

## COMENTANDO LO PUBLICADO

### Comentando *A Higher Level Classification of All Living Organisms* y su *Correction*, de Ruggiero *et al.*, 2015

Juan Manuel Nieto Nafría<sup>1</sup>, Eloy Bécares<sup>2</sup>, José Antonio Gil<sup>3</sup>, Félix Llamas<sup>4</sup>, Luis E. Sáenz de Miera<sup>5</sup>, Arsenio Terrón<sup>4</sup>

1. Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, área de Zoología.
2. Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, área de Ecología.
3. Departamento de Biología Molecular, área de Microbiología.
4. Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental, área de Botánica.
5. Departamento de Biología Molecular, área de Genética.

*Catalogue of Life* es el catálogo de los seres vivos más completo de los existentes. De él sus autores escriben: «It consists of a single integrated species checklist and taxonomic hierarchy. The Catalogue holds essential information on the names, relationships and distributions of over 1.5 million species. This figure continues to rise as information is compiled from diverse sources around the world». El *Catalogue of Life* [CoL] tuvo su origen en 2001 y en su versión actual es accesible en línea (Roskov *et al.*, 2015).

Ruggiero *et al.* (2015a) han dado a conocer una clasificación de los seres vivos hasta nivel de orden con la finalidad de: «to provide a hierarchical classification serving not only the needs of the CoL's database providers but also the diverse public-domain user community, most of whom are familiar with the Linnaean conceptual system of ordering taxon relationships» como señalan en la Introducción. Clasificación corregida levemente poco después por los mismos autores (Ruggiero *et al.*, 2015b). Como estos dos artículos forman un conjunto, en este escrito Ruggiero *et al.* se utilizará como referencia única a ambos a partir de aquí.

Algunas clasificaciones —normalmente parciales— llegan a ser consideradas clasificaciones de referencia cuando son utilizadas asiduamente durante un tiempo para informar a usuarios con buenos conocimientos pero no especializados y para facilitar la transmisión de la información. Su uso no impide manejar otras clasificaciones y en cambio puede permitir comprenderlas mejor. Las

Forma de mencionar este artículo: Nieto Nafría, J.M., Becarés, E., Gil, J.A., Llamas, F., Sáenz de Miera, L., Terrón, A. 2015, Comentando *A Higher Level Classification of All Living Organisms* y su *Correction*, de Ruggiero *et al.*, 2015. *AmbioCiencias*, 13, 102-123. Revista de divulgación científica editada por la Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales de la Universidad de León, ISBN: 1998-3021 (edición digital), 2147-8942 (edición impresa). Depósito legal: LE-903-07.

clasificaciones de referencia no pueden satisfacer a todos los usuarios y menos a quienes tienen información especializada y profunda, pero facilitan la transmisión de la información sin equívocos y son especialmente útiles en la enseñanza de la diversidad de la vida en los estudios generales y comunes e incluso en cursos iniciales de estudios universitarios relacionados con la Biología.

La clasificación para el *CoL* presentada por Ruggiero *et al.* es una interesante aportación a la difusión del conocimiento de la taxonomía de los seres vivos de la biota actual que merece ser presentada en esta publicación de la Facultad de Ciencias Biológicas y Ambientales de la Universidad, por su utilidad para la labor de muchas personas que trabajan en la enseñanza, en la investigación o en los servicios técnicos, al menos como punto de aproximación a la clasificación más actualizada de los seres vivos.

### **Algunas puntualizaciones preliminares**

Parece pertinente comenzar este comentario al trabajo de Ruggiero *et al.* y a la clasificación para el *CoL*, que ellos presentan, con unas aclaraciones o puntualizaciones sobre el sentido de varios conceptos y términos.

La clasificación taxonómica de los seres vivos es una parte fundamental de la Biología, que muchos —en la enseñanza, en la investigación y en los servicios técnicos— deberíamos dominar en sus aspectos más generales y en sectores más o menos amplios según la actividad de cada cual. La clasificación taxonómica está sujeta a constantes cambios como consecuencia de su naturaleza científica; cambios que se han incrementado en los últimos dos decenios como consecuencia de las ingentes aportaciones hechas por la biología molecular, véanse *The Tree of Life* (Vargas & Zardoya, 2014) con su antecesor inmediato *El árbol de la vida* (Vargas & Zardoya, 2013), *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology, Second Edition* (Bergey's Manual Trust 2001-2012) y *The revised classification of Eukaryotes* (Adl *et al.*, 2012; Adl *et al.*, 2005).

Estos cambios constantes van dejando obsoletas partes más o menos amplias de la clasificación total y hacen que la lectura de textos, artículos o libros con los últimos avances taxonómicos y filogenéticos sea para muchos un galimatías, y genere preguntas tales como «¿pero qué clasificación es la buena?», «¿qué clasificación hay que seguir?», «¿por qué estos seres vivos —los que sean— están colocados de diferente forma en estas clasificaciones que estoy comparando?», etc. La dificultad para la comprensión de los cambios en las clasificaciones se acrecienta si la clasificación que se recuerda es la aprendida hace muchos años o si los conceptos básicos en evolución, filogenia y taxonomía no están bien asentados o se han deteriorado.

Los términos clasificación, clasificación taxonómica, taxonomía, sistemática, filogenia, y otros más relacionados con ellos, no tienen definiciones absolutamente asentadas y universales, más aún si se consideran con perspectiva histórica. No parece oportuno hacer aquí un tratamiento exhaustivo de estas cuestiones —los lectores interesados encontrarán información de ellas en las publicaciones de Vargas y Zardoya (2014), Minelli y Fusco (2012) o Nieto Nafría (1999)—, pero son pertinentes unos comentarios mínimos sobre el sentido que les damos aquí.

Clasificación no es un término restringido a lo taxonómico, ni tan siquiera a lo biológico, y nuestra interpretación del término aplicado a lo biológico no debería alejarse de su sentido general. Éste se puede extraer del *Diccionario de la lengua española* (Real Academia Española 2012), que define clasificación como «Acción y efecto de clasificar», siendo clasificar (en su primera acepción, como verbo transitivo): «Ordenar o disponer por clases», y siendo clase (en su segunda acepción) «Orden en que, con arreglo a determinadas condiciones o calidades, se consideran comprendidas diferentes personas o cosas». Así pues, la RAE considera que la acción de clasificar es una acción de componer, de ir aumentando la heterogeneidad de las clases de la clasificación que se van formando en una acción clasificatoria.

El significado de clasificación para la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (2000) es: descomposición de un conjunto con entidad propia pero heterogéneo en conjuntos subordinados, que tienen heterogeneidad progresivamente decreciente.

En todo caso, en la idea de clasificación está implícita la idea de ordenación lógica que permita la transmisión de la información de una forma comprensible y comprobable.

Por su parte, la clasificación taxonómica es uno de los tipos posibles de clasificación de los seres vivos; una clasificación que tiene como finalidad ordenar la diversidad teniendo en cuenta todos los datos disponibles de todos los seres implicados.

El concepto moderno de clasificación taxonómica se asienta en las obras de Linnaeus (1707-1778): *Species Plantarum* de 1753 y *Systema Naturae, Editio Decima*, de 1758, y es previo al establecimiento del concepto de evolución biológica (la obra de Darwin [1809-1882] *On the origin of species by means of natural selection* es de 1859). Durante aproximadamente un siglo las clasificaciones estuvieron informadas solamente por el principio de similitud: clasificaciones fijistas. Principio de similitud que fue siendo sustituido por el de homología una vez asentadas las ideas evolucionistas: clasificaciones evolucionistas. Tras el

asentamiento de la obra de Hennig (1913-1976) de 1950 *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, a partir de su traducción al inglés en 1966 [*Phylogenetic Systematics*], el principio de homología ha ido siendo sustituido por los de simpliomorfía y sinapomorfía, los cuales están estrechamente ligados a los acontecimientos filogenéticos: clasificaciones filogenéticas. Al margen de este proceso de cambios se encuentran las clasificaciones feneticistas, que tuvieron su momento de esplendor hace varias décadas (para más detalles véase Minelli y Fusco, 2012).

Las agrupaciones que se establecen en toda clasificación son, por definición, las clases de esa clasificación, que están organizadas jerárquicamente. Así los elementos iniciales de una clasificación se incluyen según sus atributos en unas u otras clases de un primer nivel jerárquico; clases éstas incluidas según sus atributos comunes en clases de un segundo nivel, y así sucesivamente.

En cualquier clasificación taxonómica (sea evolucionista —transformada de la lineana original, fijista— o clásica, sea feneticista o sea cladista, si se admite la simplificación en las denominaciones) las clases de la clasificación son taxones —o táxones—, cada uno de los cuales se comporta como un conjunto con inclusiones pero siempre sin intersecciones; es decir, cada taxón se incluye junto a otros suficientemente relacionados con él en un taxón jerárquicamente superior y así sucesivamente hasta llegar al más amplio de todos —el de mayor heterogeneidad interna—. Viéndolo en sentido contrario, cada taxón incluye taxones también suficientemente relacionados entre sí, cada uno de los cuales incluye a otros y así sucesivamente hasta llegar a los taxones que se toman como elementos básicos de la clasificación, las especies. Cada posición en esa sucesión jerárquica de inclusiones es un nivel; niveles que podrían numerarse ordinalmente desde el que comprende elementos hasta el más heterogéneo, taxones de primer nivel, de segundo nivel, etc.

Linnaeus estableció una clasificación perfectamente equilibrada, es decir cada especie estaba incluida en el mismo número de clases incluyentes hasta el reino que cualquier otra especie, exactamente 4. Su clasificación tenía 5 niveles, a los que dio nombre, que categorizó: nivel especie, nivel género, nivel orden, nivel clase y nivel reino. En decenios siguientes se añadieron dos niveles más, también categorizados: el nivel familia entre los niveles género y orden, y otro entre el nivel clase y el nivel reino con denominación variada según momentos y ramas del conocimiento. Estas 6 categorías, desde reino a especie ambas inclusive, pueden ser denominadas categorías primarias (*main ranks* en Minelli y Fusco, 2012).

La necesidad de explicar la diversidad (más descriptible en unos grupos de seres que en otros) determinó que en algunos sectores de la clasificación fuese

necesario establecer más niveles, con el consiguiente establecimiento de categorías taxonómicas secundarias (o auxiliares), la tribu y las que llevan los sufijos super, sub e infra, entre otros. Así la clasificación completa de los seres vivos es una clasificación desequilibrada, es decir, hay especies que se incluyen en taxones dispuestos en 5 niveles hasta llegar al nivel previo al reino, los de categoría género, familia, orden, clase y filo, mientras que otras se incluyen en taxones dispuestos en más niveles, por ejemplo los de categoría subgénero, tribu, subfamilia, familia, superfamilia, infraorden, suborden, orden, etc.; así, por ejemplo, hay clases [taxonómicas] que se dividen en subclases, mientras que otras clases del mismo filo —o división o tronco— se dividen directamente en órdenes, incluso con la posibilidad de que alguna de aquellas subclases se dividan en infraclases y otras no.

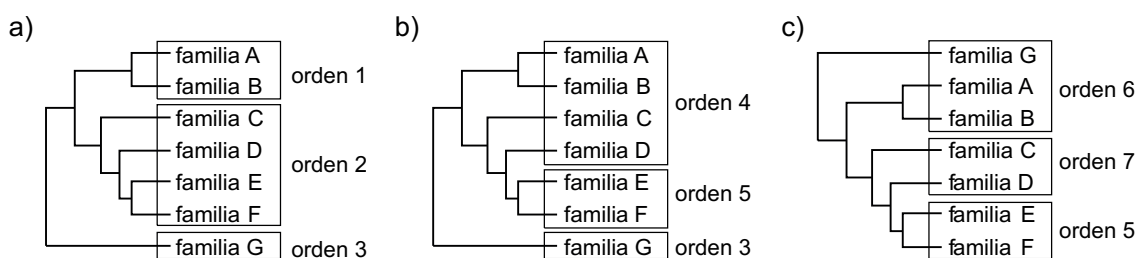
La comprensión de las clasificaciones taxonómicas actuales se puede ver dificultada, si no se tiene el suficiente dominio de la estructura interna general de esas clasificaciones, por la presencia de clasificaciones parciales desequilibradas junto a otras equilibradas. Dificultad que puede aumentar si se suprime la categorización (la asignación de nombre que indica posición) de los niveles de la clasificación, como se hace en muchas clasificaciones cladistas, o en clasificaciones que se pueden interpretar como clasificaciones (véase Minelli y Fusco, 2012).

Desde una perspectiva evolutiva la clasificación taxonómica no pasa de ser un intento más o menos subjetivo de ordenar a los seres vivos en grupos; para Ruggiero *et al.* ella «aims to simplify and order the immense diversity into coherent units called taxa that have widely accepted names and whose members share important properties», y en ese compartir propiedades importantes se encuentra el germen de la subjetividad, porque ¿qué son propiedades importantes?, ¿cómo graduar la importancia?

No se puede poner en duda que las propiedades —los caracteres— más importantes han de ser para nosotros los que se deben a un pasado evolutivo común y de contornos cerrados, así muchos consideran que la única clasificación natural —objetiva por lo tanto, y no subjetiva— es aquella que sea trasposición de la filogenia, entendida ésta como la historia evolutiva de una estirpe de seres vivos. Para otros, en cambio, para que una clasificación sea adecuada —no demasiado subjetiva— basta con que la clasificación muestre la diversidad de los seres sin mezclas espurias, es decir sin taxones reconocidamente polifiléticos, aunque los haya parafiléticos con caracteres que puedan ser considerados innovación evolutiva en el sentido de los taxónomos evolucionistas.

En una clasificación estrictamente filogenética —cladista— no se puede incluir ningún grupo parafilético (**Fig. 1**). Es necesario introducir una cantidad

de niveles taxonómicos muy elevada, porque la evolución se ha producido en la mayoría de los casos por procesos de cladogénesis, abriéndose las ramas evolutivas por pares, dando lugar a un árbol de la vida muy ramificado dicotómicamente. Las clasificaciones de este tipo explican muy bien la diversidad actual y la pretérita (la que conocemos por el registro fósil y la que establecemos por la inferencia filogenética) pero tienen una complejidad que dificulta su aprehensión, que en realidad queda casi reservada a los muy conocedores.



**Figura 1.** Dendrogramas mostrando clasificaciones con existencia de monofilia (a), de monofilia y parafilia (b) y de monofilia, parafilia y polifilia (c). En **a** todos los taxones con categoría orden son monofiléticos: cada uno de ellos incluye a un grupo cerrado de descendientes de un antepasado común a ellos. En **b** los taxones 5 y 3 son monofiléticos, y el taxón 4 es parafilético, porque no es un grupo cerrado, ya que no incluye a las familias E y F junto a las familias A a D. En **c** el orden 5 es monofilético, el orden 7 es parafilético y el orden 6 es polifilético.

### Comentarios a los capítulos *Introduction* y *Approach*

Ruggiero *et al.* tratan en estos capítulos el problema de la diversidad de clasificaciones de forma clara y convincente. Su lectura es, sin duda, muy recomendable para quienes necesitan aproximarse o recordar conceptos generales, pero sin olvidar que algunas de sus afirmaciones no son compartidas por otros taxónomos, como es fácil inferir de la lectura de los párrafos precedentes.

La clasificación para el *CoL* presentada por Ruggiero *et al.* [a partir de aquí **ClasCoL**] está concebida con bases evolutivas (admite explícitamente la presencia de taxones mono- y parafiléticos) y para ser útil en la transferencia de información entre conocedores pero no necesariamente expertos («facilitating meaningful communication among scientists and between the scientific community and society»). Tal vez hubiera sido conveniente marcar de alguna forma los taxones de cuya parafilia se tiene certeza; hacerlo facilitaría el cotejo de esta clasificación con otras imbuidas de espíritu cladista. En la **ClasCoL** no figuran los taxones de nivel orden o superior que incluyen solamente seres extintos.

La **ClasCoL** es desequilibrada, lo cual es lógico porque hay filios con

decenas o cientos de miles de especies y otros con menos de cinco. Utiliza las cuatro categorías primarias clásicas de la parte alta de la clasificación: reino (*kingdom*), filo (*phylum*), clase (*class*) y orden (*order*) y utilizan un lote clásico de categorías secundarias, las que llevan en su nombre los sufijos super, sub e infra. Puede sobrentenderse que los autores no han querido complicar más la cantidad de niveles (con categoría) para atenuar el desequilibrio en la clasificación y facilitar su comprensión, pero esto provoca “mezclas” que resultarán extrañas a quienes conozcan clasificaciones de algunos taxones, como por ejemplo el filo ARTHROPODA —los eucariotas con más especies— y el subfilo VERTEBRATA —el que presenta un registro fósil más amplio y con no demasiadas soluciones de continuidad—. No es demasiado convincente que en algunas zonas de la clasificación falten taxones con categoría primaria, por ejemplo no hay clases en ocho de los filos del reino ANIMALIA, aunque ciertamente cada uno de esos filos incluye solo uno o dos órdenes y pocas especies.

El orden expositivo seguido en la **ClasCoL** es mixto; los reinos están ordenados de la forma habitual en los textos de Biología, comenzando por los que agrupan a seres procariotas y terminando por los clasificados en Animales; la ordenación de subreinos e infrarreinos parece responder también a una ordenación evolutiva; los taxones restantes están ordenados alfabéticamente, haciendo más fácil la localización de taxones.

La clasificación incluye 2294 taxones; 2 superreinos, 7 reinos, 12 subreinos, 8 infrarreinos, 7 superfilos, 97 filos, 62 subfilos, 4 infrafilos, 12 superclases, 366 clases, 154 subclases, 24 infraclases, 56 superórdenes, y 1483 órdenes. Resulta extraño que en la clasificación queden 49 taxones innominados («not named taxa»), concretamente 1 superfilo, 1 filo, 2 subfilos, 14 clases, 8 subclases, 1 infraclase, 4 superórdenes y 18 órdenes. Para esos 49 taxones quizás podrían haber utilizados nombres ya usados para ellos en algún momento, aunque la extensión taxonómica en cada caso fuera ahora diferente.

### **Comentarios a la parte inicial del capítulo *Results and Discussion*, división en reinos**

Si el criterio evolutivo es fundamental a la hora de establecer los taxones, es precisamente en las primeras divisiones de los seres vivos donde más problemas pueden aparecer. Es difícil establecer con una aceptable certeza cómo se configuraron las estirpes iniciales de los seres vivos; dependiendo del origen de los datos que se hayan utilizado en el estudio se han alcanzado conclusiones diferentes. Desde hace varios decenios los seres vivos se han clasificado en

Procariotas y Eucariotas. El carácter “presencia de núcleo celular” ha parecido tan fundamental e importante que no se ha dudado en utilizarlo como criterio definitivo. En bacterias la respuesta a la tinción de Gram ha sido otro carácter taxonómico definitorio. La presencia de cloroplastos o la forma de crecimiento han sido cruciales para separar unos seres eucariotas de otros. Pero las secuencias conocidas de ADN no siempre validan lo actuado teniendo en cuenta los caracteres morfológicos o metabólicos.

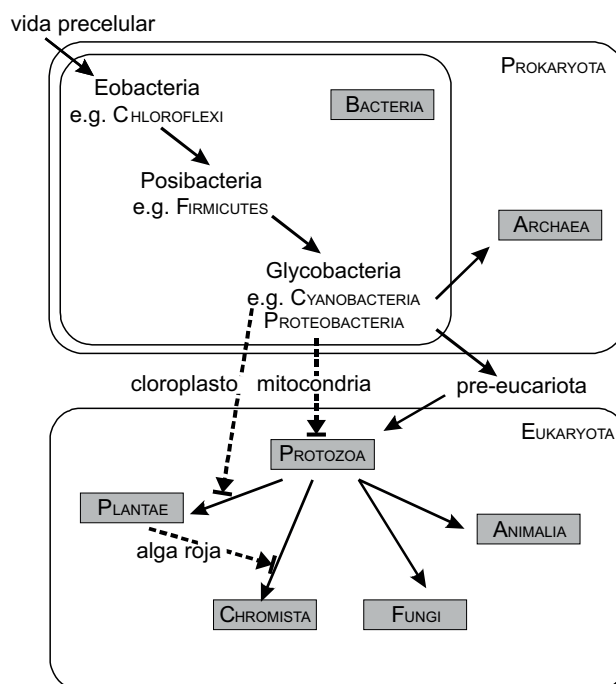
La **ClasCoL** sigue en buena medida la clasificación de Cavalier-Smith (2010), modificación de otra anterior (Cavalier-Smith, 1998). Mantiene los dos superreinos, PROKARYOTA y EUKARYOTA y consta de 7 reinos: ARCHAEA (o ARCHAEBACTERIA), BACTERIA (o EUBACTERIA), PROTOZOA, CHROMISTA, FUNGI, PLANTAE y ANIMALIA (en español Procariotas, Eucariotas, Arqueas, Bacterias, Protozoos, Cromistas, Hongos, Plantas y Animales).

Las clasificaciones de Cavalier-Smith se basaron en una variedad de datos morfológicos y bioquímicos y respondían a una estructura evolutiva lineal que partiendo de bacterias Gram negativas, como las del filo CHLOROFLEXI (en la **ClasCoL** consideradas Gram positivas), llevaría a las bacterias Gram positivas, siguiendo desde ellas a arqueas y seres eucariotas (**Fig. 2**). Según este modelo de evolución se encontrarían mayores diferencias filogenéticas entre eucariotas y bacterias Gram negativas (como las incluidas en CHLOROFLEXI) que entre seres eucariotas y bacterias Gram positivas —hipótesis que no está corroborada por los análisis nucleicos—, lo que lleva a pensar en una estructura evolutiva con forma de árbol.

Woese y Fox (1977) mediante la comparación de los genes codificantes para el ARN ribosomal 16S, colocó a los seres procariotas en dos grupos, EUBACTERIA y ARCHAEOBACTERIA, con la misma categoría taxonómica que EUKARYOTA. El trabajo no convenció a los grandes nombres del evolucionismo, como Luria y Mayr, pero una vez que se conoció dónde había que buscar, numerosos datos morfológicos, bioquímicos y por supuesto genéticos fueron situando a las Arqueobacterias más próximas a los Eucariotas que a las Eubacterias, siendo de destacar que los ribosomas de Arqueas son semejantes a los de Eucariotas y claramente diferentes de los de Bacterias. La división de los seres vivos en tres dominios, ARCHAEA, BACTERIA y EUKARYOTA (o EUKARYA), está hoy ampliamente aceptada, y los términos ARCHAEBACTERIA y EUBACTERIA se consideran inadecuados por participar del lexema 'bacter' que haría pensar en mayor proximidad entre ambos taxones que entre cualquiera de ellos y EUKARYOTA. Sin embargo en la **ClasCoL** se mantiene un superreino, PROKARYOTA, emparejado



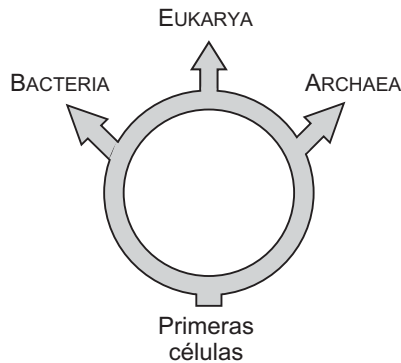
con EUKARYOTA, mientras que ARCHAEA y BACTERIA tienen categoría de reino como los cinco incluidos en EUKARYOTA.



**Figura 2.** Relación entre los 7 reinos según diversos trabajos de Cavalier-Smith. Se puede observar la evolución lineal entre bacterias y la parafilia de los Protozoos. Los datos moleculares no confirman la relación entre los distintos grupos de bacterias ni los nombres asignados a los mismos.

La comparación de genomas completos muestra que conocer el origen de los seres eucariotas es asunto complejo. Los genes codificantes para ARN ribosomales analizados por Woese y Fox (1977) situaba a los Eucariotas en situación vecina a las Arqueas. Pero si se estudian otros genes, los Eucariotas están más próximos a las Bacterias. Esser *et al.* (2004) compararon el genoma completo (genes codificantes para proteínas) de *Saccharomyces cerevisiae* con los de 45 bacterias y 14 arqueas de distintos filos. Más de la mitad de las proteínas eucarióticas parecen exclusivas de bacterias, y un buen número de ellas muestran mayor similitud con las de bacterias que con las de arqueas; pero aproximadamente un 20% se asemeja a las de arqueas. Si se analiza la función de cada proteína se observa que los genes de Eucariotas semejantes a los de Arqueas están implicados en los procesos de replicación, transcripción y traducción. Los genes que controlan la maquinaria de mantenimiento y expresión génica de los seres eucariotas proceden de arqueas. Y, en fin, los genes del metabolismo no pueden relacionarse con los de ningún grupo procariota concreto.

La conclusión es que los seres eucariotas se originaron mediante una confluencia de algunas ramas de bacterias y de arqueas, lo que se puede representar mediante un anillo como Martin y Embley (2004), editores de *Nature*, propusieron al comentar un artículo de Rivera y Lake, y no de la forma lineal o arborescente utilizada más habitualmente (**Fig. 3**).



**Figura 3.** Esquema circular que pone de manifiesto las relaciones evolutivas que pueden haberse dado para el origen de EUKARYA.

### Comentarios al apartado *Prokaryota*

En la **ClasCoL** se mantiene el ya clásico taxón PROKARYOTA, encuadrando los reinos BACTERIA y ARCHAEA, aunque ambos —como se ha indicado— podrían tener perfectamente categoría de dominio según los conocimientos actuales. Es de prever que la revisión de la clasificación que los autores anuncian para dentro de unos años, incluya la separación que ya parece adecuada.

Tanto en la **ClasCoL** como en la del *Bergey's* (volumen 1 de la 2.<sup>a</sup> edición), ARCHAEA se divide en dos filos, CRENARCHAEOTA y EURYARCHAEOTA, mientras que la más reciente y actualizada *List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature (LPSN)* (Euzéby, 2015) considera la existencia de 5 filos: CRENARCHAEOTA, EURYARCHAEOTA, KORARCHAEOTA, NANOARCHAEOTA y THAUMARCHAEOTA, agrupándose en los tres últimos filos las arqueas identificadas en muestras ambientales. En la **ClasCoL** no aparece el filo NANOARCHAEOTA, los taxones KORARCHAEOTA y THAUMARCHAEOTA son clases del CRENARCHAEOTA, y hay otras clases más: AIGARCHAEOTA en el filo CRENARCHAEOTA y NANOHALOARCHAEA en el filo EURYARCHAEOTA.

Por su parte, el reino BACTERIA aparece dividido en dos subreinos: NEGIBACTERIA y POSIBACTERIA (las clásicas bacterias Gram negativas y bacterias Gram positivas, respectivamente) que no aparecen ni en la segunda edición del manual *Bergey's* ni en la *LPNS*. La separación de las bacterias en Gram positivas y Gram negativas fue un criterio taxonómico usado en la Microbiología clásica, que se mantenía aún en la clasificación utilizada en la 1.<sup>a</sup> edición de la clasificación del *Bergey's* y que se está abandonando por no estar respaldado por datos

filogenéticos incontestables, aunque aún puede ser interesante desde un punto de vista docente.

La posición del filo CHLOROFLEXI es diferente en la clasificación utilizada en la segunda edición del *Bergey's* y la **ClasCoL**. En la del *Bergey's* el filo CHLOROFLEXI estaba incluido dentro de las bacterias Gram negativas por su tipo de tinción de Gram e incluía una clase (CHLOROFLEXI) y dos órdenes, mientras que la **ClasCoL** coloca al filo CHLOROFLEXI entre las bacterias Gram positivas porque presentan una pared celular sin la típica membrana externa de las bacterias Gram negativas y lo divide en 6 clases.

A la hora de considerar la organización taxonómica de los seres procarionotas no se puede olvidar que una gran parte de sus especies no han sido aún descritas y que es previsible que pertenezcan a órdenes, clases y hasta filos, que tampoco nos son conocidos hoy en día.

### **Comentarios al apartado *Protozoa and Chromista***

En la **ClasCoL**, como en otras clasificaciones muy anteriores (véase por ejemplo Cavalier-Smith, 1998), los reinos PROTOZOA y CHROMISTA sustituyen al reino Protista (o Protoctista) que fue una constante de las clasificaciones taxonómicas durante los últimos decenios. Los comentarios que Ruggiero *et al.* hacen de esos dos reinos se presentan en conjunto y son más extensos (con unas 60 líneas) que los que dedican a casi todos los demás reinos (21 en conjunto a ARCHAEA y BACTERIA, 6 a FUNGI, y 29 a PLANTAE), lo que es muestra de la complejidad de esta parte de la clasificación de los seres vivos. La lectura de esas líneas es muy recomendable para comprender cómo se ha llegado a la clasificación que se expone, para conocer los caracteres definitorios esenciales de los reinos e incluso para atisbar los cambios que pueden llegar a producirse en esa clasificación.

El reino Protista se organizó con los animales unicelulares, los Protozoos del momento, más algunos de los seres que hasta entonces se habían clasificado en el lineano reino Vegetales. Siempre ha habido certeza de la gran heterogeneidad del reino, que había que definir por la ausencia de determinados caracteres más que por la existencia de unos concretos caracteres comunes a todos sus integrantes, lo que era un claro indicio de parafilia. Nótese que la amplitud taxonómica del reino PROTOZOA de la clasificación actual es muy diferente de la que tuvo el subreino Protozoa de las clasificaciones de Animalia de la mayor parte del siglo XX.

Sospechar la presencia de parafilia en Protista no era difícil, porque entre

ellos era necesario que hubiese seres que filogenéticamente tenían que estar más próximos a los incluidos en cualquiera de los otros tres reinos de seres eucariotas (Plantae, Fungi y Animalia) que a otros ubicados en el mismo reino Protista.

Dados los problemas en la ubicación de algunos protistas en el conjunto de los Eucariotas, en el año 2005 la Sociedad Internacional de Protistología encargó a varios investigadores un estudio que recogiese la ubicación de todos los grupos conocidos. El trabajo dio como resultado (Adl *et al.*, 2005) distribuir a los seres eucariotas en seis grandes grupos: Amebozoa (la mayoría de las amebas), Opisthoconta (con varios grupos de protistas flagelados y además FUNGI y ANIMALIA), Rhizaria (Foraminíferos y algunas amebas con filopodios), Excavata (Euglénidos y otros flagelados), Cromoalveolata (Ciliados y diversas algas no clorofíceas), y Archaeplastida (con PLANTAE y algunas algas).

Posteriormente Adl *et al.* (2012) revisaron su trabajo previo teniendo en cuenta los estudios filogenéticos basados en rRNA que se habían producido. Presentaron una importante síntesis sobre las relaciones filogenéticas de los protozoos con el resto de seres vivos, que es más una cladificación que una clasificación, y si la tomamos como tal —lo que es posible—, la ausencia de categorías taxonómicas puede dificultar su comprensión a los poco iniciados; además deja un importante número de grupos de protozoos como “incertae sedis”, y no solo con una posición taxonómica incierta sino con unas inciertas relaciones filéticas.

La reorganización taxonómica a los actuales reinos PROTOZOA y CHROMISTA resuelve solamente en parte los problemas de la gran heterogeneidad y de la parafilia ya comentados. La heterogeneidad se mantiene en ambos reinos, lo que no es de extrañar pues es habitual que suceda así en grupos basales de grandes ramas evolutivas. La parafilia se mantiene de forma palmaria en PROTOZOA por las mismas razones aducidas con relación a Protista. Conseguir una clasificación sin parafilia raya en lo imposible y en todo caso obligaría a establecer varios reinos más y a reestructurar los otros reinos de seres eucariotas, que están bien asentados en la memoria científica de muchas personas.

El reino CHROMISTA fue establecido por Cavalier-Smith (1981, 2002) para encuadrar a los Oomicetos y a «las algas que tienen sus cloroplastos dentro del retículo endoplásmico». Los cloroplastos se presentan en muchos seres eucariotas unicelulares como consecuencia de endosimbiosis primarias, secundarias e incluso terciarias (ver Keeling, 2013), que han acontecido varias veces en la evolución de los seres eucariotas de forma independiente tanto en cuanto al donador como al receptor (algunos cloroplastos poseen tres o cuatro capas de membrana como resultado de esas endosimbiosis sucesivas). Además las endosimbiosis

fueron acompañadas de transferencias de genes entre los organismos que participan en ellas, lo cual complica la inferencia filogenética a partir de los análisis de los ácidos nucleicos.

Para hacerse una idea de lo que ha supuesto la reestructuración taxonómica que se manifiesta en la **ClasCoL** baste decir que en los dos subreinos de CHROMISTA (**Tabla 1**) se incluyen taxones que antiguamente se consideraban vegetales y otros que fueron considerados animales. Así en el subreino HACROBIA se encuentran, entre otros, los filos HAPTOPHYTA (unas algas amarillo-doradas), CRYPTISTA (también algas unicelulares) y HELIOZOA (tenidos clásicamente por protozoos y cuyos nombres de familias llevan el sufijo *idae*). Mientras que en el subreino HAROSA se ubican, por ejemplo, la superclase DINOFLAGELLATA (importantes integrantes del fitoplancton marino) del filo MIOZOA, el filo OCHROPHYTA (otras algas amarillo-doradas y algas pardas), la clase LABYRINTHULEA (anteriormente conocidos como Labyrinthulomycetes y que formaban parte del grupo de los Myxomycota) del filo BIGYRA, el filo PSEUDOFUNGI (unos pseudohongos filamentosos como el conocido género *Saprolegnia*), el filo CILIOPHORA (el extenso y diverso de los ciliados), la superclase SPOROZOA (con gregarinas y coccídeos) también del filo MYZOOZOA, y los subfilos FORAMINIFERA y RADIOZOA (los conocidos ameboideos conchíferos) del filo RETARIA.

Otro tanto se puede decir de la composición del reino PROTOZOA (**Tabla 1**), aunque con una menor contribución de taxones que fueron tenidos en su momento por vegetales (la clase EUGLENOPHYCEAE y la clase MYXOGASTRIA o Myxomycetes). EUGLENOPHYCEAE está clasificada en el filo EUGLENOZOA (subreino EOZOA) junto con la clase KINOPLASTIDA (los conocidos tripanosomas), mientras que la clase MYXOGASTRIA lo está en el filo AMOEBOZOA (el de las amebas), que es uno de los filos del subreino SARCOMASTIGOTA.

La parafilia que se mantiene en estos PROTOZOA se evidencia recordando que los filos CHOANOZOA y MICROSPORIDIA junto con los reinos FUNGI y ANIMALIA son los constituyentes del clado Opisthokonta de algunos autores, caracterizado por la posición y forma de actuación de los flagelos celulares entre otros caracteres. La separación de PROTOZOA y FUNGI entre sí se puede establecer, sin recurrir a las secuencias nucleotídicas, por la presencia en FUNGI de pared celular quitinosa y de heterotrofia por absorción (*osmotrophy* para Ruggiero *et al.*) mientras que en PROTOZOA se mantiene la ausencia de pared y la heterotrofia por ingestión (*phagotrophy* en Ruggiero *et al.*). La separación de PROTOZOA y ANIMALIA entre sí viene dada por la pluricelularidad con diferenciación celular presente en los segundos. La presencia de cloroplastos en EUGLENOPHYCEAE no

debe llevar a confusión con PLANTAE, porque es un carácter secundario en PROTOZOA, como consecuencia de la endosimbiosis de un alga verde, mientras que los cloroplastos característicos de PLANTAE proceden directamente de cianobacterias endosimbiontes celulares.

El reino CHROMISTA no se libra de las sospechas de parafilia, involucrando en este caso a taxones de PLANTAE; además es muy difícil dar con una definición morfológica, porque incluso el importante carácter metabólico (autotrofia, heterotrofia) no es una constante, hay cromistas con cloroplastos provistos de clorofila a o c (eso sí con varias capas de membrana), y hay muchos otros que son heterótrofos.

**Tabla 1.** Relación ordenada de los taxones de los reinos PROTISTA y CHROMISTA hasta filo según **ClasCoL**, incluyendo en algunos fillos y taxones —no siempre del mismo nivel— incluidos en ellos.

---

reino PROTOZOA
subreino EOZOA
infrarreino EUGLENOZOA
filo EUGLENOZOA (con Bodonida y Trypanosimatida)
infrarreino EXCAVATA
filo LOUKOZOA (con Jakobida y Malawimonadida)
filo METAMONADA (con Trimastigida, Chilomastigida y Trichomonadida)
filo PERCOLOZOA (con Heterolobosea, Pharyngomonadida y Acrasida )
subreino SARCOMASTIGOTA
filo AMOEBOZOA (incuyendo a Myxomicetes y Lobosea entre otros)
filo CHOANOZOA (con Choanoflagellata, Ichthyosporea, Rozellidea y Nucleariida)
filo MICROSPORIDEA (con Microsporea, Nosema y Minisporea)
filo SULCOZOA (con Breviatea, Apusomonadida y Planomonadida)

---

reino CHROMISTA
subreino HACROBIA
filo innominado (con Heliomonadida yTelonemida)
filo CRYPTISTA (con Cryptomonadales y Tetragoniales)
filo HAPTOPHYTITA (con Coccolithales, Prymnesiales y Zygodisciales)
filo HELIOZOA
subreino HAROSA
infrarreino HALVARIA
superfilo ALVEOLATA
filo CILIOFORA
filo MIOZOA (con Sporozoa, Dinophyceae y Noctiluca)
superfilo HETEROKONTA
filo BIGYRA (con Bicoecida, Opalinida y Labyrinthulida)
filo OCHROPHYTA (con Diatomeae, Chrysophyceae, Phaeophyceae, Raphidophyceae y Xantophyceae)
filo PSEUDOFUNGI (con Hyphochitriida y Oomycetes)
infrarreino RHIZARIA
filo CERCOZOA (con Haplosporida, Reticulosida, Vampyrellida, Euglyphida y Tectofilosida)
filo RETARIA (con Foraminifera y Radiozoa)

---

### Comentarios al apartado *Fungi*

En la **ClasCoL**, como en la clasificación utilizada en la décima edición del *Dictionary of Fungi* (Kirk *et al.*, 2008), el reino FUNGI se divide en dos subreinos, que no se contemplaban con anterioridad. En el subreino DIKARYA se encuadran los dos grandes grupos de hongos (filos ASCOMYCOTA y BASIDIOMYCOTA) en los que la fase dicariótica está bien diferenciada. En el subreino EOMYCOTA se reúnen, sin diferencias reseñables con respecto a otras clasificaciones recientes, los hongos quitinosos sin auténtica fase dicariótica, e integra a tres fillos: CHYTRIDIOMYCOTA, GLOMEROMYCOTA (en el que se incluyen los hongos endosimbiontes) y ZYGOMYCOTA. Es curioso que Ruggiero *et al.* dejen sin nombre a las 6 clases (en 5 subfilos, uno de ellos también sin nombre) de ZYGOMYCOTA.

Los hongos liquenizados, los Líquenes de las antiguas clasificaciones, están clasificados en su mayoría en órdenes del filo ASCOMYCOTA, junto con hongos no liquenizados. Solo unas pocas especies de ellos han quedado clasificadas en el orden AGARICALES o en el orden CANTHARALES (filo BASIDIOMYCOTA).

### Comentarios al apartado *Plantae*

En la **ClasCoL** el reino PLANTAE incluye a las “plantas terrestres” junto con algunas algas que hasta no hace tanto tiempo estaban incluidas en el heterogéneo reino Protista (o Protoctista). En ella, el reino se divide en dos subreinos, BILIPHYTA y VIRIDIPLANTAE. En BILIPHYTA están clasificados dos grupos de algas que presentan clorofilas similares, aunque en uno no se expresan cromáticamente (filo GLAUCOPHYTA) mientras que en el otro se manifiestan con coloraciones rojizas (filo RHODOPHYTA). El primero de ellos es un filo con una sola clase y un solo orden y el segundo se corresponde con la clase Rodófitas de antiguas clasificaciones.

En el subreino VIRIDIPLANTAE la **ClasCoL** incluye las clásicas Clorófitas, las clásicas Carófitas y las “plantas terrestres”, con la disposición hasta fillos que se muestra en la **Tabla 2**.

El superfilo EMBRYOPHYTA de la **ClasCoL** coincide en su extensión taxonómica y en su organización general con la clase Equisetopsida de la clasificación APG III (Chase y Reveal, 2009), incluyendo Briófitos, Pteridófitos, Gimnospermas y Angiospermas. En gran medida la organización interna de ambos taxones, superfilo y clase, es la misma, pero las categorías asignadas a ellos son diferentes y el número total de taxones es mayor en **ClasCoL**. La mayor coincidencia entre ambas se da en los órdenes de Gimnospermas y en los superórdenes de Angiospermas, excepto en la pareja TROCHODENDRANAE (con dos

géneros y dos especies) y PROTEANAE. La menor coincidencia la presentan los Briofitos que pasan de ser tres subclases a ser tres filos.

**Tabla 2.** Relación ordenada de taxones hasta nivel de filo del subreino VIRIDIPLANTAE según **ClasCoL**.

---

subreino VIRIDIPLANTAE
infrarreino CHLOROPHYTA
filo CHLOROPHYTA
infrareino STREPTOPHYTA
superfilo CHAROPHYTA
filo CHAROPHYTA
superfilo EMBRYOPHYTA
filo ANTHOCEROTOPHYTA
filo BRYOPHYTA
filo MARCHANTIOPHYTA
filo TRACHAEOPHYTA (con las plantas vasculares)

---

Es sorprendente que en dos ocasiones (Chlorophyta y Charophyta) se utilicen los mismos nombres para dos taxones de distinto nivel aunque de igual extensión.

### **Comentarios al apartado *Animalia***

Ruggiero *et al.* dejan claro desde las primeras líneas que la cantidad de filos y de clases del reino ANIMALIA difiere mucho de unas a otras clasificaciones, poniendo incluso de manifiesto el subjetivismo que tan frecuentemente afecta a las clasificaciones taxonómicas.

En la **ClasCoL** se relacionan 34 filos de animales, número coincidente con el de la clasificación que utilizan Vargas y Zardoya (2015); si bien no son los mismos, pues el filo XENACOELOMORPHA de la primera se corresponde con el conjunto de los filos XENOTURBELLIDA, ACOELA y NEMERTODERMATIDA de la segunda, mientras que en esta última clasificación no figuran ACANTHOCEPHALA ni SIPUNCULA que van incluidos en los filos ROTIFERA y ANNELIDA respectivamente. Son diferencias realmente muy pequeñas para la complejidad taxonómica del reino y para los profundos cambios que su clasificación a este nivel ha tenido en el último decenio y medio.

Ruggiero *et al.* ponen de manifiesto la existencia de 6 problemas importantes en la delimitación de taxones altos de ANIMALIA, con PORIFERA, con MYXOZOA, con CHORDATA y con tres conjuntos, el formado por XENOTURBELLIDA, ACOELA y NEMERTODERMATIDA, el de GNATHOSTOMULIDA, MICROGASTROZA y



ROTIFERA —con ACANTHOCEPHALA—, y el formado por KINORHYNCHA, LORICIFERA, PRIAPULA y NEMATOMORPHA.

El problema referido a MYXOZOA es un problema menor, se refiere a la ubicación de estos seres, considerados protozoos durante decenios, en el filo CNIDARIA. Esta colocación no es ya discutida por nadie, aunque en ellos no pueda ser reconocida ni la forma pólipo ni la forma medusa; pero quizás la posición concreta que se les da, subfilo junto a ANTHOZOA y MEDUSOZOA, no sea la mejor, porque parece estar bien demostrada su relación inmediata con algunos de los taxones integrantes del segundo de ellos.

La monofilia de CHORDATA sigue siendo discutida, así como quién es el grupo hermano de VERTEBRATA [CRANIATA en otras clasificaciones], si CEPHALOCHORDATA o UROCHORDATA.

El problema relativo al mantenimiento del filo PORIFERA es un ejemplo más sobre la detección de parafilias en grupos basales de un conjunto de seres. A partir de datos morfológicos, bionómicos y moleculares, se puede sostener que las esponjas en conjunto no son monofiléticas, y que PORIFERA debería ser sustituido por tres filos SILICEA, CALCAREA y HOMOSCLEROMORPHA.

XENOTURBELLIDA, ACOELA y NEMERTODERMATIDA son considerados filos en algunas clasificaciones, como ya ha sido indicado más arriba. La reunión de GNATHOSTOMULIDA, MICROGASTROZA y ROTIFERA en un filo denominado SYNDERMATA, y la de KINORHYNCHA, LORICIFERA, PRIAPULA y NEMATOMORFA en otro con nombre CEPHALORHYNCHA es una hipótesis que puede verse bien respaldada en un futuro próximo.

También es un problema cómo repartir los filos de ANIMALIA en taxones subordinados al reino, subreinos y en su caso infrarreinos. Ruggiero *et al.* los reparten en dos subreinos, uno de ellos es BILATERIA —con una evidente composición de filos— y otro está formado por CNIDARIA, CTENOPHORA, PLACOZOA y PORIFERA que dejan sin nombre, pues evidentemente el último filo no encaja en las características que desde hace tiempo definen a RADIATA. Quizás fuera más adecuada la división ya clásica de ANIMALIA en PARAZOA y EUMETAZOA y de éstos en RADIATA y BILATERIA, aunque esta solución no satisfaga tampoco a todos.

Algunas de las clasificaciones parciales son difíciles de sostener a la vista de recientes estudios filogenéticos, pero hay que resaltar que no son muchas, y que están dentro de la combinación de modernidad y fácil comprensión, que es del gusto de muchos zoólogos. Como ejemplo se pueden mencionar las de ARTHROPODA y las de TETRAPODA. En ARTHROPODA se consideran cuatro subfilos: CHELICERATA, CRUSTACEA, HEXAPODA y MYRIAPODA, y no se utilizan algunos de

los taxones que utilizan clasificaciones recientes, como MANDIBULATA. En cuanto a TETRAPODA sorprende su agrupamiento inmediato con ACTINOPTERYGII, CHONDRICHTHYES y SARCOPTERYGII, todos ellos con categoría de superclase, y también que se dividan directamente en las clases AMPHIBIA, MAMMALIA y REPTILIA, y más aún que éstos se mantengan y que AVES figure como subclase de REPTILIA. Quizás haya pesado en esta solución el no haber querido manejar más niveles en esta zona de la clasificación y el haber querido mantener denominaciones tradicionales para grupos de animales conocidos por el común de las personas. Hay que resaltar que tanto en un caso como en el otro, como también en otros filos, ECHINODERMATA por ejemplo, la clasificación propuesta no admite la colocación de taxones constituidos exclusivamente por especies extintas.

En el interior de algunos de los filos o de algunas clases hay situaciones sorprendentes para quienes recuerden clasificaciones aprendidas hace años, pero que no son difíciles de comprender si el recuerdo de aquellas clasificaciones incluye los nombres de todos o de algunos de los órdenes del filo, que se mantienen con pocas variaciones desde hace tiempo.

### **Epílogo: Comentarios ortográficos y lingüísticos**

Habrá notado el lector que en el texto de este trabajo los nombres científicos de los taxones de categorías orden y superiores están escritos normalmente en su forma oficial, en latín, siempre con inicial mayúscula y destacados del contexto mediante versalitas. Haciéndolo así se es consecuente con lo determinado en el *Bacteriological Code (1990 Revision)* (International Committee on Systematics of Prokaryotes, 1992), previamente *Code of Nomenclature of Bacteria*, en el *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (McNeill et al., 2012), previamente *International Code of Botanical Nomenclature* y en *The International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition* (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999).

El *Bacteriological Code* determina que «The name of a taxon above the rank of genus up to and including order is a substantive or an adjective used as a substantive of Latin or Greek origin, or a latinized word. It is in the feminine gender, the plural number, and written with an initial capital letter» (*Section 3. Naming of Taxa / Rule 7*) y que «These should preferably indicate scientific names by a different type face, e.g., italic, or by some other device to distinguish them from the rest of the text» (*Chapter 4 Advisory Notes / A. Suggestions for Authors and Publishers*).

El *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*

señala «As in all recent editions, scientific names under the jurisdiction of the Code, irrespective of rank, are consistently printed in italic type. The Code sets no binding standard in this respect, as typography is a matter of editorial style and tradition, not of nomenclature. [...]» (*Preface*).

Y *The International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition* fija que «A family-group or genus-group name or the name of a taxon above the family group is always to begin with an upper-case initial letter» (*Chapter 7 / Article 28*) y recomienda: «The scientific names of genus- or species-group taxa should be printed in a type-face (font) different from that used in the text; such names are usually printed in italics, which should not be used for names of higher taxa» (*Recommendation 6 / Appendix B, General Recommendations*), y en el texto utiliza las mayúsculas para los taxones de categorías por encima del género.

En cuanto a los nombres en español de los taxones con categoría orden y superior, se ha utilizado —y recomendamos que sea así siempre como se utilicen— la inicial mayúscula 1) por lógica concordancia con lo marcado por los tres códigos de nomenclatura, y 2) por lo determinado al respecto por la “Ortografía de la lengua española” (Real Academia Española y Asociación de Academias de la Lengua Española, 2010) y reiterado en todas las entradas del “Diccionario de la lengua española” (Real Academia Española, 2012); de la misma manera se deben escribir los nombres de los taxones de cualquier otra categoría hasta la inmediata superior a la de género.

La castellanización de los nombres de los taxones debe realizarse —así se ha hecho en este caso— de forma que haya una aceptable correspondencia con el nombre latino respetando nuestra forma habitual de escribir y también la evolución desde el latín al español en el uso de determinadas letras (usando f en vez del dígrafo ph, m delante de p o de b, i en vez de y en el interior de una palabra, t por d en algunos casos, ch muchas veces por c y otras por q, por ejemplo) y en todo caso siguiendo lo dictado en el Diccionario si el nombre en cuestión figura en él. No obstante hay excepciones muy evidentes a ese proceder, como Hongos y no Fungos, de FUNGI, o Mamíferos y no Mamalios, de MAMMALIA.

De acuerdo también con la lógica en la castellanización de los nombres científicos, en español los nombres de los taxones con categoría superior a la de género son sustantivos en plural —así lo determina la Real Academia Española tanto en su Ortografía como en el Diccionario— y tienen obligatoriamente, por ello, que terminar en ese (no existe el filo Cilióforo, sino el filo Cilióforos, ni el orden Primate, sino el orden Primates, ni la familia Rosácea, sino la familia Rosáceas, como también los reinos son Plantas y Animales y no reino Planta ni reino Animal).

En cuanto al género gramatical en castellano de los nombres de los taxones de las categorías que se están comentado, problema inexistente en inglés, los de los reinos ARCHAEA y BACTERIA son femeninos, de acuerdo con lo fijado por el correspondiente Código (ver arriba). Los del reino PLANTAE también son femeninos, mientras que los del reino FUNGI son masculinos, en ambos casos por costumbre, porque el Código correspondiente nada determina. Los nombres de los taxones con esas categorías del reino ANIMALIA se consideran masculinos en general —el Código no determina nada al respecto—, aunque son femeninos los taxones incluidos en el filo PORIFERA (las Esponjas) y los nombres que llevan el lexema 'medus'; también suelen usarse en femenino los de taxones subordinados a AVES (ave es femenino tanto en español como en latín), excepto los subordinados a su vez a PASSERIFORMES (pájaro es masculino). Los nombres de los taxones pertenecientes a los reinos CHROMISTA y PROTOZOA son masculinos o femeninos dependiendo de su procedencia; masculinos si estuvieron incluidos en el reino Animalia o fueron tenidos por hongos, y femeninos si han sido tenidos por algas.

### **Bibliografía**

- Adl S.M., Simpson A.G., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza .L, Moestrup O., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W. y Taylor MF. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52: 399-451.
- Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick R.S., Schoch C.L., Smirnov A. y Spiegel F.W. 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59: 429-93.
- Bergey's Manual Trust (varios editores). 2001-2012. *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2nd ed., vols. 1–5. Springer-Verlag, Nueva York (EE.UU.).
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: seven or nine? *Biosystems*, 14: 461-481.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Review*, 73: 203-266.

- Cavalier-Smith T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 52: 297-354.
- Cavalier-Smith T. 2010. Deep phylogeny, ancestral groups, and the four ages of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Science*, 365: 111-132.
- Chase M.W. y Reveal J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. 996 10. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161: 122–127.
- Esser C., Ahmadinejad N., Wiegand C., Rotte C., Sebastiani F., Gelius-Dietrich G., Henze K., Kretschmann E., Richly E., Leister D., Bryant D., Steel M.A., Lockhart P.J., Penny D. y Martin W. 2004. A Genome Phylogeny for Mitochondria Among  $\alpha$ -Proteobacteria and a Predominantly Eubacterial Ancestry of Yeast Nuclear Genes. *Molecular Biology and Evolution*, 21: 1643-1660.
- Euzéby, J.P. 2015. List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature (LPSN). <http://www.bacterio.net/>.
- International Commission for Zoological Nomenclature. 1999. The International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition. <http://iczn.org/iczn/index.jsp>.
- International Committee on Systematics of Prokaryotes. 1992. Bacteriological Code (1990 Revision) [previamente International Code of Nomenclature of Bacteria]. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK8817/>.
- Keeling P.J., 2013. The Number, Speed, and Impact of Plastid Endosymbioses in Eukaryotic Evolution. *Annual Review of Plant Biology*, 64: 583-607.
- Kirk P.M., Cannon P. F., Minter D. W. y Stalpers J. A. 2008. Dictionary of the Fungi, 10th edition. CAB International, Wallingford (R.U.).
- Martin W. y Embley T.M. 2004. Early evolution comes full circle. *Nature*, 431:134-135.
- McNeill J., Barrie F.R., Buck W.R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine V.F., Smith G.F., Wiersema J.H. y Turland J. 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) <http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>.
- Minelli A. y Fusco G. 2012. Classification. En eLS. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester (R.U.). DOI: 10.1002/9780470015902.a0001519.pub3.
- Nieto Nafría, J.M. 1999. Sobre sistemática, taxonomía y otros términos relacionados. *Boletín SEA*, 26: 41-44.

- Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 2000 [1996] Vocabulario científico y técnico; 3.<sup>a</sup> edición. Espasa. Madrid (España).
- Real Academia Española. 2012. Diccionario de la lengua española. <http://www.rae.es/obras-academicas/diccionarios/diccionario-de-la-lengua-espanola>.
- Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Kunze T., Culham A., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W. y De Wever A., eds. 2015. Catalogue of Life. Species 2000 & ITIS. <http://www.catalogueoflife.org/col>
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Guiry M.D. y Kirk P.M. 2015a. A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE* 10(4): e011924.
- Ruggiero M.A., Gordon D.P., Orrell T.M., Bailly N., Bourgoin T., Brusca R.C., Cavalier-Smith T., Guiry M.D. y Kirk P.M. 2015b. Correction: A higher level classification of all living organisms. *PLoS ONE*, 10(6): e0130114.
- Vargas P. y Zardoya R., eds. 2013. *El árbol de la vida: sistemática y evolución de los seres vivos*. Sin editorial, Madrid. 597 pp.
- Vargas P. y Zardoya R., eds. 2014. *The Tree of Life*. Sinauer Associates. Sunderland (EE.UU.). 713 pp.
- Woese, C.R. y Fox G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 74: 5088–5090