangidae (Teleostei: Perciformes). *PLoS ONE*. 7(11), e49623, 16 pp. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0049623>
- Jablonski, D. & Finarelli, J.A. 2009. Congruence of morphologically defined genera with molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106: 8262-8266. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2688841/>
- Janssen, A., Kaiser, S., Meißner, K., Brenke, N., Menot, L. & Martínez Arbizu, P. 2015. A reverse taxonomic

- approach to assess macrofaunal distribution patterns in abyssal polymetallic nodule fields. *PLoS ONE*. 10(2), e0117790, 26 pp. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0117790>
- Jenyns, L. 1833. Some remarks on genera and subgenera, and on the principles on which they should be established. *Magazine of Natural History*, 6: 385-390. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/19636#page/399/mode/1up>
- Johns, G.C. & Avise, J.C. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome *b* gene. *Molecular Biology and Evolution*. 15: 1481-1490. <http://faculty.sites.uci.edu/johncavise/files/2011/03/192-cyt-b-summary.pdf>
- Just, T. 1953. Generic synopses and modern taxonomy. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 103-114.
- Kahneman, D. 2011. *Thinking Fast and Slow*. Macmillan, New York, 512 pp.
- Kawano, K. 2000. Genera and allometry in the stag beetle family Lucanidae, Coleoptera. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 198-207. <http://aes.oxfordjournals.org/content/aesa/93/2/198.full.pdf>
- Kellog, V.L. 1902. The development and homologies of the mouth parts of insects. *American Naturalist*. 36: 683-706. [http://www.jstor.org/stable/2453776?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2453776?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Kemp, T.S. 2016. *The Origin of Higher Taxa: Palaeobiological, Developmental and Ecological Perspectives*. Oxford University Press, Oxford, 201 pp.
- Kinberg, J.G.H. 1857-1910. Annulater (with a postscript by H. Théel). *Kongliga Svenska Fregatten Eugenie resa Omkring under bafäl af C.A. Virgin, Ånnen 1851-1853, Zoologi*. 3: 1-77, Pls 1-29.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*. 51: 308-333. [http://155.97.32.9/~mhaber/Documents/Course%20Readings/Kitcher\\_Species\\_PhiSci\\_1984.pdf](http://155.97.32.9/~mhaber/Documents/Course%20Readings/Kitcher_Species_PhiSci_1984.pdf)
- Kocielek, J.P. & Williams, D.M. 2015. How to define a diatom genus? Notes on the creation and recognition of taxa, and a call for revisionary studies of diatoms. *Acta Botanica Croatica*. 74: 195-210. <http://www.degruyter.com/view/j/botcro.2015.74.issue-2/botcro-2015-0018/botcro-2015-0018.xml>
- Kodric-Brown, A., Sibly, R.M. & Brown, J.H. 2006. The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103: 8733-8738. <http://www.pnas.org/content/103/23/8733.full>
- Kreft, H. & Jetz, W. 2013. Comment on "An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*. 341: 343-344. <http://www.sciencemag.org/content/341/6144/343.3.full>
- Krug, A.Z., Jablonski, D. & Valentine, J.W. 2008. Species-genus ratios reflect a global history of diversification and range expansion in marine bivalves. *Proceedings of the Royal Society, B*. 275: 1117-1123. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/275/1639/1117>
- Kurzweil, R. 2012. *How to Create a Mind: The Secret of Human Thought Revealed*. Viking, New York, 352 pp.
- Kvist, S. 2016. Does a global DNA barcoding gap exist in Annelida? *Mitochondria DNA A, DNA Mapping, Sequencing and Analysing*. 27: 2241-2252. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/25431824>
- Kvist, S. & Siddall, M.E. 2013. Phylogenomics of Annelida revisited: A cladistic approach using genome-wide expressed sequence tag data mining and examining the effects of missing data. *Cladistics*. 29: 435-448. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/cla.12015/abstract>
- Lamarck, J.B. 1786a. Espece (Species). *Encyclopédie Méthodique, Botanique*. 2: 395-396. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/15260#page/397/mode/1up>
- Lamarck, J.B. 1786b. Genres (des plantes), Genera Plantarum. *Encyclopédie Méthodique, Botanique*. 2: 630-634. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/15260#page/632/mode/1up>
- Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie Zoologique*. Dentu, Paris, 2 vols. [http://www.lamarck.cnrs.fr/ice/ice\\_book\\_detail-fr-text-lamarck-ouvrages\\_lamarck-29-1.html](http://www.lamarck.cnrs.fr/ice/ice_book_detail-fr-text-lamarck-ouvrages_lamarck-29-1.html)
- Lamarck, J.B. 1818. Classe Neuvième: Les Annelides. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres*. 5: 274-374. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k64280058>
- Latreille, P.A. 1796. *Précis des Caracteres Génériques des Insectes, disposés dans un Ordre Naturel*. Bordeaux, Paris, 201 (+ 7 unnumb. pp). <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/58411#/summary>
- Latreille, P.A. 1806. *Genera Crustaceorum et Insectorum Secundum Ordinem Naturalem in Familias Disposita, Iconibus Exemplisque*. Amand Koenig, Paris, 3 vols. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/34916#/summary>
- Latreille, P.A. 1808. Notice biographique sur Jean Chrétien Fabricius, conseiller d'état du roi de Dannemarck, professeur d'histoire naturelle et d'économie rurale à Kiell, et membre d'un grand nombre d'académies. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*. 11: 393-404.
- Lawrence, G.H.M. 1953. Plant genera: Their nature and definition. The need for an expanded outlook. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 117-120.
- Lawrence, G.H.M., Bailey, I.W., Eames, A.J., Rollins, R.C., Cave, M.S. & Mason, H.L. 1953. Plant Genera: Their Nature and Definition. A symposium. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 89-160.
- Lee, M.S.Y & Palci, A. 2015. Morphological phylogenetics in the genomic age. *Current Biology*. 25: R922-R929. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.009>
- Legendre, P. 1971. Circumscribing the concept of the genus. *Taxon*. 20: 137-139. [http://www.jstor.org/stable/1218542?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1218542?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Legendre, P. 1972. The definition of systematic categories in Biology. *Taxon*. 21: 381-406. [http://www.jstor.org/stable/1219102?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1219102?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Legendre, P. & Vaillancourt, P. 1969. A mathematical model for the entities species and genus. *Taxon*. 18: 245-252. [http://www.jstor.org/stable/1218824?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1218824?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Leitão, A., Carvalho, S., Ben-Hamadou, R. & Gaspar, M.B. 2010. Cytogenetics of *Hediste diversicolor* (Annelida: Polychaeta) and comparative karyological analysis within Nereididae. *Aquatic Biology*. 10: 193-200. <http://www.int-res.com/articles/ab2010/10/b010p193.pdf>
- Lemen, C.A. & Freeman, P.W. 1984. The genus: A macroevolutionary problem. *Evolution*. 38: 1219-1237. <http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1022&context=natrespapers>
- Leroy, J.-F. 1956. Tournefort (1656-1708). *Revue d'Histoire des Sciences et de leurs Applications*. 9: 350-354. [http://www.persee.fr/doc/rhs\\_0048-7996\\_1956\\_num\\_9\\_4\\_4372](http://www.persee.fr/doc/rhs_0048-7996_1956_num_9_4_4372)
- Linnaeus, C. 1737. *Genera Plantarum, Eorumque Characteres Naturales secundum Numerum, Figuram, Situm, & Proportionem omni fructificationis Partium*. Conrad Wishoff, Lugduni Batavorum (Leiden), 384 pp (+ Index in 20 unnumb. pp) <http://linnean-online.org/120003/>
- Linnaeus, C. 1751. *Philosophia Botanica in qua explicantur Fundamenta Botanica cum Definitionibus Partium, Exemplis Terminorum, Observationibus Rariorum*. Kiesewetter, Stockholm, 362 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/37652#/summary>
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Laurentii

- Salvii, Holmiae, 824 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/80764#page/3/mode/1up>
- Linnaeus, C. 1767. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Laurentii Salvii, Holmiae, 3 volumes. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/137337#page/5/mode/1up>
- Linnaeus, C. 1790. *Disquisitio de Sexu Plantarum cum Annotationibus D. Jacobi Eduardi Smith et P.M. Aug. Broussonet. Amoenitates Academicæ* 10(9):100-131. <http://sammlungen.uni-frankfurt.de/botanik/periodical/pageview/4611455>
- Lubischew, A. 1969. Philosophical aspects of Taxonomy. *Annual Review of Entomology*. 14: 19-38. [www.annualreviews.org/doi/pdf/.../annurev.en.14.010169.00031](http://www.annualreviews.org/doi/pdf/.../annurev.en.14.010169.00031)
- Macleay, W.S. 1819. *Horæ Entomologicæ: Essays on the Annulose Animals*. Bagster, London (part 2 publ. 1821), 524 pp. <https://archive.org/details/horaeentomologic112macl>
- Maggenti, A.R. 1989. Genus and family: concepts and natural groupings. *Revue de Nématologie*. 12: 3-6. [http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins\\_textes/pleins\\_textes\\_5/pt5/nemato/27743.pdf](http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/pt5/nemato/27743.pdf)
- Malik, V. 2017. The genus: a natural or arbitrary entity. *Plant Archives*, 17: 251-257.
- Maruvka, Y.E., Shnerb, N.M., Kessler, D.A. & Ricklefs, R.E. 2013. Model for macroevolutionary dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: E2460-E2469. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3703965/>
- Mason, H.L. 1953. Plant geography in the delimitation of genera: The role of plant geography in taxonomy. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 154-159.
- Maurer, B.A., Brown, J.H. & Rusler, R.D. 1992. The micro and macro in body size evolution. *Evolution*. 46: 939-953. <http://biology.unm.edu/jhbrown/Documents/Publications/MaurerBrown%26Rusler1992E.pdf>
- Mayr, E. 1943. Criteria of subspecies, species, and genera in Ornithology. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 133-139. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31299.x/pdf>
- Mayr, E. & Ashlock, P.D. 1991. *Principles of Systematic Zoology*, 2<sup>nd</sup> ed., McGraw-Hill, New York, 475 pp.
- Mayr, E., Linsley, E.G. & Usinger, R.L. 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York, 336 pp.
- McGregor, R.C. 1921- Genera and species. *Condor*. 23: 127-129. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/condor/v023n04/p0127-p0129.pdf>
- McNeill, J. 1972. The hierarchical ordering of characters as a solution to the dependent character problem in numerical taxonomy. *Taxon*. 21: 71-82. [http://www.jstor.org/stable/1219225?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1219225?seq=1#page_scan_tab_contents)
- McVaugh, R. 1945. The genus *Triodanis* Rafinesque, and its relationships to *Specularia* and *Campanula*. *Wrightia*. 1: 13-52. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/15463#page/31/mode/1up>
- Merz, R.A. & Woodin, S.A. 2006. Polychaete chaetae: Function, fossils, and phylogeny. *Integrative and Comparative Biology*. 46: 481-496. <http://icb.oxfordjournals.org/content/46/4/481.full>
- Milne-Edwards, H. 1838. Classe Neuvième: Les Annelides. *Histoire Naturelle des Animaux sans Vertèbres, deuxième édition*. 5: 499-639.
- Minelli, A. 2014. Book Review: The Nature of Classifications: Relationships and Kinds in the Natural Sciences. *Systematic Biology*. 63: 844-846. <https://academic.oup.com/sysbio/article/63/5/844/2847793/The-Nature-of-Classification-Relationships-and>
- Minelli, A., Fusco, G. & Sartori, S. 1991. Self-similarity in biological classifications. *BioSystems*. 26: 89-97. [http://dx.doi.org/10.1016/0303-2647\(91\)90040-R](http://dx.doi.org/10.1016/0303-2647(91)90040-R)
- Monro, C.C.A. 1928. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914-16, 45. On the Polychaeta collected by Dr. Th. Mortensen off the coast of Panama. *Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening*. 85: 75-103.
- Mosquin, D. 2012. Constantine Rafinesque, a flawed genius. *Arnoldia*. 70: 2-10. <http://arnoldia.arboretum.harvard.edu/pdf/articles/2012-70-1-constantine-rafinisque-a-flawed-genius.pdf>
- Müller-Wille, S. 2005. La science baconienne en action: La place de Linné dans l'histoire de la taxonomie; pp 57-102 *In* Hoquet T. (Ed.), *Les Fondaments de la Botanique: Linné et la Classification des Plantes*. Vuibert, Paris, 290 pp.
- Müller-Wille, S. 2007. Collection and collation: Theory and practice in Linnaean Botany. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 38: 541-562. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369848607000428>
- Müller-Wille, S. 2013. Systems and how Linnaeus looked at them in retrospect. *Annals of Science*. 70: 305-317. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00033790.2013.783109>
- Müller-Wille, S. & Charmantier, I. 2012. Natural history and information overload: The case of Linnaeus. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 43: 4-15. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369848611001130>
- Müller-Wille, S. & Reeds, K. 2007. A translation of Carl Linnaeus's introduction to *Genera Plantarum* (1737). *Studies in History of Philosophy and Biomedical Sciences*. 38: 563-572. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369848607000349>
- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the History of Biogeography. *Journal of the History of Biology*. 11: 269-305. <http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00389302>
- Newman, M.E.J. 2005. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. *Contemporary Physics*. 46: 323-351. [http://arxiv.org/PS\\_cache/cond-mat/pdf/0412/0412004v3.pdf](http://arxiv.org/PS_cache/cond-mat/pdf/0412/0412004v3.pdf)
- Nicholson, D.J. & Gawne, R. 2015. Neither logical empiricism nor vitalism, but organicism: what the philosophy of biology was. *History and Philosophy of the Life Sciences*. 37: 345-381. <http://link.springer.com/article/10.1007/s40656-015-0085-7>
- Ohler, A. & Dubois, A. 1999. The identity of *Elachy glossa gyldenstolpei* Andersson, 1916 (Amphibia, Ranidae), with comments on some aspects of statistical support to taxonomy. *Zoologica Scripta*. 28: 269-279. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1463-6409.1999.00002.x/pdf>
- Olson, E. 1991. *George Gaylord Simpson, 1902-1984*. National Academy of Sciences, Biographical Memoir, 25 pp. <http://www.nasonline.org/publications/biographical-memoirs/memoir-pdfs/simpson-george.pdf>
- Padial, J.M. & de la Riva, I. 2007. Integrative taxonomists should use and produce DNA barcodes. *Zootaxa*. 1586: 67-68. <http://digital.csic.es/bitstream/10261/120859/1/Zootaxa%201586%2067-68%20%282007%29.pdf>
- Palàu y Verdèra, A. 1778. *Explicación de la Filosofía y Fundamentos Botánicos de Linneo, con la que se Aclaran y Entienden Fácilmente las Instituciones Botánicas de Tournefort*. Antonio de Sancha, Madrid, 306 pp, 9 Pls. [https://books.google.es/books/about/Explicacion\\_de\\_la\\_filosofia\\_y\\_fundamento.html?id=wo1QAzpe5JoC&hl=es](https://books.google.es/books/about/Explicacion_de_la_filosofia_y_fundamento.html?id=wo1QAzpe5JoC&hl=es)
- Páll-Gergely, B. 2017. Should we describe genera without molecular phylogenies? *Zootaxa*. 4232: 593-596. <http://mapress.com/j/zt/article/view/zootaxa.4232.4.11>

- Pallary, P. 1931. Les manuscrits et les vélins de Savigny. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2ème série*. 3: 711-720. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k55294762/f9.image.r=Pallary%20P>
- Panchen, A.L. 1992. *Classification, Evolution, and the Nature of Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 403 pp.
- Parry, L.A., Edgecombe, G.D., Eibye-Jacobsen, D. & Vinther, J. 2016. The impact of fossil data on annelid phylogeny inferred from discrete morphological characters. *Proceedings of the Royal Society, B*. 283: 20161378, 9 pp. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/royprsb/283/1837/20161378.full.pdf>
- Pavlinov, I.Y. 2011. Concepts of rational Taxonomy in Biology. *Biology Bulletin Reviews*. 1: 225-244. [http://zmmu.msu.ru/personal/pavlinov/doc/rat\\_tax\\_e.pdf](http://zmmu.msu.ru/personal/pavlinov/doc/rat_tax_e.pdf)
- Pesch, C.G. & Mueller, C. 1988. Chromosome complements from two populations of the marine worm *Neanthes arenaceodentata* (Annelida: Polychaeta). *Ophelia*. 28: 163-167. <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00785326.1988.10430810>
- Pleijel, F., Jondelius, U., Norlinder, E., Nygren, A., Oxelman, B., Schander, C., Sundberg, P. & Thollesson, M. 2008. Phylogenies without roots? A plea for the use of vouchers in molecular phylogenetic studies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48: 369-371. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105579030800136X>
- Portères, R. 1950. La variation parallèle. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*. 30: 468-481. <https://hort.purdue.edu/newcrop/pdfs/777.full.pdf>
- Proches, S. & Ramdhani, S. 2012. The world's zoogeographical regions confirmed by cross-taxon analyses. *BioScience*. 62: 260-270. <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/62/3/260.abstract>
- Purschke, G., Bleidorn, C. & Struck, T. 2014. Systematics, evolution and phylogeny of Annelida - a morphological perspective. *Memoirs of Museum Victoria*. 71: 247-269. [http://museumvictoria.com.au/pages/58031/247-270\\_mmv71\\_purschke\\_2bpz\\_web.pdf](http://museumvictoria.com.au/pages/58031/247-270_mmv71_purschke_2bpz_web.pdf)
- Radulovici A.E., Arcchambault, P. & Dufresne, F. 2010. DNA barcodes for marine biodiversity: Moving fast forward? *Diversity*. 2: 450-472. <http://www.mdpi.com/1424-2818/2/4/450>
- Rafinesque, C.S. 1836. *Flora Telluriana, First Part*. Probasco, Philadelphia, 103 pp. <https://archive.org/details/floratelluriana00rafi>
- Ramsbottom, J. 1938. Linnaeus and the species concept. *Proceedings of the Linnean Society, London*. 1938: 192-219. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.1938.tb00181.x/pdf>
- Raven, P.H., Berlin, B. & Breedlove, D.E. 1971. The origins of Taxonomy. *Science*. 174: 1210-1213. <http://science.sciencemag.org/content/174/4015/1210.long>
- Regan, C.T. 1926. Organic evolution. *British Association for the Advancement of Science, Report of the 93rd Meeting, Southampton 1925, Aug. 26-Sep. 2*. 75-86. London, 494 pp. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/117948>
- Reindl, A., Strobach, T., Becker, C., Scholtz, G. & Schubert, T. 2015. Crab or lobster? Mental principles underlying the categorization of crustaceans by biology experts and non-experts. *Zoologischer Anzeiger*. 256: 28-35. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jcz.2015.03.001>
- Reish, D.J., Anderson, F.E., Horn, K.M. & Hardege, J. 2014. Molecular phylogenetics of the *Neanthes acuminata* (Annelida: Nereididae) species complex. *Memoirs of Museum Victoria*. 71: 271-278. [http://museumvictoria.com.au/pages/58033/271-278\\_mmv71\\_reish\\_4pz\\_web.pdf](http://museumvictoria.com.au/pages/58033/271-278_mmv71_reish_4pz_web.pdf)
- Ridgway, R. 1923. Generic subdivision: The genus debased. *Auk*. 40: 371-375. <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/auk/v040n02/p0371-p0375.pdf>
- Roemer, F. 1880. Adolph Eduard Grube. *Leopoldina, Kaiserlichen Leopoldina-Carolinischen Deutschen Akademie der Naturforscher*. 16: 114-117.
- Rogers, D.P. 1958. The Philosophy of Taxonomy. *Mycologia*. 50: 326-332. <http://www.jstor.org/stable/3756070>.
- Rogers, D.J. & Appan, S.G. 1969. Taximetric methods for delimiting biological species. *Taxon*. 18: 609-624. [http://www.jstor.org/stable/1218915?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1218915?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Rollins, R.C. 1953. Cytogenetical approaches to the study of genera. *Chronica Botanica*. 14(3/4): 133-139.
- Rose, H. (1775) *The Elements of Botany: Containing the History of the Science (with Accurate Definitions of all the Terms of Art, exemplified in Eleven Copper-Plates; The Theory of Vegetables; The Scientific Arrangement of Plants, and Names used in Botany; Rules concerning the general History, Virtues, and Uses of Plants, Being a Translation of the Philosophia Botanica, and other Treatises of the celebrated Linnaeus)*. Cadell & Hingeston, London, 471 pp, 11 Pls. <https://archive.org/details/elementsofbotany00rose>
- Round, F.E. 1997. Genera, species and varieties - are problems real or imagined? *Diatom*. 13: 25-29. [https://www.jstage.jst.go.jp/article/diatom1985/13/0/13\\_25/article](https://www.jstage.jst.go.jp/article/diatom1985/13/0/13_25/article)
- Rubinoff, D., Cameron, S. & Will, K. 2006. A genomic perspective on the shortcomings of mitochondrial DNA for 'barcoding' identification. *Journal of Heredity*. 97: 581-594. <http://jhered.oxfordjournals.org/content/97/6/581.full>
- Saint-Hilaire, I.G. 1832. Considérations sur les caractères employés en Ornithologie pour la distinction des genres, des familles et des orders, et Détermination de plusieurs genres nouveaux. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*. 1: 357-397. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/103417#page/403/mode/1up>
- Salazar-Vallejo, S.I. 2019. Reflexiones sobre cómo llegar a ser un buen taxónomo. *Biología Sociedad*. 2: 4-18.
- Salazar-Vallejo, S.I. 2020. Revision of *Leocrates* Kinberg, 1866 and *Leocratides* Ehlers, 1908 (Annelida, Errantia, Hesionidae). *Zootaxa*. 4739: 1-114. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4739.1.1>
- Salazar-Vallejo, S.I., Carrera-Parra, L.F., González, N.E. & Salazar-González, S.A. 2014. Biota portuaria y taxonomía; pp 33-54 In: Low-Pfeng, A.M., Quijón, P.A. & Peters-Recagno, E.M. (Ed.), *Especies Invasoras Acuáticas: Casos de Estudio en Ecosistemas de México*. SEMARNAT, INECC & Univ. Prince Edward Island, México, 643 pp. Available: [http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id\\_pub=713](http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=713)
- Salazar-Vallejo, S.I. & González, N.E. 2016. Crisis múltiples en taxonomía, implicaciones para la biodiversidad y recomendaciones para mejorar la situación. *Códice, Boletín Científico y Cultural del Museo Universitario, Universidad de Antioquia*. 17: 42-56. [https://issuu.com/muua/docs/c\\_dice\\_29\\_web](https://issuu.com/muua/docs/c_dice_29_web)
- Salazar-Vallejo, S.I. & Hutchings, P. 2012. A review of characters useful in delineating ampharetid genera (Polychaeta). *Zootaxa*. 3402: 45-53. <http://www.mapress.com/zootaxa/2012/fz03402p053f.pdf>
- Savigny, J.-C. 1822. Système des Annelides, principalement de celles des côtes de l'Égypte et de la Syrie, offrant les caractères tant distinctifs que naturels des Ordres, Familles et Genres, avec la Description des Espèces. *Description de l'Égypte, Histoire Naturelle*, 1(3), 1-128, Pls 1-5 (first edition 1820, as indicated in page 128; second edition 1826). <http://www.biodiversitylibrary.org/item/193034#page/8/mode/1up>
- Sbordoni, V. 2010. Strength and limitations of DNA barcode



- under the multidimensional species perspective. In: Nimis, P.L. & Lebbe, R.V. (Ed.), *Tools for Identifying Biodiversity: Progress and Problems*: 275-280. Edizioni Università Trieste, Trieste, 455 pp. <http://www.openstarts.units.it/dspace/handle/10077/3790>
- Sclater, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society, London, Zoology*. 2: 130-136. <http://biodiversitylibrary.org/item/35033#page/140/mode/1up>
- Seifert, B. 2014. A pragmatic species concept applicable to all eukaryotic organisms independent from their mode of reproduction or evolutionary history. *Soil Organisms*. 86: 85-93 <https://zenodo.org/record/218030>
- Sherborn, C.D. 1897. On the dates of the Natural History portion of Savigny's 'Description de l'Égypte.' *Proceedings of the Zoological Society, London*. 1897: 285-288. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/97165#page/349/mode/1up>
- Sherff, E.E. 1940. The concept of the genus, 4. The delimitations of genera from the conservative point of view. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 67: 375-380. [http://www.jstor.org/stable/2481071?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/2481071?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Sigwart, J.D., Sutton, M.D. & Bennett, K.D. 2018. How big is a genus? Towards a nomothetic systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 183: 237-252. <https://academic.oup.com/zoolinnear/article-abstract/183/2/237/4554320?redirectedFrom=fulltext>
- Simpson, G.G. 1943. Criteria for genera, species, and subspecies in Zoology and Paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 44: 145-178. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.1943.tb31301.x/abstract>
- Simpson, G.G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York, 237 pp.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 85: 1-350. <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1104>
- Sinha, P. 2002. Recognizing complex patterns. *Nature Neuroscience, Supplement*. 5: 1093-1097. <http://www.nature.com/neuro/journal/v5/n11s/full/nn949.html>
- Sivarajan, V.V. & Robson, N.K.B. 1991. *Introduction to the Principles of Plant Taxonomy*. 2<sup>nd</sup> ed., Univ. Cambridge Press, Cambridge, 295 pp.
- Stadler, T., Rabosky, D.L., Ricklefs, R.E. & Bokma, F. 2014. On age and species richness of higher taxa. *American Naturalist*. 184: 447-455. [http://www.jstor.org/stable/10.1086/677676?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/10.1086/677676?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Stafleu, F.A. 1971. Lamarck: The birth of Biology. *Taxon*. 20: 397-442. <http://www.blc.arizona.edu/courses/schaffer/449/Lamarck/Stafleu%20-%20Birth%20of%20Biol.pdf>
- Stearn, W.T. 1959. The background of Linnaeus's contributions to the nomenclature and methods of Systematic Biology. *Systematic Zoology*. 8: 4-22. <http://www.jstor.org/stable/2411603>
- Stevens, P.F. 1985. The genus concept in practice: But for what practice? *Kew Bulletin*. 40: 457-465. [http://www.jstor.org/stable/4109605?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/4109605?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Stevens, P.F. 1994. *The Development of Biological Systematics: Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System*. Columbia University Press, New York, 627 pp.
- Stevens, P.F. 1997. Mind, memory and history: How classifications are shaped by and through time, and some consequences. *Zoologica Scripta*. 26: 293-301. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1463-6409.1997.tb00419.x/abstract>
- Stevens, P.F. 2002. Why do we name organisms? Some reminders from the past. *Taxon*. 51: 11-26. <http://www.jstor.org/stable/pdf/1554959.pdf>
- Stevens, P.F. 2009. Characters, taxonomic groups, and relationships in Botany 1770-1850 as exemplified by the work of Henri Cassini. *Taxon*. 58: 32-42 <http://www.jstor.org/stable/27756821>
- Stoeckle, M. 2003. Taxonomy, DNA, and the barcode of life. *BioScience*. 53: 796-797. [http://barcoding.si.edu/BackgroundPublications/BioScience03\\_Sept\\_View\\_Stoeckle.pdf](http://barcoding.si.edu/BackgroundPublications/BioScience03_Sept_View_Stoeckle.pdf)
- Strand, M. & Panova, M. 2015. Size of genera - biology or taxonomy? *Zoologica Scripta*. 44: 106-116. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/zsc.12087/abstract>
- Strickland, H.E. 1841. On the true Method of discovering the Natural System in Zoology and Botany. *Annals and Magazine of Natural History*. 6: 184-194. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/139444#page/214/mode/1up>
- Strickland, H.E., Phillips, J., Richardson, J., Owen, R., Jenyns, L., Broderip, W.J., Henslow, J.S., Shuckard, W.E., Waterhouse, G.R., Yarrell, W., Darwin, C. & Westwood, J.O. 1843. Series of propositions for rendering the Nomenclature of Zoology uniform and permanent, being the report of a Committee for the consideration of the subject appointed by the British Association for the Advancement of Science. *Annals and Magazine of Natural History*. 11: 259-275. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/19570#page/283/mode/1up>
- Struck, T.H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 49: 340-345. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0469.2011.00640.x/abstract>
- Struck, T.H. 2013. The impact of paralogy on phylogenomic studies - A case study on annelid relationships. *PLoS ONE*. 8(5): e62892, 22 pp. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0062892>
- Struck, T.H., Paul, C., Hill, N., Hartmann, S., Hösel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedemann, R., Purschke, G. & Bleidorn, C. 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature*. 471: 95-98. <http://www.nature.com/nature/journal/v471/n7336/full/nature09864.html>
- Stuessy, T.F. 2009a. *Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data*. 2<sup>nd</sup> ed., Columbia Univ. Press, New York, 538 pp.
- Stuessy, T.F. 2009b. Paradigms in biological classification (1707-2007): Has anything really changed? *Taxon*. 58: 68-76. <http://www.ktriop.bio.ug.edu.pl/upload/preview/7b100a2d1e90c9587c9f9532778914c7.pdf>
- Svenson, H.K. 1945. On the descriptive method of Linnaeus. *Rhodora, Journal of the New England Botanical Club*. 47: 273-302, 363-388. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/14517#page/420/mode/1up>
- Tollit, M.E. 1986. Dates and authorship of the text volumes of the Histoire Naturelle section of Savigny's Description de l'Égypte. *Bulletin of Zoological Nomenclature*. 43: 107-110. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/388>
- Tournefort, P. 1694. *Elemens de Botanique, ou Methode pour Connoître les Plantes*. Imprimerie Royale, Paris, 2 vols. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b8454361d/f9.item>
- Turrill, W.B. 1942a. Taxonomy and phylogeny, 1. Introduction and historical development of plant classification. *Botanical Review*. 8: 247-270. <http://www.jstor.org/stable/4353269>
- Turrill, W.B. 1942b. Taxonomy and phylogeny, 2. Taxonomic and phylogenetic concepts and criteria, and data used in classification and phylogenetic studies. *Botanical Review*. 8: 473-532 <http://www.jstor.org/stable/4353275>
- Turrill, W.B. 1942c. Taxonomy and phylogeny, 3. Classification and phylogeny in the major groups, Logical as opposed to phylogenetic classifications, Phylogenetic diagrams, Conclusions, and Epilogue. *Botanical Review*. 8: 655-707

- <http://www.jstor.org/stable/4353279>
- Tuxen, S.L. 1967 The entomologist, J.C. Fabricius. *Annual Review of Entomology*. 12: 1-15. <http://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.en.12.010167.000245>
- Tyrl, R.J. 2010. "Being a method proposed for the ready finding... to what sort any plant belongeth". *Oklahoma Native Plants Record*. 10: 77-84. <http://ojs.library.okstate.edu/osu/index.php/ONPR/article/viewFile/422/402>
- Varma, C.S. 2013. *Beyond Set Theory: The Relationships between Logic and Taxonomy from the early 1930 to 1960*. Ph D. Diss., Univ. Toronto, 329 pp. <https://tspace.library.utoronto.ca/handle/1807/68972>
- Vasilyeva, L.N. 1999. Systematics in Mycology. *Bibliotheca Mycologica*. 178: 1-253.
- Vasilyeva, L.N. & Stephenson, S.L. 2010. The problems of traditional and phylogenetic taxonomy of fungi. *Mycosphere*. 1: 45-51. [http://www.mycosphere.org/pdfs/MC1\\_5.pdf](http://www.mycosphere.org/pdfs/MC1_5.pdf)
- Vasilyeva, L.N. & Stephenson, S.L. 2012. The hierarchy and combinatorial space of characters in evolutionary systematics. *Botanica Pacifica*. 1: 21-30. [https://www.researchgate.net/publication/273492790\\_The\\_Hierarchy\\_and\\_Combinatorial\\_Space\\_of\\_Characters\\_in\\_Evolutionary\\_Systematics](https://www.researchgate.net/publication/273492790_The_Hierarchy_and_Combinatorial_Space_of_Characters_in_Evolutionary_Systematics)
- Vasilyeva, L. & Stephenson, S.L. 2013. "I have come to some conclusions that shock me ...". *Mycosystema*. 32: 321-329. <http://manu40.magtech.com.cn/Jwx/EN/Y2013/V32/I3/321>
- Vavilov, N.I. 1922. The law of homologous series in variation. *Journal of Genetics*. 12: 47-89. <http://link.springer.com/article/10.1007%2FBF02983073>
- Vinarski, M.V. 2013. One, two, or several? How many lymnaeid genera are there? *Rutenica*. 23: 41-58. <http://www.biotaxa.org/Ruthenica/article/viewFile/1020/1669>
- Voss, E.G. 1952. The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. *Journal of Science Laboratory, Denison University*, 43, 1-25 (difficult to find; a pdf is available upon request).
- Wadhawan, V. 2014. Kurzweil's pattern-recognition theory of mind, 1 & 2. <http://vinodwadhawan.blogspot.in/2014/03/125-kurzweils-pattern-recognition.html>, <http://vinodwadhawan.blogspot.mx/2014/04/126-kurzweils-pattern-recognition.html>
- Wallace, A.R. 1876. *The Geographical Distribution of Animals, with a Study of the Relations of Living and Extinct Faunas as elucidating the past Changes of the Earth Surface*. Harper & Brothers, New York, 2 vols.
- Wallace, A.R. 1895. The method of organic evolution. *Fortnightly Review, new series*. 57: 211-224, 435-445. <http://people.wku.edu/charles.smith/wallace/S510.htm>
- Ward, L. 2005. The publications of Kristian Fauchald and the polychaete taxa named in those works. *Marine Ecology*. 26: 145-154. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0485.2005.00068.x/abstract>
- Ward, R.D., Zemlak, T.S., Innes, B.H., Last, P.R. & Hebert, P.D.N. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 360: 1847-1857. <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/360/1462/1847.long>
- Warren, L. 2004. *Constantine Samuel Rafinesque: A Voice in the American Wilderness*. University Press of Kentucky, Lexington, 252 pp.
- Weigert, A., Helm, C., Meyer, M., Nickel, B., Arendt, D., Hausdorf, B., Santos, S.R., Halanych, K.M., Purschke, G., Bleidorn, C. & Struck, T.H. 2014. Illuminating the base of the annelid tree using transcriptomics. *Molecular Biology and Evolution*. 31: 1391-1401. <http://mbe.oxfordjournals.org/content/early/2014/02/23/molbev.msu080>
- Wheeler, Q.D. 2008. Undisciplined thinking: Morphology and Hennig's unfinished revolution. *Systematic Entomology*. 33: 2-7. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3113.2007.00411.x/full>
- Wilkins, J.S. & Ebach, M.C. 2014. *The Nature of Classification: Relationships and Kinds in the Natural Sciences*. Palgrave Macmillan, New York, 197 pp.
- Williams, C.B. 1951. A note on the relative sizes of genera in the classification of animals and plants. *Proceedings of the Linnean Society, London*. 162: 171-175. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8312.1951.tb00610.x/abstract>
- Williams, R.L. 2001. Botanophilia in Eighteenth-Century France: The Spirit of Enlightenment. *Archives Internationales d'Histoire des Idées*. 179: 1-206. <http://www.springer.com/la/book/9780792368861>
- Winsor, M.P. 2001. Cain on Linnaeus: The scientist-historian as unanalysed entity. *Studies on the History of Philosophy, Biology and Biomedical Sciences*. 32: 239-254. <http://www.marypwinsor.com/wp-content/uploads/2014/01/Winsor2001a-Cain-Linn.pdf>
- Winsor, M.P. 2003. Non-essentialist methods in pre-Darwinian taxonomy. *Biology and Philosophy*. 18: 387-400. <http://www.marypwinsor.com/wp-content/uploads/2014/01/Winsor-2003-NonEssentialist-Methods.pdf>
- Winsor, M.P. 2006. Linnaeus Biology was not essentialist. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 93: 2-7. [http://www.jstor.org/stable/40035041?seq=1#page\\_scan\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/40035041?seq=1#page_scan_tab_contents)
- Winsor, M.P. 2009. Taxonomy was the foundation of Darwin's evolution. *Taxon*. 58: 43-49. <https://www.jstor.org/stable/pdf/27756822.pdf>
- Winston, J.E. 1999. *Describing Species: Practical Taxonomic Procedure for Biologists*. Columbia Univ. Press, New York, 518 pp.
- Zaddach, G. 1880. *Adolph Eduard Grube*. Gedächtnissrede gehalten in der Physikalisch-ökonomischen Gessellschaft zu Königsberg. Königsberg, 17 pp.
- Zakharov, E.V., Lobo, N.F., Nowak, C. & Hellmann, J.J. 2009. Introgression as a likely cause of mtDNA paraphyly in two allopatric skippers (Lepidoptera: Hesperidae). *Heredity*. 102: 590-599. <http://www.nature.com/hdy/journal/v102/n6/full/hdy200926a.html>
- Zander, R.H. 2013. *A Framework for Post-Phylogenetic Systematics*. Zetetic Publications, Saint Louis, 209 pp.
- Zapata, F. & Jiménez, I. 2012. Species delimitation: Inferring gaps in morphology across geography. *Systematic Biology*. 61: 179-194. <http://sysbio.oxfordjournals.org/content/61/2/179.long>
- Zrzavý, J., Říha, P., Piálek, L. & Janouškovec, J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): Total evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology*. 9: 189, 14 pp. <http://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-9-189>

# MURCIÉLAGOS POLINIZADORES DEL NORESTE DE MÉXICO

EMMA PATRICIA GÓMEZ-RUIZ



## RESUMEN

Los murciélagos son uno de los grupos de mamíferos más amenazados a nivel mundial. En México más de la cuarta parte de la quiropterofauna se encuentra en alguna categoría de riesgo. Especies de la tribu Glossophagini (Phyllostomidae) son especialmente vulnerables debido a sus hábitos alimenticios especializados (néctar) y a lo limitado de refugios (cuevas) con las condiciones que estas especies requieren. En el Noreste de México se distribuyen tres especies de murciélagos nectarívoros: *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena*, las primeras dos de éstas consideradas amenazadas bajo criterios nacionales (NOM-059-SEMARNAT-2010). La principal fuente de néctar para estas tres especies de murciélagos en el Noreste de México son plantas del género *Agave* subgénero *Agave* (Asparagaceae), las cuales presentan inflorescencias con síndrome floral quiropterófilo por lo que se considera a los murciélagos como los polinizadores más eficaces. Estas plantas, también conocidas como magueyes, son clave en ecosistemas áridos y semiáridos al prevenir la erosión del suelo y aportar refugio y alimento a muchas especies de fauna. Además, varias especies de *Agave* son importantes como sustento de comunidades rurales ya que son utilizadas para producir fibras, aguamiel y bebidas tradicionales como el mezcal. El objetivo de este trabajo es presentar una revisión sobre el estado del conocimiento de las especies de murciélagos nectarívoros que habitan el Noreste de México y las principales amenazas que enfrentan con relación a la pérdida de sitios de forrajeo (agaves en floración). La pérdida de murciélagos polinizadores pudiera resultar en una reducción en la diversidad genética de las plantas que polinizan aumentando su vulnerabilidad a los cambios ambientales actuales.

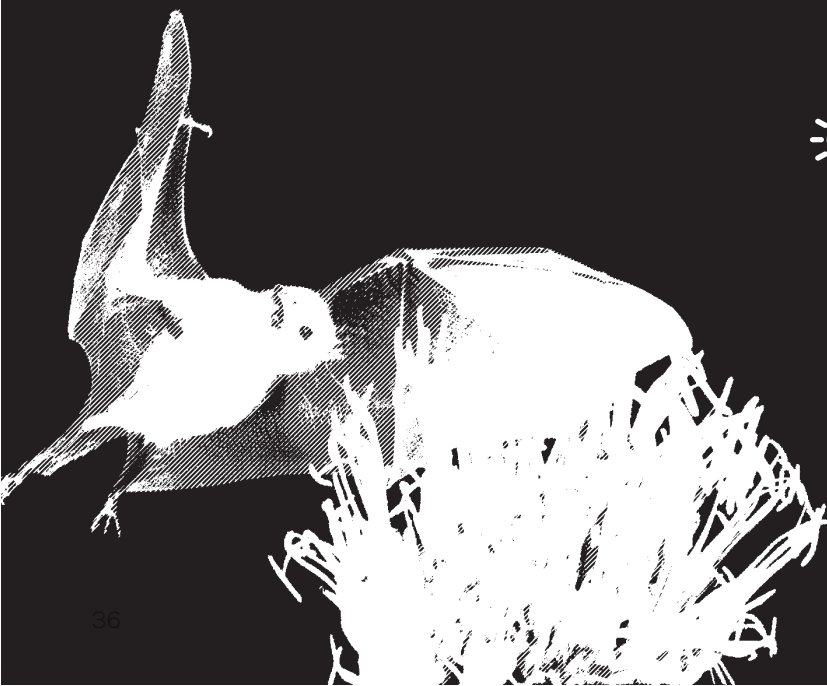
## ABSTRACT

Bats are one of the most threatened groups of mammals in the world. In Mexico more than a quarter of all the bat species are listed under a risk category. Species of the tribe Glossophagini (Phyllostomidae) are especially vulnerable due to their specialized diet (nectar) and the limited availability of roosts (caves) with the conditions that these species require. Three nectar-feeding bats are found in Northeastern Mexico: *Choeronycteris mexicana*, *Leptonycteris nivalis* and *L. yerbabuena*, the first two are considered threatened under national criteria (NOM-059-SEMARNAT-2010). The principal nectar source for these three bat species in Northeastern Mexico are plants of the genus *Agave* subgenus *Agave* (Asparagaceae) that have chiropterophilous flower syndrome, thus, bats are considered their most efficient pollinators. These plants, also known as "magueyes", are key in arid and semiarid ecosystems because they prevent soil erosion, and provide refuge and food to many animal species. Moreover, several *Agave* species are important as an income source for rural communities because they are used to produce fibers, aguamiel, and traditional beverages such as mezcal. The objective of this work is to present a review of the state of knowledge of the nectar-feeding bat species that inhabit Northeast Mexico and the main threats they face in relation to the loss of foraging sites (flowering agave). The loss of pollinating bats leads to a reduction in the genetic diversity of the plants they pollinate, increasing their vulnerability to the current environmental changes.



**Palabras clave:** Nectarívoros, Chiroptera, agave, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas

**Key words:** Nectarívorous, agave, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas



## INTRODUCCIÓN

Con un total de 1411 especies descritas a la fecha (Mammal Diversity Database 2020), los murciélagos o quirópteros son el segundo orden de mamíferos con mayor diversidad en el mundo. En México se han registrado 138 especies lo que lo posiciona en el quinto lugar a nivel mundial (Medellín et al., 2008).

En la mayor parte de la sociedad occidental los murciélagos se han relacionado con criaturas nocturnas misteriosas que han sido inspiración de diversas historias de terror. La asociación de los murciélagos con los vampiros surge cuando llegan a Europa historias de los primeros exploradores del nuevo mundo que hablaban de murciélagos que se alimentaban de sangre. Únicamente existen 3 especies de murciélagos que se han especializado en alimentarse de sangre de aves y mamíferos. El resto de las especies de murciélagos se alimentan ya sea de insectos, carne (peces, roedores, lagartijas, otros murciélagos), frutas o de néctar. Por sus hábitos alimenticios estos mamíferos cumplen un importante papel en los ecosistemas generando servicios ecológicos de los cuales nos vemos beneficiados los humanos, como el control de plagas, la dispersión de semillas y la polinización de diversas plantas, muchas de ellas importantes ecológica y económicamente (Kunz et al., 2011; Lacher et al. 2019).

Desafortunadamente, debido a su mala fama, los murciélagos son vistos como algo nocivo que es necesario erradicar y por ello han sido víctimas de persecución directa y vandalismo en las cuevas donde se refugian (Tuttle y Moreno, 2005; Medellín et al., 2017). Aunado a esto la pérdida de hábitat por cambio de uso de suelo resultado de actividades humanas los afecta directa e indirectamente, a la par de otras actividades que han tomado auge reciente, como los grandes aerogeneradores para producir energía eléctrica los cuales afectan directamente a murciélagos que mueren por colisión con las turbinas (Frick et al., 2017; Hammerson et al., 2017).

Los murciélagos tienen una tasa de reproducción muy baja, en general de 1 a dos crías por hembra por año, por lo que sus poblaciones no se recuperan con facilidad después de sufrir alta mortandad. Además, los refugios que prefieren tienen características muy particulares por lo que es difícil reemplazarlos con otros una vez que son destruidos. Se estima que los quirópteros representan uno de los grupos de mamíferos más amenazados (Frick et al., 2019). Más de la cuarta parte de la quiropterofauna mexicana se encuentran en alguna

categoría de riesgo bajo la norma oficial mexicana de protección de especies nativas del país (NOM-059-SEMARNAT 2010). Los murciélagos nectarívoros de la subfamilia Glossophaginae (familia Phyllostomidae) son especialmente vulnerables al riesgo de extinción, dado sus hábitos alimenticios muy específicos (néctar y polen) y su dependencia de cuevas particulares y sensibilidad a disturbios en dichos refugios (Arita y Santos-del-Prado, 1999; Gómez-Ruiz et al., 2015). Me enfocare en este grupo particular de murciélagos y su importancia como polinizadores, haciendo hincapié en las especies presentes en el noreste de México y su relación con plantas clave de la región.

## QUIROPTEROFILIA: PLANTAS QUE ATRAEN A MURCIÉLAGOS

La mayoría de las angiospermas (plantas con flor) son polinizadas por animales y se conocen 355 especies de mamíferos que visitan flores para alimentarse de néctar y polen ya sea como su principal fuente de alimento o de manera oportunista (Fleming y Kress, 2013; Regan et al., 2015). La gran mayoría de los mamíferos polinizadores son murciélagos, particularmente de la subfamilia Glossophaginae los cuales poseen adaptaciones morfológicas (rostró elongado, lengua larga y con papillas vellosas para colectar el néctar con rapidez) y de comportamiento (vuelo especializado para alimentarse de néctar). Además, existen especies de murciélagos de otros grupos taxonómicos que visitan flores de manera oportunista y también cumplen el papel de polinizadores (Lacher et al., 2019).

Los llamados síndromes florales de las plantas se refieren a características particulares de las flores que evolutivamente se han seleccionado para atraer a los polinizadores más efectivos (aquellos que transportan mayor cantidad de polen de una flor a otra). Se le llama "quiropterofilo" al síndrome floral especializado en atraer murciélagos, cuyas características son flores vistosas, expuestas, de coloración clara y con abundante néctar (Tschapka y Dressler, 2002).

En México existen 12 especies de murciélagos en la subfamilia Glossophaginae (Alvarez-Castañeda et al., 2017), tres de estas especies se distribuyen en Nuevo León: *Leptonycteris nivalis*, *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* (Fig. 1). Las tres especies visitan flores de magueyes, plantas del género *Agave* subgénero *Agave* que presentan flor en panícula (Fig. 2) cuyas características son quiropterófilas. Los agaves tienen una gran importancia ecológica, al prevenir la erosión del suelo y ser fuente de alimento de diversas

especies de insectos, aves y mamíferos. También son importantes para las comunidades humanas del Noreste de México al ser aprovechados para diversos usos: fibras, forraje, bebidas como el aguamiel y el mezcal (Colunga-García et al., 2007).

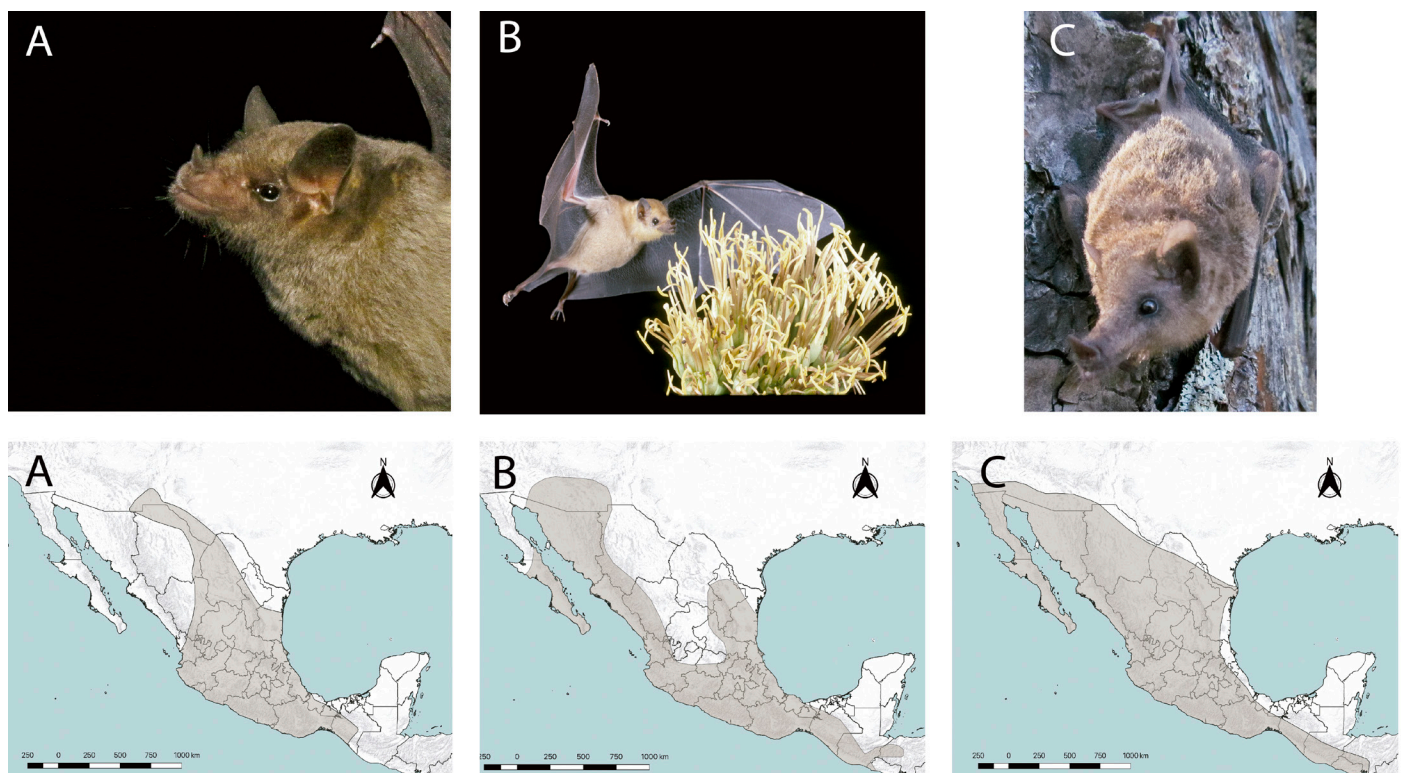
## ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LOS MURCIÉLAGOS NECTARÍVOROS DEL NORESTE DE MÉXICO

El murciélago magueyero mayor (*Leptonycteris nivalis*) es un quiróptero que migra desde el centro de México hasta el suroeste de Estados Unidos siguiendo los eventos de floración de agaves, de los que se alimenta (Fig. 1 A). En los últimos 10 años se ha reducido el 50% de sus poblaciones, posicionándolo como una especie de murciélago en peligro de extinción (Medellín 2016). Es una de las 78 especies de murciélagos consideradas como amenazadas o críticamente amenazadas a escala global (Medellín, 2016b). Se sabe que cada primavera al menos una parte de la población, principalmente integrada por hembras preñadas, migra desde el centro de México hasta el sur de Texas y Nuevo México en Estados Unidos, recorriendo bosques semiáridos y matorrales desérticos y transportando polen entre poblaciones distantes de plantas (Moreno-Valdez et al. 2000; Gómez-Ruiz y Lacher, 2017). Hasta la fecha se conocen solamente 3 cuevas de maternidad (donde se registran hembras lactantes) una de ellas localizada en el estado de Nuevo León (Moreno-Valdez et al., 2004).

Esta especie ha sido reportada para Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Vargas-Contreras y Hernández-Huerta, 2001; Castillo-Hernández y Treviño-Carreón, 2009; Gómez-Ruiz et al., 2015).

El murciélago magueyero menor (*Leptonycteris yerbabuena*) se distribuye en zonas menores a los 1000 msnm desde el sur de Arizona y Nuevo México (EUA) hasta Honduras y El Salvador, en matorral desértico y bosque seco tropical (Cole y Wilson 2006) (Fig. 1B). Se reconocen varias poblaciones, las del norte migran al sur en septiembre y regresan en mayo, las crías de estas poblaciones nacen entre mayo y junio en grandes colonias de maternidad. Se ha identificado una población que no es migratoria y reside en la región de bosque seco tropical del centro y del oeste de México. En dicha población las crías nacen entre diciembre y enero (Medellín, 2016). El murciélago magueyero menor se encontraba en categoría de amenazado en la lista de especies en riesgo para México, pero datos de monitoreo reciente han documentado poblaciones estables y en crecimiento por lo que se propuso remover esta especie de la lista (SEMARNAT 2015). Esta especie se reporta para los Estado de Nuevo León y Tamaulipas (Jiménez-Guzmán et al., 1999; Castillo-Hernández y Treviño-Carreón, 2009).

El murciélago trompudo (*Choeronycteris mexicana*) se ha registrado desde el sur de California, Nevada, Arizona, Nuevo México y Texas hasta Honduras y El Salvador (Fig. 1C). Se encuentra en matorral desértico y



**Figura 1.** Fotografías y distribución de tres especies de murciélagos nectarívoros presentes en el noreste de México. A) *Leptonycteris nivalis* (Foto: Emma P. Gómez-Ruiz, Polígono de distribución: Bat Conservation International), B) *Leptonycteris yerbabuena* (Foto: J. Scott Altenbach, Polígono de distribución: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), C) *Choeronycteris mexicana* (Foto: Emma P. Gómez Ruiz, Polígono de Distribución: Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza).



**Figura 2.** Plantas del género *Agave* subgénero *Agave* que presentan flor en panícula de la especie *Agave asperrima*, ubicadas en el Municipio de Cuatro Ciénegas, Coahuila. (Foto: Emma P. Gómez Ruiz)

en bosques deciduos y de pino-encino. De acuerdo con la evaluación de la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza se considera una especie común, aunque no forma colonias numerosas. Datos de Arizona documentan que las crías de esta especie nacen entre junio y julio. Se cree que las poblaciones del norte migran al sur en el invierno aun que en general se conoce muy poco acerca del estado de las poblaciones de esta especie (Solari 2018). Esta especie se reporta para los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas (Álvarez, 1963; Gómez-Ruiz et al., 2015).

## FUNCIÓN ECOLÓGICA DE LOS MURCIÉLAGOS POLINIZADORES

Los murciélagos que se alimentan de néctar cumplen un papel ecológico fundamental para los ecosistemas al polinizar plantas que previenen la erosión del suelo y aportan refugio y alimento a muchas otras especies (Lacher et al., 2019). La principal fuente de néctar para las tres especies de murciélagos nectarívoros en Coahuila y Nuevo León son plantas del género *Agave* subgénero *Agave* (Asparagaceae) (Moreno-Valdez et al., 2004; Gómez-Ruiz y Lacher, 2017). Estas plantas, también conocidas como magueyes, presentan síndrome floral quiropterófilo ya que sus flores son grandes y llamativas, abiertas durante la noche y de aroma intenso. Los agaves producen flor únicamente una vez en su ciclo de vida el cual puede durar de 8 a 20 años, apostando toda su energía para atraer polinizadores que permitan la reproducción sexual (Gentry, 1982). Un estudio sobre la evolución de las diferentes especies de agaves del subgénero *Agave*, sugiere que los murciélagos nectarívoros que colonizaron zonas áridas tuvieron un papel muy importante, particularmente los autores mencionan a

los murciélagos magueyeros *Leptonycteris nivalis* y *L. yerbabuena* (Good-Avila et al., 2006).

La migración de los murciélagos magueyeros coincide con la disponibilidad de flores de agave. Comparados con otros polinizadores, los murciélagos pueden cargar grandes cantidades de polen y transportarlas grandes distancias conectando poblaciones de agaves (Fleming et al., 2009). Cada especie de agave produce una flor en diferente temporada del año y poblaciones de la misma especie también difieren en el inicio de su floración siguiendo un patrón latitudinal (Gentry, 1982). Se ha documentado que el murciélago magueyero mayor (*L. nivalis*) migra a lo largo de un corredor de agaves siguiendo su floración y ocurre con mayor frecuencia en zonas donde se distribuye mayor número de especies de agaves, ubicadas en las cadenas montañosas de la Sierra Madre Oriental (Gómez-Ruiz y Lacher, 2017).

## AMENAZAS QUE ENFRENTAN LOS MURCIÉLAGOS POLINIZADORES

La falta de información sobre la biología y ecología de las especies de murciélagos polinizadores es la principal limitante para definir acciones concretas de conservación. En el caso de estos murciélagos, su supervivencia depende de la disponibilidad de alimento (néctar de agave) y de sitios de refugio (cuevas) con las características requeridas para cada especie. Gómez-Ruiz et al. (2015) identifican seis cuevas usadas como refugio por *Choeronycteris mexicana* y/o *Leptonycteris nivalis* en Coahuila y Nuevo León (Cuadro 1) y son de especial relevancia para ambas especies ya que se reporta presencia de hembras preñadas o lactantes durante los meses de verano. Las especies en riesgo no suelen encontrarse

en las cuevas con mayor riqueza de especies por lo que las prioridades de conservación de cuevas no deben basarse únicamente en función del total de especies que albergan. La principal amenaza que tienen los sitios de refugio es el vandalismo pues en zonas en donde existe conflicto con especies de murciélagos hematófagos que se alimentan de sangre de ganado, las personas prenden fuego dentro de las cuevas para ahuyentar a todos los murciélagos, afectando especies benéficas. Tal situación no es el caso particular de las cuevas del Noreste de México, en esta región la amenaza principal a los murciélagos nectarívoros es la disminución de zonas de forrajeo, por causa de tendencias de cambio de uso de suelo, o aprovechamiento directo de las plantas de las que se alimentan (magueyes) (USFWS, 2019).

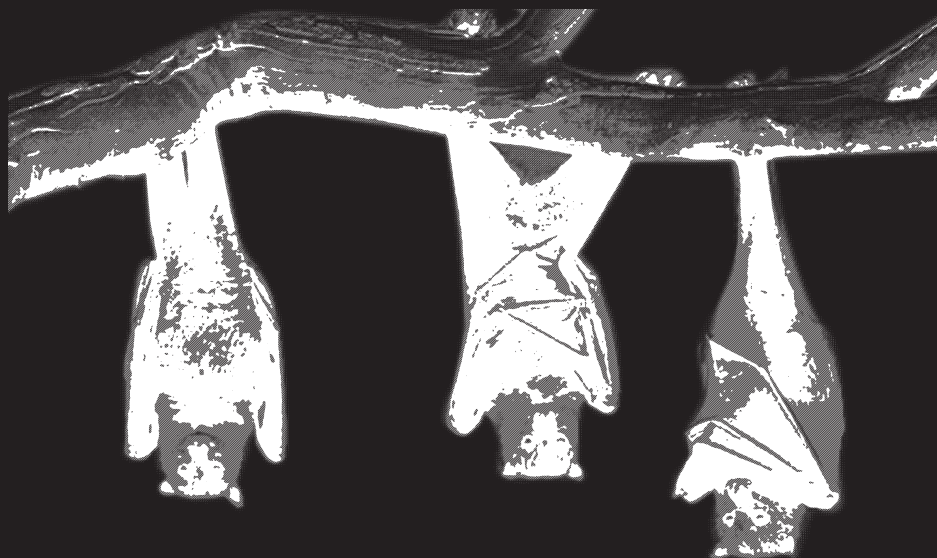
Además, otra amenaza es el cambio climático pues de acuerdo con modelos predictivos basados en escenarios de clima proyectados al 2070, la distribución de los magueyes silvestres de los que se alimentan los murciélagos nectarívoros se reducirán hasta en un 80%. Esto resultaría en cambios en los patrones de distribución de riqueza (número total de especies en un sitio) de especies de agave con lo que se pudiera reducir la disponibilidad de néctar para estos murciélagos durante su migración y época reproductiva (Gómez-Ruiz y Lacher Jr., 2019). Otra consideración son posibles efectos del cambio climático en la fenología de los agaves que pudiera afectar el tiempo de floración y con ello una disparidad con los tiempos en que los murciélagos polinizadores migratorios están presentes en la zona. Documentar esta posible disparidad requiere de monitoreo continuo de la fenología de los magueyes silvestres en donde un programa de ciencia ciudadana pudiera ayudar a documentar estas tendencias. Para ello ya existen iniciativas en desarrollo por parte del Laboratorio de Mastozoología de la Facultad de Ciencias Biológicas, UANL en colaboración con organizaciones de la sociedad civil. Finalmente, aún existen muchos vacíos de información respecto al uso de recursos alimenticios por murciélagos nectarívoros por lo cual en el Laboratorio de Mastozoología estamos trabajando en un proyecto que documenta los patrones de uso temporal y espacial de los agaves en floración por parte de los murciélagos nectarívoros para determinar si existe competencia entre estas especies por un recurso limitado que ha sufrido importantes reducciones por cambio de uso de suelo y que, como ya se mencionó, su disponibilidad pudiera verse afectada por el cambio climático.

	Categoría de riesgo NOM 059-SEMARNAT-2010	Categoría de riesgo según la UICN	Cueva El Infierno, La Camotera, Nuevo León	Cueva del Guano 1, Cuatro Ciénegas, Coah.	Cueva del Guano 2, Cuatro Ciénegas, Coah.	Cueva El Rosillo 1, Cuatro Ciénegas, Coah.	Cueva El Rosillo 2, Cuatro Ciénegas, Coah.	Cueva del Guano, Rayones, Nuevo León
Familia Phyllostomidae								
<i>Choeronycteris mexicana</i>	A	NT	●	●	●	●	●	●
<i>Leptonycteris nivalis</i>	A	EN	●			●		
<i>Dermanura azteca</i>		LC	●					
<i>Desmodus rotundus</i>		LC	●					
Familia Vespertilionidae								
<i>Corynorhinus townsendii</i>		LC	●	●	●	●	●	
<i>Eptesicus fuscus</i>		LC				●		
<i>Lasiurus cinereus</i>		LC	●					
<i>Myotis auriculus</i>		LC	●					
<i>Myotis californicus</i>		LC	●					
<i>Myotis thysanodes</i>		LC	●			●	●	
<i>Myotis yumanensis</i>		LC	●					
<i>Pipistrellus hesperus</i>		LC	●					
<i>Antrozous pallidus</i>		LC	●			●		
<i>Nycticeius humeralis</i>		LC	●					
Familia Molossidae								
<i>Tadarida brasiliensis</i>		LC				●		
<b>Total de especies</b>			<b>13</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>1</b>

UICN= Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza; A=Amenazada, NT= Casi amenazado (Near threatened), EN= En peligro (Endangered), LC= Preocupación menor (Least concern).

**Cuadro 1.** Lista de especies encontradas en cuevas usadas por murciélagos nectarívoros ubicadas en Coahuila y Nuevo León. Modificado de Gómez-Ruiz *et al.* (2015), actualizado con los resultados de muestreos recientes.





## CONCLUSIÓN

La pérdida de murciélagos polinizadores pudiera resultar en una reducción en la diversidad genética de los magueyes, plantas ecológica y económicamente importantes, aumentando su vulnerabilidad a los cambios ambientales que enfrentamos. Iniciativas globales de la última década han enfatizado la necesidad de iniciativas de conservación enfocadas en complejos de polinizadores y plantas (IPBES, 2016). La región del noreste de México es relevante para especies amenazadas de murciélagos nectarívoros por lo que es fundamental buscar mantener poblaciones de magueyes que continúen siendo polinizados por estos mamíferos, de esta manera se garantiza mantener la diversidad genética de poblaciones de maguey silvestre y su resiliencia (capacidad para afrontar la adversidad) ante los cambios ambientales que enfrentamos.

## AGRADECIMIENTOS

Quisiera reconocer a las organizaciones colaboradoras en los proyectos de conservación de murciélagos polinizadores: Especies, Sociedad y Hábitat, A. C., Bat Conservation International, Nivalis Conservation Network. Así como también a las instituciones que han apoyado la investigación de estas especies a través de diversos financiamientos: CONANP (PROREST 2019 "Conservación del murciélago magueyero mayor y su hábitat en Cumbres de Monterrey"), SEP-PRODEP 2018 (Apoyo de fomento a la generación y aplicación innovadora de conocimiento otorgado a EPGR), Beca L'Oréal-UNESCO-AMC-CONACYT-CONALMEX para las Mujeres en la Ciencia 2018 otorgada a EPGR, Disney Conservation Fund 2019-2021. Agradezco los acertados comentarios de los revisores anónimos que aportaron a la mejora del presente manuscrito. 🌸

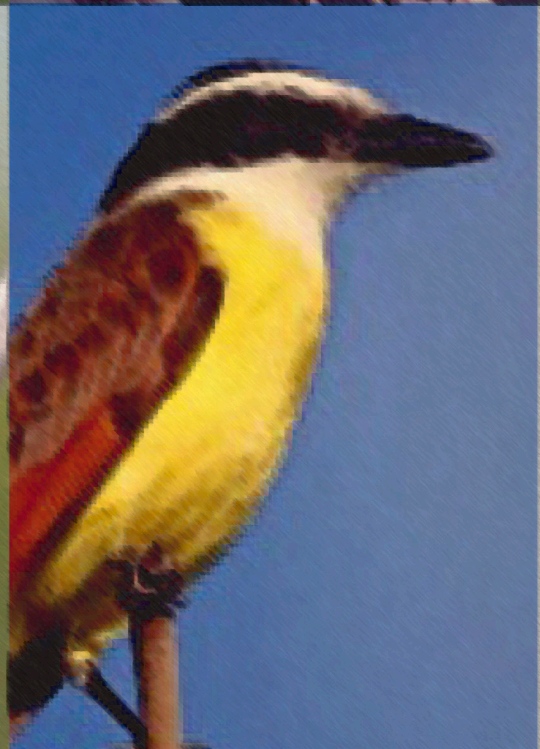
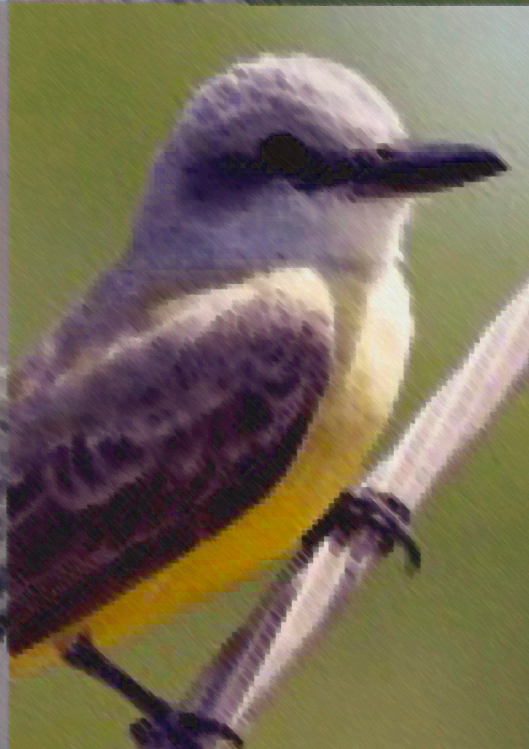
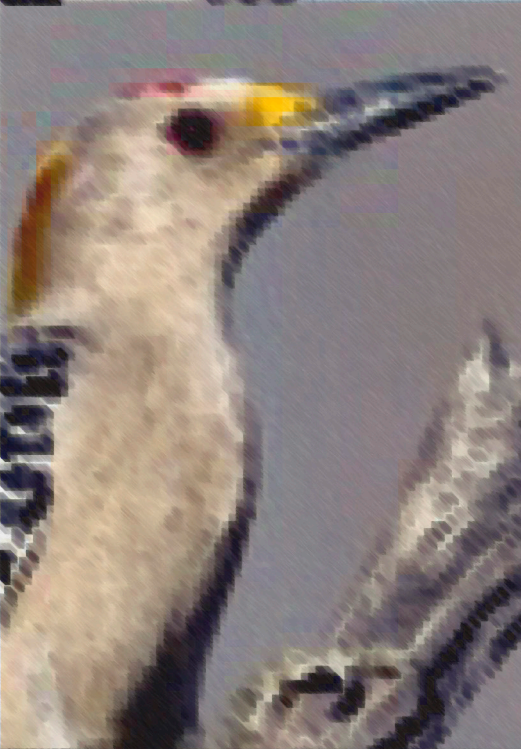
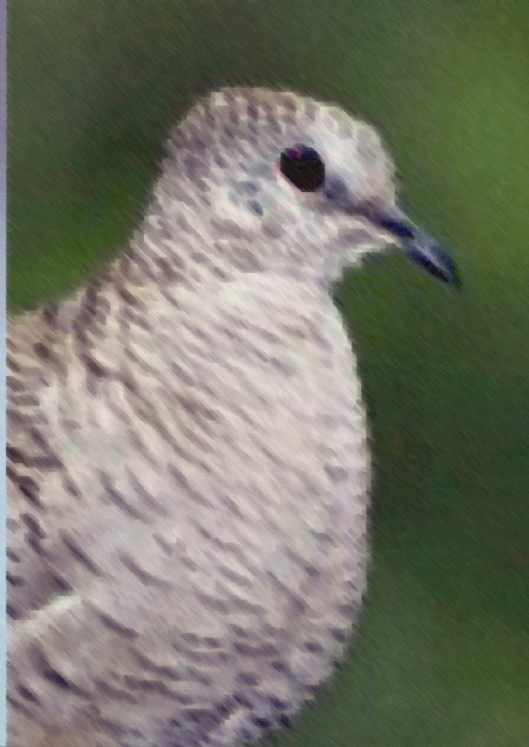


## LITERATURA CITADA

- Alvarez, T. 1963. The recent mammals of Tamaulipas, México. University of Kansas Publications, Museum of Natural History 14:363-473.
- Alvarez-Castañeda, S.T., T. Alvarez, N. González-Ruiz. 2017. Guía para la identificación de los mamíferos de México. JHU Press.
- Arita, H.T. y K. Santos-del-Prado. 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. Journal of Mammalogy 80:31-41.
- Castillo-Hernández, H. y J. Treviño-Carreón. 2009. Biología floral de *Agave gentryi* Ullrich (Agavaceae) en la localidad de la Marcela, Miqihuana, Tamaulipas. CienciaUAT 4:62-66.
- Cole, F.R. y D.E. Wilson. 2006. *Leptonycteris yerbabuenae*. Mammalian species:1-7.
- Colunga-García, M.P., A. Larqué-Saavedra, L.E. Eguiarte, D. Zizumbo-Villarreal. 2007. En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY), Yucatán, México.
- Fleming, T.H., C. Geiselman, W.J. Kress. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. Annals of botany 104:1017-1043.
- Fleming, T.H., W.J. Kress. 2013. The ornaments of life: coevolution and conservation in the tropics. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Frick, W., E.F. Baerwald, J. Pollock, R. Barclay, J. Szymanski, T. Weller, A. Russell, S. Loeb, R. Medellín, L. McGuire. 2017. Fatalities at wind turbines may threaten population viability of a migratory bat. Biological Conservation 209:172-177.
- Frick W.F., T. Kingston, J. Flanders. 2019. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. Annals of the New York Academy of Sciences.
- Gentry H.S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Gómez-Ruiz, E.P., C. Jimenez, J.J. Flores-Maldonado, T.E. Lacher, J.M. Packard. 2015. Conservación de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophagini) en riesgo en Coahuila y Nuevo León. Therya 6:89-102.
- Gómez-Ruiz, E.P. y T.E. Lacher Jr. 2019. Climate change, range shifts, and the disruption of a pollinator-plant complex. Scientific Reports 9:14048.
- Gómez-Ruiz, E.P. y T.E. Lacher. 2017. Modelling the potential geographic distribution of an endangered pollination corridor in Mexico and the United States. Diversity and Distributions 23:67-78.
- Good-Avila S.V., V. Souza, B.S. Gaut, L.E. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation in *Agave* (Agavaceae). Proceedings of the National Academy of Sciences 103:9124-9129.
- Hammerson G., M. Kling, M. Harkness, M. Ormes, B. Young. 2017. Strong geographic and temporal patterns in conservation status of North American bats. Biological Conservation 212:144-152.
- IPBES. 2016. Summary for policymakers of the assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. Page 36. Secretariat of the Inter- governmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- Jimenez-Guzman A., M.A. Zuniga-Ramos, J.A. Niño-Ramirez. 1999. Mamíferos de Nuevo León, México. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León.
- Kunz T.H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobo, T.H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. Annals of the New York Academy of Sciences 1223:1-38.
- Lacher T.E. Jr, A.D. Davidson, T.H. Fleming, E.P. Gómez-Ruiz, G.F. McCracken, N. Owen-Smith, C.A. Peres, S.B. Vander Wall. 2019. The functional roles of mammals in ecosystems. Journal of Mammalogy 100:942-964.
- Mammal Diversity Database. 2020. www.mammaldiversity.org. American Society of Mammalogists. Consultada el 04-01-2020.
- Medellín R. 2016. *Leptonycteris yerbabuenae*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016. Available from <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T136659A21988965.en> (accessed January 4, 2020).
- Medellín R.A. 2016b. *Leptonycteris nivalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11697A22126172. Disponible en <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T11697A22126172.en>. (accessed February 4, 2018).
- Medellín R.A., H.T. Arita, O.H. Sanchez. 2008. Identificación de los Murciélagos de Mexico. Segunda edición. Instituto de Ecología, UNAM, Mexico, D. F.

- Medellín R.A., R. Wiederholt, L. Lopez-Hoffman. 2017. Conservation relevance of bat caves for biodiversity and ecosystem services. *Biological conservation* 211:45-50.
- Moreno-Valdez A., W.E. Grant, R.L. Honeycutt. 2000. A simulation model of Mexican long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*) migration. *Ecological Modelling* 134:117-127.
- Moreno-Valdez A., R.L. Honeycutt, W.E. Grant. 2004. Colony dynamics of *Leptonycteris nivalis* (Mexican long-nosed bat) related to flowering Agave in northern Mexico. *Journal of Mammalogy* 85:453-459.
- Regan E.C., L. Santini, L. Ingwall-King, M. Hoffmann, C. Rondinini, A. Symes, J. Taylor, S.H.M. Butchart. 2015. Global Trends in the Status of Bird and Mammal Pollinators. *Conservation Letters* 8:397-403.
- SEMARNAT. 2015. PROYECTO de Modificación del Anexo Normativo III, Lista de especies en riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo, publicada el 30 de diciembre de 2010. Diario Oficial de la Federación.
- Solari S. 2018. *Choeronycteris mexicana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018. Available from <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T4776A22042479.en> (accessed January 4, 2020).
- Tschapka M. y S. Dressler. 2002. Chiropterophily: On bat-flowers and flower-bats. *Curtis's Botanical Magazine* 19:114-125.
- Tuttle M.D. y Moreno A. 2005. Los murciélagos cavernícolas del norte de México. Su importancia y problemas de conservación. *Bat Conservation International*, Austin, 49 pp.
- United States Fish and Wildlife Service (USFWS). 2019. Species Status Assessment Report for Mexican Long-nosed bat (*Leptonycteris nivalis*).
- Vargas-Contreras J.A. y A. Hernández-Huerta. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*:83-109.





# MONITOREO DE NIVELES DE PLOMO EN CIUDAD UNIVERSITARIA (UANL), UTILIZANDO AVES COMO BIOINDICADORES

ALINA OLALLA-KERSTUPP<sup>1</sup>, JORGE ALEXIS GONZÁLEZ-MARTÍNEZ<sup>1</sup>, CARLOS DAVID YEVERINO-MARTÍNEZ<sup>2</sup>, JOSÉ IGNACIO GONZÁLEZ-ROJAS<sup>1</sup>, ANTONIO GUZMÁN-VELASCO<sup>1</sup>, JUAN PABLO CEYCA<sup>2</sup> Y GABRIEL RUIZ-AYMÁ<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Biología de la Conservación y Desarrollo Sustentable. Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México, 66455

<sup>2</sup>Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Laboratorio de Ornitología. Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León, 66455

## RESUMEN

La exposición crónica a contaminantes atmosféricos como los metales pesados y plomo en particular, ha sido relacionada con fuertes problemas de salud en humanos. La ciudad de Monterrey en México y su área metropolitana son entre las regiones industriales más contaminadas del país. Debido a que las aves han sido utilizadas con éxito como bioindicadores del estatus ambiental, el propósito del presente trabajo fue determinar los niveles de plomo en sangre de aves residentes en Ciudad Universitaria (UANL). Los valores detectados oscilaron entre 3.3  $\mu\text{g}/\text{dl}$  y 14.4  $\mu\text{g}/\text{dl}$ . Valores similares en humanos adultos serían tolerables, pero no así en menores de 15 años, donde el límite sugerido es de 5  $\mu\text{g}/\text{dl}$ .

## ABSTRACT

Chronic exposure to atmospheric pollutants, such as heavy metals and in particular lead, has been linked to health problems in humans. The city of Monterrey in Mexico with its metropolitan area is considered the most contaminated industrial region of the country. Because birds have been successfully used as bioindicators of environmental status, the purpose of the present study was to determine the levels of lead in the blood of resident birds in the Autonomous University of Nuevo León city campus, known as "Ciudad Universitaria". The values detected ranged from 3.3  $\mu\text{g}/\text{dl}$  y 14.4  $\mu\text{g}/\text{dl}$ . If similar values were detected in adult humans, they would be considered within the tolerable range, but not so in infants and adolescents below 15 years of age, where the recommended limit is 5  $\mu\text{g}/\text{dl}$ .



**Palabras clave:** contaminación, plomo, aves, Ciudad Universitaria, UANL

**Key words:** pollutant, lead, birds, Ciudad Universitaria, UANL



## INTRODUCCIÓN

La contaminación ambiental y la exposición crónica a sus componentes, entre los que se encuentran los metales pesados, se considera una problemática importante de salud pública creciente, esto debido a sus efectos nocivos para los ecosistemas y los organismos que los habitan (Parra-Ochoa 2014; Valdez-Cerda et al. 2011).

La ciudad de Monterrey y su área metropolitana (AMM) es considerada una zona industrial de gran importancia económica ya que alberga alrededor de 6,000 empresas dedicadas a actividades industriales (Valdez-Cerda et al. 2011; Guajardo y Arrambide 2002). Sin embargo, según datos oficiales, el AMM ha sido considerada la región industrial más contaminada de México, encontrándose en el polvo de sus calles y filtros aéreos cantidades importantes de distintos contaminantes en forma de material particulado; éstos pueden clasificarse como partículas gruesas ( $\leq 10\mu\text{m}$  o  $\text{PM}_{10}$ ), partículas finas ( $\leq 2.5\mu\text{m}$  o  $\text{PM}_{2.5}$ ) y partículas ultra finas ( $\leq 0.01\mu\text{m}$ ) (Mejía-Velázquez 2010; SEMARNAT 2009; Phallen y Phallen 2007; Sbarato et al. 1997).

Se considera que las  $\text{PM}_{2.5}$  son las más nocivas para la salud humana, ya que pueden penetrar directamente a los alveolos pulmonares (Blanco-Jiménez et al. 2015; Parra-Ochoa 2014). Distintos análisis de las  $\text{PM}_{2.5}$  presentes en el aire del AMM determinaron la presencia de metales pesados tales como hierro, manganeso, níquel, arsénico, cobre, cadmio y plomo (Badillo-Castañeda et al. 2015; Valdez-Cerda et al. 2011).

El plomo es utilizado en la industria con diversos fines y es conocido por causar efectos adversos a la salud humana. Es absorbido principalmente a través de los sistemas respiratorio y gastrointestinal, donde es transportado por la sangre y acumulado en los distintos tejidos (Phallen y Phallen 2007). La exposición crónica a este tóxico comúnmente tiene efectos hematológicos, como anemia, o provoca trastornos neurológicos, como cefalea, irritabilidad, letargo, convulsiones, debilidad muscular, ataxia, temblores y parálisis. La exposición aguda puede provocar trastornos gastrointestinales (anorexia, náuseas, vómitos, dolor abdominal), daño hepático y renal, hipertensión y trastornos neurológicos (malestar, somnolencia, encefalopatía) que pueden causar convulsiones y provocar la muerte (Londoño et al. 2016;

OMS 2013; Nava-Ruiz y Méndez-Armenta 2011). Actualmente en México, el valor máximo de concentración de plomo en sangre considerado tolerable es de  $5\mu\text{g}/\text{dl}$  para niños menores de 15 años y mujeres embarazadas o en lactancia; para el resto de la población es de  $25\mu\text{g}/\text{dl}$  (DOF 2017).

Una de las estrategias para evaluar la calidad ambiental es el uso de bioindicadores (Dale y Beyeler 2001). Los animales son excelentes ejemplos de monitores de peligros ambientales, ya que humanos y animales comparten el ambiente urbano, el aire y el agua, además que los procesos moleculares, celulares y bioquímicos que se generan en respuesta a agentes tóxicos son comunes entre la mayoría de las especies de vertebrados (Parra-Ochoa 2014; Hofer et al. 2010; Anze et al. 2007).

El interés en usar particularmente aves como bioindicadores de contaminación ambiental por metales pesados ha aumentado debido a que están ampliamente distribuidas, presentan un periodo de vida largo y son sensibles a cambios atmosféricos del ambiente (Parra-Ochoa 2014; Hofer et al. 2010; Paddoa-Schioppa et al. 2006; Esselink et al. 1995; Koskimies 1989).

## ZONA DE ESTUDIO

El campus de Ciudad Universitaria de la Universidad Autónoma de Nuevo León cuenta con una superficie de 434 Ha y se localiza en el municipio de San Nicolás de los Garza, Nuevo León. Es sede de oficinas administrativas, rectoría, 11 facultades, centros e institutos de investigación, dos bibliotecas, un centro de informática, auditorios y un centro acuático entre otros. Cada día recibe en sus distintas instalaciones más de 100,000 personas entre empleados, docentes, alumnos y visitantes.

## COLECTA DE EJEMPLARES, TOMA Y ANÁLISIS DE MUESTRAS

Las aves fueron capturadas en los jardines del campus mediante el uso de redes de niebla (FAO 2007; Bub 1991) entre los meses de Agosto y Septiembre de 2017. A cada ejemplar se le extrajo una pequeña muestra de sangre de la vena braquial (FAO 2007) y posteriormente fue liberada.

La muestra fue analizada mediante un dispositivo portátil de voltamperometría de redisolución anódica (Lead Care® II Blood Lead Analyzer). El dispositivo permite medir concentraciones de plomo en la sangre ( $3\mu\text{g}/\text{dl}$  a  $65\mu\text{g}/\text{dl}$ ) en tres minutos usando una muestra de  $50\mu\text{l}$  de sangre (un tubo capilar) (González-Valdés et al. 2008; LeadCare II Users Guide).

## RESULTADOS Y DISCUSIONES

Se capturaron y analizaron 59 individuos pertenecientes a tres órdenes, seis familias y nueve especies de aves (Figura 1). Cuarenta y cinco de ellas presentaron concentraciones superiores a los  $3.3\mu\text{g}/\text{dl}$ , siendo el valor más alto de  $14.4\mu\text{g}/\text{dl}$  (Tabla 1).

Definir el límite a partir del cual la concentración de un contaminante detectado se puede considerar tóxica es difícil. Si esto ya es complicado en humanos, siendo solo una especie, todavía resulta más complejo en las aves, que son miles de especies diferentes con variaciones intraespecíficas a veces importantes (MMA 2006). Con relación al plomo, distintos autores parecen concordar con establecer un rango de  $20\mu\text{g}/\text{dl}$  a  $60\mu\text{g}/\text{dl}$  como límite de concentración no tóxica, cantidades superiores indican intoxicación (Martorell 2009; MMA 2006; Scheifler et al. 2006; Franson 1996).

Básicamente la intoxicación puede manifestarse de diferentes maneras, pero siempre predominan los daños neurológicos, digestivos, renales y del sistema circulatorio (el plomo inactiva una de las enzimas de la síntesis del grupo hemo, esencial para la formación de la hemoglobina en los eritrocitos). Por su carácter de tóxico inespecífico, una vez en el sistema circulatorio se distribuye a los tejidos blandos (riñón e hígado principalmente), afectando a la mayoría de los procesos fisiológicos, sistema nervioso y muscular (Carneiro et al. 2015; Binkowski et al. 2013; Malik y Seb 2009; MMA 2006; Nam y Lee 2006 a y b; Swaileh y Sansur 2006). Lo anterior, hace que la detección de la enfermedad sea difícil, pasando en ocasiones desapercibida o atribuyéndose a otras causas ajenas a la ingestión de plomo.

Si bien todas las muestras analizadas se encontraron por debajo del límite inferior de tolerancia, es importante resaltar dos cosas: 1) La cantidad de aves muestreadas fue baja y por ejemplo en el caso de los zanates el 86% de ellos fueron individuos juveniles que aún no han tenido tiempo suficiente para acumular tóxicos en niveles detectables; y 2) Si comparamos los niveles detectados contra los límites de tolerancia establecidos para el hombre, el 51% de las muestras con detección de plomo se encuentran por encima del límite de tolerancia para niños menores de 15 años y mujeres embarazadas o en lactancia (DOF 2017).


La Ciudad Universitaria de la UANL se encuentra rodeada de una fuerte presión ambiental (hablando de emisiones contaminantes). En su cara Este se encuentra el grupo Ternium de México, que se especializa en la siderurgia y se dedica a la producción

de aceros planos y largos, los cuales pueden contener trazas de plomo debido a la impureza del hierro o a los procesos para mejorar su calidad. Esta empresa cuenta con varias plantas en el AMM y si bien la PROFEPA les ha entregado en distintas ocasiones certificados de "Industria Limpia" a algunas de ellas (los más recientes en 2016) (PROFEPA 2016), no encontramos registro alguno de que se les haya otorgado dicha distinción a las Plantas Guerrero y Universidad (colindantes con Ciudad Universitaria).

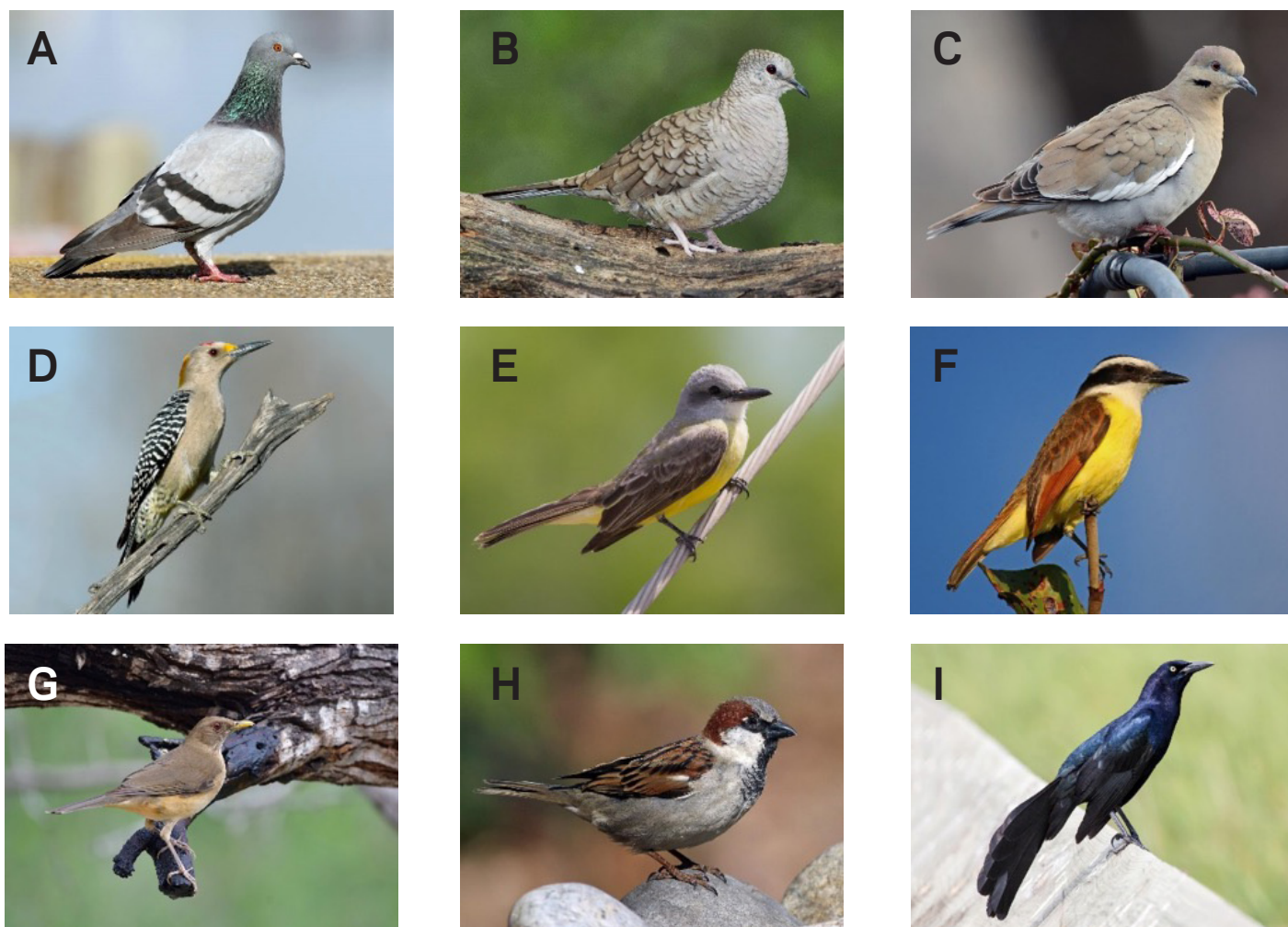
Otro factor a considerar dentro de Ciudad Universitaria es el tráfico vehicular. La Secretaría de Sustentabilidad de la UANL (SSUANL 2017) ha estimado una afluencia vehicular de aproximadamente 8,600 unidades, que si bien se considera baja en relación a la cantidad de personas que confluyen en el campus, resulta problemática pues la UANL no cuenta con la infraestructura adecuada para dar un flujo libre y continuo a los automotores. La baja velocidad a la que circulan mientras alumnos y empleados caminan entre ellos, aunado al alto número de vehículos particulares, de transporte y carga pesada que transitan en las avenidas Manuel L. Barragán y Alfonso Reyes, aumentan las probabilidades de inhalación de contaminantes. Si bien desde el año 1997 dejaron de producirse combustibles y aditivos con plomo, las gasolinas hoy en día pueden contener trazas de plomo (hasta  $0.5\text{mg}/\text{L}$ ) debido a impurezas en las corrientes de alimentación (Scott-Fogler 2008).

En 2011 se publicó un análisis de los metales pesados encontrados en polvos de distintas calles del AMM (Valdez-Cerda et al. 2011); se tomaron muestras de 30 puntos, uno de ellos en Ave. Barragán y Fidel Velázquez (esquina noroeste de Ciudad Universitaria) y otros 10 dentro de un radio de 5 km a la redonda de Ciudad Universitaria. Todas las muestras contenían plomo que fue atribuido en su mayoría a emisiones vehiculares y a formas residuales de diferente especiación (plomo inorgánico oxidado y plomo ligado a moléculas orgánicas).

## CONCLUSIÓN

La determinación de los niveles de plomo mediante voltamperometría de redisolución anódica, utilizando el equipo LeadCare Analyzer II, funciona como una herramienta sencilla y de bajo costo, para realizar diagnósticos oportunos en aves silvestres como biomonitores de contaminación en zonas urbanas. Aunque se encontraron variaciones en los niveles de plomo entre las especies de aves estudiadas, las concentraciones de este metal no representan riesgo de toxicidad para las aves, según lo reportado para aves de otras regiones del mundo. Sin embargo, considerando la normatividad ambiental vigente en México, los niveles de plomo disponibles en el AMM podrían tener implicaciones toxicológicas para la salud de las personas en condiciones de mayor vulnerabilidad. Se recomienda ampliar el diagnóstico de los niveles de plomo a otras especies de fauna silvestre y a otros sitios dentro del AMM y regiones adyacentes. 





- A. Paloma doméstica
- B. Tortolita cola larga
- C. Paloma ala blanca
- D. Carpintero cheje
- E. Luis bienteveo
- F. Tirano cuir
- G. Mirlo café
- H. Gorrión doméstico
- I. Zanate mayor

**Figura 1.** Especies de aves capturadas dentro Ciudad Universitaria (UANL) para determinación de niveles de plomo en sangre. Imágenes tomadas de: The Cornell Lab of Ornithology.

**Créditos forográficos.** Paloma doméstica: Luke Seitz; Tortolita cola larga: Jeffrey Moore; Paloma ala blanca: Ted Bradford; Carpintero cheje: Guillermo López; Luis bienteveo: Ian Davies; Tirano Cuir y Zanate mayor: Darren Clark; Mirlo café: Marky Mutchler y Gorrión doméstico: Evan Lipton.

**Tabla.1** Concentración de plomo en sangre en aves capturadas en la Ciudad Universitaria (UANL).

Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	N	Concentración de plomo (µg/dl)	
					Media	Rango
Columbiformes	Columbidae	<i>Columba livia</i>	Paloma doméstica	1	6.2	
		<i>Columbina inca</i>	Tortolita cola larga	1	6.3	
		<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma ala blanca	13	5.8	3.3 - 9.7
Piciformes	Picidae	<i>Melanerpes aurifrons</i>	Carpintero cheje	18*	6.2	3.4 - 14.4
Passeriformes	Tyrannidae	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Luis bienteveo	2	4.5	3.8 - 5.2
		<i>Tyrannus couchii</i>	Tirano cuir	2	< 3.3	
	Turdidae	<i>Turdus grayi</i>	Mirlo café	7	4.7	3.5 - 7.5
		<i>Passer domesticus</i>	Gorrión doméstico	1	< 3.3	
	Icteridae	<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate mayor	14**	4.4	3.4 - 5.4
<b>Total</b>				<b>59</b>	<b>5.44</b>	<b>3.3 - 14.4</b>

\* 2 individuos presentaron valores <3.3 µg/dl

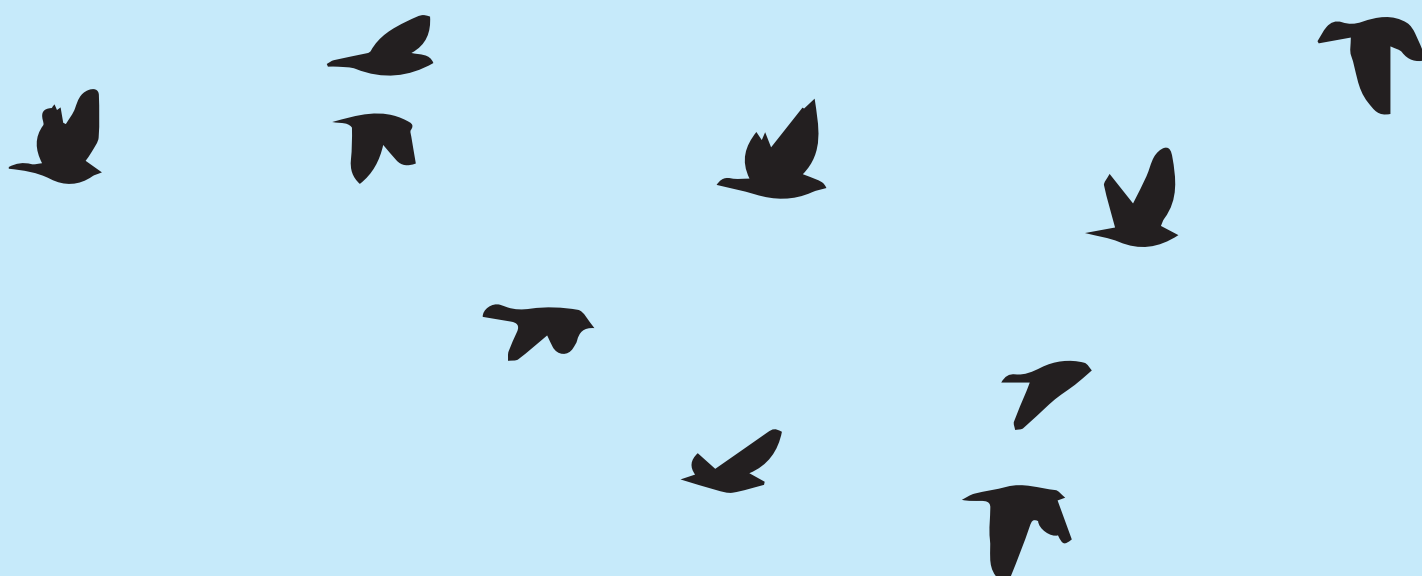
\*\* 12 individuos presentaron valores <3.3 µg/dl



## LITERATURA CITADA

- Anze, R., M. Franken, M. Zaballa, M.R. Pinto, G. Zeballos, M. Cuadros y S. Granado. 2007. Bioindicadores en la detección de la contaminación atmosférica en Bolivia. *Revista Virtual REDESMA*. 53-74. [https://www.researchgate.net/publication/277502418\\_Bioindicadores\\_en\\_la\\_deteccion\\_de\\_la\\_contaminacion\\_atmosferica\\_en\\_Bolivia](https://www.researchgate.net/publication/277502418_Bioindicadores_en_la_deteccion_de_la_contaminacion_atmosferica_en_Bolivia)
- Badillo-Castañeda, C. T., L. Garza-Ocañas, M.C.H. Garza-Ulloa, M.T. Zanatta-Calderón y A. Caballero-Quintero. 2015. Heavy Metal Content in PM 2.5 Air Samples Collected in the Metropolitan Area of Monterrey, México. *Human and Ecological Risk Assessment*. 21(8): 2022-2035. <http://dx.doi.org/10.1080/10807039.2015.1017873>
- Binkowski, L.J., K. Sawicka-Kapusta, J. Szarek, E. Strzyżewska, M. Felsmann. 2013. Histopathology of liver and kidneys of wild living Mallards *Anas platyrhynchos* and Coots *Fulica atra* with considerable concentrations of lead and cadmium. *Science of the Total Environment*. 450-451: 326-333. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.02.002>
- Blanco-Jiménez S., F. Altúzar, B. Jiménez, G. Aguilar, M. Pablo y M.A. Benítez. 2015. Evaluación de Partículas Suspendidas PM2.5 en el Área Metropolitana de Monterrey. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC). México. 34pp. [http://www.nl.gob.mx/sites/default/files/reporte\\_wg3\\_pm2.5\\_monterrey.pdf](http://www.nl.gob.mx/sites/default/files/reporte_wg3_pm2.5_monterrey.pdf)
- Bub, H. 1991. *Bird trapping and bird banding: a handbook for trapping methods all over the world*. Cornell University Press. USA. 328pp.
- Carneiro, M., B. Colaço, R. Brandão, B. Azorín, O. Nicolás, J. Colaço, M. Pires, S. Agustí, E. Casas, S. Lavin y P. Oliveira. 2015. Assessment of the exposure to heavy metals in Griffon vultures (*Gyps fulvus*) from the Iberian Peninsula. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 113: 295-301. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.12.016>
- Dale, V. H. y S.C. Beyeler. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators*. 1(1): 3-10. [https://doi.org/10.1016/S1470-160X\(01\)00003-6](https://doi.org/10.1016/S1470-160X(01)00003-6)
- DOF. 2017. Norma Oficial Mexicana NOM-199-SSA1-2002. Salud ambiental. Niveles de plomo en sangre y acciones como criterios para proteger la salud de la población expuesta no ocupacionalmente. Diario Oficial de la Federación del 17 de Marzo de 2017. México, D.F.
- Esselink, H., F.M. Geld, L.P. Jager, G.A. Posthuma-Trumpie, P.E.F. Zoun y A.J. Baars. 1995. Biomonitoring heavy metals using the barn owl (*Tyto alba*): sources of variation especially relating to body condition. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 28(4): 471-486. <https://doi.org/10.1007/bf00211630>
- FAO. 2007. Blood Sampling. En: D. Whitworth, S.H. Newman, T. Mundkur y P. Harris (Eds.). *Wild Birds and Avian Influenza: an introduction to applied field research and disease sampling techniques*. FAO Animal Production and Health Manual, No. 5. Rome. 120pp.
- Franson, J.C. 1996. Interpretation of tissue lead residues in birds other than waterfowl. En: Beyer, W.N., G.H. Heinz y A.W. Redmon-Norwood (Eds.). *Environmental contaminants in wildlife: interpreting tissue concentrations*. Boca Raton, FL, USA. 265-279pp.
- González-Valdez, E.G., E. González-Reyes, C. Bedolla-Cedeño, E.L. Arrollo-Ordaz y E. Manzanares-Acuña. 2008. Niveles de plomo en sangre y factores de riesgo por envenenamientos en niños mexicanos. *Revista Facultad de Ingeniería Universidad de Antioquia*. 43: 114-119. <http://www.scielo.org.co/pdf/rfua/n43/n43a10.pdf>
- Guajardo-Quiroga, R. y J. Arrambide-Olvera. 2002. Índices de intensidad de contaminación atmosférica: Una aplicación para el área Metropolitana de Monterrey, Nuevo León, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*. 18(4): 179-189. <https://www.revistascca.unam.mx/rica/index.php/rica/article/view/25186/46639>
- Hofer, C., F.J. Gallagher y C. Holzapfel. 2010. Metal accumulation and performance of nestlings of passerine bird species at an urban brownfield site. *Environmental Pollution*. 158(5): 1207-1213. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.01.018>
- Koskimies, P. 1989. Birds as a tool in environmental monitoring. *Annales Zooligici Fennici*. 26: 153-166. <http://www.sekj.org/PDF/anzf26/anz26-153-166.pdf>
- LeadCare® II Blood Lead Analyzer. User's Guide. Magellan Diagnostics. 70pp.
- Londoño-Franco, L.F., P.T. Londoño-Muñoz y F.G. Muñoz-García. 2016. Los riesgos de los metales pesados en la salud humana y animal. *Biotecnología en el Sector Agropecuario y Agroindustrial*. 14(2): 145-153. <http://www.scielo.org.co/pdf/bsaa/v14n2/v14n2a17.pdf>
- Malik, R. N. y N. Zeb. 2009. Assessment of environmental contamination using feathers of *Bubulcus ibis* L., as a biomonitor of heavy metal pollution, Pakistan.

- Ecotoxicology 18: 522-336. <https://doi.org/10.1007/s10646-009-0310-9>.
- Martorell, J. 2009. Intoxicaciones en aves. Revista AVEPA Clínica Veterinaria de Pequeños Animales. 29(3): 172-178. <https://ddd.uab.cat/pub/clivetpeqani/11307064v29n3/11307064v29n3p1.pdf>
- Mejía-Velázquez, G. 2010. Calidad del aire en la Ciudad de México: Una aproximación multidisciplinaria para su adecuada gestión. ITESM. En: <http://www.mty.itesm.mx/die/ddre/transferecia/Transferecia55/eli2-55.html> (consultado el 14/01/2016).
- MMA. 2006. Ministerio de Medio Ambiente. Diagnóstico de la intoxicación por plomo. En: [http://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-especies-amenazadas/cap1\\_5\\_tcm7-20813.pdf](http://www.mapama.gob.es/es/biodiversidad/temas/conservacion-de-especies-amenazadas/cap1_5_tcm7-20813.pdf). (consultado el 07/05/2016).
- Nam, D. H. y D.P. Lee. 2006 (a). Monitoring for Pb and Cd pollution using feral pigeons in rural, urban, and industrial environments of Korea. Science of the Total Environment. 375: 288-295. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2005.08.017>
- Nam, D. H. y D.P. Lee. 2006 (b). Reproductive effects of heavy metal accumulation on breeding feral pigeons (Columba livia). Science of the Total Environment. 366: 682-687. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.02.004>
- Nava-Ruiz, C. y M. Méndez-Armenta. 2011. Efectos neurotóxicos de metales pesados (cadmio, plomo, arsénico y talio). Archivos de Neurociencias. 16(3): 140-147. <https://www.medigraphic.com/pdfs/arcneu/ane-2011/ane113f.pdf>
- OMS. 2013. Guía breve de métodos analíticos para determinar las concentraciones de plomo en la sangre. Organización Mundial de la Salud. Programa Interinstitucional para la Gestión Racional de las Sustancias Químicas (IOMC). 21 pp.
- Padoa-Schioppa, E., M. Baietto, R. Massa y L. Bottoni. 2006. Bird communities as bioindicators: The focal species concept in agricultural landscapes. Ecological Indicators. 6(1): 83-93. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.006>
- Parra-Ochoa, E. 2014. Aves silvestres como bioindicadores de contaminación ambiental y metales pesados. Revista CES Salud Pública. 5(1): 59-69. file:///C:/Users/Alina%20Olalla/Downloads/Dialnet-AvesSilvestresComoBioindicadoresDeContaminacionAmb-4804774.pdf
- Phallen, R.F. y R. N. Phallen. 2013. Introduction to Air Pollution Science: A Public Health Perspective. Jones & Bartlett Learning. United States of America. 331 pp.
- PROFEPA. 2016. Entrega PROFEPA 4 certificados de industria limpia a empresa Ternium en Nuevo León. Disponible En: [http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/v/8635/1/mx/entrega\\_profepa\\_4\\_certificados\\_de\\_industria\\_limpia\\_a\\_empresa\\_ternium\\_en\\_nuevo\\_leon.html](http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/v/8635/1/mx/entrega_profepa_4_certificados_de_industria_limpia_a_empresa_ternium_en_nuevo_leon.html). (consultado el 01/09/2017).
- Sbarato, V., R. Basan, P. Manzo, J.E. Ortega, M. Campos y M.R. Salort. 1997. Análisis y Caracterización del Material Particulado. Córdoba, Argentina. 1-27. <http://www.monitoreoambiental.com/download/16.%20An%C3%A1lisis%20del%20Material%20Particulado-paper24.pdf>
- Scheifler, R., M. Coeurdassier, C. Morilhat, N. Bernard, B. Faivre, P. Flicoteaux, P. Giraudoux, M. Noël, P. Piote, D. Rieffel, A. de Vaulfleur y P.M. Badot. 2006. Lead concentrations in feathers and blood of common blackbirds (Turdus merula) and in earthworms inhabiting unpolluted and moderately polluted urban areas. Science of the Total Environment. 371: 197-205. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.09.011>
- Scott-Fogler, H. 2008. Elementos de Ingeniería de las Reacciones Químicas. Prentice-Hall. 1120pp.
- SEMARNAT. 2009. Metales pesados. INECC Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. En: <http://www.inecc.gob.mx/sqre-temas/763-aqre-metales>. (consultado el 03/09/2015).
- SSUANL. 2017. Secretaría de Sustentabilidad de la UANL. En: <http://sds.uanl.mx/movilidad-sustentable/> (consultado el 02/09/2017).
- Swaileh, K.M. y R. Sansur. 2006. Monitoring urban heavy metal pollution using the House Sparrow (Passer domesticus). Journal of Environmental Monitoring. 8: 209-213. <https://doi.org/10.1039/b510635d>
- Valdez-Cerda, E., L. Hinojosa-Reyes, M. Alfaro-Barbosa, P. Elizondo-Martínez y K. Acuña-Askar. 2011. Contamination and chemical fractionation of heavy metals in street dust from the Metropolitan Area of Monterrey, Mexico. Environmental Technology. 32(10): 1163-1172. <https://doi.org/10.1080/09593330.2010.529466>



# ADAPTÁNDOSE A UN MUNDO CAMBIANTE: LA IMPORTANCIA DEL COMPORTAMIENTO ANIMAL EN ESTUDIOS DE CONSERVACIÓN

/// M. C. YANET SEPÚLVEDA DE LA ROSA

*“ULTIMADAMENTE, ES EL COMPORTAMIENTO EL  
QUE DETERMINA LA SUPERVIVENCIA”.*

TIMBERLAKE & LUCAS, 1989



## ABSTRACT

**E**n la actualidad, el cambio climático antropogénico representa el mayor desafío para la humanidad. Existen numerosas líneas de evidencia que muestran los impactos negativos que este fenómeno tiene en los sistemas biológicos, tales como cambios en la abundancia, fisiología, distribución y patrones de migración de numerosas especies de fauna. Sin embargo, los cambios en el comportamiento de las especies han sido ignorados por años. El comportamiento, sin embargo, representa un factor crucial en la adaptación y la supervivencia de los organismos, ya que su modificación posee un significado crítico: una señal de alerta en respuesta a condiciones ambientales. Debido a esto, el estudio del comportamiento representa una herramienta valiosa para predecir y evitar a tiempo declives en las poblaciones de organismos con elevada importancia ecológica y económica. El objetivo general de esta revisión es abrir la puerta a una nueva área conocida como Conducta en la Conservación (*Conservation Behavior*) en nuestro país. Esta revisión de estudios conductuales realizados presenta casos de estudio, llevados a cabo desde los trópicos hasta el Ártico, de las respuestas en la conducta de diversas especies de fauna ante los cambios ambientales. Ésta, a su vez, refleja la importancia de incorporar estudios de comportamiento en estrategias de conservación para comprender cómo los organismos se enfrentarán a un mundo cambiante.



**Key words:** Comportamiento, cambio climático, ecosistemas marinos, cambio conductual, biodiversidad, conservación, plasticidad.



## INTRODUCCIÓN

En la actualidad, el cambio climático antropogénico representa el mayor desafío para la humanidad. Desde mucho antes de que los humanos apareciéramos en el planeta, éste ya había presenciado numerosos cambios ambientales exhibidos en forma de variaciones climáticas naturales. Estos trascendentales cambios transformaron el planeta en numerosas ocasiones, llevando a muchas especies a la extinción y a otras a evolucionar. Tan importantes fueron estas alteraciones que marcaron la pauta para definir las divisiones geológicas de la Tierra.

Nuestro planeta continúa atravesando por modificaciones. Sin embargo, ahora son drásticos cambios producto de las habituales actividades de una sola especie: el *Homo sapiens*. Estas alteraciones, de acuerdo con científicos, ocurren diez veces más rápido que cualquier otra modificación registrada en los últimos 65 millones de años (Diffenbaugh y Field, 2013). Las variaciones globales atribuidas al fenómeno del cambio climático comprenden desde una frecuencia más alta de eventos extremos, como olas de calor y tormentas de mayor intensidad, hasta temperaturas más cálidas en la superficie del mar y el derretimiento y encogimiento de los glaciares.

Entre las consecuencias de las actividades antropogénicas, resalta el aumento en la concentración de dióxido de carbono. Desde la Revolución Industrial, diversas actividades humanas, como la quema de combustibles fósiles y la deforestación, han ocasionado un incremento substancial en la concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, de la cual el 30% es absorbido por un importante "secuestrador de carbono": el océano. Esto nos reitera que, en este planeta, todos los sistemas biológicos se encuentran estrechamente conectados.

Los océanos cubren más del 70% de la superficie terrestre, razón por la cual la Tierra es también llamada 'El Planeta Azul'. Los ecosistemas marinos son cruciales para la regulación climática global y para la sobrevivencia de toda especie que habita en este planeta (IUCN, 2015), incluyendo al humano. Sin embargo, la absorción de carbono ha llevado al aumento de la temperatura de la superficie del mar y a la acidificación de los océanos, alterando significativamente los ecosistemas marinos.

Numerosas líneas de evidencia muestran los impactos negativos que este fenómeno tiene en los sistemas biológicos, tales como cambios en la abundancia (Willis C. et al., 2008), fisiología (Seebacher et al., 2015), distribución (Sanford et al., 2019) y patrones de migración (Sparks et al., 2007; Howard et al., 2018) de numerosas especies de fauna. Sin embargo, los cambios en el comportamiento de las especies han sido ignorados por años (Berger-Tal et al., 2015). Es ahora cuando los científicos se han percatado que estas modificaciones conductuales poseen un significado crítico: son importantes señales de alerta (Wong y Candolin, 2012) en respuesta a condiciones ambientales alteradas (Boström-Einarsson et al., 2018).

Por lo tanto, el estudio del comportamiento representa una herramienta valiosa para predecir y evitar a tiempo declives en las poblaciones de organismos con elevada importancia tanto ecológica como económica.

El comportamiento representa un factor crucial en la adaptación y la supervivencia. Ante el cambio climático, la postura de "moverse, adaptarse, aclimatarse o morir" es una representación ideal para ilustrar las adaptaciones o estrategias que los organismos se verán obligados a desarrollar. Los animales responden a los cambios ambientales de tres maneras: modificando su plasticidad fenotípica o conductual, dispersándose, o adaptándose genéticamente (Williams et al., 2008). Esta plasticidad conductual le permitirá a una especie modificar su comportamiento para ajustarse a las condiciones climáticas para sobrevivir (Van Buskirk, 2012).

Por un lado, el comportamiento de una especie puede aminorar los efectos del cambio climático si éste aporta una ventaja para su adaptación (Boström-Einarsson et al., 2018). Por el otro, puede llevar a una especie a la extinción cuando los comportamientos ya sea que no son los adecuados o no son modificados con la rapidez necesaria para sobrevivir a las condiciones cambiantes.

Desde los trópicos hasta el Ártico; desde un diminuto molusco hasta un imponente oso polar. Hoy en día, numerosas especies que desempeñan importantes funciones en los ecosistemas marinos se ven forzadas a modificar su comportamiento para adaptarse a un mundo cambiante. Mediante la siguiente revisión de estudios conductuales, se espera demostrar su importancia para abrir la puerta a una nueva área conocida como Conducta en la Conservación (*Conservation Behavior*) en nuestro país, un área que mezcla el estudio del comportamiento con la biología de la conservación.

## FLORECIENDO EN UN OCÉANO CÁLIDO: CEFALÓPODOS

Los cefalópodos han teñido de color los océanos del planeta por más de 500 millones de años. Esta clase de invertebrados, perteneciente al Phylum Mollusca, incluye a los pulpos, sepias, calamares y los nautilus, también conocidos como fósiles vivientes (Cousteau y Dirole, 1973). Estos fascinantes animales han logrado adaptarse exitosamente a ecosistemas marinos tropicales y templados gracias a su amplia plasticidad conductual.

Existen cefalópodos pelágicos y bentónicos. Los primeros habitan en aguas cerca de la costa y en columnas de agua, por ejemplo, el calamar de Humboldt (*Dosidicus gigas*), mientras que los bentónicos viven en profundidades de hasta 4000 metros, como es el caso del curioso pulpo Dumbo (*Grimpoteuthis spp.*). Es interesante que más de la mitad de las especies de cefalópodos que habitan en las aguas del Golfo de México son bentónicas, es decir, de aguas profundas. Éstos, junto con las especies pelágicas y semipelágicas, representan un recurso marino sumamente valioso tanto en México como en el resto del mundo.



**Figura 1.** Las sepias poseen un extenso repertorio de técnicas de camuflaje para cazar, comunicarse y ocultarse de los depredadores. Fotografía de Peter Boshra.

Los cefalópodos también conocidos como “hierbas del mar” son ágiles depredadores que crecen y se reproducen de una manera sorprendentemente rápida, lo que ha llevado a científicos a especular que los cefalópodos, a diferencia de numerosas especies de organismos marinos, podrían proliferar en el Antropoceno (*Época de los Humanos*) debido a su gran capacidad de rápida adaptación frente a modificaciones ambientales.

La primera señal de proliferación fue reportada por pescadores en la década de los 70s cuando observaron un aumento significativo en el número de ejemplares de cefalópodos (Caddy y Rodhouse, 1998). Numerosas dudas surgieron a partir de estas observaciones, abriéndose una puerta de investigación para comprender este fenómeno.

## SEPIAS

Las sepias se caracterizan por sus importantes capacidades de aprendizaje, camuflaje y depredación, las cuales son atribuidas a su complejo sistema nervioso y al gran tamaño de su cerebro, uno de los más grandes en proporción cerebro-masa corporal entre los invertebrados. Estos cefalópodos han desarrollado técnicas sofisticadas de depredación, siendo capaces de recordar a sus presas y de manipularlas hasta dejarlas inmóviles. Además, estos maestros del camuflaje poseen una alta plasticidad conductual predatoria, es decir, son capaces de cambiar y expandir sus técnicas de depredación para ajustarse a su presa (Agin et al., 2006). Estas habilidades proveen más indicios de la posibilidad de sobrevivir en ambientes modificados por actividades humanas.

Esta hipótesis fue confirmada en el año 2016 por investigadores de la Universidad de Cambridge (Xavier et al., 2016) quienes demostraron que los cefalópodos son de los pocos animales que, hasta ahora, se han

visto beneficiados por el calentamiento de los océanos. Aunque esto signifique un beneficio para estos animales, no son buenas noticias para otras especies.

El mayor factor limitante de las sepias es la temperatura. La especie *Sepia officinalis* no es capaz de sobrevivir temperaturas menores a 7 °C, factor que la mantiene lejos de las aguas frías de Norteamérica. Sin embargo, el aumento en la temperatura del mar llevaría a las sepias a desplazarse y expandir su distribución, lo cual podría considerarse un gran beneficio para esta especie. Sin embargo, de ocurrir, será desastroso para otros organismos marinos ya que su dieta es tan diversa, que puede alimentarse tanto de crustáceos costeros como de numerosas especies de peces (Xavier et al., 2016).

Según modelos climatológicos, sin una buena estrategia de mitigación de los gases de efecto invernadero (Xavier et al., 2016), esta especie podría llegar a aguas americanas en los próximos años, en las cuales podría destituir muchos organismos importantes y depredar diferentes especies de invertebrados y peces gracias a su amplia plasticidad conductual, ocasionando un grave desequilibrio ecológico que afectará gravemente la productividad de los ecosistemas marinos al alterar la cadena trófica.

## CALAMARES

Los calamares son conocidos por sus complejas estructuras oculares, sus impresionantes habilidades de camuflaje y su gran repertorio de misteriosos comportamientos. Además, son sumamente populares debido a la famosa historia de rivalidad entre los calamares gigantes y los colosales cachalotes, a los cuales son capaces de detectar por medio de ondas bioluminiscentes que estos mamíferos emiten gracias a que poseen los ojos más grandes del reino animal, permitiéndoles depredar y protegerse al mismo tiempo (Nilsson et al., 2012).

Algunas especies de calamares habitan en aguas tropicales y costeras, mientras que otras florecen en aguas templadas y profundas. Al igual que las sepias, poseen una gran plasticidad conductual ya que son capaces de ajustar su dieta de acuerdo a la disponibilidad de presas. Además, su sistema sensorial les permite comunicarse y evitar depredadores de una manera comparable a los vertebrados, lo cual podría considerarse una gran ventaja para sobrevivir en un océano cambiante.

Sin embargo, mientras que las condiciones atmosféricas del CO<sub>2</sub> continúan en aumento, también crece la preocupación por la futura adaptación y sobrevivencia de diferentes especies de calamares ya que se sugiere que, de continuar con las excesivas emisiones de gases de invernadero, la concentración de CO<sub>2</sub> aumentará de 440 hasta 900 ppm para finales de este siglo (Foster et al., 2017). Esto llevaría a la saturación de CO<sub>2</sub> en las capas superficiales del océano, ocasionando una falta de oxígeno disponible para los organismos marinos, fenómeno conocido como hipoxia.

Para evaluar la plasticidad conductual de los calamares ante estas alteraciones, científicos de la Universidad de James Cook (Spady et al., 2019) expusieron al calamar pigmeo bicolor (*Idiosepius pygmaeus*) y al calamar de arrecifes (*Sepiotheutis lessoniana*), dos especies que ocupan nichos completamente diferentes, a las posibles futuras condiciones de CO<sub>2</sub>. Sus experimentos los llevaron a obtener resultados completamente inesperados: la acidificación del océano no es ni será un obstáculo para los procesos fisiológicos de los calamares, ya que demostraron que, aún exponiéndose a condiciones extremadamente altas de CO<sub>2</sub>, sus habilidades respiratorias permanecen completamente estables.

Sin embargo, los calamares corren con menos suerte que las sepias ya que, de acuerdo con experimentos conductuales (Spady et al., 2018), aunque los calamares se adapten fisiológicamente, su comportamiento no responderá positivamente a estas futuras condiciones ya que ambas especies exhiben una inusual lentitud al atacar a sus presas ante una mayor concentración de CO<sub>2</sub>.

Esto tiene implicaciones sumamente importantes ya que indica que aún siendo especies que ocupan nichos completamente diferentes, sus respuestas conductuales son muy similares, lo que los lleva a consecuencias negativas y aún desconocidas para las poblaciones de estos importantes organismos. Un claro ejemplo de lo que podría suceder con especies que poseen una menor capacidad de adaptación.

## FRAGILIDAD EN UN BOSQUE OPACO: PECES DE ARRECIFE

Los arrecifes de coral son conocidos como los ecosistemas marinos más diversos del planeta. En la última década, los colores vibrantes de estos bosques marinos se han ido desvaneciendo a consecuencia del desprendimiento de las microalgas simbióticas de las cuales dependen, debido al incremento en la temperatura del océano. Al expulsar estas algas, llamadas zooxantelas, pierden su

mayor fuente de nutrición y es cuando ocurre el fenómeno conocido como “blanqueamiento de coral”, el cual, en la mayoría de los casos, los lleva a la muerte.

Este desafortunado acontecimiento afecta a millones de especies que dependen de estos organismos para sobrevivir. De hecho, se cree que aún existen millones de especies habitando en los arrecifes de coral que aún no han sido descubiertas (Reaka-Kudla, 1997). Se sabe que el blanqueamiento de coral provoca declives en las poblaciones de organismos asociados a estos hábitats. Sin embargo, la respuesta conductual de estas especies ante la muerte de los corales es un tema poco explorado, dejando de lado una pieza clave en la comprensión del declive de estas importantes poblaciones.

## DAMISELAS

Entre las especies más afectadas por este fenómeno se encuentra la damisela limón (*Pomacentrus moluccensis*), una especie de pez tropical que habita en distintas zonas del Océano Pacífico y que encuentra refugio en los corales para protegerse de depredadores gracias a que sus brillantes colores pasan desapercibidos frente al coral.

Un coral vivo - colorido - proporciona una señal que comunica al pez que depende de él acerca de la idoneidad del hábitat y de las decisiones conductuales que debe tomar. Sin embargo, un coral muerto - sin color - implicaría una importante alteración en el comportamiento debido a la ausencia de estas señales. Dada la importancia de los corales vivos como refugio ante depredadores, tras el blanqueamiento de las estructuras coralinas, los peces que solían camuflarse en sus vibrantes ramas pierden su protección y refugio y se convierten en organismos sumamente vulnerables ante sus depredadores.

Ante estos cambios, las interacciones presa-depredador se ven afectadas (Bonin et al., 2015). La disrupción en el comportamiento anti-predatorio del pez damisela limón frente a la muerte de los corales es un claro ejemplo. De acuerdo a estudios recientes (Boström-Einarsson et al., 2018), inmediatamente después de la degradación de las ramas coralinas, las damiselas exhiben un comportamiento sumamente inusual y a la vez alarmante: la mayor parte de los individuos abandonan su refugio y, en su lugar, al sentirse en peligro, se desplazan a lugares de alto riesgo lejos de la colonia, convirtiéndose en presa fácil.

Se cree que esto no es atribuido a la ausencia de espacio a consecuencia de la degradación del coral, sino más bien a que la ausencia de tejido vivo de los corales que interviene con la respuesta conductual de refugio de las damiselas. En otras palabras, la señal que el coral vivo emitía para que estos peces supieran que ese era su refugio, desapareció. Además, se cree que las damiselas son incapaces de asociar el coral opaco e incoloro como un sitio de refugio.

Esta investigación representa el primer estudio de la interacción comportamiento-pérdida de hábitat, el cual tiene un gran impacto en la conservación y protección de la biodiversidad marina ya que ofrece una respuesta



alternativa - asociada al comportamiento - para explicar el declive de los peces asociados a los corales, una pérdida que llevaría a la grave alteración en la estructura de las comunidades marinas.

## PECES MARIPOSA

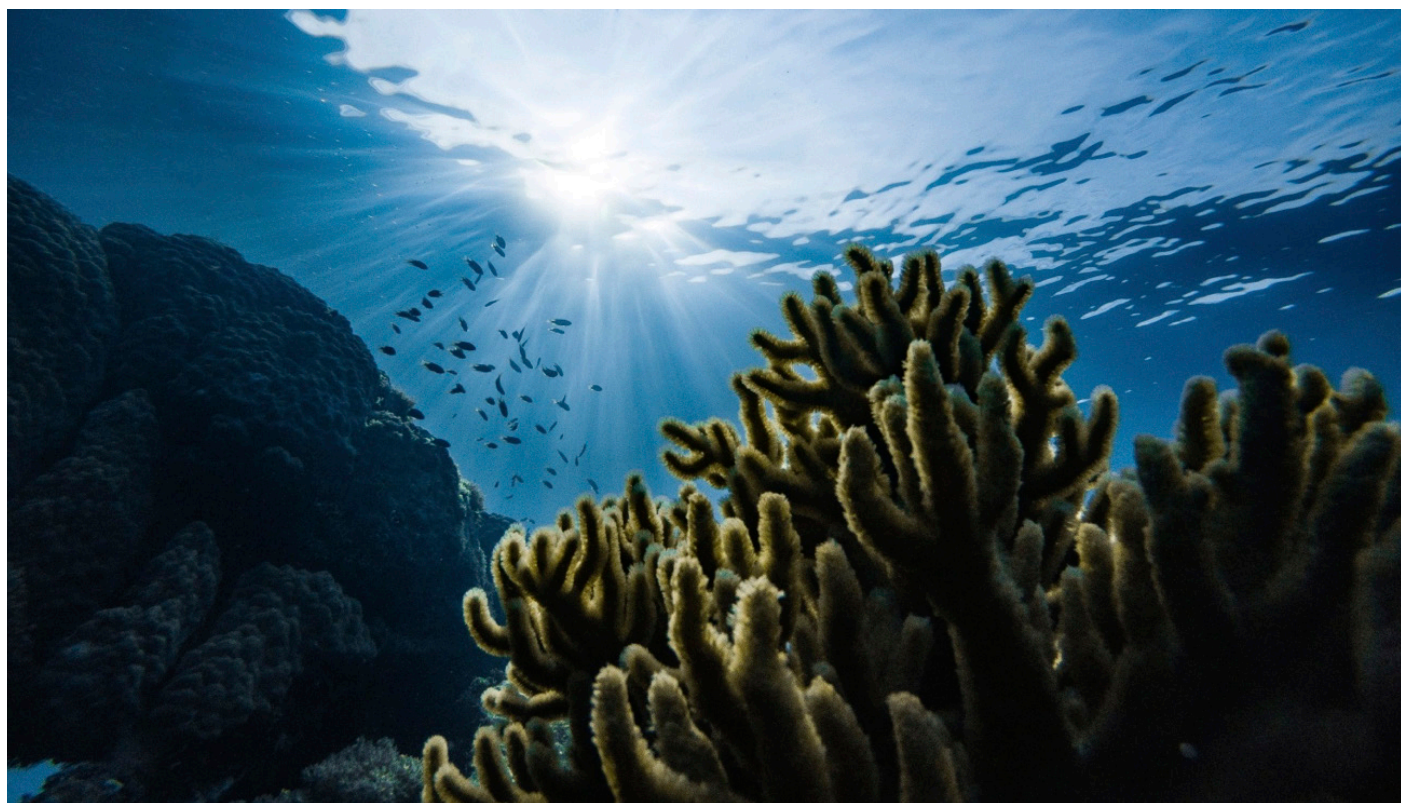
Otro grupo que sufre alteraciones conductuales a consecuencia del cambio climático, es el grupo de los peces mariposa (familia Chaetodontidae). Estos coloridos peces han sido estudiados extensivamente ya que son considerados entre los peces de arrecife más importantes debido a que son indicadores de la salud de los corales.

La mayoría de las especies de esta familia habitan en aguas tropicales y tienen hábitos coralívoros, es decir, se alimentan de los corales. Además, son conocidos por su monogamia (Reese, 1975) y su peculiar comportamiento territorial y agresivo hacia individuos de su misma especie o hacia sus competidores, conductas usualmente asociadas (Barlow, 1984) y atribuidas tanto

a la disponibilidad y competencia por alimento como a la reproducción (Roberts y Ormond, 1992).

Debido a que los peces mariposa dependen de los corales para sobrevivir, éstos serían los primeros en comunicar, mediante un cambio en su comportamiento, una señal de perturbación. Esta hipótesis llevó a investigadores de la Universidad de Lancaster (Keith et al., 2018) a monitorear la población de peces mariposa en el Océano Indo-Pacífico por un período de dos años después de un evento masivo de blanqueamiento de coral acontecido en el año 2016.

El equipo de investigadores reportó resultados significativos: un año después del evento de blanqueamiento, los peces mariposa comenzaban a comportarse de manera muy diferente. Los peces habían reducido significativamente su comportamiento agresivo, principalmente en las áreas con mayor mortalidad de corales. Esto es atribuido a la falta de nutrición a causa de la ausencia de coral, su mayor fuente de alimento.



**Figura 2.** Arrecife de coral en la Laguna Chuuk, Micronesia. Fotografía de Marek Okon.

**Figura 3.** El pez mariposa (familia *Chaetodontidae*) depende del arrecife de coral para sobrevivir. Fotografía de Greg McFall, NOAA.



Los cambios en el comportamiento de estas especies en respuesta a las alteraciones en su hábitat podrían ser la causa directa del declive de sus poblaciones. Hoy en día, los arrecifes de coral, y los organismos que dependen de ellos, son sumamente frágiles. No solo es fundamental, sino urgente, continuar estudiando dichos cambios para prevenir y, de ser posible, revertir estos desafortunados cambios y asegurar la sobrevivencia de millones de especies alrededor del mundo.

## RESISTIENDO EN EL FRÁGIL ÁRTICO: MAMÍFEROS MARINOS

Esta travesía virtual, que comenzó por las aguas cálidas del Golfo de México, y se extendió para rodear el planeta y explorar las aguas del Océano Indo-Pacífico, termina con la exploración de lo que está sucediendo en las aguas frías y misteriosas del Ártico.

Ningún lugar de este planeta ha experimentado cambios físicos tan profundos como el Ártico (Stroeve *et al.*, 2013). Aquí, encontramos huellas irreversibles de la presente crisis ambiental reflejada en cambios conductuales exhibidos por los inteligentes mamíferos marinos que coexisten con numerosos grupos de organismos terrestres y marinos. Estos son los desafortunados casos de los imponentes osos polares y las carismáticas belugas.

## OSOS POLARES

Los osos polares (*Ursus maritimus*) son mamíferos marinos que pasan la mayor parte de su vida explorando el hielo marino del Ártico, un componente crucial para su sobrevivencia, ya que les permite tener acceso a las focas, su alimento principal y su mayor fuente de energía. El hielo marino desempeña numerosas funciones, representando desde una zona de protección hasta un área de reproducción, cuidado y lactancia de

crías, además de servir como un área de descanso, caza y alimentación.

Los osos polares encabezan la lista de los animales más afectados tanto por la pérdida de hábitat como por los cambios en la disponibilidad de presas. A raíz de que se han derretido de los glaciares y del hielo marino, estos animales se han visto forzados a permanecer la mayor parte de su tiempo en tierra. En la región de Svalbard, un archipiélago ubicado en Noruega, los patrones de comportamiento de los osos polares han cambiado drásticamente durante las estaciones de verano y otoño, pues resulta que han disminuido significativamente el tiempo que solían pasar cerca de los glaciares exhibiendo su famosa estrategia de "espionaje" para cazar focas. Ahora, estas áreas, que alguna vez estuvieron cubiertas de hielo marino, están compuestas por piezas frágiles e irregulares que ya no funcionan como zona de caza como lo hacían hace 40 años (Stirling, 1974).

Para adaptarse a la falta de accesibilidad hacia las focas, los osos polares han tenido que buscar una alternativa y cambiar su selección de presas. Ahora, pasan la mayor parte de su tiempo cerca de las colonias de aves que se encuentran anidando, eligiendo presas como el ánsar piquicorto (*Anser brachyrhynchus*) de las cuales requieren una gran cantidad de ejemplares para cumplir sus requerimientos nutricionales. De continuar así, esto llevará a importantes declives en las poblaciones de aves marinas y de otros organismos terrestres ya que, además, se ha reportado un incremento en su consumo de caribúes y renos de Svalbard (*Rangifer tarandus platyrhynchus*).

La plasticidad en la conducta alimentaria de los osos polares podría indicar una señal de esperanza para su adaptación en un 'nuevo' Ártico. Se cree que esta capacidad para cambiar su conducta alimentaria deriva de la herencia genética compartida con los osos pardos (*Ursus arctos*) (Cahill *et al.*, 2013; Gormezano y



**Figura 4.** Oso polar (*Ursus maritimus*) descansando en tierra. Fotografía de Andy Brunner.

**Figura 5.** Las belugas (*Delphinapterus leucas*) son conocidas como 'Canarios del Mar' por su repertorio de vocalizaciones alegres y únicas dentro del reino animal. Fotografía de Mendar Bouchali.



Rockwell, 2013), ya que también su dieta es sumamente variable. Sin embargo, se sugiere que existe una baja probabilidad de que esta nueva selección de presas pueda compensar los requerimientos nutricionales que sus presas originales, las focas, proveían.

## BELUGAS

Al igual que los osos polares, las belugas (*Delphinapterus leucas*), también conocidas como canarios del mar debido a su diverso repertorio de vocalizaciones, han mostrado cambios conductuales importantes a consecuencia de la reducción del hielo marino. Mientras que los estudios conductuales relacionados con su respuesta a los cambios ambientales son escasos, lo poco que se sabe nos da un vistazo a lo que podría suceder con estos mamíferos si en el futuro el frío disminuye.

Las belugas habitan en los mares marginales de Beaufort y Chukchi, localizados en el Océano Ártico en los Estados Unidos, en donde se sumergen en busca de alimento, en su mayoría peces, tanto en zonas bálticas como pelágicas. Desde la década de los 90s, se ha reportado que estos mares han perdido una gran cantidad de hielo marino (Close *et al.*, 2015). Sorpresivamente, la distribución geográfica de las belugas en estos territorios ha permanecido invariable; su comportamiento, por otro lado, comienza a cambiar.

De acuerdo con estudios recientes (Hauser *et al.*, 2018), las belugas de Chukchi se han visto obligadas a permanecer sumergidas en busca de alimento por períodos de tiempo significativamente altos durante el verano. Se sugiere que este comportamiento, está indirectamente relacionado con la reducción de hielo marino, lo que podría haber ocasionado que sus presas se distribuyan a mayores profundidades o se encuentren mucho más dispersadas. Esta alteración podría significar un cambio negativo en el comportamiento y la fisiología de las belugas, llevándolas a pasar la mayor parte de su tiempo intentando encontrar posibles fuentes de alimento hasta agotar su energía.

Sin embargo, las consecuencias de este cambio conductual aún son desconocidas. Mientras que esta plasticidad podría significar una condición física mejorada, resultado de un incremento en su actividad física y esfuerzo, también podría llevarlas a su máximo límite fisiológico. Ya sea este cambio positivo o negativo, es fundamental seguir explorando los cambios conductuales de estos grupos de organismos para poder comprender sus posibilidades de adaptación en el futuro y evitar que estos inteligentes animales desaparezcan de los mares del Ártico.

## CONCLUSIÓN

Esta selección de estudios conductuales relacionados con la presente crisis ambiental refleja la importancia de incorporar estudios de comportamiento en estrategias de conservación para comprender cómo los organismos se enfrentarán a un mundo cambiante. Solamente así, combinando esfuerzos y transformando la Biología de la Conservación en un área multidimensional, se podrán reforzar las estrategias de conservación para predecir a tiempo cambios en las poblaciones de especies y actuar de inmediato para asegurar su protección.

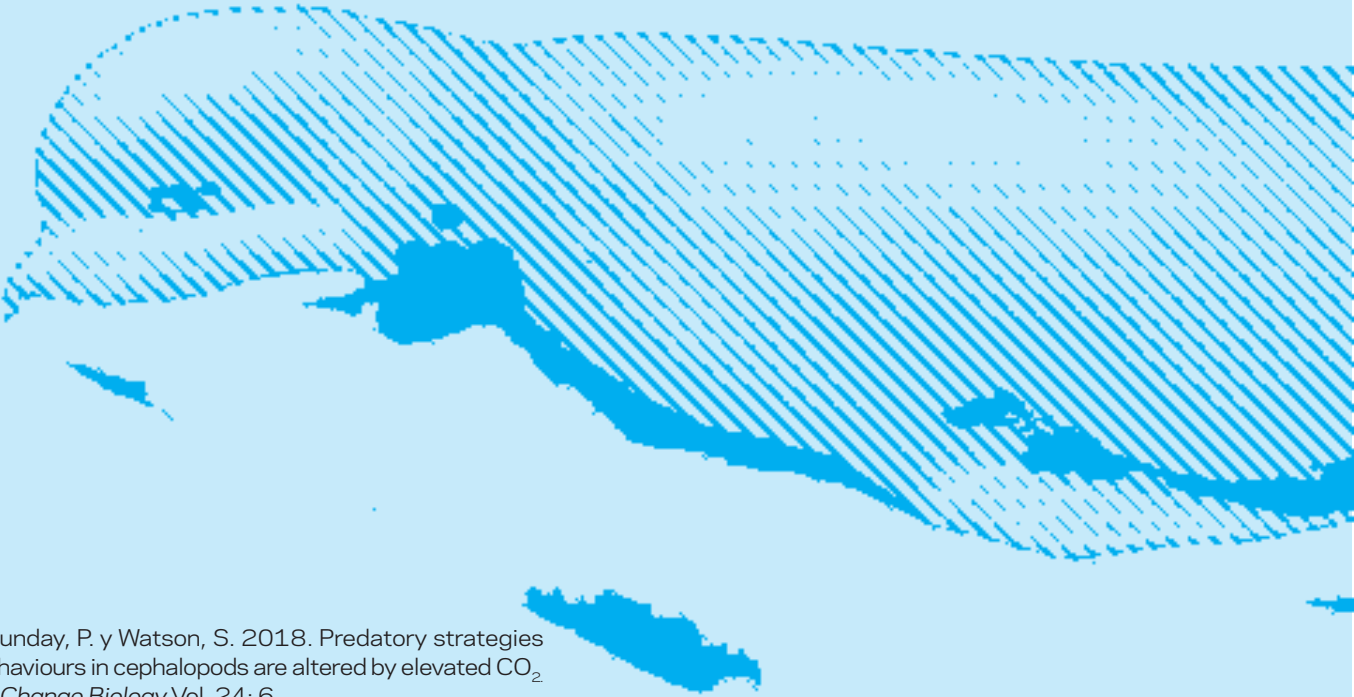
Las alteraciones y modificaciones ambientales, resultado de actividades antropogénicas, y sus impactos en la biodiversidad hoy representan un área prioritaria para los biólogos y una historia en la que todos los involucrados o no en la ciencia, tenemos una responsabilidad y, por ende, un papel que desempeñar.

México embarga una cantidad impresionante de especies de flora y fauna, pero desafortunadamente, escasea en estudios que nos permitan comprender la raíz detrás de estas señales de alarma exhibidas mediante cambios conductuales que, frecuentemente, pasan desapercibidos. Se espera que esta crisis ambiental global sirva como pauta para unirnos para alcanzar una misma meta: la protección y conservación del planeta y su biodiversidad. 🌸



## LITERATURA CITADA

- Agin, V., Chichery, R., Dickel, L. y Chichery M. 2006. The “prawn-in-the-tube” procedure in the cuttlefish: Habituation or passive avoidance learning? *Learn. Mem.* 13(1):97-101.
- Barlow, G.W. 1984. Patterns of monogamy among teleost fishes. *Arch. Fischwiss.* 35: 75–123.
- Berger-Tal, O., Blumstein, D., Carroll, S., Fisher, R., Mesnick, S., Owen, M., Saltz, D., & St. Clair, C. y Swaisgood, R. 2015. A systematic survey of the integration of behavior into wildlife conservation and management. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology.* 30. 10.1111/cobi.12654.
- Bonin, M., C., Boström-Einarsson, L., Munday, P. L. y Jones, G. P. 2015. The Prevalence and Importance of Competition Among Coral Reef Fishes. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 169–190.
- Boström-Einarsson L., Bonin M., Munday P. y Jones G. 2018. Loss of live coral compromises predator-avoidance behaviour in coral reef damselfish. *Scientific Reports* 8, 7795.
- Caddy, J. y Rodhouse, P. 1998. Cephalopod and Groundfish Landings: Evidence for Ecological Change in Global Fisheries? *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* Vol. 8; Issue 4, pp 431-444.
- Cahill JA, Green RE, Fulton TL, Stiller M. y Jay F. 2013. Genomic Evidence for Island Population Conversion Resolves Conflicting Theories of Polar Bear Evolution. *PLoS Genet*, 9(3): e1003345; 2013 DOI: 10.1371/journal.pgen.1003345
- Close, S., Houssais, M. N. y Herbaut, C. 2015. Regional dependence in the timing of onset of rapid decline in Arctic sea ice concentration. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 8077–8098.
- Coousteau, J. y Dirole, P. 1973. Octopus and squid: The soft intelligence. New York, Doubleday.
- Diffenbaugh, N. y Field, C. 2013. Changes in Ecologically Critical Terrestrial Climate Conditions. *Science* Vol. 341, Issue 6145, pp. 486-492. DOI: 10.1126/science.1237123.
- Foster, G., Royer, D. y Lunt, D. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications* 8; 14845 (2017) doi:10.1038/ncomms14845.
- Gormezano L. y Rockwell R. 2013. What to eat now? Shifts in polar bear diet during the ice-free season in western Hudson Bay. *Ecology and Evolution*; Vol 3: Issue 10.
- Hauser, D., Laidre, K., Stern, H., Suydam, R. y Richard, P. 2018. Indirect effects of sea ice loss on summer-fall habitat and behaviour for sympatric populations of an Arctic marine predator. *Diversity and Distributions*; Vol. 24, Issue 6.
- IUCN. 2015. Oceans and Climate Change. Noviembre, 2015. En: [https://www.iucn.org/downloads/oceans\\_and\\_climate\\_change\\_i\\_issues\\_brief\\_cop21\\_011215.pdf](https://www.iucn.org/downloads/oceans_and_climate_change_i_issues_brief_cop21_011215.pdf)
- Howard C., Stephens P.A., Tobias J.A., Sheard C., Butchart S. y Willis S.G. 2018. Flight range, fuel load and the impact of climate change on the journeys of migrant birds. *Proc. R. Soc.* <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2329>
- Keith S., Baird A., Hobbs J., Woolsey E., Hoey A., Fadli N. y Sanders N. 2018. Synchronous behavioural shifts in reef fishes linked to mass coral bleaching. *Nature Climate Change* 8, 986–991.
- Laidre, K.L., Stern, H., Kovacs, K.M., Lowry, L., Moore, S., Regehr, E., Ferguson, S., Oystein, W., Boveng, P., Angliss, R., Born, E., Litovka, D., Quakenbush, L., Lydersen, C., Vongraven, D. y Ugarte, F. 2015. Arctic marine mammal population status, sea ice habitat loss, and conservation recommendations for the 21st century. *Conservation Biology*, 29, 724–737.
- Nilsson, D., Warrant, E., Johnsen, S., Hanlon, R. y Shashar N. 2012. A unique advantage for giant eyes in giant squid. *Curr Biol.* 22(8):683-8.
- Raeka-Kudla, M. 1997. The global diversity of coral reefs: A comparison with rainforests. De: Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources.
- Reese, E.S. 1975. A comparative field study of the social behaviour and related ecology of reef fishes of the family Chaetodontidae. *Z. Tierpsychol.* 37: 37–61.
- Roberts, C. y Ormond, R. 1992. Butterflyfish social behaviour, with special reference to the incidence of territoriality: a review. *Environmental Biology of Fishes.* 34, 79–93.
- Sanford, E., Sones, J.L., García-Reyes, M., Goddard, J. y Largier, J. 2019. Widespread shifts in the coastal biota of northern California during the 2014–2016 marine heatwaves. *Sci Rep* 9, 4216. doi:10.1038/s41598-019-40784-3.

- 
- Spady, B., Munday, P. y Watson, S. 2018. Predatory strategies and behaviours in cephalopods are altered by elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* Vol. 24; 6.
- Spady, B., Nay, T., Rummer, J., Munday, P. y Watson, S. 2019. Aerobic performance of two tropical cephalopod species unaltered by prolonged exposure to projected future carbon dioxide levels. *Conservation Physiology*, Volume 7, Issue 1.
- Seebacher, F., White, C.R. y Franklin, C.E. 2015. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change* 5, 61-66.
- Sparks, T.H., Dennis, R., Croxton, P. y Cade, M. 2007. Increased migration of Lepidoptera linked to climate change. *Eur. J. Entomol.* 104: 139-143.
- Stirling, I. 1974. Midsummer observations on the behaviour of wild polar bears (*Ursus maritimus*). *Canadian Journal of Zoology*, 52, 1191-1198.
- Stroeve, J., Serreze, M., Holland, M., Kay, J., Malanik J. y Barret, A. 2012. The Arctic's rapidly shrinking sea ice cover: A research synthesis. *Climate Change*, 110(3-4), 1005-1027.
- Van Buskirk, J. 2012. Behavioural plasticity and environmental change. In: Candolin, U; Wong, B B M. *Behavioural Responses to a Changing World. Mechanisms and Consequences.* Oxford: Oxford University Press, 145-158.
- Williams, S.E., Shoo, L.P., Hoffman, A.A. y Langham, G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biol.* 6:2621 - 2626.
- Willis, C.G., Ruhfel, B., Primack, R.B., Miller-Rushing, A.J., y Davis, C. 2008. Phylogenetic patterns of species loss in Thoreau's woods are driven by climate change. *PNAS* 105 (44) 17029-17033 <https://doi.org/10.1073/pnas.0806446105>
- Wong, B. y Candolin, U. 2012. *Behavioural Responses to a Changing World: Mechanisms & Consequences.* Oxford: Oxford University Press.
- Xavier, J., Fretwell, P., Peck, L. y Turner, J. 2016. Climate change and polar range expansions: Could cuttlefish cross the Arctic? *Marine Biology*; 163(4).



# CASOS DE DE LA TRAN

<sup>1</sup>Laboratorio de Fisiología Molecular y Estructural,  
Facultad de Ciencias Biológicas (Unidad B), Universidad  
Autónoma de Nuevo León.

<sup>2</sup>Departamento Biología Celular y Genética, Unidad  
de Biología del Desarrollo en el Laboratorio de  
Inmunología y Virología, Facultad de Ciencias  
Biológicas (Unidad C), Universidad Autónoma de  
Nuevo León.

# EXITOSOS SGÉNESIS

IRÁM PABLO RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ<sup>1,\*</sup>,  
DIANA RESÉNDEZ PÉREZ<sup>2,\*</sup>



**\*Correspondencia:** Departamento Biología Celular y Genética, Unidad de Biología del Desarrollo en el Laboratorio de Inmunología y Virología, Facultad de Ciencias Biológicas (Unidad B), Universidad Autónoma de Nuevo León. Ave. Pedro de Alba s/n cruz con Ave. Manuel L. Barragán. San Nicolás de los Garza, Nuevo León, 66455 México. Conmutador 01 (81) 8329-4110 / Fax 01 (81) 8376-2813.

## RESUMEN

Tradicionalmente se han producido animales con nuevas combinaciones de genes utilizando métodos de reproducción y selección animal. La transgénesis es el uso de técnicas moleculares efectivas para la modificación de diferentes seres vivos. Como el ADN es universal en todos los organismos vivos puede transferirse entre organismos inclusive de diferente especie generando la modificación genética que se conoce como organismo genéticamente modificado o transgénico. En México se ha buscado una regulación de estas técnicas debido a que no son del todo aceptados por la sociedad básicamente por el desconocimiento de su funcionamiento y/o elaboración. El uso de la transgénesis en diversos modelos biológicos ofrece una gran cantidad de ventajas en su producción como en su consumo, dando resultados positivos en lo económico y en su consumo, así como el uso de organismos modelos biológicos en el estudio de enfermedades, mejoramiento de ganado en animales de cría y producción de medicamentos biotecnológicos en animales transgénicos usados como biorreactores. Uno de los organismos más utilizados son los bovinos, esto por medio de un sistema de transposones de ADN o bien, para el campo de la agricultura el uso de la transgénesis trae muchos beneficios como el diseñar plantas de papa resistentes al virus de la papa Y PVY mediante silenciamiento de ARN del virus de la papa Y PVY, que es uno de los virus más dañinos de la papa. El maíz es otro de los cultivos transgénicos que ha sido introducido en el continente Americano pero su expansión ha sido menos agresiva que la soya, los impactos de su introducción en centros de origen pueden ser muy graves. Chile y Costa Rica que están dedicados a la producción de semillas transgénicas.



**PALABRAS CLAVE:** Transgénesis, transposones, microinyección, organismo genéticamente modificado

## INTRODUCCIÓN

La ingeniería genética ha desarrollado mecanismos para modificar no sólo el genoma de microorganismos y plantas sino también el de los animales en diversos modelos biológicos. Un transgénico se refiere a un organismo en cuyas células se ha introducido un fragmento de ADN exógeno, que no se encuentra normalmente en ese organismo. En 1973 se obtuvo el primer organismo genéticamente modificado de la historia: una bacteria (Wright, 1986). El primer ratón transgénico se logró en 1980 al microinyectar la secuencia de ADN manipulada en un embrión e introduciendo éste en un ratón hembra (Gordon et al., 1980; Salter, 1987). Los primeros experimentos exitosos de transgénesis en animales fueron realizados en ratones a los que se les insertó el gen que produce la hormona del crecimiento de ratas en 1982 (Missiou et al., 2004). Las plantas, sin embargo, presentaban otro tipo de dificultades, los requerimientos precisos para la expresión de secuencias de ADN en varios estadios de desarrollo en las plantas no se conocen.

## ANTECEDENTES

### ÉXITOS Y FRACASOS DE LA TRANSGÉNESIS

El aislamiento de células madre embrionarias de ratón, en 1989, abrió nuevas posibilidades para estudiar la función génica en animales transgénicos (Thompson et al., 1989). Esto permitió el desarrollo de la tecnología de transformación genética mediante recombinación homóloga en células madre embrionarias (del inglés: ES cells) que ha posibilitado modificaciones genéticas muy finas en el genoma del animal, tal como la introducción de copias únicas de un gen.

En otros ámbitos, diferentes investigadores describieron el fenómeno conocido como corona de gallo (crown gall) bautizaron al agente oncogénico como *Bacterium tumefaciens* (bacteria que hace tumores), que luego sería popularizado como *Agrobacterium tumefaciens*. Los autores consideraron que la bacteria debía estar transfiriendo "algo" a la planta que le causaba el tumor, alguna especie de principio inductor de tumores, pero no estaba claro de qué se trataba (Braun, 1958). Habiendo definido cuál sería el vector biológico para trasladar el ADN de interés a la planta, el trabajo consistía en extraer los genes oncogénicos del T-ADN (pues de lo contrario no se obtendría una planta, sino una masa tumoral) e insertarle los genes de otra especie; luego habría que introducir el T-ADN modificado en el plásmido Ti, el cual a su vez se introduciría en el *Agrobacterium tumefaciens* que finalmente se pondría en contacto con la célula vegetal. Barton llevó a cabo esto en un experimento considerado clave en el desarrollo de la biotecnología vegetal: insertó genes de bacteria y de levadura en el plásmido Ti, obteniendo una planta que contenía esas secuencias nuevas en su genoma, esta planta transgénica fue la portada de la prestigiosa revista científica Cell de abril de 1983 (Barton et al., 1983).

### CULTIVOS TRANSGÉNICOS EN AMÉRICA LATINA

América Latina es la región con mayor extensión cubierta por cultivos transgénicos en el mundo; irónicamente es también la región con mayor biodiversidad agrícola.

Lo que generalmente modifican más a nivel mundial son los cultivos de maíz, el área global estimada de cultivos transgénicos autorizados comercialmente en 2007 fue de 114,3 millones de hectáreas sembradas en 23





países (James, 2007). La siembra y uso de cultivos transgénicos y sus productos han tenido un gran impacto y múltiples beneficios para la sustentabilidad del medio ambiente y la biodiversidad. Los cultivos han reducido sustantivamente el uso de insecticidas químicos sintéticos para controlar y eliminar plagas de insectos con mayor eficiencia. El propósito del desarrollo y uso de las plantas transgénicas de primera y segunda generación es fundamentalmente controlar las plagas de insectos y reducir el uso de insecticidas químicos. Esta meta se ha logrado con beneficios a la economía de los agricultores que utilizan cultivares transgénicos reduciendo el uso de pesticidas, incrementado el rendimiento de las cosechas, así como las ganancias de los agricultores.

Monsanto se identifica como la mayor empresa de la implantación de la biotecnología moderna, esta controla el 91% de las semillas de soya transgénica. Estados Unidos presiona a países de América Latina para que cambien su legislación de propiedad intelectual para que reconozcan patentes en semilla y así Monsanto poder manejar un “impuesto tecnológico” que es un porcentaje del producto de la cosecha. En Chile, de manera particular, se está ensayando con cultivos que no han salido al mercado de manera comercial.

## LA SITUACIÓN EN MÉXICO

La historia del desarrollo de la transgénesis en las plantas en México inicia en 1983 con las primeras modificaciones de células vegetales. En 1984 se producen las primeras plantas transgénicas y en 1986 se llevan a cabo las primeras pruebas de campo y se desarrollan plantas resistentes a algunos virus (PTRV) por ejemplo del virus del mosaico del pepino (*Cucumber Mosaic virus*, CMV). En 1988 se desarrollan plantas resistentes a plagas (insectos) y a herbicidas, en 1989 se trabaja en la maduración de los frutos y en 1990 hay más de 100 pruebas experimentales en el campo. En 1995 se obtienen los primeros productos comerciales (Ortiz y Ezcurra, 2001).

Los organismos genéticamente modificados (OGMs) autorizados en México según los datos de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) y de la Comisión Federal para la Protección Contra Riesgos Sanitarios (COFEPRIS)

de la Secretaría de Salud, los primeros ensayos con organismos genéticamente modificados datan de 1983 a favor de la compañía Campbells - Sinalopasta, la cual obtuvo un permiso de ensayo en Guasave, Sinaloa, con tomate transgénico con la característica de supresión del poligalacturonato (Manzur et al., 2009). México firmó el Convenio de Diversidad Biológica (CDB) y el Protocolo de Cartagena, los cuales han sido la base de diversas normativas de bioseguridad (p. e. Ley de Bioseguridad de Organismos Genéticamente Modificados) que de manera general permiten la siembra de cultivos transgénicos (incluso de aquellos que son originarios de México) sin previsiones de protección para las comunidades de agricultores e indígenas, ni para los propios cultivos. Esto, a pesar de que el marco de bioseguridad asume un “enfoque precautorio”. Son aproximadamente 20 los cultivos transgénicos que han sido autorizados en México entre 1984 y 2005 para pruebas experimentales o para fines comerciales.

En México no es requisito el etiquetado de productos transgénicos y la Secretaría de Salud ha autorizado la comercialización en el mercado local de una serie de alimentos para consumo humano con ingredientes genéticamente modificados (Manzur et al., 2009). Los avances en el desarrollo en México de variedades de plantas mejoradas y variedades transgénicas, muestran cultivares de tercera generación como una planta de maíz transgénica donde la modificación le permite adquirir resistencia a ciertos factores abióticos del clima como heladas y sequía. Estas capacidades también están presentes en otras plantas.

La transgénesis ha permitido desarrollar mecanismos para modificar no sólo el genoma de microorganismos y plantas sino también el de una gran cantidad de animales como se muestra en la Tabla 1. La transgénesis se realiza mediante manipulación genética *in vitro* y en la actualidad existen diferentes mecanismos para crear animales transgénicos que han permitido el estudio de las funciones de los genes y la producción de proteínas con fines farmacéuticos. Entre algunos de los vertebrados que han sido genéticamente modificados se encuentran cerdos, vacas, borregos, pollos y varios peces como la trucha, el salmón y la tilapia. Aunque se tienen importantes usos potenciales para los animales transgénicos, aún existen muchas limitaciones para su uso comerciales (Ortiz y Ezcurra, 2001).

**Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos**

Especie	Propósito	Impacto	Resultado
<b>Plantas</b>			
Caña de Azúcar (Saccharum officinarum)	Proporcionar a la caña de azúcar la resistencia ante la enfermedad de la hoja amarilla, a la cual era muy susceptible.	La enfermedad de la hoja amarilla representa pérdidas importantes para los productores, al llevar a cabo esta modificación, contribuye a la solución de esta problemática.	Se integraron regiones codificantes de la cápside el virus causante de la enfermedad de la hoja amarilla, la planta al ser expuesta a estas regiones de la cápside, generó resistencia para futuras infecciones.
Remolacha Azucarera (Beta vulgaris)	Desarrollar un linaje remolacha azucarera resistente a herbicidas usando Agrobacterium.	La remolacha azucarera es una de las plantas que es de importancia económica por su producción de sacarosa, que al ser atacadas por las plagas y al ser usados los herbicidas tienen grandes pérdidas. La modificación de estas plantas para la resistencia a los herbicidas ayuda a una mejor producción y un mejoramiento en su economía.	La reómolacha azucarera resultó ser susceptible a la infección de Agrobacterium, Se obtuvieron 3 plantas regeneradas para la línea de remolacha Ks3 mientras que en la línea Ks7 se obtuvieron 6.
Banano (Musa spp.)	Desarrollar plantas transgénicas mediante la transformación mediada por Agrobacterium para inhibir el crecimiento de Fusarium oxysporum, mediante la inserción del gen HL.	El desarrollo de banano transgénico resistente a Fusarium oxysporum f. sp. raza tropical cubense 4 es importante ya que constituye una de las diez enfermedades más importantes en la historia de la agricultura.	La transformación mediada por Agrobacterium mediante el bombardeo de partículas permitió la inserción del gen HL para la protección del crecimiento de Fusarium oxysporum f. sp. raza tropical cubense 4.
Arroz (Oryza sativa)	Desarrollar plantas de arroz transgénicas que expresen el gen humano CYP1A1 para mejorar su capacidad de metabolizar compuestos xenobióticos como herbicidas y así emplear las plantas de arroz como medio de fitorremediación en diferentes tipos de suelo.	Las plantas absorben los contaminantes en sus raíces y hojas para posteriormente metabolizarlos en compuestos que no son tóxicos. La fitorremediación es mucho más barata que la remediación química, además que es más amigable con el medio ambiente.	Las plantas transgénicas que expresaron el gen humano CYP1A1 bajo el control del promotor CaMV 35S mostraron gran resistencia a herbicidas. Las plantas de arroz transgénicas con el gen humano
Papaya (Carica papaya)	Desarrollar una planta transgénica resistente al virus anular de la papaya (PRSV) y al virus del mosaico de la distorsión de la hoja de la papaya (PLDMV).	Detener la propagación de la enfermedad por virus en cultivos de papaya que no pudieron ser resueltos por métodos tradicionales. Se eliminó la muerte de las plantas a largo plazo y todo lo problemas que la infección de los virus.	Plantas resistentes al virus anular de la papaya (PRSV) y virus del mosaico de la distorsión de la hoja de la papaya (PLDMV) resultando un éxito de transformación y protegió al cultivo de la infección viral en esa región.
Cultivos monocotiledóneas (maíz, arroz, etc.)	Producir enzimas degradadoras de la pared celular, (celulasas y hemicelulasas), etanol en la biomasa del cultivo para reducir la producción de estas enzimas en biorreactores.	La producción disminuye el costo de producción de celulasas microbianas, aumenta la producción de biocombustibles celulósico para sustituir la gasolina y mejoramiento del medio ambiente.	Esta tecnología, no está desarrollada completamente, aún faltan muchas cosas por investigar. El enfoque de este trabajo tiene sus propios desafíos, debido a que las plantas no han podido producir estas enzimas a un nivel suficiente para la degradación de la pared celular.
Tomate (Solanum lycopersicum)	Obtener una planta transgénica de tomate que exprese la proteína PfCP - 2.9. Esta induce una mayor producción de anticuerpos, inhibiendo el desarrollo del parásito Plasmodium falciparum responsable de la enfermedad de la malaria.	El desarrollo del tomate como vacunas comestibles permite disminuir el índice de muertes por malaria. El uso del tomate como vacuna comestible contra el desarrollo de Plasmodium falciparum evita la producción malaria, en áreas endémicas como África y Asia.	La primera generación de tomate transformado presenta el gen de interés (PfCP - 2.9). Únicamente tres de un total de 336 explantes alcanzaron la madurez y produjeron frutos y semillas, obtuvieron una tasa de regeneración de 0.89%.
Arabidopsis thaliana	Expresar insulina humana en semillas transgénicas de A. thaliana con orientación a cuerpos de aceite que permite altos niveles de expresión y recuperación.	El uso de semillas con insulina es importante ya que 0,7% de la población mundial padece Diabetes mellitus dependiente de insulina. Se ha estimado que la incidencia de diabetes se duplicará a aproximadamente 300 millones en los próximos 25 años y la demanda de insulina crecerá 4% por año.	La expresión de la insulina como una proteína de fusión de oleosina permitió que se acumulen altos niveles de la proteína recombinante dentro de la semilla (1.3% del peso total de la semilla es insulina humana). La insulina resultó ser activamente biológica en ratones, inclusive presentó un mejor resultado que las insulinas comerciales.

Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos

Especie	Propósito	Impacto	Resultado
Papa ( <i>Solanum tuberosum</i> )	Diseñar plantas de papa resistentes al virus de la papa Y PVY mediante silenciamiento de ARN del virus de la papa Y PVY, que es uno de los virus más dañinos de la papa.	El desarrollo de papa transgénica es relevante ya que se considera el cuarto cultivo más importante del mundo y ha sido objeto de muchos esfuerzos de mejoramiento. Los virus causan graves pérdidas de rendimiento ya que las papas se propagan principalmente de forma vegetativa y esto hace que las infecciones virales sean aún más destructivas: no solo los virus persisten en los tubérculos, sino que las infecciones secundarias transmitidas son más graves que las infecciones primarias.	Doce de las quince líneas transgénicas de papa produjeron ARNip y fueron altamente resistentes a tres cepas de PVY, cada una de las cuales pertenece a tres subtipos diferentes del virus PVYN, PVYO y PVYNTN. La infección de las plantas transgénicas con el virus de la papa X PVX de forma simultánea o previa al desafío con PVY no interfirió con la resistencia a PVY.
Aguacate ( <i>Persea americana</i> )	Modificar el aguacate para conferir resistencia al hongo <i>R. necatrix</i> que produce la podredumbre de la planta de aguacate, mediante el uso de <i>Agrobacterium tumefaciens</i> utilizando los genes; chit-42, $\beta$ -1,3-glucanasa, procedentes de <i>Trichoderma harzianum</i> , y NPR1, de <i>Arabidopsis thaliana</i> .	El aguacate es uno de los principales frutos consumidos a nivel internacional, la podredumbre que produce el hongo <i>R.</i> en el aguacate causa pérdidas millonarias en la producción anual del aguacate, por lo tanto, es de importancia buscar soluciones para la resistencia a este hongo.	El aguacate adquirió resistencia ante el hongo <i>R. necatrix</i> , con distintos niveles dependiendo el plásmido utilizado. En la transformación del aguacate, se establecieron 21 líneas transgénicas con el plásmido pBINUbiGUSInt, mientras que con el pK7WG2NPR1 se obtuvieron 11 líneas transgénicas, con una eficiencia de transformación en el rango de 1.6-3.33 %.
Jitomate silvestre ( <i>Lycopersicon esculentum</i> )	Evaluar jitomate transgénico con expresión aumentada del antipuerto de Na <sup>+</sup> / H <sup>+</sup> vacuolar para el crecimiento en condiciones de alta salinidad.	El crecimiento de jitomate en condiciones de alta salinidad es importante ya que costo de la degradación de la tierra inducida por la sal en 2013 se estimó en US \$ 441 por hectárea, lo que arroja una estimación de las pérdidas económicas mundiales en US \$ 27 mil millones por año. A nivel mundial, las tierras de regadío cubren unos 310 millones de hectáreas, aproximadamente el 20 por ciento de las cuales están afectadas por la sal (62 millones de hectáreas).	Las plantas transgénicas de tomate superaron la adquisición deficiente de nutrientes inducida por la sal mediante la introducción del vector para la expresión AtNHX1. Las plantas de tomate transgénicas resultaron en un cambio beneficiosos donde la mayor acumulación de Na <sup>+</sup> , mediada por el antipuerto vacuolar Na <sup>+</sup> / H <sup>+</sup> , permitió disminuir los efectos tóxicos de Na <sup>+</sup> .

## Mamíferos

Rata ( <i>Rattus norvegicus</i> )	Desarrollar una rata transgénica con método más flexible en términos de tamaño de transgén (tg) y más eficiente que el sistema lentiviral en términos de consideraciones de bioseguridad.	La transgénesis de ratón mediada por la transposasa Tn5 (técnica de microinyección modificada asistida por transposones) permite porcentajes más altos de nacimientos vivos y una mayor proporción de animales transgénicos. Además, tiene la capacidad de generar dichos animales con un número limitado de ovocitos, de modo que lo hace especialmente adecuado para los intentos de transgénesis en mamíferos grandes.	Los ratones transgénicos mostraron un alto grado de porcentaje de preservación del transgen (99%) mediante el método de transgénesis Tn5p. En dicho experimento se utilizó el plásmido pCX-EGFP que contenía un gen EGFP dirigido por un promotor CAG.
	Producir líneas de ratones transgénicos que expresen marcadores génicos como la proteína fluorescente GFP y hCD4 en el interior de sus tejidos y órganos.	La producción de ratones transgénicos con marcadores como LacZ, luciferasa y CAT a pesar de que tienen una gran sensibilidad, requieren de isótopos y una medición de la actividad enzimática, la detección de estos es más tardada y difícil. En cambio, la introducción de la proteína fluorescente GFP requiere de un proceso menos invasivo, más sencillo y su detección es aún más fácil.	Se lograron producir exitosamente líneas de ratones transgénicos mediante la inyección de DNA purificado que contenían los vectores pCX-GFP y pCX-hCD4 que acarreaban los marcadores GFP y hCD4 respectivamente, esto se pudo notar tras la expresión verde fluorescente en diferentes tejidos y órganos por medio de microscopia de fluorescencia.
	Producción de ratas knockout interrumpiendo el gen IgM usando la tecnología TALENs, con la finalidad de probar la efectividad de TALENs.	El desarrollo de ratas con alteraciones genéticas que asimilan enfermedades humanas mediante Knockout de las proteínas TALENs.	La frecuencia global de los animales mutados) cuando las nucleasas se microinyectaron como DNA (7/74), mientras que la inyección de mRNA produjo una mayor frecuencia de animales modificados con TALENs (59%). La frecuencia global de los animales recién nacidos recuperados después de la inyección de IgM TALEN fue del 25% (162/642).

**Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos**

Especie	Propósito	Impacto	Resultado
Ratón ( <i>Mus musculus</i> )	<p>Generar un ratón transgénico con resistencia a mastitis por infecciones de <i>S. aureus</i> en ganado bovino durante periodos de lactancia utilizando como modelo animal inicial <i>Mus musculus</i>.</p> <p>Usar el ratón transgénico con el gen EXT2 codifica un componente esencial del complejo de glicosiltransferasa requerido para la biosíntesis de sulfato de heparano y que eventualmente puede modular la señalización involucrada en la formación ósea.</p> <p>Producir un ratón transgénico que permita la expresión de la glándula mamaria de manipulada genéticamente y controlado mediante la administración de doxiciclina.</p>	<p>Uno de los mayores costos de la producción de leche en la industria ganadera son las infecciones por <i>S. aureus</i> (causante de mastitis), por lo que este avance podría reducir tanto costos como estrés en el ganado.</p> <p>Las mutaciones de EXT2 son las más frecuentes (62% de los casos) y causan enfermedad más severa con baja estatura, deformidades óseas y funcionales y un mayor riesgo de condrosarcoma para mejorar los tratamientos que existen en la actualidad.</p> <p>En los últimos años se ha conocido más casos de cáncer de mama por lo que se encuentra la necesidad de encontrar una solución para regenerar glándulas mamarias a partir de una célula madre mamaria (MaSC) manipuladas genéticamente.</p>	<p>Se generó una línea de ratón transgénico que expresa lisostafina durante lactancia de manera exitosa con el objetivo de evitar infecciones por <i>S. aureus</i>.</p> <p>Se generaron ratones transgénicos EXT2 dirigidos por el promotor ColXI y se confirmó que EXT2 está involucrado en la síntesis de sulfato de heparano in vivo.</p> <p>Las glándulas mamarias manipuladas genéticamente se reconstruyen con éxito a pesar de que el tamaño del vector era &gt; 200 kb e incluso en presencia de elementos de ADN como promotores y secuencias de terminación de la transcripción, que son los principales obstáculos para el empaquetamiento del vector viral. Se diferenciaron correctamente tanto en células basales como en células luminales, y mostraron cambios morfológicos normales y producción de leche después del embarazo, así como capacidad de autor renovación.</p>
Marmoset ( <i>Callithrix jacchus</i> )	<p>Desarrollar una línea germinal de monos transgénicos para su uso como modelo enfocado en enfermedades humanas utilizando vectores lentivirales.</p>	<p>El uso de monos como modelo animal primate no humano en investigación biomédica es relevante ya que posee una mayor similitud al humano. Este animal tiene una tasa de reproducción relativamente alta por lo que lo hace potencialmente adecuado para una modificación transgénica. La inyección de un vector lentiviral auto-inactivante en sacarosa en embriones de <i>Callithrix jacchus</i> da como resultado transgénicos que expresan el transgén en varios órganos.</p>	<p>La creación exitosa de monos transgénicos proporciona un nuevo modelo animal para enfermedades humanas que tiene la gran ventaja de una estrecha relación genética con los humanos. Se logró la transmisión de una línea germinal del transgen, y la descendencia se desarrolló normalmente.</p>
Perro ( <i>Canis lupus familiaris</i> )	<p>Obtener perros transgénicos que expresan la proteína roja fluorescente como respuesta a su modificación genética.</p>	<p>La generación de perros transgénicos presenta una nueva aplicación en el futuro de la investigación biomédica, debido a que los perros son modelos muy valiosos por su relación filogenética con el humano.</p>	<p>Se logró la integración, transcripción y expresión de RFP en los cachorros clonados además de no presentar ninguna anomalía.</p>
Babuino ( <i>Papio anubis</i> )	<p>Realizar xenotrasplante renal en babuino con órganos de cerdo transgénico para la proteína reguladora del complemento humano DAF (hDAF), utilizando distintos protocolos inmunosupresores.</p>	<p>Los xenotrasplantes de órganos de cerdo en humanos pueden ser una alternativa al déficit de órganos para el trasplante, evitando la barrera inmunológica del rechazo hiperagudo a partir de la producción de cerdos transgénicos, que expresan los genes humanos de las proteínas reguladoras del complemento.</p>	<p>El rechazo hiperagudo ha sido superado con la utilización de cerdos transgénicos, produciéndose el fracaso por rechazo humoral agudo, no controlado con los protocolos de inmunosupresión actuales, por lo cual es preciso desarrollar nuevos protocolos para conocer más su fisiología.</p>
<b>Mamíferos Artiodáctilos</b>			
Cabra doméstica ( <i>Capra aegagrus hircus</i> )	<p>Producción de la proteína plasminógeno recombinante en glándulas mamarias de cabras transgénicas que expresan la proteína en la leche para la producción de un nuevo fármaco viable para trombosis</p>	<p>El uso de glándulas mamarias de las cabras transgénicas son una buena alternativa para producir proteínas recombinantes. La aplicación es para buscar alternativas de nuevos fármacos más eficaces y más económicos para el tratamiento de la trombosis, principalmente para infracciones al miocardio, trombosis cerebral, tromboembolismo.</p>	<p>El nivel de expresión de la proteína recombinante en la cabra transgénica de 78.32µg/mL, comprobó la heredabilidad del plasminógeno recombinante en la descendencia.,</p>

Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos

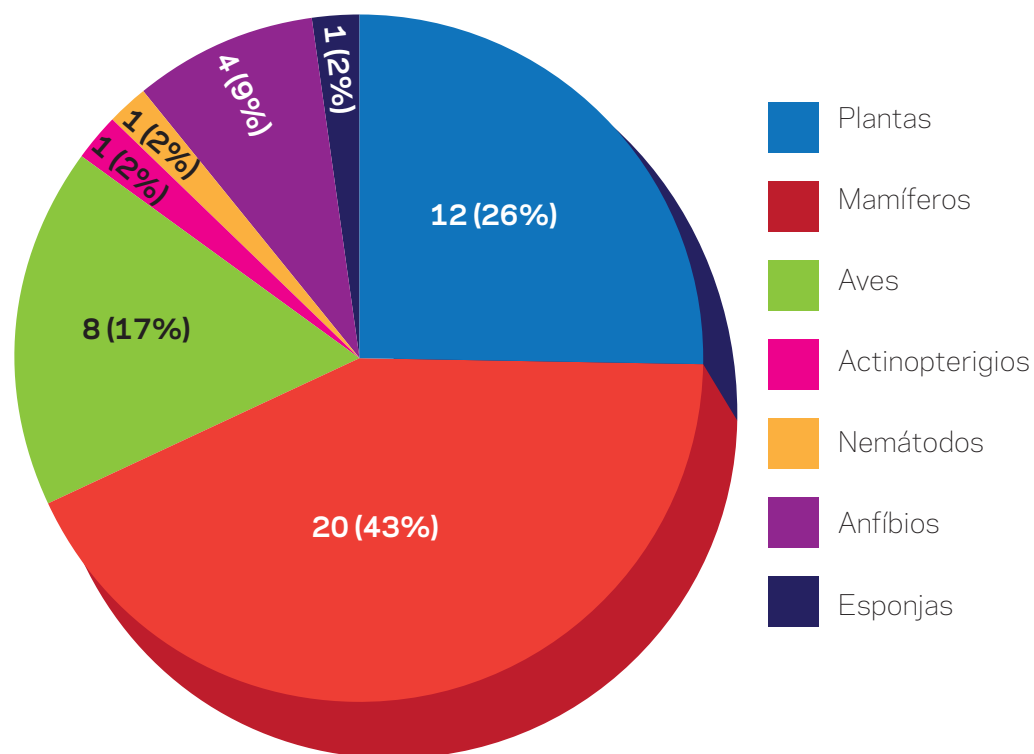
Especie	Propósito	Impacto	Resultado
Vaca (Bos taurus)	Generar una línea de cabras transgénicas diseñada para expresar la lisozima humana en la glándula mamaria, además de su respectiva caracterización de componentes de la leche	La presencia de lisozima humana (HLZ) en la cabra transgénica puede alterar las propiedades funcionales y físicas del sistema de proteínas de la leche, lo que potencialmente conduce a un aumento del rendimiento de queso o a una gama más amplia de productos potenciales que pueden fabricarse exitosamente ya que la calidad de la leche, la inocuidad de los alimentos y la salud animal son importantes para el consumidor y la industria láctea.	Se generaron 21 cabras transgénicas que expresaron la proteína HLZ activa en su leche. El tiempo de coagulación con el cuajo de la leche HLZ fue significativamente menor que el de los controles no transgénicos.
	Generar vacas transgénicas con la modificación del genoma mediado por la nucleasa efectora de tipo activador de la transcripción (TALEN) para insertar un gen SP110 de ratón en el genoma del ganado Holstein-Friesian para hacerlo resistente a M. bovis.	La generación de ganado transgénico resistente a tuberculosis usando dos sistemas de transposones es muy importante ya que la tuberculosis bovina es una enfermedad zoonótica causada por la transmisión de Mycobacterium bovis de animales a seres humanos y de humano a humano. La tuberculosis bovina se distribuye ampliamente en todo el mundo y actualmente no existen programas eficaces para eliminar o controlar la enfermedad en muchas áreas menos desarrolladas de África y Asia.	El ganado transgénico puede controlar el crecimiento y la multiplicación de Mycobacterium bovis, activar la vía apoptótica de la muerte celular en lugar de la necrosis después de la infección y resistir eficazmente la baja dosis de M. bovis transmitida desde ganado tuberculoso en la naturaleza. Los resultados indicaron que SP110 se expresó en los macrófagos del animal descendiente
	Generar ganado transgénico usando dos sistemas de transposones mediante Sleeping Beauty y Piggybac y secuenciación de próxima generación (NGS).	El ganado transgénico que utiliza el sistema de estos transposones de ADN generaron de manera eficiente sin ningún problema de salud y cría por lo que los bovinos transgénicos podrían ser recursos valiosos para la ciencia bio-agrícola.	Se generaron varios bovinos transgénicos de manera eficiente utilizando el sistema de entrega de transposones de ADN e identificaron el número integrado, la posición de integración, las variantes genómicas y las longitudes de los telómeros mediante el enfoque NGS.
	Generar ganado transgénico capaz de producir proteína de la glía en las glándulas mamarias a partir de una transgénesis del gen de la glía humano por medio de transferencia nuclear de células somáticas.	La producción de la proteína de la glía para "consumo" en leche puede ser una gran ayuda para las personas que sufren de enfermedades neurodegenerativas.	No hubo descendencia, puesto que de los únicos 23 blastocitos que habían se transfirieron a 8 vacas pero ninguna pudo gestar.
	Producir ganado transgénico con el fin de obtener una mayor expresión de la proteína HSA en la leche mediante el uso del sistema de integrasa phiC31 y la transferencia nuclear de células somáticas (SCNT).	La proteína HSA se utiliza ampliamente en aplicaciones farmacológicas y terapéuticas. Su producción utilizando biorreactores de glándula mamaria se ha adoptado como un método alternativo para la obtención de grandes cantidades de HSA.	El sistema utilizado resultó una herramienta eficiente y segura de administración de genes para producir ganado transgénico HSA, proporcionando un recurso a gran escala y rentable.
	Crear el primer bovino transgénico al que se le han incorporado dos genes humanos que codifican a las proteínas Lactoferrina y Lisozima presentes en la leche humana.	Este bovino transgénico es una herramienta clave en la existencia de animales productores de alimentos nutricionalmente útiles para el hombre a través de su descendencia, ya que los genes están incorporados a su genoma.	Sólo el 15% de las células llegaron al final del proceso; sólo sobrevivieron 15 embriones para transferir, con los que quedaron preñadas dos vacas (una con un ternero que sufrió muerte fetal, y la otra con Rosita ISA en su interior). Todo indica que al madurar la ternera generada "rosita ISA" debería producir naturalmente leche con las proteínas.
	Establecer un sistema de transferencia de genes de un solo paso altamente eficiente en el genoma bovino de cigotos fertilizados in vitro.	La integración simultánea de varios transgenes independientes entregados por el sistema de transposones Sleeping Beauty (SB).	Generación de bovinos transgénicos que expresan genes de fluorescencia verde y roja.
Embriones bovinos	Producción de embriones transgénicos bovinos mediante microinyección de un lentivirus como vector que porta el gen eGFP como marcador.	Se buscó incrementar la tasa de éxito de generación de animales transgénicos utilizando el vector lentiviral a través de la técnica de microinyección en la zona perivitelina de ovocitos fertilizados.	La generación de embriones transgénicos fue exitosa ya que aproximadamente el 76.4% de los cigotos obtenidos expresaron el gen eGFP.

**Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos**

<b>Especie</b>	<b>Propósito</b>	<b>Impacto</b>	<b>Resultado</b>
Cerdo (Sus scrofa domesticus)	Generación de cerdos transgénicos con el uso del virus de la anemia infecciosa equina (lentivirus) como vector utilizando el método de microinyección perivitelina.	Se generaron cerdos transgénicos utilizando el uso del vector del lentivirus se proporciona una mayor productividad de cerdos, favoreciendo a la eficiencia del ganado y con ella a los costos.	Se logró aumentar la tasa de natalidad a un 31% de los cerdos transgénicos con el uso del vector lentiviral e comparación con el 13% de eficiencia reportado con el vector basado en el VIH.
	Producción de cerdos multitransgénicos para xenotrasplantes por medio de transferencia somática nuclear y CRISPR/cas9.	La generación de cerdos multitransgénicos apoya falta de donantes que ha generado la necesidad de buscar alternativas para obtener órganos saludables y compatibles.	Los lechones multitransgénicos expresan los inhibidores del complemento humano CD46, CD55 y CD59 abundantemente en todos los tejidos. Las células de lechones multitransgénicos mostraron una protección completa contra la lisis mediada por el complemento humano.
<b>Aves</b>			
Pollo doméstico (Gallus gallus domesticus)	Generar gallinas transgénicas con huevos que contienen una alta concentración de eritropoyetina humana (hEPO) en la ovoalbúmina además de mantener una transmisión estable de la línea germinal del transgén hEPO a las próximas generaciones de pollos.	Los huevos con eritropoyetina humana (hEPO), se requieren para la producción de glóbulos rojos, y ha sido indispensable para los pacientes con anemia causada por enfermedad renal crónica o en pacientes con cáncer que reciben quimioterapias.	Los pollos transgénicos resultantes produjeron hEPO biológicamente funcional como un componente de las claras de huevo en uno de los niveles más altos jamás reportados. Además, se pudo confirmar la transmisión de una línea germinal estable del transgén hEPO a los pollos de las siguientes generaciones.
	Generación de gallinas transgénicas que fueran inmunes al virus de la leucosis aviar por la inserción de un gen dominante en la línea germinal de la gallina.	Las gallinas transgénicas resistentes al virus de la leucosis aviar es relevante ya que provoca la enfermedad del hígado grande y linfomatosis visceral. en la gallina doméstica, por lo que afectaría principalmente a la industria alimentaria.	Las gallinas transformadas fueron inmunes al virus ya que produjeron la proteína de envoltura A del virus de la leucosis. aunque una resultó enferma de manera espontánea.
<b>Anfibios</b>			
Ajolote (Ambystoma mexicanum)	Obtener ajolotes transgénicos con la expresión de un transgén empleando meganucleasa I-SceI y transposasa Tol2 para el estudio en la regeneración de tejidos, y verificar la expresión el gen reportero GFP en el órgano o tejido donde se llevó a cabo la transgénesis.	Los ajolotes transgénicos como modelo de estudio permiten la disponibilidad de pigmentos de la piel como el mutante albino, esto facilita la visualización de marcadores como GFP en estudios de regeneración. Una ventaja de utilizar al ajolote es que son especies de salamandra que se crían más fácilmente en entornos de laboratorio en cualquier estación del año, con una reproducción de 500 huevos por apareamiento.	Los ajolotes transgénicos se obtuvieron exitosamente mediante el empleo de la enzima meganucleasa I-SceI. I-SceI que es capaz de reconocer y escindir intrones de alelo e introducir fragmentos de ADN en un sitio de restricción con alta especificidad de reconocimiento. El reportero GFP permitió observar la regeneración de la cola del ajolote.
Rana (Xenopus laevis)	Producción de ranas transgénicas, a las que se les fue integrado el gen verde fluorescente.	Las ranas transgénicas a partir de su ensamblaje por medio de enzimas de restricción REMI generan un cambio en el número de cromosomas, lo cual desencadena que los óvulos fecundados de forma in vitro lleguen más allá de la tercera semana de gestación del tratamiento.	La producción de un número mejor de ranas transgénicas, las cuales oscilaron entre el 59 % total y un 10 % con integración interrumpida. Se obtuvo un método más eficiente para la inyección intranuclear.
<b>Actinopterigios</b>			
Tilapia (Oreochromis niloticus)	Diseño y creación de tilapias transgénicas con mayor su tamaño y por consecuente su peso en un corto periodo de tiempo.	Las tilapias transgénicas presentaron aceleración del crecimiento con el fin de reducir el tiempo de crianza en la industria acuícola, optimizando el sistema de producción de carne de tilapia y bajando el costo de producción con un impacto económico elevado en el sector alimentario.	Las líneas de peces transgénicos de tilapia (Oreochromis niloticus) se obtuvo mediante la inyección a huevos con construcciones genéticas que llevan secuencias codificantes de la hormona de crecimiento proveniente de otras especies de peces.
<b>E esponjas</b>			
Esponja del ermitaño (Suberites domuncula)	Generar esponjas transgénicas funcionales para la introducción del gen de la proteína de fluorescencia verde mejorada bajo el control del locus $\beta$ -actina.	Las modificaciones genéticas realizadas en esponjas marinas, es la primera prueba del principio de la transgénesis en estas especies.	La transgénesis realizada en la esponja cuenta con un método robusto y eficiente moleculares tan complejas.

Tabla 1. Casos reportados de la transgénesis en diferentes organismos

Especie	Propósito	Impacto	Resultado
<b>Nematodos</b>			
Caenorhabditis elegans	Generación de cepas de Caenorhabditis elegans con modificación genética de la transposasa MosI para determinar el efecto en la eficacia de MosSCI y MosDEL con la ayuda de los promotores que conducen la expresión de la transposasa.	La selección de cepas transgénicas de C. elegans con sitios de inserción MosSCI permiten la capacidad de agregar o eliminar genes al genoma de este organismo modelo	Las cepas de Caenorhabditis elegans con modificación de la transposasa MosI, las hace más susceptibles a las inserciones y deleciones en los sitios MosSCI.



**Figura 1.-** Transgénesis realizada en diferentes especies. La transgénesis en su mayoría ha sido desarrollada en mamíferos debido a su importancia a nivel ganadero. Posteriormente le siguen las plantas y las aves que igual son especies de importancia para la investigación, principalmente las plantas, debido a que también pueden representar un mejoramiento económico en la agricultura.



Las aplicaciones relevantes de la transgénesis en el uso de organismos modelos han sido importantes en el estudio de enfermedades, en el mejoramiento de ganado en animales de cría, en la producción de medicamentos biotecnológicos en animales transgénicos usados como biorreactores y en muchos otros ejemplos que se resumen como:

*Uso de organismos biológicos* como modelos de enfermedades donde se pueden introducir genes mutantes de humanos que inducen la enfermedad humana con el propósito de buscar tratamientos y que evitan la experimentación en seres humanos.

*Mejoramiento de ganado* en animales de cría para ventajas como menor contenido de grasa, crecimiento más rápido, mejoramiento de alimentos, resistencia a enfermedades, etc.

*Producción de medicamentos biotecnológicos* en animales transgénicos como vacas, ovejas, cabras que se utilizan como Biorreactores para producir medicamentos y nutraceuticos.

De 22 artículos reportados sobre modificaciones realizadas en esponjas, 18 han demostrado resultados exitosos o prometedores, sin embargo, como se trata de técnicas nuevas o no tan establecidas los resultados aún son muy variables. De igual forma, no se tiene una secuencia conforme los avances específicos. En el caso de modelos de anfibios sobre enfermedades se ha observado que tienen un gran interés morfológico, esto se debe a su tipo de organización genómica y a que su desarrollo celular es conservado (Liu et.al. 2015); permitiendo el estudio de la embriogénesis temprana, la organogénesis y el monitoreo de los tejidos adultos. Por lo tanto, esto aporta una efectividad en la inserción de transgenes en dichos modelos de estudio. En todos los casos estudiados, se ha logrado observar una regeneración morfológica, pero no se ha llevado a organismos más complejos. Los primeros reportes de modificación genética en aves se remontan a 1987 con la generación del primer pollo genéticamente modificado mediante vectores retrovirales (Salter y Crittenden, 1989): A la fecha el número de casos o intentos reportados es bastante elevado por lo que se procedió a realizar una revisión bibliográfica a partir de un tamizaje de 20 artículos científicos relacionados. Los resultados obtenidos fueron de 18 casos exitosos y 2 fallidos (Sid y Schusser, 2018; Sobko, 2015 & Ivarie, 2003).

Es importante considerar que cualquier tecnología como la transgénesis no es necesariamente buena o mala, el impacto de su aplicación depende del uso que hace de ella dentro del contexto de cada país y del problema que potencialmente podría solucionar. Lo que es importante de la tecnología como la transgénesis es su conocimiento, para determinar un criterio sólido y bien argumentado para evitar rechazar tecnologías como esta que presenta un gran potencial de apoyar la investigación científica básica, así como su aplicación para mejorar la salud, el medio ambiente, desarrollo sostenible y así como la producción de alimentos.

## CONCLUSIONES

El estudio y uso de la transgénesis ha tenido mayor relevancia al paso del tiempo debido a las ventajas que estas ofrecen a los diferentes organismos y al mejoramiento del estado de la técnica. En el caso de mamíferos son las que más se han manejado para el estudio de esta técnica por medio de diferentes formas. La transgénesis tiene mucha importancia ya que ofrecen una serie de beneficios para el hombre, como también para los organismos en sí.

En el continente Americano se espera que en un futuro se tenga un mejoramiento, una presencia y una mayor importancia de las empresas que se dedican en el giro de los transgénicos, esto a excepción de Monsanto. Proponiendo que haya una mayor información al consumidor sobre los transgénicos y los beneficios que estos pueden tener eliminando los datos falsos que se han presentado sobre estos.

Se espera una mayor implementación en México debido a que aún no se maneja muy bien la técnica y no hay muchas instituciones que apoyen el realizar y el uso de los transgénicos por el poco conocimiento que se tienen sobre estos.







## BIBLIOGRAFÍA

- Barton K. A., et al. (1983) Regeneration of intact tobacco plants containing full length copies of genetically engineered T-DNA, and transmission of T-DNA to R1 progeny. *Cell*, Cambridge, v.32, n.4, p.1033-1043.
- Braun A. (1958) A physiological basis for autonomous growth of the crown-gall tumor cell. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Washington, v.44, n.4, p.344-349
- Brenner, S., *The genetics of Caenorhabditis elegans*. *Genetics*, 1974. 77(1): p. 7194.
- Castro, F. (1999). Transgénesis en mamíferos de granja. Estado de la técnica y problemática actual. *Biotecnología aplicada*;16(Número especial):E15-E21.
- De Groef, B., Grommen, S. V. H., & Darras, V. M. (2008). The chicken embryo as a model for developmental endocrinology: Development of the thyrotropic, corticotropic, and somatotropic axes. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 293(1-2), 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.mce.2008.06.002>
- D.,... & Pliego-Alfaro, F. (2011). Transformación vía *Agrobacterium tumefaciens* para inducir tolerancia a la podredumbre blanca del aguacate.
- Frøkjær-Jensen, C., Davis, M. W., Ailion, M., & Jorgensen, E. M. (2012). Improved Mos1-mediated transgénesis in *C. elegans*. *Nature methods*, 9(2), 117.
- Gordon J., et al. (1980) Genetic transformation of mouse embryos by microinjection of purified DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Washington, v.77, n.12, p.7380-7384.
- Haibo, W., Yongsheng, W., Yan, Z., Mingqi, Y., Jiaying, L., Jun, L., & Yong, Z. (marzo de 2015). TALE nickase-mediated SP110 knockin endows cattle with increased resistance to tuberculosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, E1530-E1539. doi:10.1073/pnas.1421587112
- Hanahan D., Wagner F., Palmiter D. (2007) The origins of oncomice: a history of the first transgénic mice genetically engineered to develop cancer. *Genes and Development*, New York, v.21, n.18, p.2258-2270.
- He Z, Lu R, Zhang T, Jiang L, Zhou M, Wu D, et al. (2018) A novel recombinant human plasminogen activator: Efficient expression and hereditary stability in transgénic goats and in vitro thrombolytic bioactivity in the milk of transgénic goats. *PLoS ONE* 13(8): e0201788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201788>
- Ivarie, R. (2003). *Avian transgénesis: Progress towards the promise*. *Trends in Biotechnology*, 21(1), 14-19. [https://doi.org/10.1016/S0167-7799\(02\)00009-4](https://doi.org/10.1016/S0167-7799(02)00009-4)
- James, C. 2007. *Global review of commercialised transgénic crops: 2007*. *International Service for the Acquisition of Agri-Biotech Application Briefs*, No 37. Ithaca, New York.
- Kantor, Mihail, Sestras, Radu y Chowdhury, Kamal. (2013). *Plantas de tomate transgénicas que expresan el gen del antígeno PfCP-2.9 de Plasmodium falciparum*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 48 (1), 73-79. <https://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2013000100010>
- Kawahigashi, H., Hirose, S., Ohkawa, H., & Ohkawa, Y. (2007). Herbicide resistance of transgénic rice plants expressing human CYP1A1. *Biotechnology Advances*, 25(1), 75-84. doi: 10.1016/j.biotechadv.2006.10.002
- Kerr, D. E., Plaut, K., Bramley, A. J., Williamson, C. M., Lax, A. J., Moore, K.,... & Wall, R. J. (2001). Lysostaphin expression in mammary glands confers protection against staphylococcal infection in transgénic mice. *Nature biotechnology*, 19(1), 66.
- Kishchenko E.M. et al. (2004). *Production of transgénic sugarbeet (Beta vulgaris L.) plants resistant to phosphinothricin*. *Institute of Cell Biology & Genetic Engineering*.
- Kwon, M., Koo, B., Kim, D., Nam, Y., Cui, X., Kim, N., & Kim, T. (2018). Generation of transgénic chickens expressing the human erythropoietin (hEPO) gene in an oviduct-specific manner: Production of transgénic chicken eggs containing human erythropoietin in egg whites. *PLOS ONE*, 13(5).
- Liu, L. S., Zhao, L.Y., Wang, S.H. y Jiang, J.P. (2016). *Actas de investigación sobre organismos modelo anfibios*. *Dong wu xue yan jiu = Investigación zoológica*, 37 (4), 237-245.
- Luo, Y., Wang, Y., Liu, J., Lan, H., Shao, M., & Yu, Y. et al. (2015). Production of transgénic cattle highly expressing human serum albumin in milk by phiC31 integrase-mediated gene delivery. *Transgénic Research*, 24(5), 875-883. doi: 10.1007/s11248-015-9898-0.
- Maga, E.A., Anderson, G.B., and Murray, J.D. (1995). The effect of mammary gland expression of human lysozyme on the properties of milk in transgénic mice. *J. Dairy Sci*; 78: 2645-2652.
- Maga, E., Shoemaker, C., Rowe, J., BonDurant, R., Anderson, G., & Murray, J. (2006). Production and Processing of Milk from Transgénic Goats Expressing Human Lysozyme in the

- Mammary Gland. *Journal Of Dairy Science*, 89(2), 518-524. doi: 10.3168/jds.s0022-0302(06)72114-2.
- Manzur, M., et.al. (2009). América Latina la transgénesis de un continente. MasGráfica Ltda. Pag. 96
- Missiou A, Kalantidis K, Boutla A, Tzortzakaki S, Tabler M, Tsagris M. Generation of transgénic potato plants highly resistant to potato virus Y (PVY) through RNA silencing. *Molecular Breeding*. 2004;14(2):185-197.
- Morimoto, K., Shimizu, T., Furukawa, K., Morio, H., Kurosawa, H., & Shirasawa, T. (2002). Transgénic Expression of the EXT2 Gene in Developing Chondrocytes Enhances the Synthesis of Heparan Sulfate and Bone Formation in Mice. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 292(4), 999-1009. doi:10.1006/bbrc.2002.6770.
- Mucci, N.; Mutto, A.; Kaiser, G. (2011). El primer bovino bitransgénico del mundo: RIA. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*: 37(2); pp. 112-117.
- Nykiforuk, C. et. al. (2005). Transgénic expression and recovery of biologically active recombinant human insulin from *Arabidopsis thaliana* seeds. *Plant Biotechnology Journal* Vol. 4, pp. 77-85.
- Otero R, Hernández D, Montes D (2018) Production of Transgénic Bovine Embryos by Microinjection Method of a Lentiviral Vector in Zygotes. *Indian Journal of Science and Technology*, 11(41).
- Ortiz, S. y E. Ezcurra, (2001). *Gaceta Ecológica*, Núm. 60, Instituto Nacional de Ecología, México.
- Palomo Ríos, E., Barceló Muñoz, M., Pliego, C., Blanco Portales, R., Caballero Repullo, J. L., Ruano Rosa,
- Palmiter, R.D., Brinster, R.L., Hammer, R.E., Trumbauer, M.E., Rosenfield, M.G., Birnberg, N.C., and Evans, R.M. (1982). Dramatic growth of mice that develop from eggs microinjected with metallothionein-growth hormone fusion genes. *Nature*, 300: 611-615
- Rahman, M. A., Mak, R., Ayad, H., Smith, A., & Maclean, N. (1998). Expression of a novel piscine growth hormone gene results in growth enhancement in transgénic tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Transgénic research*, 7(5), 357-370
- Rani, S. J., & Usha, R. (2013). Transgénic plants: Types, benefits, public concerns and future. *Journal of pharmacy research*, 6(8), 879-883.
- Revilla, L., Schmidt, C., Zifkoy C. & Raible, F. (2018). Establecimiento de transgénesis en la Demosponge *Suberites domuncula*. *Genetics*, Vol. 210 (2), Pp 435-443.
- Rieckher M., Kourtis N., Pasparakis A., Tavernarakis N. (2009) Transgénesis in *Caenorhabditis elegans*. In: Cartwright E. (eds) *Transgénesis Techniques. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*, vol 561. Humana Press.
- Ryota Suganuma, Pawel Pelczar, Jean François Spetz, Barbara Hohn, Ryuzo Yanagimachi, Stefan Moisyadi (2005). Tn5 Transposase-Mediated Mouse Transgénesis, *Biology of Reproduction*, Volume 73, Issue 6, Pages 1157-1163, <https://doi.org/10.1095/biolreprod.105.044669>.
- Salter D. W., Smith E. J., Hughes S. H., Wright S. E., Crittenden L. B. (1987). Transgénic chickens: insertion of retroviral genes into the chicken germ line. *Virology* 157, 236-240.
- Salter, D. W., & Crittenden, L. B. (1989). Artificial insertion of a dominant gene for resistance to avian leukosis virus into the germ line of the chicken. *Theoretical and Applied Genetics*, 77(4), 457-461. <https://doi.org/10.1007/BF00274263>.
- Scott, B., Velho, T., Sim, S., & Lois, C. (2010). Applications of Avian Transgénesis. *ILAR Journal*, 51(4), 353-361.
- Sid, H., & Schusser, B. (2018). Applications of Gene Editing in Chickens: A New Era Is on the Horizon. *Frontiers In Genetics*, 9.
- Sobko, L. (2015) Development of transgénic *Ambystoma mexicanum* (Axolotl) to study cell fate during development and regeneration. *Technischen Universitat Dresden*. pp. 269-277.
- Sparrow, DB, Latinkic, B., y Mohun, TJ (2000). Un método simplificado de generación de *Xenopus* transgénico. *Investigación de ácidos nucleicos*, 28(4), E12.
- Thompson, A. Clarke, A. Pow, M. Hooper, D. Melton. (1989) Germ line transmission and expression of a corrected HPRT gene produced by gene targeting in embryonic stem cells. *Cell* 56:313-21.
- Wall, R. Powell, A. Paape, M. Kerr, D. Bannerman, D. Pursel, V. & Hawk, H (2005). Genetically enhanced cows resist intramammary *Staphylococcus aureus* infection. *Nature biotechnology*, 23(4), 445.
- Wright S. (1986) Recombinant DNA technology and its social transformation, 1972-1982. *Osiris*, Chicago, v.2, p.303-360.
- Yum, Soo-Young et al. (2016). Efficient generation of transgenic cattle using the DNA transposon and their analysis by next-generation sequencing. *Scientific Reports* volume 6, Article number: 27185.
- Zhang, H. X., & Blumwald, E. (2001). Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nature biotechnology*, 19(8), 765.



A microscopic image showing numerous coronavirus particles. The particles are spherical with a distinct outer shell (envelope) and a darker, textured interior. They are scattered across the field of view, with some appearing in sharp focus and others blurred in the background. The color palette is primarily green and blue, set against a dark, almost black background.

# CORONAVIRUS: UNA EMERGENCIA VIRAL

/// JUAN FRANCISCO CONTRERAS CORDERO, CLAUDIA BERNARDETTE PLATA HIPÓLITO

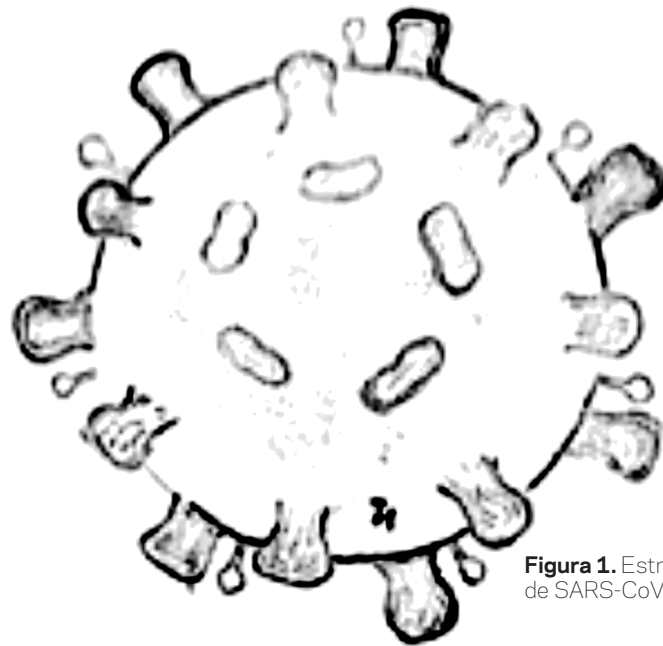


Figura 1. Estructura de SARS-CoV-2

## RESUMEN

Los principales coronavirus humanos que amenazan la vida de la población humana son zoonóticos y existe evidencia de que los murciélagos son los principales reservorios de estos virus. La transmisión directa de los coronavirus a la población humana es poco común, sin embargo, estos virus pueden infectar múltiples especies animales siendo el humano el hospedero final. Los coronavirus humanos fueron descubiertos desde 1966. Sin embargo, solo se les asociaba con síntomas parecidos al resfriado común. La aparición del Síndrome agudo respiratorio severo en el 2002, del Síndrome respiratorio del Oriente Medio y actualmente un nuevo virus del Síndrome Respiratorio Agudo Severo por coronavirus conocido como SARS-CoV-2, mostró al mundo la necesidad de reforzar las estrategias de prevención y control de estas infecciones virales. Actualmente, el SARS-CoV-2 es responsable de la pandemia mundial conocida como COVID-19 que a la fecha ha infectado más de un millón de personas y es responsable de más de 60,000 muertes. Tres factores pueden ser importantes para determinar la alta tasa de transmisibilidad del virus: la adherencia, la penetración y el sitio de replicación del virus dentro de las células. Los cuales son elementos a estudiar para contar con mejores estrategias de prevención y control de estos virus.

## HISTORIA DE LOS CORONAVIRUS

Identificado por primera vez en 1937 en aves, pronto fue descubierto que estos virus pueden infectar además de las aves a un gran número de mamíferos incluyendo a los humanos (Beaudette et al., 1937). En 1966 se identificó al primer coronavirus humano, el cual recibió el nombre de *coronavirus 229E* (Hamre y Procknow, 1966). Casi un año después se identificó un segundo coronavirus humano que recibió el nombre de CoV OC43 para hacer referencia de que este coronavirus se aisló a partir de cultivo de órgano (McIntosh et al., 1967). Tradicionalmente estos dos coronavirus causan enfermedades leves del tracto respiratorio y comúnmente fueron conocidos como virus de resfriado común. De hecho, debido a la poca sintomatología que causaban, estos coronavirus fueron poco estudiados durante 36 años. Sin embargo, la historia cambió en el año 2002 cuando apareció en Guangdong, China el tercer coronavirus humano en la historia. El virus fue causante del Síndrome Respiratorio Agudo Severo causando poco más de 8,000 infecciones, las cuales presentaron cerca de un 10% de mortalidad (Drosten et al., 2003; Peiris et al., 2004). Esta mortalidad llamó la atención y la investigación se centró en encontrar el origen del virus. El estudio identificó como fuente a

los murciélagos, de los cuales se pudieron aislar virus con una alta identidad al SARS CoV (Li et al., 2005). También se encontró que el virus puede infectar diversas especies animales incluyendo los civetas (*Paguma larvata*), animales carnívoros ampliamente distribuidos en China; el virus encontrado en esta especie era muy parecido al SARS-CoV. A la postre estos mamíferos fueron involucrados como especie intermediaria en la transmisión del virus al humano (Wang et al., 2005). SARS-CoV pronto desapareció y dio lugar a la aparición de otros dos tipos de coronavirus, los denominados coronavirus NL63 y coronavirus HKU1 en los años 2004 y 2005 respectivamente (van der Hoek et al., 2004; Woo et al., 2005). Si bien estos dos virus pueden causar neumonía, la mayoría de las veces causan un síndrome respiratorio menor y no establecieron una epidemia como el síndrome causado por el SARS CoV. Posteriormente, en el año 2012 un nuevo coronavirus aparece en escena. Este virus fue aislado en Arabia Saudita del esputo de un paciente con neumonía (Zaki et al., 2012). El virus denominado virus del Síndrome respiratorio del Oriente Medio o MERS-CoV también apunta a los murciélagos como su reservorio natural. Existe evidencia de que este virus llegó a la población humana a través de la infección de camellos dromedarios (Mohd et al., 2016). MERS-

CoV fue más letal que sus antecesores produciendo la muerte del 35% de las personas detectadas con el virus. No obstante, este virus no se transmite con facilidad de persona a persona, lo que ha limitado su dispersión. Si bien es cierto que MERS-CoV todavía circula entre la población humana, los casos registrados bajaron significativamente y solo se observan en regiones donde se presenta el reservorio y el transmisor intermediario (Haagmans et al., 2013). Sin embargo, la historia de los coronavirus no termina con el MERS CoV ya que a finales del 2019 inicia un capítulo más de la historia de los coronavirus en la población humana al registrarse la presencia del hoy conocido como SARS CoV-2 (antes llamado 2019 nCoV) (Huang et al., 2020). El nombre de SARS-CoV-2 fue dado por el Comité Internacional de Taxonomía Viral (ICTV) por su fuerte parecido al SARS-CoV responsable de la epidemia del 2002. Al igual que otros coronavirus, este virus es zoonótico y el murciélago está involucrado como reservorio del virus. Hoy, estos siete virus humanos son parte de la familia de los coronavirus donde existe mayor parecido por un lado entre el coronavirus humano 229E y el coronavirus humano NL63, y por otro lado un fuerte parecido entre los cinco coronavirus restantes.

## TAXONOMÍA Y CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES DE LOS CORONAVIRUS.

Todos los coronavirus animales y humanos pertenecen al reino *Riboviria*, orden *Nidovirales*, familia *Coronaviridae*. La familia *Coronaviridae* está constituida de cuatro géneros denominados *Alphacoronavirus*, *Betacoronavirus*, *Gammacoronavirus* y *Deltacoronavirus*.

Los coronavirus humanos CoV-229E y CoV-NL63 pertenecen al género *Alphacoronavirus* mientras que CoV-

OC43, SARS-CoV, CoV-HKU1, MERS-CoV y SARS-CoV-2 están ubicados en el género *Betacoronavirus* (ICTV, 2020).

Estos virus presentan una forma esférica o pleomórfica con aproximadamente 120 nm de diámetro. La principal característica de la morfología de los coronavirus, son las espículas que se proyectan hacia el exterior dándole al virus una apariencia de corona (Li, 2016). Las primeras observaciones del virus al microscopio electrónico mostraron un fuerte parecido de estos virus con la corona solar, de allí que se acuñó el nombre de coronavirus para estos agentes infecciosos.

En la parte central del virus se encuentra un RNA mensajero largo de aproximadamente 30,000 nucleótidos, que es el genoma viral. Este RNA se traduce en cerca de 26 proteínas dependiendo del coronavirus. Esas proteínas se pueden clasificar en tres tipos: 1) proteínas que participan en la replicación del virus, 2) proteínas accesorias y 3) proteínas estructurales. De las 26 proteínas solo cuatro conforman la estructura del virus formando una estructura helicoidal protegida por una envoltura lipídica de origen celular. De las cuatro proteínas la proteína N (por nucleoproteína) se asocia al RNA genómico y tres proteínas denominadas M, E y S (por proteína de Matriz, de Envoltura y proteína S respectivamente) se insertan en la envoltura del virus cada una con funciones diferentes (Fehr y Perlman, 2015).

## INFECCIONES POR CORONAVIRUS

La proteína S se convierte en la proteína más importante en los procesos de infección del virus. Esta proteína presenta en promedio 1,250 aminoácidos y es la proteína viral que reconoce el receptor celular (Bosch et al., 2003).

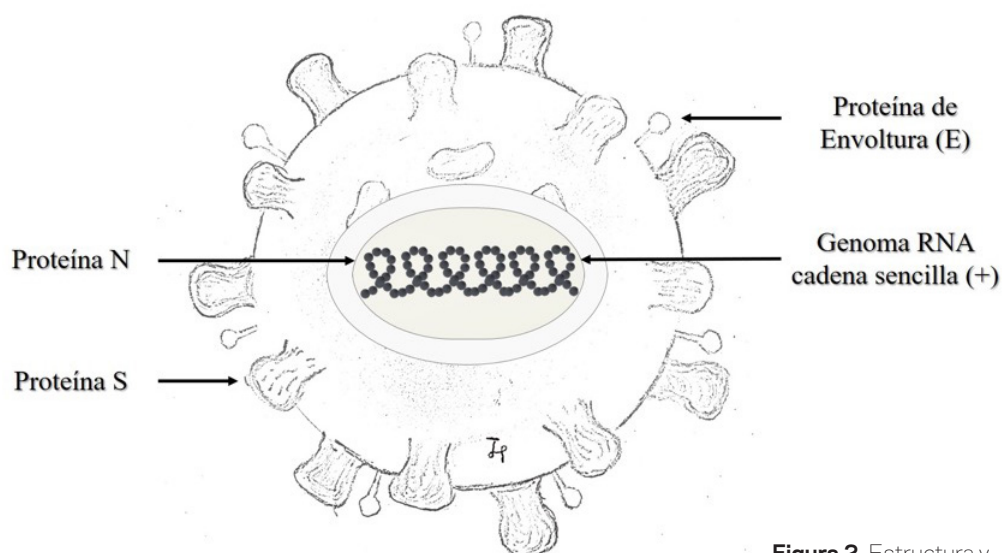


Figura 2. Estructura y proteínas de SARS-CoV-2

Los coronavirus infectan el epitelio respiratorio. Sin embargo dependiendo del virus es el receptor que utilizan. Para el caso de CoV-229E la proteína S reconoce una aminopeptidasa N que sirve de blanco para iniciar la infección (Yeager *et al.*, 1992). Para CoV-OC43 y CoV-HKU1 la proteína viral reconoce residuos de ácidos siálico sobre glicoproteínas celulares (Vlasak *et al.* 1988, Huang *et al.* 2015), MERS-CoV reconoce la proteína dipeptidyl peptidase 4 mientras que tres coronavirus CoV-NL63, SARS-CoV y SARS-CoV-2 se unen al mismo receptor denominado ACE2 (enzima convertidora de angiotensina 2) (Hoffmann *et al.* 2005).

Todos estos virus penetran a la célula a través de la formación de un endosoma donde proteasas celulares son capaces de procesar a la proteína S dando como resultado la exposición de un dominio de la proteína que le sirve para fusionarse a la membrana del endosoma. A través de esta fusión el genoma viral es depositado en el citoplasma de la célula. Una vez dentro del citoplasma el genoma del virus es traducido a todas las proteínas que están involucradas en los procesos de replicación. Este paso asegura la síntesis de dos RNAs virales: RNA genómico y un RNA subgenómico. El RNA genómico va a formar parte de los nuevos virus mientras que el RNA subgenómico se va a traducir en las proteínas accesorias y proteínas estructurales (Kim *et al.*, 2020). Todos estos procesos se realizan en la vecindad del retículo endoplásmico donde generalmente, proteínas virales inducen la formación de vesículas de doble capa lipídica donde se realizan los procesos de preformación del virus. Durante la morfogénesis, el genoma viral es rodeado por la nucleoproteína y el virus adquiere su envoltura viral donde van insertadas las proteínas M, E y S. Esta morfogénesis capacita al virus a salir de la célula infectada a través de exocitosis para alcanzar las células vecinas e iniciar otro proceso de infección (Harcourt *et al.*, 2020).

## SARS-CoV-2, FACTORES DE VIRULENCIA

En diciembre del 2019 una nueva amenaza viral emergió en la provincia de Wuhan, la capital de la provincia de Hubei, China. Un nuevo coronavirus fue identificado como causante de neumonía. La enfermedad, hoy es conocida mundialmente como COVID-19 (CO corona VI virus D disease) (WHO, 2020). La identificación de este virus fue posible ya que se pudo propagar en la línea celular Vero (Línea celular de riñón de mono) (Harcourt *et al.*, 2020b). La observación del efecto citopático y la posterior observación al microscopio electrónico confirmaron que el responsable de la neumonía era un coronavirus. Igual en morfología que todos los coronavirus descubiertos previamente pero con una mayor transmisibilidad entre la población humana.

El estudio del ciclo replicativo de los coronavirus ha dado luz en varios aspectos interesantes con respecto a su virulencia. Es cierto, los coronavirus utilizan

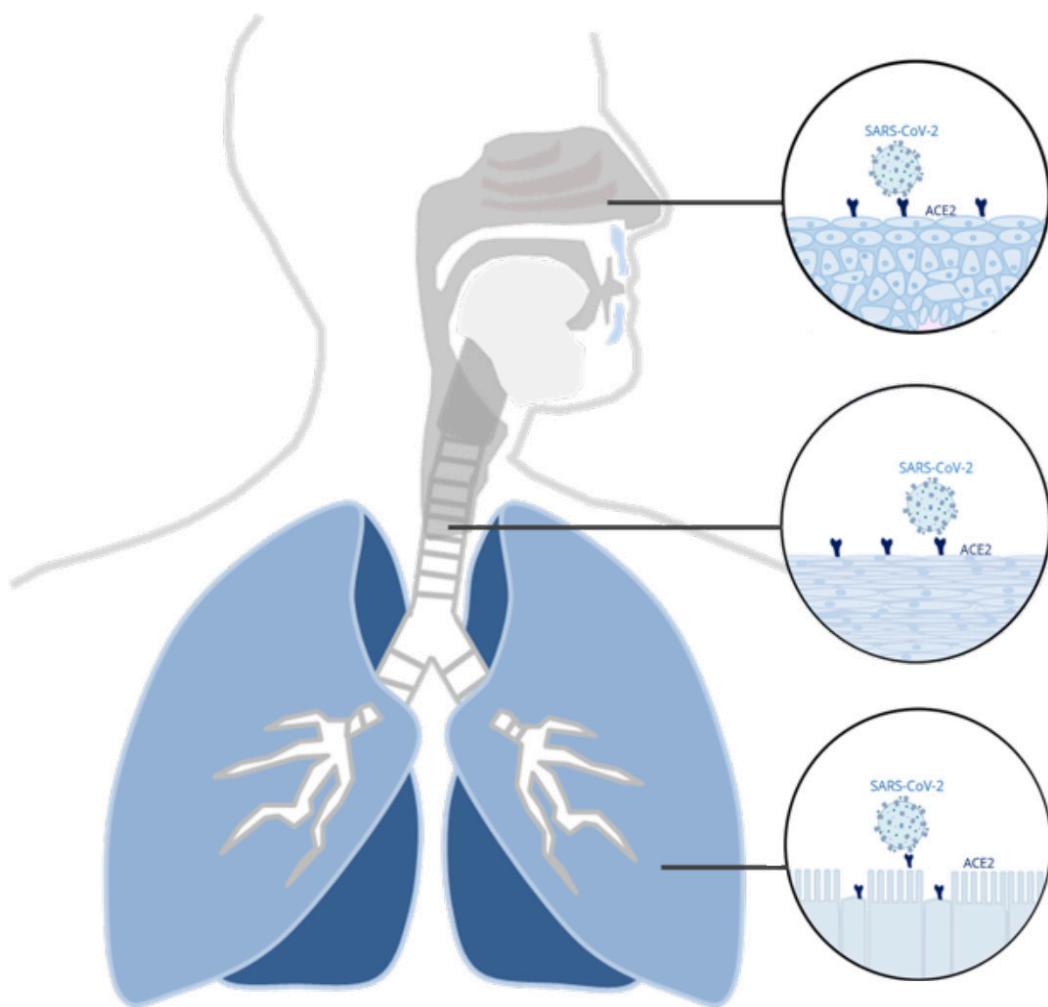


receptores celulares para realizar el foco primario de infección y su posterior traslado al epitelio de los alveolos pulmonares. SARS-CoV-2 utiliza ACE2 como receptor celular, este receptor se encuentra distribuido por prácticamente todo el organismo. Se puede encontrar en el endotelio, en el epitelio renal, en el epitelio intestinal y en el epitelio del tracto respiratorio incluyendo la mucosa nasal, mucosa oral, faringe, tráquea, bronquios y alveolos (Hoffmann *et al.*, 2020). Lo anterior significa que el virus puede ser capaz de infectar diferentes partes del organismo. Sin embargo, es en el epitelio pulmonar donde se manifiesta una de las formas más graves de esta infección que es la neumonía.

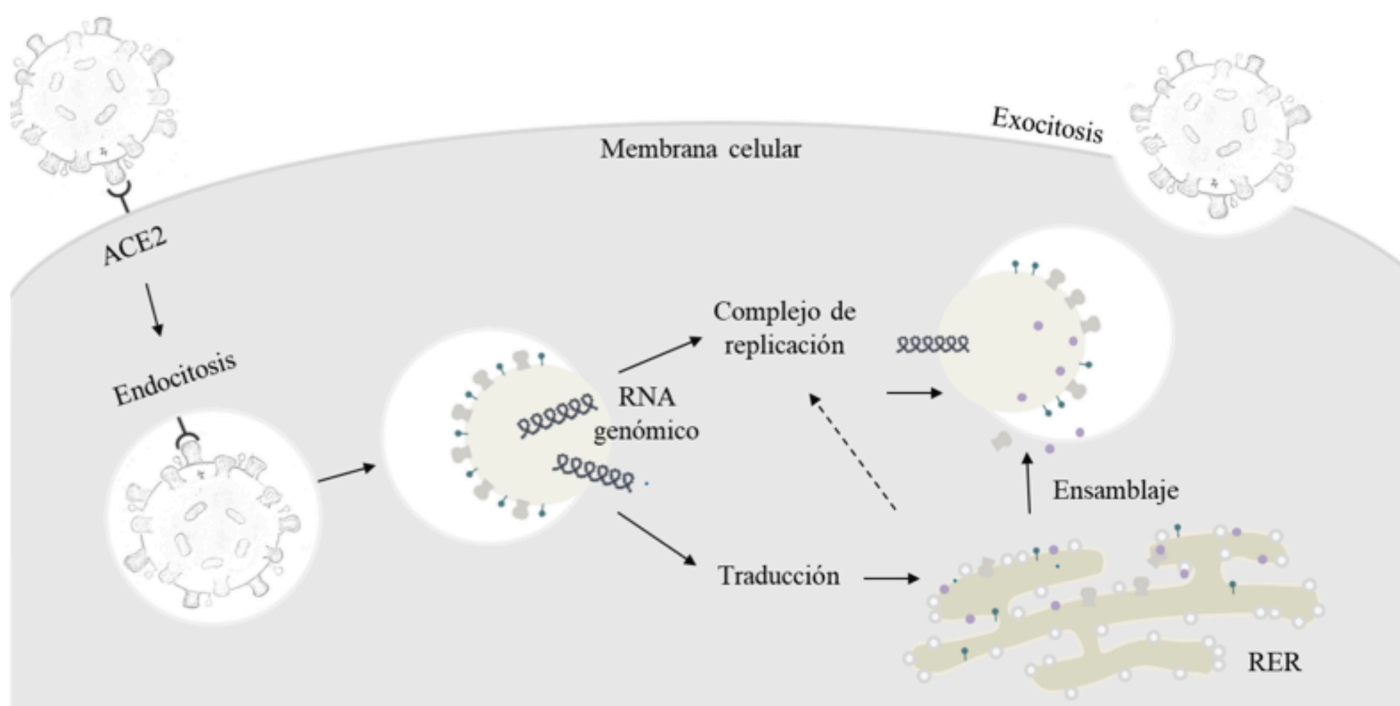
En párrafos anteriores se mencionó que tres coronavirus: CoV-NL63, SARS-CoV y SARS-CoV-2 utilizan el mismo receptor ACE2 para infectar a las células epiteliales. Por lo tanto, podríamos suponer que estos tres virus puedan producir el mismo impacto de la enfermedad. La situación es que, aunque los tres coronavirus pueden producir neumonía, CoV-NL63 la produce de forma esporádica ya que generalmente está asociada a sintomatología leve o moderada. Por su parte, SARS-CoV tuvo una transmisibilidad limitada entre la población ya que apareció en Wangdong, China en el 2002 y desapareció en el 2003 después de dispersarse por varios países de diferentes continentes con un estimado de 8098 registros de infecciones con 774 muertes. En tanto, hasta este momento han registrado más de 1.2 millones de infecciones con SARS-CoV-2 y más de 70,000 muertes, entonces otros factores deben estar involucrados en esta diferencia de la tasa de infección (Rabi *et al.*, 2020).

Varios factores que se han encontrado involucran a la proteína S que es el receptor viral. Esta proteína está involucrada tanto en la adherencia, la fusión y la entrada del genoma viral al citoplasma de la célula. La proteína S de SARS-CoV-2 está constituida de 1,285 aminoácidos y para su activación requiere un corte proteolítico por una enzima celular dando lugar a dos subunidades denominadas S1 y S2, amino y carboxilo terminal respectivamente. Para la adherencia, esta proteína tiene un dominio de unión a la proteína ACE2. Este dominio de unión es de cerca de 193 aminoácidos y se encuentra dentro de la subunidad S1. La proteína S de SARS CoV es similar a SARS-CoV-2 y comparten un 75 % de identidad en el dominio de unión al receptor. Existe evidencia de que el dominio de unión al receptor de SARS-CoV-2 de una con mayor afinidad que el dominio de unión de SARS-CoV. Lo que puede ser considerado como un factor de tropismo viral (Bosch *et al.*, 2003).

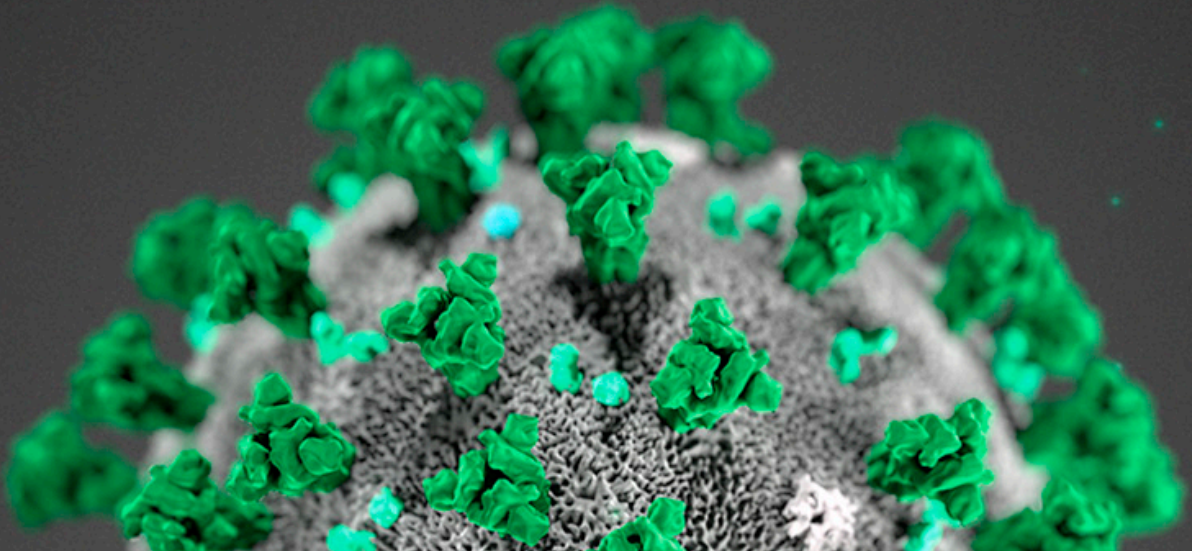
El segundo elemento a considerar de la alta transmisibilidad del SARS-CoV-2 es en el proceso de penetración y fusión de la proteína S con la membrana del endosoma. Se ha observado que existe una diferencia significativa entre la proteína S de SARS-CoV y la proteína S de SARS-CoV-2. Para poder alcanzar el citoplasma celular la proteína S tiene



**Figura 3.** Distribución de receptores ACE2 en tejido epitelial del tracto respiratorio



**Figura 4.** Proceso replicativo del virus SARS-CoV-2



que pasar por un corte proteolítico para exponer un péptido que conduzca a la fusión de la proteína S con la membrana del endosoma (Walls *et al.*, 2020). Este es un paso crucial para aumentar la permeabilidad de la membrana del endosoma y depositar el genoma viral en el citoplasma celular. Se ha observado que en SARS-CoV-2 esta etapa se realiza a través de la acción de una enzima denominada furina, una proteasa que tiene amplia distribución en las diversas células del organismo incluyendo las células epiteliales del sistema respiratorio. La clave para una penetración aumentada de SARS-CoV-2 contra otros coronavirus es que la proteína S de SARS-CoV-2 tiene un sitio de reconocimiento de la furina lo cual permite un aumento en el proceso de fusión comparado con otros coronavirus que utilizan otras proteasas celulares (Coutard *et al.*, 2020).

Un tercer factor que puede ser considerado como factor de éxito de los coronavirus en la alta afinidad y penetración del virus a la célula es que, para realizar los procesos de replicación, el virus induce la formación de estructuras que funcionan como verdaderas fabricas virales. Cuando se sintetizan las primeras proteínas virales no estructurales, estas proteínas inducen la formación de vesículas de doble capa asociadas al retículo endoplásmico. Dentro de esas vesículas, los coronavirus forman un complejo de replicación-transcripción con lo cual realizan la síntesis de nuevos RNAs genómicos y RNAs subgenómicos (Knoops *et al.* 2008). Con estos últimos, se sintetizan las nuevas proteínas estructurales que se asocian al nuevo RNA genómico viral para iniciar la morfogénesis del virus. Una vez formado se liberará de la célula infectada a través del proceso conocido como exocitosis. Dos aspectos resaltan de este proceso. Por un lado, la replicación del virus se realiza fuera del alcance de los receptores de reconocimiento de patrones moleculares de los virus infectantes y aunque el genoma viral puede ser reconocido antes de la formación de las vesículas de doble capa, realizar los procesos de replicación y transcripción del genoma dentro de estas vesículas pueden limitar la respuesta inmune contra este virus (Walls *et al.*, 2016). Por otro lado, la alta glicosilación de las proteínas estructurales le da un grado mayor de resistencia al ambiente.

## CONCLUSIÓN

Si consideramos la forma en que el SARS-CoV-2 se está diseminando entre la población humana, claramente muestra que este nuevo coronavirus adquirió la capacidad de transmisión rápida lo cual hace difícil su control. No obstante, considerando que es un virus respiratorio que puede infectar desde la mucosa nasal y oral hasta el epitelio de los alveolos pulmonares, las primeras medidas más apropiadas de control son las relacionadas a evitar la infección. La infección se puede dar a través de las gotitas o aerosoles expedidos al hablar, toser y estornudar de una persona infectada (WHO, 2020). El riesgo aumenta a medida que se está cerca de la persona infectada. Por tal motivo, la distancia apropiada será de gran valía para evitar esta infección. Por otro lado, las gotitas que se expelen de la persona infectada son sujetas a la gravedad y por consecuencia se pueden depositar en superficies que se pueden convertir en una forma rápida de diseminación a través de las manos que a la postre son llevadas a la boca o la nariz. Por tal motivo, el aumentar la higiene y evitar tocar la nariz y boca con manos antes de lavarlas, pudiera ser un factor determinante para disminuir la diseminación del virus entre la población (SSP, 2020).

El SARS-CoV-2 no es el primer virus que se transmite de forma masiva entre la población humana. El virus de la influenza tipo A ha producido cuatro pandemias en los últimos 100 años a través de la diseminación de diversos subtipos de este tipo de virus y circulan otros subtipos con potencial para producir nuevas pandemias (Neumann y Kawaoka, 2019). Con respecto a SARS-CoV-2, esta pandemia nos deja una lección importante. Los virus pueden adquirir la capacidad de diseminarse de una forma más rápida a los virus pandémicos antes conocidos. Por tal motivo, debemos aprender a convivir con los virus. La mejor forma es estableciendo estrategias que coadyuven en evitar la diseminación masiva. Siempre habrá virus con menor o mayor potencial de letalidad. Si nos convertimos en la primera línea de defensa en nuestra vida diaria a través de los hábitos de higiene, seguramente, la población humana podrá sortear otros virus con potencial de generar nuevas pandemias y poner en riesgo la vida. 🌸





## LITERATURA CITADA

- Beaudette, F.R. y C.B. Hudson. 1937. Cultivation of the virus of infectious bronchitis. *J Am Vet Med Assoc.* 90:51-60.
- Bosch, B.J., R. Van der Zee, C.A. Haan y P.J.M. Rottier. 2003. The coronavirus spike protein is a Class I virus fusion protein: structural and functional characterization of the fusion core complex. *J Virol.* 77:8801-8811.
- Coutard, B., C. Valle, X. de Lamballerie, B. Canard, N.G. Seidah y E. Decroly. 2020 The spike glycoprotein of the new coronavirus 2019-nCoV contains a furin-like cleavage site absent in CoV of the same clade. *Antiviral Res.* 10:104742.
- Drosten, C., S. Gunther, W. Preiser, S. van der Werf, H.R. Brodt y S. Becker. 2003. Identification of a novel coronavirus in patients with severe acute respiratory syndrome. *N Engl J Med.* 348:1967-76.
- Fehr A.R. y S. Perlman. 2015. Coronaviruses: An Overview of their replication and pathogenesis. *Methods Mol Biol.* 1282:1-23.
- Haagmans, B.L., S.H.S Al Dhahiry, C.B.E.M Reusken, V.S. Raj, M. Galiano y R. Myers. 2013. Middle East respiratory syndrome coronavirus in dromedary camels: an outbreak investigation. *Lancet Infect Dis.* 14:140-5.
- Hamre D y J.J. Procknow, J.J. 1966. A new virus Isolated from the human respiratory tract. *Proc Soc Exp Biol Med.* 121:190-193.
- Harcourt J, A. Tamin, X. Lu, S. Kamili, S. Sakthivel, L. Wang, J. Murray, K. Queen, B. Lynch, B. Whitaker, Y. Tao, C. Paden, Z. Clinton, Y. Li, A. Uehara, H. Wang, C. Goldsmith, H. Bullock, R. Gautam y N. Thornburg. 2020. Isolation and characterization of SARS-CoV-2 from the first US COVID-19 patient. *Emerg Infect Dis.* 1:972935.
- Hoffmann, H., P. Krzyzysztow, L.V.D. Hoek, M. Geier, B. Berkhout y S. Pohlmann. 2005. Human coronavirus NL63 employs the severe acute respiratory syndrome coronavirus receptor for cellular entry. *Proc Natl Acad Sci USA.* 31:7988-7993.
- Hoffmann, M., M. Kleine-Weber, H. Schroeder, S. Krüger, T. Herrler, S. Erichsen, T. Schiergens, G. Herrler, N. Wu, A. Nitsche, M. Müller, C. Drosten y S. Pöhlmann..2020. SARS-CoV-2 Cell Entry Depends on ACE2 and TMPRSS2 and Is Blocked by a Clinically Proven Protease Inhibitor. *Cell.* 181:1-10.
- Huang, C., Y. Wang y X. Li. 2020. Clinical features of patients infected with 2019 novel coronavirus in Wuhan, China. *Lancet.* 395:497-506.
- Huang, X., W. Dong, A. Milewska, A. Golda, Y. Qi, Q.K. Zhu, W.A. Marasco, R.S. Baric, A.C. Sims, K. Pyrc, W. Li y J. Sui. 2015. Human coronavirus HKU1 spike protein uses O-acetylated sialic acid as an attachment receptor determinant and employs hemagglutinin-esterase protein as a receptor-destroying enzyme. *J Virol* 89:7202-7213.
- International Committee on Taxonomy of Viruses ICTV. URL: <https://talk.ictvonline.org/> Último acceso: 07 abril 2020.
- Kim, D., J.Y. Lee, J. Yang, J.W. Kim, V.N. Kim y H. Chang. 2020. The architecture of SARS-CoV-2 transcriptome. *BioRxiv.* 1-29.
- Knoops, K., M. Kikkert, S.H. van den Worm, J.C. Zevenhoven-Dobbe, Y. van der Meer, A.J. Koster, A.M. Mommaas y E.J. Snijder. 2008. SARS-coronavirus replication is supported by a reticulovesicular network of modified endoplasmic reticulum. *PLoS Biology.* 6:e226.
- Li F. (2016) Structure, function, and evolution of coronavirus spike proteins. *Annu Rev Virol.* 29:237-261.
- Li, W., Z. Shi, M. Yu, W. Ren, C. Smith, J.H. Epstein, H. Wang, G. Crameri, Z. Hu y H. Zhang. 2005. Bats are natural reservoirs of SARS-like coronaviruses. *Science.* 310:676-9.
- McIntosh, K., J.H. Dees, W.B. Becker, A.Z. Kapikian y R.M. Chanock. 1967. Recovery in tracheal organ cultures of novel viruses from patients with respiratory disease. *Proc Nat Acad Sci USA.* 57:933-940.
- Mohd, H.A., J.A. Al-Tawfiq y Z.A. Memish. 2016. Middle east respiratory syndrome coronavirus (MERS-CoV) origin and animal reservoir. *Virol J.* 13:87.
- Neumann, G. y Y. Kawaoka. 2019. Can we predict the next Influenza pandemics? *J Infect Dis.* 8:S14-S20.
- Peiris, J.S.M., Y. Guan y K.Y. Yuen. 2004. Severe acute respiratory syndrome. *Nat Med.* 10:S88-97.
- Rabi, F.A., M.S. Zoubi, G. Kasasbeh, D. Salameh y A. Al-Nasser. 2020. SARS-CoV-2 and Coronavirus Disease 2019: What we know so far. *Pathogens.* 9:231.
- Secretaría de Salud Pública. Información COVID-19. URL: <https://coronavirus.gob.mx/> Último acceso: 07 abril 2020.
- van der Hoek, L., K. Pyrc, M.F. Jebbink, W. Vermeulen-Oost, R.J. Berkhout, K.C. Wolthers, P.M. Wertheim-van Dillen, J. Kaandorp, J. Spaargaren y B. Berkhout. 2004. Identification of a new human coronavirus. *Nat Med.* 10:368-373.

- Vlasak, R., W. Luytjes, W. Spaan y P. Palese. 1988. Human and bovine coronaviruses recognize sialic acid-containing receptors similar to those of influenza C viruses. *Proc Natl Acad Sci USA*. 85:4526-4529.
- Walls, A.C., M.A. Tortorici, B. Frenz, J. Snijder, W. Li, F.A. Rey, F. Di Maio, B. Bosch y D. Veeler. 2016. Glycan shield and epitope masking of a coronavirus spike protein observed by cryo-electron microscopy. *Nat Struct Biol*. 23:899-907.
- Wang, M., M. Yan, H. Xu, W. Liang, B. Kan, B. Zheng, H. Chen, H. Zheng, Y. Xu, E. Zhang, H. Wang, J. Ye, G. Li, M. Li, Z. Cui, Y.F. Liu, R.T. Guo, X.N. Liu, L.H. Zhan, D.H. Zhou, A. Zhao, R. Hai, D. Yu, Y. Guan y J. Xu. 2005. SARS-CoV infection in a restaurant from palm civet. *Emerg Infect Diseases*, 11:1860-1865.
- Woo, P.C., S.K. Lau, C.M. Chu, K.H. Chan, H.W. Tsoi y Y. Huang. 2005. Characterization and complete genome sequence of a novel coronavirus, coronavirus HKU1, from patients with pneumonia. *J Virol*. 79:884-95.
- World Health Organization. Coronavirus disease (COVID-19) Pandemic. URL: <https://www.who.int/emergencies/diseases/novel-coronavirus-2019> Último acceso: 07 abril 2020.
- Yeager, C.L., R.A. Ashmun, R.K. Williams, C.B. Cardellicchio, L.H. Shapiro, A.T. Look y K.V. Holmes. 1992. Human aminopeptidase N is a receptor for human coronavirus 229E. *Nature*. 4:420422.
- Zaki, A.M., S. van Boheemen, T.M. Bestebroer, A.D. Osterhaus y R.A. Fouchier. (2012) Isolation of a novel coronavirus from a man with pneumonia in Saudi Arabia. *N Engl J Med*. 367:1814-1820.



# SALUD, ENVEJECIMIENTO, SENTIMIENTOS Y EVOLUCIÓN

✓ SERGIO I. SALAZAR-VALLEJO  
ECOSUR, Unidad Chetumal

BLACKBURN, E. & EPEL, E. 2017. *LA SOLUCIÓN DE LOS TELÓMEROS: UN ACERCAMIENTO REVOLUCIONARIO PARA VIVIR MÁS JOVEN, MÁS SANO Y MÁS TIEMPO*. AGUILAR, MÉXICO, 412 PP.

MITTELDORF, J. & SAGAN, D. 2016. *EL CÓDIGO DEL ENVEJECIMIENTO: LA NUEVA CIENCIA DE ENVEJECER Y LO QUE SIGNIFICA PARA MANTENERSE JOVEN*. PAIDÓS, MÉXICO, 391 PP.

**E**n una reseña reciente (2019 *Biología y Sociedad*, 3:65-69), al ocuparme de dos libros sobre senescencia, salud mental y alzheimer, comenté brevemente los cambios en las puntas de los cromosomas, los telómeros. El comentario incluyó dos cosas. Una, que los telómeros se reducen progresivamente con la edad ya que pasan de tener unos 8000 pares de bases nitrogenadas al nacer y que a los 65 años colapsan a unas 1500. Dos, que la reducción se debía a cuestiones del carácter y a sentimientos negativos u hostilidad. En la misma reseña comenté dos veces que cualesquiera que fueran nuestras condiciones, no estamos condenados. Podemos mejorar con una serie de cambios en la dieta, en la actividad física, y en el control de los sentimientos.

Por un gentil regalo de mis hijos, pude asomarme a dos libros adicionales sobre el envejecimiento que ahora me atrevo a reseñar y que recomiendo enfáticamente a los lectores interesados. Disfruté mucho su lectura y porque me parecen complementarios, preferí presentar las reseñas juntas.

La primera autora del primer libro es Elizabeth Blackburn, una australiana que hizo la licenciatura en Melbourne y el doctorado en biología molecular en Cambridge. Recibió el nobel de medicina en 2009 por

sus estudios acerca de los telómeros y por descubrir la telomerasa, que ayuda en la regeneración de los mismos. Ahora preside el Instituto Salk y es emérita en la Universidad de California en San Francisco (UCSF). La segunda autora es Elissa Epel, una estadounidense que hizo la licenciatura en psicología en Stanford, el doctorado en psicología social en Yale, y que se ha dedicado al estudio del estrés y sus efectos en el envejecimiento y la obesidad en la UCSF. Sus estudios conjuntos durante los últimos 15 años les permitieron concluir que 'los telómeros son como el indicador que integra todas las influencias de nuestro estilo de vida.' Y que 'depende de nosotros ... vivir mejor y más plenamente ahora y en nuestros años futuros.' Al asociar el envejecimiento con la reducción de los telómeros enfatizan que 'el envejecimiento es un proceso dinámico que se puede acelerar o ralentizar y en algunos aspectos incluso revertir.'

Vale la pena detenerse un poco en los capítulos 5 y 6. El primero aborda los efectos de los pensamientos negativos y los que nos ayudan a resistir, mientras que el segundo se refiere a la depresión y ansiedad.

En el capítulo 5 indican que la supresión y rumiación de pensamientos, así como el pensamiento negativo que caracteriza la hostilidad y el pesimismo afectan a

los telómeros. Las autoras definen a la hostilidad cínica como 'un estilo emocional de fácil enojo y pensamientos frecuentes de que las otras personas no son confiables.' También se ocupan de lo que denominan la mente errante, lo que parece consustancial a la naturaleza humana dado que tenemos unos 65000 pensamientos por día y que pasamos más de la mitad del tiempo 'pensando en algo diferente a lo que estamos haciendo.' No obstante, consideran que 'el pensamiento errante negativo es la antítesis de un estado de atención plena.' Recomiendan cuatro mecanismos de solución. El primero, concentrarnos en una sola cosa y poner toda nuestra atención en ella (*unitask* en lugar de *multitask*) y mejorar nuestras actividades para potenciar la atención plena (meditación). El segundo, tener un propósito en la vida y repiten lo dicho por Leo Rosten: "el propósito en la vida no es ser feliz, sino ser útil, productivo, y sobre todo que nuestra existencia importe, que el mundo se transforme por nuestro paso por él." El tercero, poner atención a los detalles y enfatizaron que 'la gente meticulosa es organizada, persistente y se concentra en sus tareas; trabaja duro para lograr objetivos a futuro y sus telómeros tienden a ser más largos.' El cuarto es la autocompasión que definen como 'bondad, comprensión y entendimiento hacia ti, el conocimiento de que no estás solo en tu sufrimiento y la habilidad para enfrentar emociones difíciles sin perderse en ellas.' Y agregan que 'la autocompasión es autosuperación porque cultiva la fuerza interna para superar los problemas de la vida... Depender de los demás para sentirnos bien está lleno de peligros. Cuando necesitamos que otra persona piense bien de nosotros, la idea de su desaprobación es tan fuerte que tratamos de vencerla y es cuando empezamos a criticarnos. No debemos depender de los demás para sentirnos bien.'

En el capítulo 6 las autoras enfatizan la relación entre la ansiedad y depresión y rasalaron que quienes las padecen muestran un colapso en la longitud de los telómeros. Definieron la ansiedad como 'temor o preocupación excesivos por el futuro,' agregaron que los pensamientos negativos son la sustancia de la depresión, y que hay unos 350 millones de personas que la sufren en el mundo. La alternativa es la terapia cognitiva basada en la conciencia plena, que nos ayuda a cambiar pensamientos distorsionados y la forma cómo nos relacionamos con ellos. Esta terapia indica que hay dos modos básicos de pensamiento: el

modo hacer y el modo ser. En el primero, 'tratamos de salir del abismo entre cómo es nuestra vida y cómo quisiéramos que fuera,' mientras que en el segundo se puede 'controlar dónde pones tu atención de manera más fácil.'

Terminadas las partes del libro, surgen después lo que denominaron el manifiesto de los telómeros, y las secciones de agradecimientos y notas (pp 361-405). A lo largo del libro hay varias evaluaciones para los lectores y una serie de recomendaciones que denominan, acertadamente, laboratorios de renovación. A primera vista parece otro libro más sobre recomendaciones de dieta, ejercicio y salud, pero tiene la enorme diferencia de explicar los mecanismos que operan a nivel celular y, en particular, cómo se alteran los telómeros por nuestra alimentación, nuestras acciones y nuestros pensamientos.

Merece especial consideración la conclusión del libro por sus implicaciones en las políticas públicas. Con sobrada razón, las autoras indicaron que:

1. Es apremiante la reducción del estrés social al amortiguar los estresores crónicos sociambientales y económicos cotidianos. También que 'los peores estresores (violencia, traumas, abuso y enfermedades mentales) son generados por un factor sorprendente: el nivel de desigualdad económica en una región.'
2. 'Estamos conectados con todos los seres vivos ... todos compartimos mucho más de lo que podemos comprender, tanto en la mente como en el cuerpo.'
3. 'Todos impactamos en el planeta, nos demos cuenta o no. Las grandes transformaciones ... son vitales, pero los cambios pequeños también son importantes. La manera en que interactuamos con otras personas forma sus sentimientos y su confianza. *Cada día, cada uno de nosotros tiene la oportunidad de influir de manera positiva en la vida de otra persona* (cursivas en el original).'
4. 'El fundamento para un nuevo entendimiento de la salud en nuestra sociedad no se trata de un 'yo' sino de un 'nosotros''



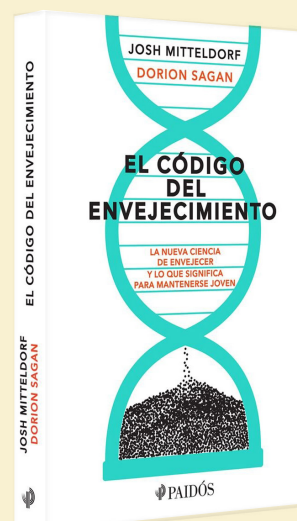
El manifiesto del mantenimiento telomérico vale la pena repetirse con muy ligeras modificaciones. Consta de cuatro secciones.

- a. Cuida tus telómeros: Evalúa fuentes de estrés persistente e intenso y considera qué puedes cambiar. Transforma las amenazas en retos. Vuélvete más compasivo con los demás y contigo mismo. Inicia una actividad restauradora. Practica el pensamiento consciente y la atención plena (la conciencia abre la puerta del bienestar).
- b. Mantén tus telómeros sanos: ¡Actívate! Relájate antes de ir a dormir. Come de manera consciente, reduce los atracones y evita los antojos. Elige comida saludable como alimentos integrales, e ingiere omega-3.
- c. Conecta tus telómeros: Evita las pantallas cuanto puedas. Cultiva relaciones buenas y cercanas. Atiende bien a los niños y bríndales estrés positivo. Genera capital social en tu vecindario. Piensa y actúa en verde y pasa tiempo en la naturaleza. Brinda atención plena a los demás.
- d. Genera salud en la comunidad y el mundo: Mejora el cuidado prenatal. Protege a los niños de la violencia. Reduce la desigualdad. Limpia las toxinas del entorno. Mejora las políticas de nutrición para que haya acceso a comida fresca y saludable.

El segundo libro es *El Código del Envejecimiento* de Josh Mitteldorf con comentarios por Dorion Sagan. Combina visiones y presenta una perspectiva novedosa sobre la longevidad humana y las posibles razones para su evolución. Ante la avalancha de libros sobre dieta y envejecimiento, uno se pregunta ¿cuáles serían las razones para hacer/leer otro más? Son varias. Una, la crítica de la teoría del envejecimiento; dos, la crítica de la evolución darwiniana y su desarrollo; y tres, una revaloración de la importancia de los radicales libres supuestamente combatidos con anti-oxidantes y demás. Un factor adicional es que el primer autor era

astrofísico, con lo que el tratamiento de los temas sigue una dinámica y fresca que no tienen otros autores que han investigado la senescencia por lapsos mucho más largos.

El libro consta de 11 capítulos con el objetivo principal es mostrar que 'el envejecimiento está integrado en nuestro cuerpo ... es regulado y controlado por nuestros genes. Nuestra autodestrucción está programada' y que 'aunque el envejecimiento es malo para el individuo, es importante para la comunidad.' Por eso argumenta que 'no podemos ayudar al cuerpo a sanarse, porque el cuerpo no está tratando de sanarse: está tratando de destruirse a sí mismo'. Las ideas generales giran alrededor de la teoría de la Reina Negra de Mitteldorf y Pepper: la persistencia del envejecimiento puede explicarse por el aumento en la variedad genética al incrementar la tasa de renovación por la muerte de los individuos. La explicación se extendió como un libro independiente (Mitteldorf 2017 *Aging is a group-selected adaptation: Theory, evidence and medical implications*. CRC, Boca Raton), y en el que nos ocupa comentó que la obra contiene muchos mensajes ilógicos. Sus preocupaciones tempranas por la muerte, la búsqueda de dietas sin toxinas, de la mano de la paradoja de que una subalimentación extiende la vida, y la comprensión de las limitaciones de la teoría evolutiva para explicar la vejez, se combinaron para que encontrase la teoría de la evolución de grupos y, con ello, un nuevo acertijo científico que valía la pena indagar.



En el capítulo 1 enfatizó que entre más se esfuerce el cuerpo, habrá más mecanismos de reparación activos por sobrecompensación, mientras que en caso contrario, se acelera el deterioro. También rechaza la hipótesis de Orgel sobre el envejecimiento porque no aumentan los errores de copiado entre generaciones celulares, y hace lo mismo con la que explica envejecemos por el impacto de los radicales libres, que disparó la industria de los antioxidantes muy en boga, aunque se ha demostrado que el estrés oxidativo promueve la longevidad. Por ejemplo, el ejercicio genera radicales libres y pese a la supuesta amenaza, el ejercicio nos hace vivir más.

En el capítulo 2 presentó la advertencia de Richard Feynman a sus estudiantes: 'el primer principio es que no deben engañarse a sí mismos, y ustedes son las personas más fáciles de engañar.' También agregó dos definiciones de envejecimiento. La del actuario: es un aumento en la tasa de mortalidad, que aumenta cada vez más rápido (senescencia acelerada). La otra es que el envejecimiento es la disminución de la fertilidad. También agregó que 'el envejecimiento evolucionó para ayudar a prevenir las hambrunas.'

En el capítulo 3 revisó la dinámica histórica alrededor de la propuesta de Darwin, en relación con los experimentos de Mendel, y comentó sobre la formalización matemática de la idea, su deformación como darwinismo social, y la propuesta y aplastamiento de la teoría de la evolución de grupos. En este último aspecto, enfatizó la 'victoria peligrosa de la teoría sobre la observación' que fue amplificada por 'la mentalidad de rebaño, que no tiene un lugar legítimo en la ciencia, pero que se ha colado en la comunidad científica a través de la debilidad humana (y que las) estructuras de poder de las burocracias del financiamiento y la industria editorial sirven para amplificar estos prejuicios.'

En el capítulo 4 indicó que 'de la unión de la biología y las matemáticas nació la teoría evolutiva del envejecimiento.' Seguidamente, pasa a revisar las tres teorías del siglo pasado propuestas por Peter Medawar: 1) acumulación de mutaciones, 2) pleiotropía antagónica, y 3) soma desechable. El principal contraargumento para la primera era que 'el envejecimiento ha permanecido durante mucho tiempo ... ha estado sujeto a la selección natural y no ha sido eliminado.' En la segunda, se supone que un mismo gen tiene funciones antagónicas que

pueden dispararse por la epigenética y tenía una serie de postulados o generalizaciones que han mostrado ser equivocados. La tercera también fue rechazada porque no se cumple la predicción de que comer más, o no tener progenie conducen a una vida más longeva, y porque los experimentos de alimentación apuntan al efecto contrario (viven más los animales con menor ingesta calórica, y en particular por el consumo de metionina), y las hembras con descendencia viven ligeramente más que las que no la tuvieron.

Extendió estas ideas al explicar los efectos inesperados de la hormesis. La hormesis o eustrés es una variedad de condiciones estresantes que ocasionan un alargamiento de las expectativas de vida. Las mejor conocidas son el ejercicio y la hambruna moderada y su efecto positivo obedece a la sobrecompensación que es la capacidad corporal para reaccionar intensamente, más allá de la respuesta simple de reparación o de balance. También se han evaluado las intoxicaciones moderadas e incluso los efectos de la radiación. La explicación que proporcionan es que 'cuando el ambiente es duro, y muchos están sucumbiendo frente a la hambruna o la enfermedad, o al frío o calor, o por los venenos, entonces el envejecimiento se relaja de modo que menos animales mueran de edad avanzada.' Es decir, el envejecimiento nivela la tasa de mortandad en tiempos buenos y malos.

En el capítulo 5 se aborda la evolución del envejecimiento. Los protistas muestran apoptosis (suicidio celular) y senescencia replicativa (pérdida del telómero en cada replicación celular). El segundo tema fue tratado ya en la reseña superior, por lo que no repetiré los argumentos. El capítulo 6 se enfoca a la apoptosis. Se notó que las células tienen un programa para su propia muerte y que este mecanismo está presente desde antes de que surgieran los organismos con núcleos verdaderos (eucariontes), como la mayoría de los organismos que vemos como los árboles y los vertebrados, y otros que pasan desapercibidos como la mayoría de los protozoos. Mencionó el experimento con levaduras por Valter Longo en que mostró que en inanición, 95% de ellas se suicidan: la eliminación individual tiene un beneficio para la comunidad. Pura selección grupal, un mecanismo antiguo y efectivo, pero que fue rechazado por la comunidad académica de la época.

El capítulo 7 reseña la homeostasis demográfica. Enfatizó que 'el envejecimiento ha sido programado en

nuestros genes por un proceso evolutivo, aunque es malo para nuestra aptitud como individuos.' Además, 'hace posible que haya ecosistemas estables nivelando la tasa de mortalidad.' Mencionó la monografía de Michael Gilpin, en que argumentó la moderación del depredador y mostró que 'la hambruna y la extinción podían ser fuerzas evolutivas a nivel grupal.' A largo plazo, 'surge un equilibrio: un comportamiento que es egoísmo atemperado por la moderación.'

Regresó a la *Reina Negra* en el capítulo 8 y argumentó que el envejecimiento evita 'que las poblaciones crezcan demasiado rápido, solo para colapsarse y arriesgarse a la extinción.' El efecto neto de la hormesis es 'reducir el riesgo de que haya sobrepoblación en tiempos de abundancia y también ayuda a salvaguardar a la población con fuerza y longevidad extra cuando el riesgo de extinción es elevado.' Agregó que 'toda la historia de la vida, desde el nacimiento hasta la madurez, la reproducción y la muerte, debe estar moldeada para ser rápida y eficiente, pero no demasiado rápida ni eficiente.' Pasa luego a considerar la evolución de la evolución. Refiere que Gunter Wagner y Lee Attenberg argumentaron en 1996 que una condición soslayada para la selección natural era el 'mapa genotipo-fenotipo.' Esto se puede asimilar al comprender que la información genética es jerárquica y los genes Hox están en la parte más alta. Estos genes coordinan el interruptor para que otros genes se enciendan o apaguen y su descubrimiento data de ese mismo año. Entonces, el 'mapa genotipo-fenotipo' es 'la relación entre la información del ADN en el gen y el cuerpo que se produce cuando esa información se transcribe ... (o) el mecanismo a través del cual la información en el ADN se lee y traduce para crear un ser vivo.'

El capítulo 9 es un exhorto a que intentemos prolongar nuestra vida y, como tal, recopila una serie de recomendaciones que son parte de otros libros sobre la senescencia e invita a visitar su portal (AgingAdvice.org). Enfatiza que 'el ejercicio, la pérdida de peso y una aspirina o ibuprofeno al día se encuentran entre lo mejor que puedes hacer por ti.' También agregó que 'las personas que son felices, a las que les apasiona su trabajo y que conviven diariamente con amigos y familiares viven mucho más tiempo que las personas que están deprimidas y aisladas.' Disfruté mucho los repasos y aprender los beneficios del ayuno, especialmente para

los pacientes en quimioterapia: un ayuno de tres días abate los malestares asociados como náuseas, cefalea y fatiga, lo mismo que los generados por una dieta alta en grasas (quetogénica) casi sin carbohidratos, puede destruir tumores cancerosos en ratones.

En el capítulo 10 presentó algunas perspectivas para ralentizar el envejecimiento a través de engañar al cuerpo sobre la cantidad de alimento que recibe con sustancias como la metformina, el resveratrol, la berberina, la rapamicina y el jiaogulan. Consideró los tres principales relojes biológicos: reducción del timo, acortamiento de los telómeros y epigenética. También mencionó mecanismos para la metilación del ADN, así como para la eliminación de células senescentes, el consumo de fullerenos, la restricción calórica para optimizar la apoptosis selectiva y que se concentre en células senescentes o precancerosas, misma que podría agilizarse al consumir curcumina y resveratrol.

El último capítulo brinda un panorama doloroso sobre el impacto humano sobre el planeta y las posibles repercusiones de que la vida individual devenga más prolongada, especialmente si en unos 170 años se duplicó la esperanza de vida al pasar de los 40 en 1840 a más de 80 en Japón y Escandinavia en nuestros días. Se considera la pérdida de capital natural en el antropoceno, que preferiría llamar capitaloceno, y que tenemos esperanzas al mejorar la toma de decisiones sociales (democracia) y al reducir el tamaño de las familias. Sin embargo, enfatizó que debemos comprender que moriremos y que 'vivir con una conciencia de nuestra mortalidad puede ser una forma de motivar algunos de nuestros esfuerzos más nobles, pero vivir con terror sólo puede ser una parálisis ... No hay forma de escapar a la muerte, pero, probablemente, podemos escapar al miedo.'

El epílogo incorpora una serie de comentarios sobre la concepción evolutiva del envejecimiento, así como de nuestra función en el planeta y concluye que 'comenzamos a reconocer que nuestra vida individual no nos pertenece sólo a nosotros, sino también a nuestra especie y a las otras especies de las cuales es interdependiente la vida humana, y a la vida misma.'



# SOBRE LOS AUTORES

## DRA. ALINA OLALLA KERSTUPP.-

Bióloga y Doctora en Ciencias con acentuación en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable por parte de la Facultad de Ciencias Biológicas (FCB) de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Es Profesora-Investigadora de Tiempo Completo en la FCB/UANL. Imparte cátedra de licenciatura, cuenta con perfil deseable PRODEP, pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la categoría CANDIDATO y es miembro del Cuerpo Académico Consolidado "Ecología y Biodiversidad" (UANL-CA-318). Su línea de investigación se ha enfocado en la ecología de aves playeras y de pastizal. [alina.olallakrs@uanl.edu.mx](mailto:alina.olallakrs@uanl.edu.mx)

## DR. ANTONIO GUZMÁN VELASCO.-

Biólogo, cuenta con Maestría y Doctorado en Ciencias con acentuación en Ecología por parte de la FCB/UANL. Se especializa en manejo de vida silvestre, ecología y desarrollo sustentable. Es profesor-investigador de Tiempo Completo, cuenta con perfil deseable PRODEP, pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la categoría CANDIDATO y es miembro del Cuerpo Académico Consolidado "Ecología y Biodiversidad" (UANL-CA-318). Imparte cátedra de licenciatura y posgrado. Es ex-director de la FCB/UANL y actualmente es el jefe del Laboratorio de Biología de la Conservación y Desarrollo Sustentable de la FCB/UANL. [antonio.guzman@uanl.mx](mailto:antonio.guzman@uanl.mx)

## DRA CLAUDIA BERNARDETTE PLATA HIPÓLITO.-

Químico Bacteriólogo Parasitólogo. Maestría y Doctorado en Ciencias con Orientación en Inmunobiología por la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Profesora Investigador de Tiempo Completo en la FCB, UANL. Miembro de la Red Mexicana de Virología y de la Sociedad Mexicana de Virología. Su línea de investigación abarca el estudio de epidemiología molecular y características antigénicas de virus.

## DRA. DIANA RESÉNDEZ PÉREZ.-

Profesor Investigador de la FCB-UANL. Doctorado en Ciencias con especialidad en Biología Molecular e Ingeniería Genética, Maestría en Ciencias con especialidad en Biología Celular y Licenciatura QBP

por la UANL. Posdoctorado en Genética y Biología del Desarrollo en el *Biozentrum* de la Universidad de Basilea en Suiza. Actualmente dirige el Departamento de Biología Celular y Genética, así como la Subdirección Académica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UANL. Es miembro del SNI nivel II y de la Academia Mexicana de Ciencias. Actualmente cuenta con más de 60 publicaciones en revistas Nacionales e Internacionales y 200 participaciones en Congresos Nacionales e Internacionales. A lo largo de su trayectoria académica a impartido cátedras a nivel pregrado, así como cursos de posgrado a nivel de Maestría y Doctorado. Ha participado en la formación de recursos humanos en Licenciatura, Maestría y Doctorado y cuenta con un gran número de premios y distinciones. Ha tenido el honor de ser evaluadora de numerosos programas educativos y proyectos de investigación a nivel nacional e internacional, es miembro del comité editorial de revistas como *Hereditas* y *Oncology Letters* y ha sido revisora de un sin número de artículos científicos en reconocidas revistas internacionales. [diarezendez@gmail.com](mailto:diarezendez@gmail.com)

## DRA. EMMA PATRICIA GÓMEZ RUIZ.-

Bióloga, egresada de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (FCB-UANL). Cuenta con una maestría en ciencias en gestión ambiental del Instituto Politécnico Nacional y doctorado en vida silvestre de la Universidad de Texas A&M, College Station. Es profesora investigadora en la FCB-UANL, miembro del Sistema Nacional de Investigadores - CONACYT, y cuenta con reconocimiento de perfil deseable del Programa para el Desarrollo Profesional Docente de la Secretaría de Educación Pública. Ha recibido reconocimientos nacionales e internacionales entre los que destacan "*Pollinator Advocate Award for Mexico*", que otorga el North American Pollinator Protection Campaign en Washington, D.C., el "*Young Researcher Award*" en la categoría de doctorado que otorga el "*Global Biodiversity Information Facility*" basado en Dinamarca. En 2018 obtuvo una de las cinco becas que anualmente otorga el programa "Para las Mujeres en la Ciencia L'Oréal-UNESCO-CONACYT-AMC en el campo de las Ciencias Naturales por su proyecto enfocado en murciélagos polinizadores. [emma.gomezrz@uanl.edu.mx](mailto:emma.gomezrz@uanl.edu.mx)



**DR. GABRIEL RUIZ AYMÁ.-**

Biólogo, cuenta con una Maestría y Doctorado en Ciencias con acentuación en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable por parte de la FCB/UANL. Es profesor-investigador de la FCB/UANL, imparte cátedra de licenciatura y pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la categoría NIVEL 1. Su investigación se enfoca a la ecología de aves de pastizal del noreste de México. gabriel.ruizym@uanl.edu.mx

**DR. IRAM PABLO RODRÍGUEZ SÁNCHEZ.-**

Profesor-Investigador titular A, Jefe y Fundador del Laboratorio de Fisiología Molecular y Estructural de la Facultad de Ciencias Biológicas (Unidad B) de la Universidad Autónoma de Nuevo León. Químico Bacteriólogo Parasitólogo, Maestría y Doctorado en Ciencias con Acentuación en Entomología Médica, todas por la Facultad de Ciencias Biológicas de la UANL. Pertenece al Sistema Nacional de Investigadores, Nivel II. Miembro del Comité Evaluador de la editorial BMC, de la Asociación Mexicana de Bioquímica, Genética y AMCA. Cuenta con 110 artículos científicos publicados, 96 publicados en revistas indexadas al JCR y 14 de divulgación, 11 capítulos de libro y 896 citas a su obra. Ha presentado más de 150 trabajos en congresos nacionales e internacionales. Ha desarrollado y colaborado en diversos proyectos de investigación científica con el Children's Hospital Oakland Research Institute, Oakland, CA., Texas Biomedical Research Institute, San Antonio, TX., University of Texas Health Science Center, San Antonio, TX., Broad Institute of MIT-Harvard, Cambridge, MA., The University of Texas at San Antonio, San Antonio, TX., Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP, Argentina., CNR, Research Area, Naples, Italy., State Key Laboratory of Pharmaceutical Biotechnology, School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing, Jiangsu, China. iramrodriguez@gmail.com

**JORGE ALEXIS GONZÁLEZ MARTÍNEZ Y CARLOS DAVID YEVERINO MARTÍNEZ.-**

Estudiantes de la carrera de Biólogo dentro de la FCB/UANL. Carlos David pertenece al Laboratorio de Ornitología.

**DR. JOSE IGNACIO GONZALEZ ROJAS**

**BIÓLOGO.-**

Cuenta con Maestría y Doctorado en Ciencias con acentuación en Ecología por parte de la FCB/UANL. Su investigación se enfoca en la ecología de aves vulnerables. Es profesor-investigador de Tiempo Completo, cuenta con perfil deseable PRODEP, pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la categoría NIVEL 1 y es el líder del Cuerpo Académico Consolidado "Ecología y Biodiversidad" (UANL-CA-318). Imparte cátedra de licenciatura y posgrado. Actualmente es el director de la FCB/UANL y es el jefe del Laboratorio de Ornitología de la FCB/UANL. jose.gonzalezr@uanl.mx

**DR. JUAN FRANCISCO CONTRERAS**

**CORDERO.-**

Químico Bacteriólogo Parasitólogo. Maestría en Ciencias con Orientación en Microbiología y Doctorado en Ciencias con Orientación en Inmunobiología por la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Es Profesor de Tiempo Completo en la FCB, UANL. Imparte cátedra de Virología en licenciatura y posgrado. Cuenta con perfil deseable PRODEP, pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) Nivel 1 y es del Miembro del Cuerpo Académico Biología de Microorganismos. Miembro fundador de la Red Mexicana de Virología. Secretario de la Sociedad Mexicana de Virología. Su línea de investigación se enfoca en la Biología y epidemiología molecular de diversos virus como rotavirus, virus del Oeste del Nilo, astrovirus, norovirus y virus de la influenza. Además, ha participado en el estudio de las características antigénicas de proteínas virales, así como estudios de actividad antiviral de extractos de plantas. contrerasjfco@gmail.com

**DR. JUAN PABLO CEYCA.-**

Biólogo en el Área de Ecología por la Universidad Autónoma de Sinaloa. Recibió el grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C., y de Doctor en Ciencias en Manejo Ambiental en el Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C., Unidad Mazatlán. Es Profesor de Tiempo Completo en la FCB/UANL, pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la

categoría Candidato. Imparte cátedra de licenciatura. Sus líneas de investigación están enfocadas en la ecología y ecotoxicología de aves, particularmente en la evaluación de efectos genotóxicos relacionados con la exposición a contaminantes ambientales. juan.ceycacn@uanl.edu.mx

**DR. GABRIEL RUIZ AYMÁ.-**

Biólogo, cuenta con una Maestría y Doctorado en Ciencias con acentuación en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable por parte de la FCB/UANL. Es profesor-investigador de la FCB/UANL, imparte cátedra de licenciatura y pertenece al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) dentro de la categoría NIVEL 1. Su investigación se enfoca a la ecología de aves de pastizal del noreste de México. gabriel.ruizym@uanl.edu.mx

**DR. SERGIO I. SALAZAR VALLEJO.-**

Investigador Titular C de ECOSUR. Biólogo (1981), Maestro en Ciencias en Ecología Marina (1985), Doctor en Biología (1998). Miembro del Sistema Nacional de Investigadores desde 1985 (Investigador Nacional desde 1988, SNI 3901, Nivel actual: III). Ciento cuatro artículos en revistas JCR y 3 en revistas non-JCR, 27 capítulos de libro. Tres libros publicados (1989. Poliquetos de México; 1991. Contaminación Marina; 2005. Poliquetos pelágicos del Caribe) y tres co-editados (1991. Estudios Ecológicos Preliminares de la Zona Sur de Quintana Roo; 1993. Biodiversidad Marina y Costera de México, 2009. Poliquetos de América Tropical); 49 publicaciones de divulgación. Veintiseis tesis dirigidas: 8 de doctorado (todos SNI), 10 de maestría y 8 de licenciatura. Profesor de Licenciatura en ocho instituciones (Cursos: Zoología de Invertebrados, Ecología Marina, Biogeografía, Comunicación Científica, Taxonomía de Poliquetos), Profesor de Posgrado en seis instituciones (Cursos: Ecología del Bentos, Comunicación Científica, Ecología Costera, Sistemática Avanzada) y del Diplomado Reserva. Veintiocho ponencias en congresos nacionales y 33 ponencias en congresos internacionales. Treinta y seis distinciones académicas. Arbitro de 33 revistas o series y miembro del comité editorial de cuatro de ellas. Veintinueve estancias de investigación en Museos e Instituciones de Estados Unidos, Europa y Sudamérica. Áreas de investigación: biodiversidad costera, taxonomía de invertebrados marinos,

política ambiental y científica (evaluación académica). savs551216@hotmail.com

**M.C. YANET SEPÚLVEDA DE LA ROSA.-**

Licenciatura en Biología por la Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. Maestría en Biología de la Conservación por la Universidad de Sussex, Reino Unido. Su área de especialidad es Ecología del Comportamiento con un enfoque en la incorporación de estudios etológicos en las estrategias de conservación de especies terrestres y marinas. Labora actualmente en la Alianza Nacional para la Conservación del Jaguar, en la iniciativa Stop Extinction y como docente en la Facultad de Ciencias Biológicas, UANL. Contribuye de manera independiente en la comunicación científica nacional e internacional en organizaciones como *Research Outreach* y *Science Animated* y como traductora científica en obras literarias como el libro *Vida Marina de México: Tesoro de las Profundidades*. Participó en el XXIV Congreso Nacional de Zoología y es miembro de la Asociación de Mujeres en la Ciencia. yanetsepulvedadr@gmail.com





UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



FCB

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



U

**#SOMOSUNI**

TRABAJAR · TRANSFORMAR · TRASCENDER