

# CAPÍTULO 3

## Especies, especiación y decisiones taxonómicas

*María del Rosario Robles y Alejandra Bárcena*

### Introducción

Una de las tareas del taxónomo es reconocer las especies que se encuentran en la naturaleza, delimitarlas y describirlas, con el consecuente aporte al estudio de la biodiversidad.

El interés y el esfuerzo para reconocer especies se relacionan principalmente con que estas constituyen la base de las investigaciones biológicas en todas las disciplinas, y su nombre proporciona un vínculo con el conocimiento que se tiene sobre el organismo (Agapow *et al.*, 2004), e.g. especies de importancia médico-veterinaria, ecológica, económica, farmacéutica. Asimismo, las especies conforman unidades básicas, y deben entenderse como fundamentales para que los sistemas naturales mantengan el equilibrio.

Por otra parte, en el estudio de la definición de las especies, debe considerarse que los conceptos propuestos, así como las interpretaciones y los procesos relacionados que los acompañan, han sido y aún son motivo de un extenso debate biológico-filosófico.

### Consideraciones históricas

Durante el siglo XX, se consolidaron dos posturas con respecto a la interpretación de las especies: el [nominalismo](#) y el [realismo evolutivo](#). Los nominalistas sostienen que en la naturaleza solo existen organismos individuales (o unidades) y, en contraparte, el realismo evolutivo (=taxónomos evolutivos) considera que las especies son entidades reales que constituyen unidades de evolución (Huxley, 1940; Simpson, 1961; Dobzhansky, 1970; Mayr, 1982; Mishler y Brandon, 1987; Mishler y Theriot, 2000). En este contexto, surgen propuestas de diferentes conceptos de especie, sobre la base de las posturas mencionadas (Lanteri y Cigliano, 2006; Zachos, 2016; González, 2018).

Así, los debates y posturas relacionadas a la interpretación de las especies se centran en dos puntos: cómo definir una especie de una manera que abarque todas las formas de vida, y qué nivel de discontinuidad es necesaria para que un grupo de individuos sea considerado una especie (González, 2018).

## Conceptos de especie

El término especie puede hacer referencia a tres significados diferentes: el rango o categoría, el taxón (grupo de organismos descritos sobre la base de algún criterio taxonómico y asignados a una categoría) y la especie biológica (Reig, 1979; Hey *et al.*, 2003). El abordaje de cada uno de estos significados ha sido motivo de confusión y discusión entre autores, así como en la concepción de diferentes líneas filosóficas (Zachos, 2016).

Hasta el presente se han propuesto más de 30 conceptos de especie, algunos con mayor énfasis en aspectos teórico-filosóficos (e.g. concepto evolutivo) y otros en criterios más operacionales (e.g. concepto morfológico) (Sites y Marshall, 2004; Zachos, 2016). En este marco, la posición del pluralismo de especies considera que ningún concepto tiene primacía sobre los demás, mientras que quienes apoyan el monismo afirman que especie puede definirse con un único concepto por lo que el resto de los conceptos no son válidos (Sober, 1984).

A continuación, se presentan algunos conceptos de especie que pueden ser contemplados según los objetivos del estudio y la evidencia con la que se cuenta:

### *Conceptos asociados con una posición realista*

- **Concepto biológico:** un grupo de poblaciones naturales genéticamente similares, interfértiles y aisladas reproductivamente de otros grupos análogos (Dobzhansky, 1935, 1937; Mayr, 1942, 1982).

Este concepto puede ser de difícil aplicación debido a la complejidad de demostrar empíricamente el aislamiento reproductivo, y a que solo es aplicable a organismos con reproducción sexual y a especies vivientes (Lanteri y Cigliano, 2006).

- **Concepto ecológico:** linaje (o un conjunto de linajes estrechamente relacionados) que ocupa una zona adaptativa mínimamente diferente a la de cualquier otro linaje en su rango y que evoluciona por separado de todos los linajes fuera de su rango. Asimismo, se puede definir como el conjunto de individuos que explota un solo nicho ecológico (Van Valen, 1976).
- **Concepto genético:** grupo de poblaciones naturales, genéticamente compatibles, que está aislado de otros grupos similares (Simpson, 1943; Dobzhansky, 1950; Baker y Bradley, 2006). El aislamiento genético es diferente del aislamiento reproductivo en el sentido que permite el cruce ocasional siempre que la integridad de los dos acervos genéticos no se divida (Zachos, 2016).
- **Concepto evolutivo:** describe una secuencia ancestro-descendiente de poblaciones (= linaje) que evoluciona separadamente de otros linajes y que tiene un papel evolutivo y tendencias propias (Simpson, 1961; Wiley, 1978).
- **Concepto filogenético:** define al menor grupo de poblaciones sexuales o linajes asexuales que puede reconocerse por una combinación única de estados de caracteres, en

individuos comparables (=semaforontes) (Nixon y Wheeler, 1990). También puede definirse como un grupo pequeño diferenciable de poblaciones dentro de los cuales existe un patrón de ancestro y descendiente (Cracraft, 1983, 1987).

- **Concepto unificado:** reconcilia todos los conceptos que se manejan en el marco de la biología evolucionista y reconoce a la especie como un segmento de un linaje de poblaciones que evoluciona separadamente (de Queiroz, 2007).

#### *Concepto relacionado con una posición nominalista*

- **Concepto morfológico:** conjunto de individuos morfológicamente similares, generalmente asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos de individuos por discontinuidades morfológicas (Cain, 1954).

Las dificultades en la aplicación de este concepto se relacionan con establecer el tamaño de la discontinuidad morfológica (ver abajo especies polimórficas y clines), y que no puede aplicarse a especies gemelas o crípticas. Las **especies crípticas**, son aquellas que morfológicamente no pueden distinguirse, pero se diferencian por otra clase de caracteres (e.g. etológicos, fisiológicos, ecológicos, moleculares) (Mayr, 1942).

- Otro concepto asociado con la posición nominalista es el fenético. Para profundizar en este concepto puede consultar Lanteri y Cigliano (2006).

## **Delimitación de especies**

La delimitación de las especies presenta un problema no sólo teórico (en relación con adoptar un concepto de especie), sino principalmente práctico de la taxonomía. Así, la delimitación de las especies y la descripción de variaciones infraespecíficas constituyen los principales objetivos de la **Microtaxonomía**. Esta tarea no resulta sencilla, dado que en muchos casos no se cuenta con información suficiente para adoptar decisiones taxonómicas adecuadas (e.g. solo un sexo, un estadio del ciclo de vida, reducida representación geográfica, inadecuada conservación de los organismos), reconocer las variaciones con y sin significado taxonómico, o establecer el tamaño de la discontinuidad que debe existir (morfológica, ecológica, etc) (Lanteri y Cigliano, 2006).

Por otra parte, considerando que las especies son entidades que evolucionan, es frecuente hallar estadios intermedios en proceso de especiación (Sites y Marshall, 2004; Zechos, 2016). En consecuencia, en estos grupos se registran numerosos casos de especies crípticas o gemelas aún no diferenciadas en su morfología, o subespecies. Asimismo, especies con áreas de distribución muy amplias, presentan mayores posibilidades de desarrollar distintos tipos de variaciones (e.g. altitudinales y latitudinales, de tipo clinal y en razas geográficas), como así también polimorfismos poblacionales (Tabla 3.1). Cuanto más compleja

resulta la variación de los grupos en estudio, mayor es la probabilidad de que distintos especialistas adopten diferentes decisiones con respecto al estatus y delimitación de los taxones especie, las cuales pueden verse reflejadas en extensas listas sinonímicas (Lanteri y Cigliano, 2006).

En este sentido, la práctica taxonómica es un desafío, y la consideración de múltiples evidencias en el marco de la [taxonomía integrativa](#) puede proporcionar una solución holística contemplando los factores que mantienen la cohesión en una especie o promueven el aislamiento hacia la especiación (Padial *et al.*, 2010; Schlick-Steiner *et al.*, 2010). Un sistema de identificación integrativo permite la obtención de resultados comparables, generando un efecto sinérgico y conclusiones robustas.

La taxonomía integrativa promueve y sostiene tres supuestos: (1) una fuente de caracteres, en algunos casos, no es suficiente, por lo que es necesaria la aplicación de otros enfoques para la delimitación de especies, (2) incluso cuando sobre la base de una fuente de caracteres se puede delimitar a la especie, otras fuentes de caracteres pueden ayudar significativamente a ratificar el proceso de delimitación, (3) el uso de varias fuentes de caracteres y metodologías diferentes permiten una mejor delimitación de las especies (Sites y Marshall, 2004; Dayrat, 2005).

Así, la taxonomía integrativa considera varios enfoques y disciplinas, y fomenta el uso de múltiples fuentes de datos en forma simultánea para la delimitación de unidades taxonómicas (Dayrat, 2005). Por otro lado, se ha propuesto el enfoque de la [taxonomía iterativa](#), en la cual los conjuntos de datos no se analizan simultáneamente, sino que la información sobre la unidad de estudio se produce en diferentes momentos y considera los resultados de distintos autores (Yeates *et al.*, 2011).

Para la delimitación de las especies pueden considerarse datos de distintas fuentes como la morfología, morfometría, múltiples loci de diferentes regiones del genoma, proteínas, localización geográfica, aspectos del nicho ecológico, parásitos, entre otras. Asimismo, esta información puede analizarse con tecnologías tradicionales o nuevas, *i.e.* diferentes microscopios (microscopio electrónico de barrido, microscopio electrónico de transmisión, telemicroscopía-acceso remoto, entre otros), georreferenciación en cartografía, fotografía digital, bioinformática, análisis bioestadísticos, etc (Cigliano *et al.*, 2014).

### [Variación infraespecífica](#)

Para la correcta delimitación de una especie, deben estudiarse y reconocerse posibles variaciones infraespecíficas (Tabla 3.1).

**Tabla 3.1.** Definiciones de tipos de variaciones intraespecíficas.

Tipos de variaciones infraespecíficas	Definición
<u>Polimorfismos</u>	Los miembros de una población pueden agruparse en clases discretas o fenotipos discontinuos (morfos) de acuerdo con la presencia de algún carácter morfológico conspicuo.
<u>Subespecies</u> o <u>razas geográficas</u> *	Conjunto de poblaciones similares que habitan una subdivisión geográfica del rango de la especie. El cambio en los caracteres es abrupto (fenotipos discontinuos) Así, la <i>especies politípicas</i> se definen como especies ampliamente distribuidas con variación geográfica, que incluyen dos o más subespecies o razas geográficas.
<u>Clines</u>	Cambio gradual en los caracteres a lo largo de una serie de poblaciones contiguas de una misma especie. La variación clinal acompaña un gradiente altitudinal y latitudinal, asociado con variables ambientales, como la temperatura, humedad, horas de luz, etc.

\*presenta valor taxonómico, se traduce en la nomenclatura como un nombre trinomial.

Asimismo, en las poblaciones pueden observarse las siguientes variaciones sin significado taxonómico (Lanteri y Cigliano, 2006):

- **Variación asociada al sexo** (dimorfismo sexual): se relaciona con las diferencias observadas entre machos y hembras de una misma especie. Es importante reconocer estas variaciones y evitar describir especies con representantes de un solo sexo. Por ejemplo, en aves.
- **Variación asociada a las generaciones**: se da en ciertos organismos en los que hay alternancia de generaciones sexuales y asexuales. Si no se conoce el ciclo de vida, se pueden cometer errores describiendo a las distintas generaciones sexual/asexual como especies diferentes. Por ejemplo, en helechos donde alternan las fases esporofítica y gametofítica, en pulgones donde alternan las formas aladas sexuales y ápteras partenogenéticas.
- **Variación individual**: son cambios observados en los individuos con la edad, cuando pasan por diferentes etapas de desarrollo o presentan diferencias a lo largo del tiempo. Por ejemplo, en especies de insectos que presentan diferentes estados entre huevo, larva y adulto. Otro tipo de variación individual se da con los cambios de estaciones, cuando un mismo individuo puede tener diferentes aspectos en las épocas del año. Por ejemplo, en aves en la época reproductiva presentan colores llamativos, mientras que en épocas no reproductivas presentan colores oscuros.

- **Variación social:** son cambios observados en individuos pertenecientes a diferentes castas sociales. Por ejemplo, como ocurre en las hormigas u otros insectos sociales, la variación dentro de una misma población ha llevado a errores taxonómicos, describiendo como especies diferentes a las distintas castas de una misma especie.
- **Variación ecológica:** variación que depende de la densidad en una población. Por ejemplo, en especies de langostas (estado solitario y gregario).

### Delimitación de especies

La delimitación de especies equivale a la postulación de hipótesis y, como tales, se realiza sobre la base de resultados de análisis empíricos de especímenes y pueden ser puestas a prueba en estudios futuros con ejemplares adicionales, con diferentes conjuntos de datos y otros enfoques metodológicos (Fujita *et al.*, 2012; Pante *et al.*, 2015). La delimitación de las especies, de manera ideal, se realiza sobre la base de diferentes fuentes de caracteres y considerando el tratamiento de varias metodologías en simultáneo (taxonomía integrativa).

Es importante distinguir entre una **especie polimórfica** (que presenta fenotipos discontinuos en el seno de sus poblaciones), y una **especie politépica** (que presenta 2 o más subespecies).

Según sus patrones de distribución geográfica pueden ser **especies simpátridas** (con áreas de distribución superpuestas), **parcialmente simpátridas** (con áreas de distribución parcialmente superpuestas), y **especies alopátridas**, (con áreas de distribución no superpuestas). Aquellas especies sin diferencias morfológicas son denominadas **especies crípticas o gemelas**.

### Procesos de especiación

La **especiación** es el proceso evolutivo que conduce al origen de nuevas especies a partir de especies ancestrales. La teoría evolutiva clásica explica que las mutaciones puntuales y otros procesos que producen variabilidad en las poblaciones (reordenamientos cromosómicos, entrecruzamiento o recombinación cromosómica, reproducción sexual, migración, hibridación), conducen a una divergencia genética poblacional (Lanteri y Cigliano, 2006; Herron y Freeman, 2015).

En este marco, se plantea un modelo de especiación en tres etapas (aislamiento/divergencia/contacto secundario): una etapa inicial que aísla las poblaciones, una segunda etapa que da como resultado la divergencia en rasgos genéticos (e. g. relacionados con el sistema de apareamiento o el uso del hábitat), y una etapa final que produce el aislamiento reproductivo. De acuerdo con este modelo, el aislamiento y la divergencia tienen lugar a lo largo del tiempo y ocurren mientras las poblaciones ocupan diferentes áreas geográficas. La fase final ocurre cuando estas poblaciones divergentes regresan al contacto físico, un evento conocido como contacto secundario, en el cual se comprueba que se redujo o interrumpió el flujo génico. Sin embargo, se ha demostrado que en algunos casos la especiación puede seguir un camino diferente, y el aislamiento y la divergencia pueden ocurrir al mismo tiempo y en el mismo lugar. Además, parece probable que, en muchos eventos de especiación, la tercera fase nunca ocurra (Herron y Freeman, 2015).

El aislamiento reduce o interrumpe el flujo génico entre poblaciones y suele estar asociado con factores extrínsecos, como el surgimiento de barreras geográficas (ríos, mares, cadenas montañosas, etc.) y/o ecológicas (asociación con diferentes hábitats).

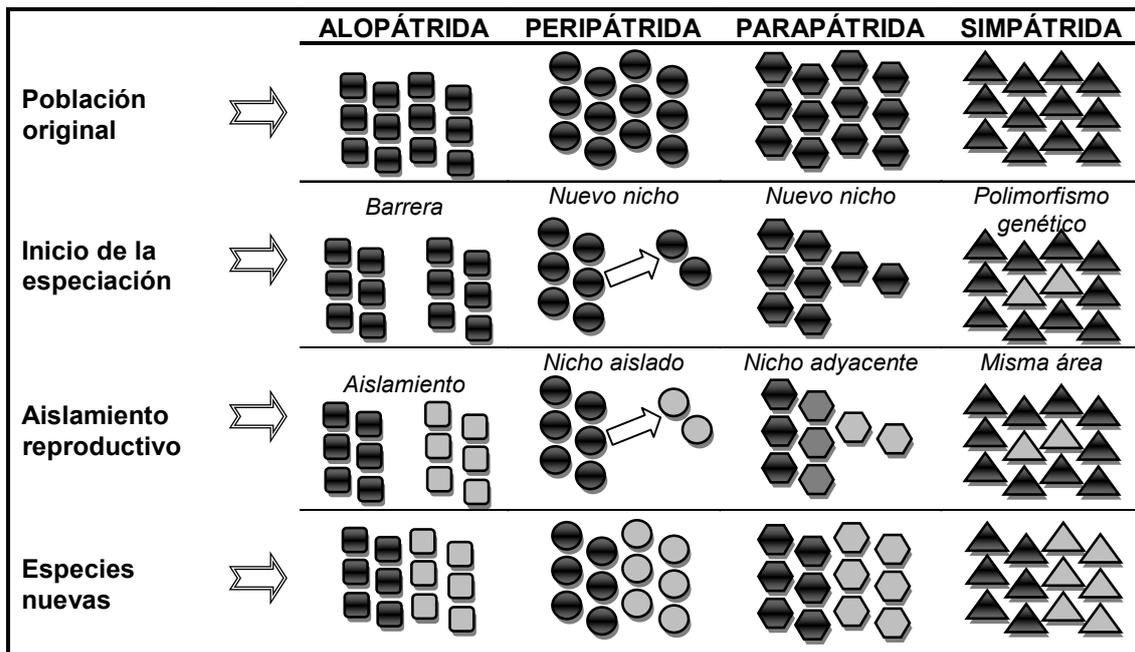
A continuación, se definen los principales mecanismos que explicarían el origen de nuevas especies. Para una mejor comprensión del tema, se recomienda consultar obras específicamente referidas a la especiación y textos generales sobre evolución (Futuyma, 1998; Herron y Freeman, 2015).

### Especiación gradual

Se clasifica en función de la presencia o ausencia de barreras (Tabla 3.2) (Reig, 1983; Lanteri y Cigliano, 2006).

- **Especiación alopátrida** (geográfica o por vicarianza): Las poblaciones aisladas por una barrera geográfica alcanzan gradualmente diferencias genéticas (subespecies) que determinan mecanismos de aislamiento reproductivo incompletos (semiespecies), los cuales se refuerzan y completan en una etapa ulterior de simpatría o contacto secundario. El aislamiento reproductivo es consecuencia de la gradual pero profunda divergencia genética de las poblaciones separadas y sometidas a presiones selectivas diferentes.
- **Especiación peripátrida** (en cuello de botella, o por principio fundador): Es una clase particular de especiación alopátrida, que parte de unos pocos individuos fundadores o requiere una gran reducción del tamaño poblacional, e incluye factores estocásticos (azar), que conducen a la especiación rápidamente. Cuando un pequeño número de individuos invade un nuevo territorio o queda aislado por retracción del área, constituyendo una colonia fundadora, lleva sólo una parte de la variación genética de la población original. En consecuencia, por acción de la endocría, dicha colonia sufre una rápida transformación divergente y el nuevo reservorio génico se expande.
- **Especiación parapátrida**: La diferenciación local en un cline o gradiente ambiental, restringe el flujo génico y conduce a la fragmentación en semiespecies, que se expanden y perfeccionan su aislamiento por contacto secundario. En este caso no existen barreras geográficas que determinen la separación entre las distintas poblaciones.
- **Especiación simpátrida**: Ocurre en ausencia de barreras geográficas, pero la divergencia entre las poblaciones está favorecida por el aislamiento de hábitat (=microalopatría). En una población con polimorfismo genético, la selección de hábitat y de pareja conducen a la fijación de mutaciones o recombinaciones génicas, que determinan aislamiento reproductivo precigótico, entre dos o más grupos genéticamente diferenciados, en distintos biotopos dentro de una misma área geográfica. La especiación simpátrida ha sido muy discutida, aunque se demostró su validez, en particular en especies de parásitos o insectos fitófagos que han evolucionado en asociación con sus hospedadores.

**Tabla 3.2.** Representación esquemática de los procesos de especiación alopátrida, peripátrida, parapátrida, simpátrida.



*Nota.* Adaptado de *Diagrams of successive stages in each of four models of speciation differing in geographic setting*, de Futuyma, 2005.

### Especiación instantánea

Se reconocen aquellos procesos de especiación por hibridación, por poliploidía u otros cambios cromosómicos estructurales, y por macromutaciones en organismos de reproducción asexual (apomixis). Estos procesos pueden leerse con más detalle en Lanteri y Cigliano (2006).

### Mecanismos de aislamiento reproductivo

En el marco de los estudios sobre aislamiento reproductivo, se considera a las especies como las comunidades reproductivas más grandes e inclusivas de individuos que se reproducen sexualmente y comparten un pool génico (e.g. concepto biológico de especie, Dobzhansky, 1935). Según Patterson (1973) el estudio de la especiación es el estudio de los mecanismos de aislamiento reproductivo, que son los que protegen el pool génico de la especie de la introgresión (introducción de nuevos genes).

Los mecanismos de aislamiento reproductivo que impiden el flujo génico entre especies según Mayr (1968) son pre-cigóticos, cuando actúan antes de la formación del cigoto, o post-cigóticos, cuando actúan después de la formación del cigoto (Tabla 3.3).

**Tabla 3.3.** Barreras reproductivas pre y pos-cigóticas en plantas y animales.

	Plantas	Animales
<b>PRE-CIGÓTICAS</b>		
<i>De hábitat</i>	No hay coincidencia de los individuos de ambos sexos en el mismo hábitat.	
<i>Estacional</i>	No hay coincidencia de los individuos de ambos sexos en la misma estación.	
	Distintos momentos de floración.	Distintos momentos de maduración de las gametas.
<i>Anatómico o mecánico</i>	No hay coincidencia entre los órganos reproductivos de los individuos de ambos sexos.	
	Diferentes formas de flores atraen diferentes polinizadores. Así, flores tubulares y angostas atraen a polinizadores como los colibríes, flores anchas atraen a otro tipo de polinizadores como las abejas.	Mecanismo de llave-cerradura entre el órgano copulador de los machos y la armadura genital de la hembra. En caso de especies diferentes, no hay correspondencia morfo-funcional entre estas estructuras. Muy común en insectos.
<i>Etológico</i>	(no aplica)	Barreras de comportamiento. No hay producción, ni recepción de los estímulos necesarios para la cópula, ya sean auditivos, táctiles o químicos.
<i>Mortalidad gamética</i>	No hay compatibilidad bioquímica entre las gametas.	
	El grano de polen no es viable en el estigma de la flor.	Los espermatozoides se inmovilizan y mueren en el tracto femenino, por una reacción del tipo antígeno-anticuerpo.
<b>POST-CIGÓTICAS</b>		
<i>Mortalidad cigótica</i>	Hay fertilización, pero la cigota o el embrión mueren.	
<i>Esterilidad híbrida</i>	La cigota produce descendencia híbrida (F1) pero ésta es parcial o completamente estéril.	
<i>Fertilidad</i>	Los híbridos de la primera generación (F1) son fértiles pero la F2 es deficiente y/o estéril.	

## Ejercitaciones

### Ejercicio 1

La Ranita del Valcheta, *Pleurodema somuncurensis* (Ceí 1969) fue asignada originalmente al género *Telmatobius* Wiegmann 1835 considerando caracteres anatómicos internos y externos. Más adelante, Lynch (1978) la transfirió al género monotípico *Somuncuria* Lynch 1978 sobre la

base de caracteres osteológicos. Unos 30 años más tarde, Ferraro (2009) en un estudio cladístico analizó caracteres anatómicos, histológicos y cromosómicos, concluyendo que la especie debía ser transferida al género *Pleurodema* Tschudi 1838. Posteriormente, Faivovich *et al.* (2012) realizaron un estudio cladístico comparando porciones de ADN y se observaron que poseía una alta similitud con su especie hermana *Pleurodema bufoninum* Bell 1843, la cual se encuentra distribuida en la misma región. Si bien Faivovich y colaboradores plantearon que tal similitud en los caracteres del ADN ameritaría considerarlas como un solo taxón, se mostraron reticentes al cambio debido a las diferencias en los caracteres morfológicos y de hábitos de vida entre ambas especies (la primera acuática y la segunda terrestre). Velasco *et al.* (2016) estudiaron la biología reproductiva de *P. somuncurensis* y encontraron que posee despliegues comportamentales únicos en el género ("scramble competition") y que además los machos emiten canto nupcial, el cual nunca fue registrado en *P. bufoninum*, a pesar de tratarse de una especie ampliamente estudiada. El canto nupcial está directamente relacionado con el aislamiento reproductivo, siendo característico de cada especie.

- a. Identifique y enumere las fuentes de caracteres que se utilizaron en los diversos estudios realizados a lo largo de la historia del taxón.
- b. ¿Considera usted que algunos caracteres son mejores que otros para delimitar esta/s especie/s? ¿Cuáles?
- c. A partir de lo expuesto en el enunciado, mencione cuales conceptos de especie pudieron haberse contemplado para justificar los resultados.
- d. ¿Qué tipo de especies son las mencionadas, considerando los patrones de distribución?
- e. ¿Considera usted que ambas especies son válidas o que podría tratarse de la misma especie? Justifique su respuesta.
- f. Identifique y explique el aislamiento reproductivo observado.
- g. De los estudios mencionados en el enunciado, ¿cuál/les autor/es contempla/n la aplicación de taxonomía integrativa?
- h. A partir de la información del enunciado, realice una lista sinonímica del nombre de la especie *P. somuncurensis*.

## Ejercicio 2

*Vernonia setosquamosa* Hieron 1897 (Asteraceae: Vernonieae), fue descrita a partir de ejemplares de la provincia de Salta, Argentina. Cabrera (1944) la consideró una variedad de *Vernonia remotiflora* Rich 1792, debido a su similitud morfológica. Posteriormente, Robinson (1999) propuso a *V. setosquamosa* como sinónimo de *V. remotiflora*.

Cristóbal y Dematteis (2003) encontraron que estas dos especies difieren en algunos caracteres morfológicos, como la presencia de pelos en la corola y el tamaño de los capítulos. Más tarde, Angulo y Dematteis (2010), avanzaron en estudios con más de una fuente de evidencia, y observaron diferencias en los cromosomas y en la morfología polínica (granos de polen) de importancia diagnóstica.

- a. ¿Considera que *V. setos squamosa* y *V. remotiflora* pertenecen a una misma entidad específica? Justifique su respuesta.
- b. ¿Qué clase de caracteres se tuvo en cuenta para responder el inciso a?
- c. A partir del enunciado, identifique las palabras que hacen referencia a categorías taxonómicas, mencione a cuáles y ordénelas de forma jerárquica.

### Ejercicio 3

Superlano *et al.* (2006) realizaron un estudio sobre dos especies de Triatominae (Insecta, Heteroptera): *Rhodnius robustus* Larrousse 1927 y *Rhodnius prolixus* Stål 1859, esta última es una de las principales especies vectores de la enfermedad de Chagas-Mazza. Ambas especies pueden ser infectadas naturalmente con *Tripanosoma cruzi*, tienen distribuciones similares y pueden ocupar hábitats silvestres. A partir de diferentes estudios, se observó que son morfológicamente indistinguibles pero que presentan diferencias moleculares en el ADN y electroforéticas de hemoproteínas salivales, como así también en el comportamiento de la defecación (forma de transmitir el parásito *T. cruzi*) al ser alimentadas con sangre humana en el laboratorio. Asimismo, otros ensayos indicaron que los huevos producto del cruce entre ambas no resultaron fértiles.

Sobre la base de esta información:

- a. ¿Qué clase caracteres se utilizaron para diferenciar estas especies de triatominos?
- b. ¿Qué tipo de especies son *R. prolixus* y *R. robustus* en relación con su morfología? ¿Y en relación con su distribución geográfica?
- c. Identifique y explique el aislamiento reproductivo observado.

### Ejercicio 4

*Spodoptera frugiperda* Smith y Abbot 1797 es un insecto tropical cuya distribución geográfica se extiende desde Argentina hasta el Sur de Estados Unidos y se considera plaga de diferentes cultivos. Estudios realizados evaluando su susceptibilidad a distintos agentes insecticidas, determinaron que algunos individuos se encontraban asociados preferentemente a cultivos de maíz, sorgo y algodón, mientras que otros a plantas de arroz y pastizales. Si bien ambos tipos de individuos son indistinguibles morfológicamente, estudios de laboratorio demostraron que los machos de cada agrupamiento sólo se ven atraídos por las feromonas de la hembra correspondiente al mismo grupo. A su vez, las

hembras de cada conjunto presentan diferentes hábitos de oviposición. También se demostró que las larvas de los individuos asociados a plantas de maíz son más resistentes a variados componentes insecticidas que los del cultivo de arroz. Análisis de enzimas, gen COI y genes nucleares han hallado diferencias notables entre los dos grupos de organismos.

- ¿Considera usted que las dos agrupaciones de individuos pertenecen a la misma entidad específica? Justifique
- Mencione que clase de caracteres consideró para responder la pregunta anterior.
- ¿Qué decisión taxonómica y nomenclatural deberían adoptarse?
- ¿Podría considerar el concepto morfológico de especie para justificar su decisión taxonómica? Explique.

## Ejercicio 5

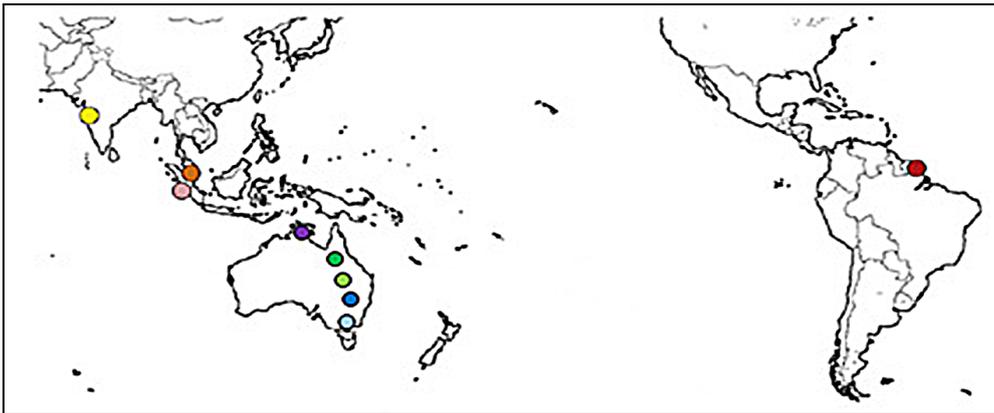
En un estudio sobre gorgojos neotropicales, del Río y Lanteri (2003) estudiaron la especie *Briarius augustus* (Illiger) (Coleoptera, Curculionidae), y consideraron que presenta variación geográfica, principalmente en caracteres morfométricos y de coloración. Como consecuencia de esto, decidieron tratar como subespecies, a las especies nominales *B. augustus* (Illiger 1802) distribuida desde Santa Catarina hasta Espíritu Santo, en Brasil; *B. germari* (Boheman 1833), desde São Paulo hasta Espíritu Santo a lo largo del Bosque Atlántico, en Brasil; *B. margaritaceus* (Sturm 1826) desde Santa Catarina hasta Bahía, y *B. varnhageni* (Germar 1824), desde Santa Catarina hasta la Argentina (Misiones) y Paraguay. Para más información visite el sitio web de insectos de Argentina y Uruguay <https://biodar.unlp.edu.ar/naupactini/es/info/20005.html>

- Considerando la propuesta de razas geográficas en el rango de distribución de la especie *B. augustus* ¿Cómo denominaría a la especie?
- ¿Cómo deberían nombrarse las subespecies reconocidas por del Río y Lanteri?

## Ejercicio 6

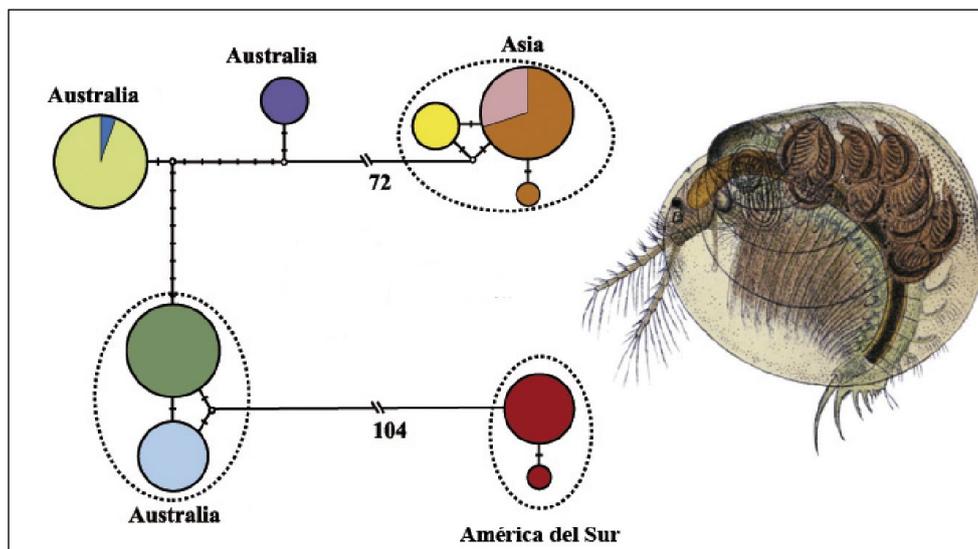
*Cyclestheria hislopi* (Baird 1859) es la única especie viviente del infraorden Cyclestherida (Crustacea, Branchiopoda). Estos pequeños crustáceos habitan las aguas continentales de distintas regiones del planeta, con una distribución circumtropical (Figura 3.1), y los individuos de las distintas poblaciones tienen una morfología muy semejante. Con el objetivo de estudiar si se trata de una sola especie con distribución circumtropical, Schwentner *et al.* (2013) analizaron el gen mitocondrial de la citocromo c oxidasa I (COI) junto a dos genes nucleares y obtuvieron la red de haplotipos que se muestra en la Figura 3.2.

**Figura 3.1.** Mapa con la distribución circumtropical de las poblaciones de *C. hislopi*.



Nota. Adaptado de *Sample localities, COI haplotype network and image of C. hislopi*, de Schwentner et al., 2013. Los colores de los círculos representan las distintas poblaciones: amarillo, Cañon de Harau, Indonesia; marrón: estanque en Pune, India; violeta: Territorio del Norte, Jabiru; verde oscuro: Lago Louisa, Queensland; verde claro: Lago Buchanan, Queensland; azul: pantano en Queensland; celeste: Nueva Gales del Sur; rojo: Guayana Francesa.

**Figura 3.2.** Red de haplotipos de las poblaciones de *C. hislopi*.



Nota. Adaptado de *Sample localities, COI haplotype network and image of C. hislopi*, de Schwentner et al., 2013. El tamaño de los círculos representa la cantidad de haplotipos y las líneas transversales en las barras de unión representan la cantidad de mutaciones entre las poblaciones. Los colores de los círculos hacen referencia a las poblaciones indicadas en el mapa de la Figura 3.1.

- Considerando que la presencia de más de 50 mutaciones entre los haplotipos estudiados plantea la posibilidad de pertenecer a diferentes especies ¿todas las poblaciones representadas en la Figura 3.2 pertenecen a *Cyclestheria hislopi*? Justifique su respuesta.
- ¿Qué concepto de especie aplicó para justificar la respuesta del inciso anterior?
- ¿Cómo podría definir a la/s especie/s estudiadas?
- ¿Qué mecanismo de especiación podría haber ocurrido en este caso planteado? Explique.

## Ejercicio 7

Los nematodos del género *Trichuris* (Trichuridae-Trichinelloidea) presentan distribución cosmopolita, y son parásitos de diferentes órdenes de mamíferos, con especies de importancia médica y veterinaria. En un estudio se obtuvieron especímenes de cuatro especies de *Trichuris* (dos de estas aún sin identificación específica) procedentes de cinco especies de roedores Sigmodontinae (Cricetidae, Muroidea) distribuidos en diferentes áreas. Observe los datos de la Tabla 3.4 y responda:

**Tabla 3.4.** Datos morfológicos de importancia en la identificación de las especies de *Trichuris* halladas en roedores sigmodontinos.

Especies	<i>Trichuris pardinasi</i>	<i>Trichuris navonae</i>	<i>Trichuris navonae</i>	<i>Trichuris</i> sp. (1)	<i>Trichuris</i> sp. (2)
Especie hospedadora	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Akodon montensis</i>	<i>Thaptomys nigrita</i>	<i>Phyllotis bonariensis</i>	<i>Sooretamys angouya</i>
Tribu hospedadora	Phyllotini	Akodontini	Akodontini	Phyllotini	Oryzomyini
Áreas	Sierras de Córdoba, Córdoba	Reserva Moconá, Misiones	Reserva Moconá, Misiones	Sierra de la Ventana, Buenos Aires	Reserva Moconá, Misiones-Estación Guaycolec, Formosa
Caracteres					
Macho					
Largo cloaca proximal	2,14-3,47 mm	0,75-1,5 mm	0,95-1,0 mm	2,2-3,4 mm	1,19-2,11 mm
Largo cloaca distal	3,1-4,81 mm	1-1,9 mm	1,5-1,9 mm	3,5-4,2 mm	1,15-1,9 mm
Largo de la espícula	4,30-5,2 mm	1,3-2,1 mm	1,4-2,0 mm	4,6-4,9 mm	1,93-2,3 mm
Espinas del cirro	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas en porción distal	Cilíndrico con espinas redondeadas en base y aguzadas y grandes en porción distal
Hembra					
Tipo de vulva	No protusiva	No protusiva	No protusiva	No protusiva	Protusiva
Largo huevo	0,06 mm	0,05 mm	0,05 mm	0,06 mm	0,05 mm
Ancho huevo	0,03 mm	0,02 mm	0,02 mm	0,03 mm	0,25mm

- a. ¿Considera que los ejemplares *Trichuris* sp. (1) y *Trichuris* sp. (2) podrían pertenecer a alguna de las especies identificadas presentadas en la Tabla 3.4?, ¿a cuál/es? Justifique su respuesta.
- b. ¿Qué concepto de especie consideró para responder la pregunta anterior?
- c. La especie denominada como *Trichuris* sp. (1) ¿podría tratarse de una especie gemela de otra?, ¿qué estudios propondría para determinarlo?

Estudios previos emplearon ADN ribosómico para apoyar el análisis morfológico y delimitar e identificar especies. En este estudio se secuenció el ITS2, espaciador transcribible interno (ADNr) para observar las distancias genéticas entre especies.

**Tabla 3.5.** Se observan los porcentajes de similitud intraespecífica (\*) e interespecífica de secuencias de ITS2 entre poblaciones de las especies de *Trichuris* estudiadas.

Especies	<i>Trichuris</i> sp. (1) (Buenos Aires)	<i>T. pardinasi</i> (Córdoba)	<i>T. navonae</i> (Misiones)	<i>Trichuris</i> sp. (2) (Misiones)	<i>Trichuris</i> sp. (2) (Formosa)
<i>Trichuris</i> sp. (1) (Buenos Aires)	97,6%*				
<i>T. pardinasi</i> (Córdoba)	97,4%	98%*			
<i>T. navonae</i> (Misiones)	89,3%	90,6%	100%*		
<i>Trichuris</i> sp. (2) (Misiones)	88,3%	89,8%	94,3%	100%*	
<i>Trichuris</i> sp. (2) (Formosa)	89,7%	90,1%	94,5%	99,2%	98,1%*

Contemple que en este caso los porcentajes de similitud intraespecífica deben ser mayores a 95,5% para ser considerados pertenecientes a la misma entidad específica y responda:

- d. Los valores de similitud interespecífica obtenidos con el estudio de diferentes especímenes de *Trichuris* sp. (1), ¿son congruentes con los datos morfológicos? Justifique su respuesta.
- e. Observe los valores de similitud interespecífica de *Trichuris* sp. (2) de Misiones y Formosa respecto de las otras especies. ¿Los resultados respaldan los observados a nivel morfológico? Justifique su respuesta.
- f. ¿Qué concepto de especie consideró?

## Ejercicio 8

Las especies de gorgojos *Mimographus micaceus* Hustache 1947 y *Mimographus villosipennis* Hustache 1947 (Coleoptera, Curculionidae) fueron descritas en la misma publicación. Lanteri (1985) advirtió que dichas especies nominales se diferencian exclusivamente por el patrón de su revestimiento tegumentario: aquellos individuos cubiertos completamente por escamas plateadas podían ser asignados a la especie *M. micaceus*, y los individuos con áreas escamosas formando un dibujo característico sobre un fondo desnudo de escamas, corresponden a *M. villosipennis*. La autora comprobó que las diferencias correspondían al dimorfismo sexual, y no observó otros caracteres que permitieran separar dichas especies. Por otra parte, Lanteri (1985) describió una nueva especie de *Mimographus* a la cual denominó *Mimographus ocellatus*, cuyas diferencias morfológicas con las anteriores se evidenciaban en numerosos caracteres morfológicos externos y del aparato reproductor, y en cuyas muestras poblacionales aparecían también dos tipos de individuos, con el cuerpo completamente recubierto por escamas, y con áreas escamosas y desnudas.

- ¿Considera que hay razones para suponer que *M. micaceus* y *M. villosipennis* pertenecen a una misma entidad específica? Justifique su respuesta.
- ¿Cómo definiría la variación intrapoblacional observada en *Mimographus ocellatus*? En este contexto, ¿cómo definiría a la especie?
- ¿Qué decisiones nomenclaturales se deberían adoptar?

## Ejercicio 9

El género *Dicerataspis* Ashmead 1896 (Insecta, Hymenoptera) está representado por dos especies neotropicales: *D. grenadensis* Ashmead 1896 y *D. flavipes* (Kieffer 1909), las cuales presentan una amplia distribución geográfica con patrón simpátrico. Gallardo *et al.* (2010), estudiaron el material tipo y una gran cantidad de individuos de cada especie. El análisis demostró que la diferencia en color, tamaño del cuerpo y alas de los ejemplares de ambas especies no es de valor diagnóstico y se debe a variaciones individuales. Teniendo en cuenta esta información:

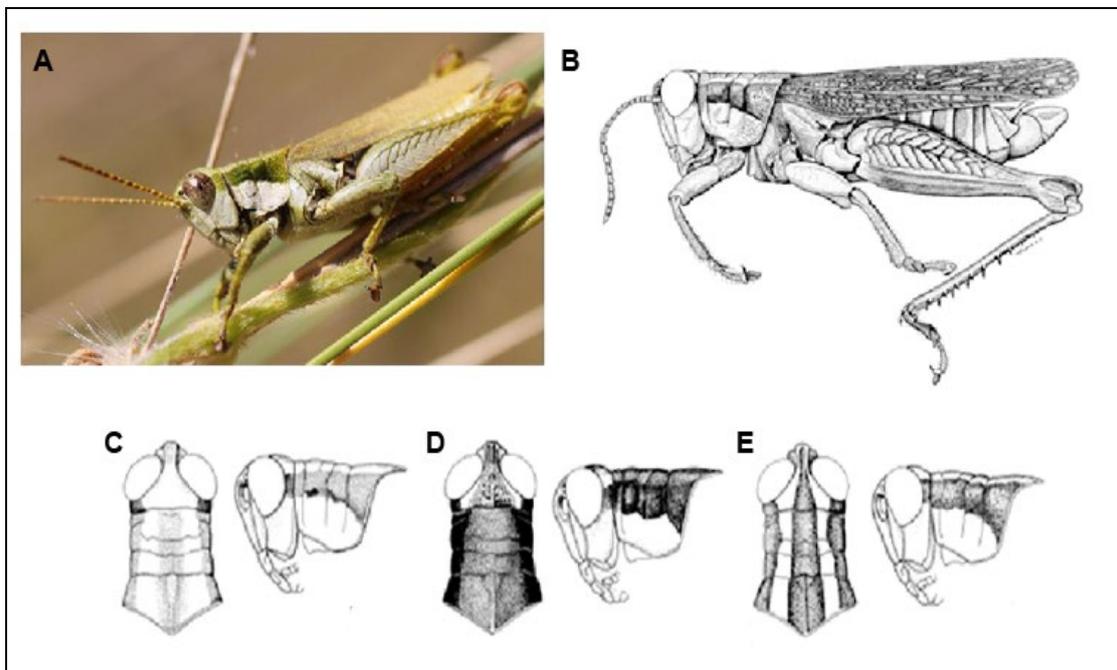
- ¿Cómo se denomina la variación observada?
- ¿Qué decisión taxonómica y nomenclatural adoptaría?
- ¿Cuál debería ser el nombre válido del o de los taxones reconocidos? Realice la cita completa.

## Ejercicio 10

Cigliano (1997) describió al género *Ronderosia* (Orthoptera; Acridoidea) y asignó a dicho taxón nueve especies previamente asignadas a *Dichroplus* Stål 1878. Estas especies se diferencian entre sí por varios caracteres morfológicos y, en especial, por estructuras del sistema reproductor del macho que permiten realizar la cópula. Cuatro de estas especies: *D. bergi* Stål 1878, *D. distinguendus* Giglio Tos 1894, *D. brasiliensis* Bruner 1906, y *D. bicolor* Giglio Tos 1894, se diferencian entre sí en caracteres morfológicos de la coloración, los cuales varían tanto a nivel intra como interpoblacional, pero no se registraron diferencias en el sistema reproductor masculino (Figura 3.3).

- ¿Qué decisiones taxonómicas y nomenclaturales adoptaría?
- ¿Cuál debería ser el nombre válido del o de los taxones especie reconocidos?
- ¿En qué clase de carácter se basó para considerar su decisión taxonómica?
- ¿Qué concepto de especie consideró? Justifique su respuesta.

**Figura 3.3.** Variación en los patrones de coloración observados en las especies nominales de *Ronderosia* (Orthoptera: Acridoidea).



Nota. Adaptado de *Ronderosia bergi* (Stal), de Cigliano, 1997. A) Foto del macho vista lateral. B) Macho en vista lateral. C-D) Macho, cabeza y pronoto, vistas dorsal y lateral.

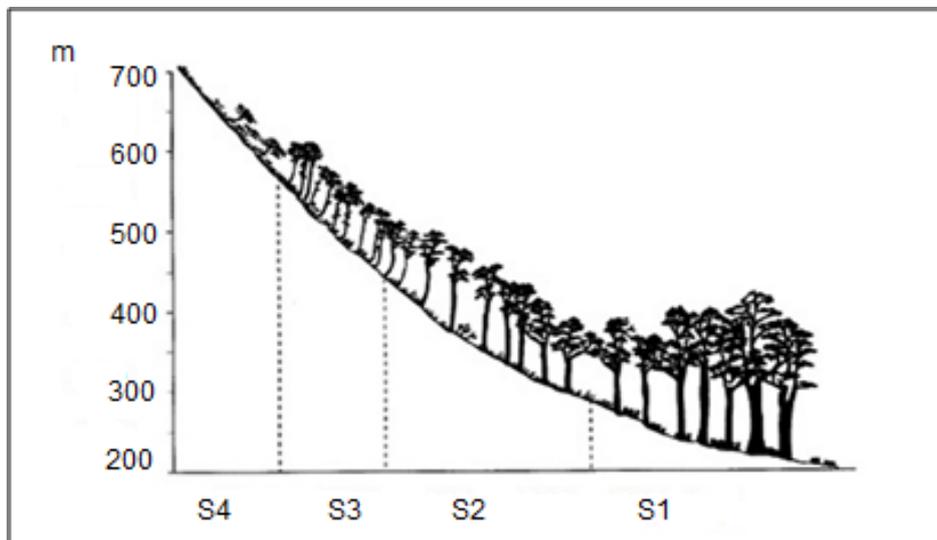
## Ejercicio 11

*Nothofagus pumilio* (Poepp. y Endl 1838), comúnmente conocida como la lenga, se distribuye en los bosques andino-patagónicos de Argentina y Chile. Barrera *et al.* (2000) evaluaron la variación morfológica de una población de *N. pumilio* en relación con la latitud, altitud, temperatura y precipitación (Tabla 3.6). Algunos grupos de individuos con varios años de desarrollo, aunque se encuentran separados por pocos metros, mantienen evidentes diferencias fenotípicas como se observa en la Figura 3.4.

**Tabla 3.6.** Variables ambientales en los 4 sitios estudiados en Tierra del Fuego.

SITIOS	VARIABLES AMBIENTALES		
	Altitud (m)	Temperatura del suelo (°C)	Precipitaciones (mm)
S1	220	5-7	660-720
S2	440	3-4	750-1100
S3	540	3-4	1200-1400
S4	640	0-2	1400-1600

**Figura 3.4.** Tipos de crecimiento de *Nothofagus pumilio*, a lo largo de un gradiente altitudinal.



*Nota.* Adaptado de Profile of *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, de Barrera *et al.*, 2000. S1–S4 corresponde a los 4 sitios estudiados indicados en la Tabla 3.6.

**Tabla 3.7.** Variables morfológicas analizadas en los individuos estudiados.

SITIOS	VARIABLES MORFOLÓGICAS		
	Altura (m)	DAP* (cm)	Tamaño de las hojas (cm <sup>2</sup> )
S1	26	53	3,5
S2	18	33	2,5
S3	8	15	2,5
S4	2	10	1,5

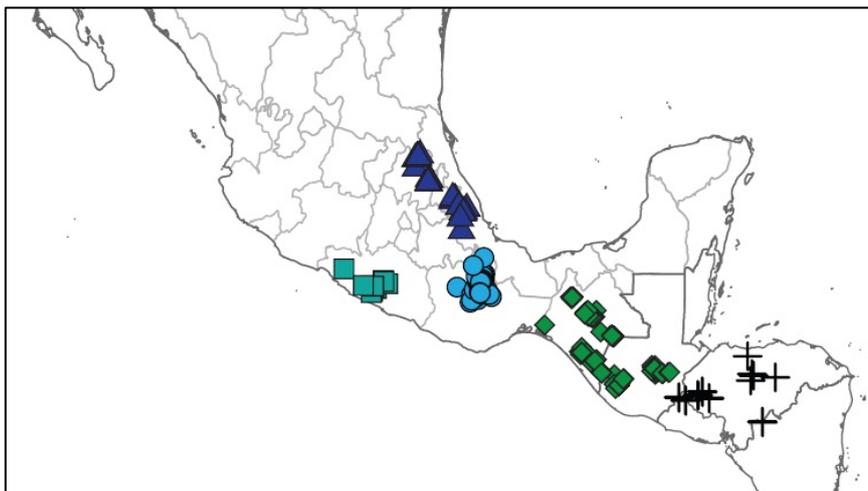
\* DAP: diámetro a la altura del pecho (carácter muy utilizado en árboles de gran tamaño).

- ¿Cómo definiría a la especie en cuanto a la variación intraespecífica? Justifique su respuesta.
- ¿Los individuos con fenotipos distintos podrían ser considerados subespecies? Justifique su respuesta.

## Ejercicio 12

Las tierras altas de Mesoamérica, especialmente los bosques nublados, albergan una gran biodiversidad. Aquí se distribuye una especie emblemática de ave (orden Passeriformes), el arrendajo unicolor, *Aphelocoma unicolor* Du Bus de Gisignies 1847, con 5 subespecies, *A. unicolor guerrerensis* Nelson 1903; *A. unicolor concolor* (Cassin 1848); *A. unicolor oaxacae* Pitelka 1946; *A. unicolor unicolor* (Du Bus de Gisignies 1847) y *A. unicolor griscomi* Van Rossem 1928 (Figura 3.5).

**Figura 3.5.** Distribución geográfica de las subespecies.



Nota. Adaptado de distribution map of *A. unicolor* subspecies drawn from eBird observations, de Venkatraman et al., 2019. Triángulos: *A. u. concolor*. Cuadrados turquesa: *A. u. guerrerensis*. Círculos: *A. u. oaxacae*. Cuadrados verdes: *A. u. unicolor*. Cruces: *A. u. griscomi*.

Venkatraman *et al.* (2019) estudiaron a *A. unicolor* a partir de múltiples evidencias, basándose en nuevas tecnologías para re-evaluar el rango subespecífico adjudicado a las cinco poblaciones. Los autores observaron que tres de las subespecies presentan diferentes caracteres morfológicos: *A. u. guerrerensis*, es la que más se diferencia del resto, presentando cola larga y plumaje violáceo, *A. u. concolor* tiene cola de longitud intermedia y un plumaje azul pálido, *A. u. oaxacae* tiene menor longitud de cola y plumaje azul oscuro. En cambio, las otras dos subespecies, *A. u. unicolor* y *A. u. griscomi* son muy similares entre sí.

- ¿Cuál sería su propuesta taxonómica sobre la base de los resultados obtenidos a partir de la evidencia morfológica? ¿Podría sugerir alguna otra propuesta taxonómica alternativa?
- ¿Podría proponer cambiar el rango de alguna/s de la/s subespecie/s analizadas? Justifique. En ese caso, ¿qué cambios nomenclaturales realizaría?
- Si determinara el nuevo rango de especie para una o varias de las subespecies estudiadas ¿qué concepto de especie consideraría para justificarlo?

Estudios realizados con aloenzimas (Peterson, 1992) y ADN mitocondrial (McCormack *et al.*, 2011) revelaron que las cinco subespecies están genéticamente diferenciadas. Venkatraman *et al.* (2019) realizaron análisis filogenéticos con dos marcadores, citocromo b y ADNr, y observaron los mismos resultados, sugiriendo que las divergencias observadas entre éstas se originaron hace varios millones de años.

Además, estos autores analizaron los nichos ecológicos de cada subespecie, indicando que existen preferencias por cada microambiente que ocupan en cada una de las áreas en las cuales se distribuyen.

- ¿Llega a la misma conclusión a partir de la evidencia morfológica y molecular? ¿Qué concepto de especie consideró al analizar la evidencia molecular?
- ¿Qué aporta a sus conclusiones los resultados sobre nicho ecológico?, ¿considera que es necesario sumar otra fuente de evidencia para la delimitación de la/s especie/s? Explique.
- ¿Con cuál de los procesos de especiación vincularía el conocimiento actual de estos taxones?

## Referencias

- Angulo, M. B. y Dematteis, M. (2010). La identidad de *Vernonia setosquamosa* (Asteraceae, Vernonieae): evidencias cromosómicas y palinológicas. *Darwiniana*, 48(1), 17-24.
- Agapow, P. M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C. y Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The quarterly review of biology*, 79(2), 161-179.

- Baker, R. J. y Bradley, R. D. (2006). Speciation in mammals and the genetic species concept. *Journal of mammalogy*, 87(4), 643-662.
- Barrera, M. D., Frangi, J. L., Richter, L. L., Perdomo, M. H., y Pinedo, L. B. (2000). Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 11(2), 179-188.
- Cabrera, A. L. (1944). Vernoneias Argentinas (Compositae). *Darwiniana*, 6, 265-379.
- Cain, A. J. (1954). *Animal species and their evolution*. London: Hutchinson.
- Cigliano, M. M. (1997). *Ronderosia*, a new genus of south American Melanoplinae (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Orthoptera Research*, 6, 1-18.
- Cigliano, M. M., Pocco, M. E. y Pereira, H. L. (2014). Avances tecnológicos y sus aplicaciones en la cibertaxonomía. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 73(1-2), 3-15.
- Cracraft, J. (1983). Species concepts and speciation analysis. En R. F. Johnson (Ed), *Current Ornithology*, (159-187). New York: Springer.
- Cracraft, J. (1987). Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and philosophy*, 2(3), 329-346.
- Cristóbal, C. L. y Dematteis, M. (2003). Asteraceae. XVIII. Tribu I. Vernonieae. *Flora Fanerogámica Argentina*, 83, 3-53.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 407-415.
- del Río, M. G. y Lanteri, A. (2003). Revision of the genus *Briarius* [Fischer de Waldheim] (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Systematics & Evolution*, 34(3), 281-294.
- de Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56, 879-886.
- Dobzhansky, T. (1935). A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, 2(3), 344-355.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T. (1950). Mendelian populations and their evolution. *The American Naturalist*, 84(819), 401-418.
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia Univ. Press.
- Faivovich, J., Ferraro, D. P., Basso, N. G., Haddad, C. F., Rodrigues, M. T., Wheeler, W. C. y Lavilla, E. O. (2012). A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. *Cladistics*, 28(5), 460-482.
- Ferraro, D. P. (2009). *Relaciones filogenéticas y biogeográficas de las especies del género Pleurodema (Amphibia: Anura: Leiuperidae) (Tesis Doctoral)*. Recuperado de <http://sedici.unlp.edu.ar>
- Fujita, M. K., Leaché, A. D., Burbrink, F. T., McGuire, J. A. y Moritz, C. (2012). Coalescent-based species delimitation in an integrative taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(9), 480-488.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates.
- Futuyma D. J. (2005). *Evolution*. Massachusetts, Sunderland: Sinauer Associates.

- Gallardo, F. E., Díaz, N. B. y Guimarães, J. A. (2010). Contribution to the Systematics of *Dicerataspis* Ashmead, 1896 (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae). *Entomological News*, 121(1), 23-30.
- González, F. (2018). El problema de la especie a 150 años de El origen. En P.C Abrantes (Ed.), *Filosofía de la Biología* (122-162). Río de Janeiro: PPGFIL-UFRRJ, Seropedica.
- Herron, J. C. y Freeman, S. (2015). *Evolutionary Analysis*. Essex: Pearson Education.
- Hey, J., Waples, R. S., Arnold, M. L., Butlin, R. K. y Harrison, R. G. (2003). Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11), 597-603.
- Huxley, J. S. (1940). *Towards the new synthesis*. London: George Allen & Unwin.
- Lanteri, A. A. (1985). Revisión de las especies argentinas del género *Macrostylus* Boheman, subgénero *Mimographus* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *CIPE-CED Orione Contribuciones Biológicas*, Montevideo, 12, 1-6.
- Lanteri, A. A. y Cigliano, M. M. (eds). (2006). *Sistemática Biológica: fundamentos teóricos y ejercitaciones* (3ª Edición). La Plata: Editorial de la Universidad de La Plata.
- Lynch, J. D. (1978). A re-assessment of the telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. *Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, 72, 1-57.
- Mayr, E. (1942). *Systematic and the origin of species*. New York: Columbia Univ. Press.
- Mayr, E. (1968). *Especies animales y evolución*. Barcelona: Editorial Ariel, Universidad de Chile.
- Mayr, E. (1982). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. London: Harvard University Press.
- McCormack, J. E., Heled, J., Delaney, K. S., Peterson, A. T. y Knowles, L. L. (2011). Calibrating divergence times on species trees versus gene trees: implications for speciation history of *Aphelocoma jays*. *Evolution*, 65, 184-202.
- Mishler, B. D. y Theriot, E. C. (2000). The phylogenetic species concept (sensu Mishler and Theriot): monophyly, apomorphy, and phylogenetic species concepts. En Q. D. Wheeler y R Meier (Eds), *Species concepts and phylogenetic theory a debate* (pp. 44-55). New York: Columbia University Press.
- Mishler, B. D. y Brandon, R. N. (1987). Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology and Philosophy*, 2(4), 397-414.
- Nixon, K. H y Wheeler, W. D. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistic*, 6, 211-223.
- Padial, J. M., Miralles, A., De la Riva, I. y Vences, M. (2010). The integrative future of taxonomy. *Frontiers in zoology*, 7(1), 1-14.
- Pante, E., Puillandre, N., Viricel, A., Arnaud-Haond, S., Aurelle, D., Castelin, M., Chenuil, A., Destombe, C., Forcioli, D., Valero, M., Viard, F. y Samadi, S. (2015). Species are hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, 24(3), 525-544.
- Patterson, H. E. H. (1973). Animal species studies. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 36, 31-36.
- Peterson, A. T. (1992). Phylogeny and rates of molecular evolution in the *Aphelocoma jays* (Corvidae). *The Auk*, 109, 133-147.

- Reig, O. A. (1979). Propositiones para una solución al problema de la realidad de las especies biológicas. (Propositions pour une solution du problème de la réalité des espèces biologiques). *Revista Venezolana de Filosofía Caracas*, 11, 79-106.
- Reig, O. A. (octubre de 1983). Estado actual de la teoría de la formación de las especies animales. *Informe final IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, pp. 37-57.
- Robinson, H. (1999). Generic and subtribal classification of American Vernoniaeae. *Smithsonian Contributions to Botany*, 89, 1-116.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F.M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. y Crozier, R. H. (2010). Integrative taxonomy: a multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55(1), 421-438.
- Simpson, G. G. (1943). Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleozoology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 44(2), 145-178.
- Simpson, G. G. (1961). *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia, University Press.
- Sites Jr, J. W. y Marshall, J. C. (2004). Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 199-227.
- Sober, E. (1984) Sets, species, and evolution: comments on Philip Kitcher's "species". *Philosophy of Science*, 51, 334-341.
- Schwentner, M., Clavier, S., Fritsch, M., Olesen, J., Padhye, S., Timms, B. V. y Richter, S. (2013). *Cyclestheria hislopi* (Crustacea: Branchiopoda): a group of morphologically cryptic species with origins in the Cretaceous. *Molecular phylogenetics and evolution*, 66(3), 800-810.
- Superlano, Y., Lizano, E., Galíndez, I. y Aldana, E. (2006). Aislamiento reproductivo postcigótico entre *Rhodnius prolixus* Stal 1859 y *R. robustus* Larrousse 1927 (Heteroptera, Triatominae). *Parasitología latinoamericana*, 61(1-2), 23-31.
- Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25, 233-239.
- Velasco, M. A., Kacoliris, F. P., Berkunsky, I., Quiroga, S. y Williams, J. D. (2016). Current distributional status of the Critically Endangered Valcheta frog: implications for conservation. *Neotropical Biology and Conservation*, 11(2), 110-113.
- Venkatraman, M. X., Deraad, D. A., Tsai, W. L., Zarza, E., Zellmer, A. J., Maley, J. M. y McCormack, J. E. (2019). Cloudy with a chance of speciation: integrative taxonomy reveals extraordinary divergence within a Mesoamerican cloud forest bird. *Biological Journal of the Linnean Society*, 126(1), 1-15.
- Wiley, E. O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic zoology*, 27(1), 17-26.
- Yeates, D. K., Seago, A., Nelson, L., Cameron, S. L., Joseph, L. y Trueman, J. W. H. (2011). Integrative taxonomy, or iterative taxonomy? *Systematic entomology*, 36(2), 209-217.
- Zachos, F. E. (2016). *Species concepts in biology*. Switzerland, Cham: Springer.